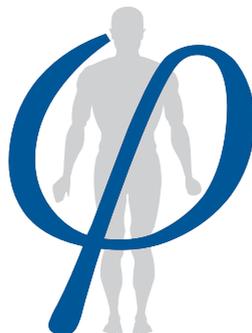


Annales  
de la  
Fondation Fyssen

N° 32



---

Annales  
de la Fondation  
Fyssen

---

2017



Fondation Fyssen

Directeur de la publication : Daniel LALLIER

Administration : 194, rue de Rivoli – Paris 1<sup>er</sup>

Tél. : 01 42 97 53 16

Secrétariat de rédaction : Louise WASTIN

e-mail : l.wastin@fondationfyssen.fr

Copyright : Les Annales de la Fondation Fyssen 2017

Cette publication ne peut être vendue / *Publication not for sale*

Tous droits réservés pour tous pays : toute reproduction, diffusion ou représentation, en tout ou partie, sous quelque forme que ce soit, est interdite sans accord préalable et écrit de la Fondation Fyssen.

*All rights reserved for all countries : no part of this publication may be reproduced or distributed in any form or by any means without the prior written permission of the Fyssen Foundation.*

# Activités de la FONDATION FYSSSEN

La FONDATION FYSSSEN a pour objectif de promouvoir la recherche et l'étude scientifique des mécanismes logiques du comportement chez les êtres vivants et leur développement ontogénétique et phylogénétique. Elle s'intéresse plus particulièrement aux processus cognitifs chez l'homme et chez les animaux, ainsi qu'aux fondements biologiques et culturels de ces processus.

Cette Fondation soutient toutes les recherches qui permettront de rendre rigoureux et précis ce domaine fondamental qui fait appel à des disciplines telles que l'éthologie, la paléontologie, l'archéologie, l'anthropologie, la psychologie, la logique et les sciences du système nerveux.

La Fondation Fyssen a été reconnue d'utilité publique par décret du 20 mars 1979 et porte le nom de son Fondateur, Monsieur Fyssen, intéressé depuis toujours par la compréhension scientifique de ces questions.

En 1982, Madame A.H. Fyssen lui a succédé à la Présidence de la Fondation. Elle est décédée en 2003.

La Fondation Fyssen a mis au point un dispositif original pour soutenir les sciences cognitives dans les domaines définis plus haut. Il comprend :

- des **ALLOCATIONS POST-DOCTORALES**, qui permettent la formation de jeunes chercheurs français ou étrangers, titulaires d'un doctorat étranger, qui souhaitent réaliser leur projet dans des laboratoires en France ou à des chercheurs, français ou étrangers et titulaires d'un doctorat français, qui souhaitent réaliser leur projet dans un laboratoire étranger ;

- des **SUBVENTIONS DE RECHERCHE**, destinées à des chercheurs français ou étrangers, pour réaliser un projet scientifique collectif au sein d'un laboratoire d'accueil en France dont l'activité entre dans les objectifs de la Fondation ;

Toutes les modalités de ces deux programmes sont disponibles sur le site internet de la Fondation.

- des **COLLOQUES**, des **SÉMINAIRES**, des **PUBLICATIONS** sur des thèmes jugés importants pour atteindre les buts de la Fondation ;

- la parution annuelle des « **ANNALES FYSSSEN** » qui comportent des articles originaux dans les domaines soutenus par la Fondation ;

- un **PRIX SCIENTIFIQUE INTERNATIONAL** destiné à couronner une découverte, ou l'ensemble d'une œuvre scientifique, ayant contribué d'une manière décisive aux progrès de la connaissance dans les domaines de recherche soutenus par la Fondation. Ce Prix est attribué chaque année à un chercheur de réputation internationale.

L'ensemble de ce dispositif doit permettre à la Fondation Fyssen de soutenir efficacement la recherche dans les sciences cognitives. Pour sa mise en œuvre, la Fondation dispose d'un Conseil d'Administration composé de scientifiques, juristes, financiers et hauts fonctionnaires, et d'un Conseil Scientifique.

Le Conseil Scientifique est chargé de lancer les appels à projets, d'évaluer la qualité des dossiers qui lui sont soumis, de suivre le déroulement des travaux qui bénéficient du soutien de la Fondation et enfin de désigner le lauréat du Prix International de la Fondation Fyssen.

## CONSEIL D'ADMINISTRATION AU 01/01/2019

**Monsieur Daniel LALLIER, Président,**

Inspecteur Général des Finances honoraire

**Monsieur Bernard ZALC, Vice-Président,**

Directeur de Recherche Emérite à l'Institut du Cerveau et de la Moelle épinière

**Madame Jeanne-Marie PARLY, Trésorière,**

Ancien Recteur et professeur d'Université Honoraire

**Monsieur Jean-Claude HASSAN, Conseiller d'État,**

Membre du Collège de l'Autorité des Marchés Financiers

**Madame Catherine BRUN LORENZI,**

Avocate au Barreau de Paris, ancien membre du Conseil de l'Ordre

**COLLÈGE DE FRANCE,**

**Représenté par Monsieur Philippe DESCOLA,**

Professeur, Chaire d'Anthropologie de la nature

**MUSEUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE,**

**Représenté par Monsieur Bruno DAVID,**

Président

**UNIVERSITÉ PIERRE ET MARIE CURIE,**

**Représenté par Monsieur Bernard CAPELLE,**

Professeur, chargé de mission auprès du Président de l'UPMC

**Commissaire du gouvernement : Monsieur Ludovic GUINAMANT,**

Adjoint au sous-directeur des libertés publiques et des affaires juridiques

Direction des libertés publiques et des affaires juridiques au Ministère de l'intérieur

## CONSEIL SCIENTIFIQUE AU 01/01/2019

**Monsieur Daniel LALLIER, Président,**

**Madame Ghislaine DEHAENE-LAMBERTZ (Psychologie cognitive), Vice-Présidente,**

Directrice de Recherche CNRS, Laboratoire de Neuroimagerie,  
Neurospin, Université Paris Saclay, France

**Monsieur Andrew BEVAN (Technologie et Histoire des Techniques),**

Professeur d'Archéologie comparative à l'Institut d'Archéologie,  
University College de Londres, Grande-Bretagne

**Madame Rosa COSSART (Neurobiologie),**

Directrice de Recherche CNRS,  
Institut de Neurobiologie de la Méditerranée, Marseille, France

**Monsieur Joël FAGOT (Primatologie),**

Directeur de Recherche, Laboratoire de Psychologie Cognitive, Marseille, France

**Madame Sonia GAREL (Neurobiologie),**

Directrice de Recherche à l'Institut de Biologie,  
École Normale Supérieure, Paris, France

**Monsieur Patrick HAGGARD (Neuropsychologie cognitive),**

Professeur à l'University College de Londres, Grande-Bretagne

**Madame Susanne KUECHLER (Anthropologie sociale),**

Professeur à l'University College de Londres, Grande-Bretagne

**Monsieur Heonik KWON (Anthropologie Sociale),**

Professeur au Trinity College, Cambridge, Grande-Bretagne

**Madame Nathalie ROUACH (Neurobiologie),**

Directrice de Recherche 2, Inserm, Collège de France, Paris, France

**Monsieur Jean-Christophe SANDOZ (Ethologie),**

Directeur de Recherche CNRS,

Directeur du Programme de Recherche EVOLBEE,

Laboratoire Évolution, Génomes, Comportement, Écologie, Gif-sur-Yvette, France

**Madame Marie SORESSI (Archéologie-Hominim diversity Archaeology),**

Professeur à l'Université de Leiden, Pays-Bas

## COMITÉ DE LECTURE

### **Docteur Brice BATHELLIER,**

Chargé de Recherche  
Directeur de l'équipe « Dynamique corticale et perception multisensorielle »  
Unité Neurosciences Information Complexité, CNRS FRE 3693, Gif-Sur-Yvette

### **Professeur Laurent COHEN,**

Professeur de Neurologie, Hôpital de la Salpêtrière, ICM, Paris

### **Docteur Rémy CRASSARD**

Chargé de Recherche,  
CEFAS Centre Français d'Archéologie et de Sciences Sociales,  
CNRS USR 3141, Koweït

### **Professeur Martin GIURFA,**

Directeur du Centre de Recherches sur la Cognition Animale  
CNRS - Université Paul Sabatier Toulouse

### **Docteur Julie GREZES,**

Directrice de Recherche INSERM,  
Laboratoire de Neurosciences Cognitives INSERM U960,  
Institut des Sciences Cognitives, Ecole Normale Supérieure, Paris

### **Professeur Sid KOUIDER,**

Directeur de Recherche CNRS,  
Laboratoire de Sciences Cognitives et Psycholinguistique UMR 8554,  
Institut des Sciences Cognitives, École Normale Supérieure, ParisEndFragment

### **Docteur Hélène ROCHE,**

Directrice de Recherches Emérite,  
UMR 7055, CNRS Université Paris Ouest Nanterre

### **Docteur Cédric SUEUR,**

Maître de Conférences en Éthologie, Éthique et Primatologie  
Institut Pluridisciplinaire Hubert Curien, CNRS-Université de Strasbourg

**Valentina VAPNARSKY,**

Directrice de Recherche CNRS

Sous-directrice du Laboratoire d'Ethnologie et de Sociologie Comparative, Nanterre

***ANTHROPOLOGIE SOCIALE – SOCIAL ANTHROPOLOGY***

<b>ANICHINI Giulia</b> (Allocation post-doctorale 2016)	
Les expériences sont-elles encore nécessaires ? Les data scientifiques comme porte-paroles d'une nouvelle objectivité .....	11
<b>FLETY Laura</b> (Allocation post-doctorale 2016)	
Attirer la prospérité. Corps lourds, corps amplifiés (Bolivie) .....	23
Attracting prosperity. Heavy bodies, amplified bodies (Bolivia) .....	35

***ÉTHOLOGIE / PSYCHOLOGIE – ETHOLOGY / PSYCHOLOGY***

<b>CHAMBON Valérian</b> (Subvention de Recherche 2014)	
Fluidité cognitive et sentiment d'agentivité .....	46
<b>DE HEVIA Maria Dolores</b> (Subvention de Recherche 2014)	
La notion de magnitude à la naissance .....	54
Representing Magnitudes at birth .....	63
<b>MOLESTI Sandra</b> (Allocation post-doctorale 2015)	
La communication gestuelle chez les babouins olive : répertoire et propriétés .....	70
Gestual communication in olive baboons .....	77

***NEUROBIOLOGIE – NEUROBIOLOGY***

<b>ALCARAZ Fabien</b> (Allocation post-doctorale 2016)	
Implication des voies cérébellothalamiques dans l'adaptation motrice .....	83
Involvement of the cerebellothalamic pathways in motor adaptation .....	92
<b>BONZANO Sara</b> (Allocation post-doctorale 2016)	
Le facteur COUP-TFI/Nr2f1 module la production de neurones et d'astrocytes pendant la neurogenèse adulte chez la souris .....	100
The factor COUP-TFI/Nr2f1 modulates the production of neurons and astrocytes during adult neurogenesis in the mouse .....	109

***PALÉONTOLOGIE / ARCHÉOLOGIE – PALEONTOLOGY / ARCHAEOLOGY***

<b>DELVIGNE Vincent</b> (Allocation post-doctorale 2016)	
Matières, espaces et territoires des hommes : une approche des réseaux de lieux de l'ouest européen au gravettien ancien .....	118
Materials, spaces and territories of men : an approach of networks of places of the western Europe during the ancient gravettian .....	130

<b>MANIN Aurélie</b> (Allocation post-doctorale 2016)	
Archéozoologie, géochimie et concepts de domestication en Mésoamérique .....	141
Zooarchaeology, geochemistry, and concepts of domestication in Mesoamerica .....	149
<b>VARALLI Alessandra</b> (Allocation post-doctorale 2016)	
Alimentation, mobilité, modes de vie des groupes humains au cours de la préhistoire récente : approche anthropologique et multi-proxy .....	155
Food and society. An anthropological and multi-proxy approach to reconstructing lifestyle, diet and mobility in late prehistory .....	165
<b>BIBLIOTHÈQUE</b> .....	174

# Les expériences sont-elles encore nécessaires ? Les data scientists comme porte-paroles d'une nouvelle objectivité

Giulia ANICHINI

*Chercheuse correspondante au Centre Norbert Elias (UMR 8562)*

## Résumé

Cet article analyse certains enjeux liés à la gestion de Big Data dans le domaine des neurosciences et émergeant des discours des scientifiques impliqués dans la conception et l'utilisation de bases de données. Ces discours opposent une tradition scientifique dominée par les expériences de laboratoire et le contexte actuel qui privilégie l'utilisation secondaire de données. Une enquête empirique auprès des data-scientists opérant dans des unités d'imagerie cérébrales canadiennes, a permis de révéler des tensions entre des idéaux associés à la science des données (partage désintéressé de la connaissance, reproductibilité computationnelle des expériences, neutralité théorique) et le travail quotidien des scientifiques. Les pratiques sont orientées par des nombreuses contraintes techniques, économiques et sociales qui amènent à une coexistence de deux économies morales.

## Mots-clés

Big Data, neuro-imagerie, pratiques scientifiques, sociologie des bases de données, économie morale et science

## Are the experiments still necessary ? Data scientists as spokespersons for a new objectivity

### Abstract

This article focuses on some issues related to the management of Big Data in the field of neuroscience expressed by scientists involved in the design and use of databases. These discourses contrast an experimental tradition and the current scientific context favouring the secondary use of data. An empirical investigation of data-scientists working in Canadian brain imaging units revealed tensions between ideals associated with data-driven science (selfless sharing of knowledge, computational reproducibility, theoretical neutrality) and the daily work of scientists. Scientific practices are oriented by many technical, economic and social constraints which lead to a coexistence of two moral economies.

### Keywords

Big Data, brain imaging, scientific practices, sociology of database, moral economy and science

Dans le domaine des neurosciences, en particulier au sein de la communauté de scientifiques spécialisés dans les techniques de neuro-imagerie, des publications enflamment, depuis une dizaine d'années, un débat qui est commun à de nombreuses disciplines scientifiques, celui autour du manque de reproductibilité des résultats. La neuro-imagerie dont l'IRM est la technique la plus utilisée, a fait l'objet de plusieurs

articles dénonçant soit la faiblesse des études mises en circulation, soit la tendance des chercheurs à surévaluer des effets statistiques ou à mal interpréter des faux positifs (Bennet & Miller, 2010 ; Eklund, et al., 2016 ; Vul, 2009 ; Boekel et al., 2015). Une crise de la confiance est de plus en plus évoquée pour décrire une situation, qui touche en particulier la recherche médicale et psychologique. Pour expliquer cette « crise » les

scientifiques font appel à des pratiques de production de résultats qui ont été définies récemment avec l'expression « questionable research practice » (John et al., 2012 ; Leslie K. J., Loewenstein G., Prelec D., 2012) et qui se réfèrent à un large ensemble de procédés par lesquels les chercheurs peuvent « ajuster » ou choisir leurs analyses en fonction de leurs hypothèses de départ. Dans le but évident de parvenir aux résultats souhaités, les scientifiques agissent ainsi également pour atteindre les conclusions susceptibles d'être le mieux reçues par les journaux et les revues et pour augmenter leur chance de publier leur étude. Ces pratiques que nous avons nous-mêmes observées lors du traitement des données en neurosciences (Anichini, 2013) ne sont pas assimilées à des fraudes et sont distinguées de ce qui relève du terme anglais « scientific misconduct ». Cette séparation est importante pour comprendre l'étendue et la prégnance de ces conduites désormais très répandues et leur spécificité par rapport aux fraudes, car si elles sont généralement tenues responsables d'un affaiblissement de la qualité des résultats, elles sont somme toute largement tolérées. L'émergence d'une catégorie pour définir ces pratiques dont la détection et l'estimation des effets sur la connaissance produite sont difficiles, marque un tournant nouveau où ces stratégies individuelles sont implicitement reconnues comme étant cohérentes avec le système scientifique en place.

La variabilité des pratiques individuelles est souvent imputée aux « petites » études de laboratoire statistiquement plus « faibles » et dont la visibilité des traitements n'est pas toujours assurée. Dans les neurosciences, les professionnels, en particulier les développeurs et les *data scientists*<sup>1</sup>, engagés dans la transition vers l'*open science* d'un côté, et l'élaboration d'infrastructures et outils pour le partage et le traitement de *Big Data* de l'autre, se portent garants d'un renouvellement scientifique et avancent des discours où des normes épistémologiques, sociales

et techniques sont associées à une nouvelle objectivité. La progressive adoption de larges bases de données dans les sciences du cerveau, la technicisation du travail scientifique impulsée par l'informatique et la perte de confiance envers des résultats peu concluants ou pas reproductibles a conduit à un déplacement de méthodes ainsi que des idéaux qui les accompagnent. En fait, dans ce contexte, l'expérience de laboratoire, qui était jusque-là le dispositif principal d'élaboration des résultats, semble être associée à une tradition scientifique qui n'est plus en adéquation avec les nouvelles méthodes émergentes.

Pour explorer la nature de ces normes valorisées par les *data scientists* nous avons mené une enquête auprès d'ingénieurs, *data manager* et chercheurs engagés à différents niveaux dans la conception et l'utilisation de banques de données et d'infrastructures de traitement de données massives dans le domaine de neurosciences. Nous avons réalisé des entretiens avec des scientifiques de différents statuts (chefs d'équipes, responsables de centre d'imagerie, chercheurs, post-doctorants et doctorants) impliqués dans des études prévoyant l'exploitation de base de données et dans l'utilisation de méthodes automatiques d'extraction de connaissances. Pour cette enquête nous avons ciblé des instituts de neurosciences et des centres d'imageries de Montréal, où la présence d'experts et d'innovations technologiques adoptées internationalement fait de cette ville un des pôles le plus importants pour la recherche sur le cerveau.

On le verra, les discours des développeurs et des chercheurs engagés dans la conception ou l'utilisation de bases de données et d'outils de traitement de *Big Data* révèlent certaines oppositions (entre expériences et analyses secondaires, expertise humaine et exploration automatique des données, réplication et reproductibilité) qui témoignent des tensions existantes ainsi que des objectifs futurs qui structurent le champ de la neuro-imagerie. La rhétorique de la rupture qui voudrait que ces oppositions soient opérantes, cache malgré tout un contexte où deux économies morales cohabitent et perdurent.

### Le partage de données entre idéaux et pratiques

Dans un des instituts, l'expérience de la science ouverte passe avant tout par la conception

<sup>1</sup> Cette catégorie se réfère à des professionnels capables de gérer, organiser, orienter la production de données et leur exploitation. Selon Dagiral et Parasie (2017) : « Embauché par les entreprises du Web et les organisations les plus diverses, ce praticien est chargé de concevoir des data products, c'est-à-dire des services ou des produits élaborés à partir d'importants volumes de données souvent peu structurées. » (Dagiral, Parasie, 2017 : 85)

d'infrastructures numériques de partage. Ces nouveaux projets visent par exemple à stocker des images du cerveau, à donner de la visibilité aux différents projets et à pouvoir à terme partager les données. L'organisation des données est une des priorités de ce genre d'outil qui permet de classer des images du cerveau selon la pathologie investiguée, les conditions expérimentales, la technique utilisée.

Robert<sup>2</sup>, engagé à l'institut de neurosciences comme *data manager*, développe une plateforme afin de rassembler des jeux de données au niveau des laboratoires qui constituent le centre d'imagerie. Pour lui ce dispositif est avant tout une ressource pour la promotion de la communauté des scientifiques du centre d'imagerie et un moyen de faire connaître les différents projets et démarrer des collaborations parmi ses membres. L'introduction de cette technologie serait responsable pour Robert de l'affirmation d'un écosystème communautaire de chercheurs (*community ecosystem*) plus « fluide » par rapport à l'organisation actuelle de l'établissement qu'il juge trop hiérarchique. Il affirme que :

« Plus d'attention et d'ouverture envers ce que tout le monde fait, favorisent l'élaboration de solutions et le fait de travailler ensemble. Cela rend les relations beaucoup plus heureuses parce que si un individu garde les études pour lui et que je pense qu'il a un secret et qu'il garde ce secret pour lui... les gens ne se font pas confiance »<sup>3</sup>

Souvent dans les discours des développeurs interrogés, un projet scientifique et social se superpose au projet technique sur lequel ces derniers travaillent. La coopération et la communication entre chercheurs, qui découlerait naturellement d'une transparence renforcée, est mise en parallèle avec le cadre épistémique qui caractérise la science des données. En fait, selon Robert l'accès à l'ensemble des données du centre d'imagerie conduirait les chercheurs à trouver plus facilement des « connexions » entre les travaux de recherche qui ne se manifesteraient pas autrement. Comme dans le cadre épistémique proposé par la science dirigée par les

données (Allen, 2001 ; Strasser, 2011), ici les corrélations semblent gouverner le processus de découverte scientifique.

Pour défendre sa plateforme, Robert évoque le gâchis de temps et d'argent qui pourrait être évité avec le dépôt des données dans l'infrastructure. L'argument d'une meilleure rationalisation du travail au travers d'une gestion efficace des données revient souvent, la visibilité sur les travaux des autres permettrait pour lui d'éviter de refaire les mêmes expériences, mais aussi d'empêcher que le produit d'une recherche s'évanouisse et ne laisse pas de trace. Philippe, chef d'équipe d'un laboratoire d'imagerie m'explique :

« L'un des problèmes (...) c'est que les données sont éparpillées, sont facilement perdues ou sont facilement égarées. Lorsqu'un étudiant termine sa thèse (...) c'est très difficile après (de les récupérer), même si ça peut sembler presque scandaleux ... (Avant) on n'avait pas d'infrastructures pour les archiver, les stocker, les organiser, assurer leur longévité et leurs valeurs à long terme »

La valeur économique des données est très présente dans les discours qui mentionnent souvent les subventions publiques qui financent les expériences et le devoir moral de rendre largement accessibles les connaissances qui en découlent. La transparence devient un gage de la qualité scientifique de l'étude mais aussi du chercheur qui le réalise. Même s'il est rare que les résultats soient effectivement reproduits, le partage des données est une qualité qui commence à forger la réputation du chercheur.

La première phase de conception de l'infrastructure prévoit le choix de rendre disponible ou pas les matériaux mis en ligne selon la volonté de chaque chercheur. Le partage n'étant pas une pratique consensuelle, Robert évoque les diverses réticences des chercheurs à rendre accessibles leurs données. Le discours des développeurs accuse une certaine culture scientifique qui vise selon eux à protéger les intérêts des individus au détriment de la « communauté » toute entière. Un « changement des mentalités » est au cœur du rôle dont ces professionnels se sentent investis et qu'ils mobilisent quand ils font allusion aux défis qui les animent. L'égo des chercheurs est souvent mis en avant comme frein majeur à l'innovation, ne pas partager les données serait une attitude adoptée pour engendrer du profit personnel et qui nuirait à l'avancement de la science elle-même. Marc, *principal*

<sup>2</sup> Tous les noms utilisés dans l'article sont des pseudonymes.

<sup>3</sup> Traduit de l'anglais par l'auteur.

*investigator* dans une des Unités de neuroimagerie fonctionnelle explique :

« (...) il y a une remise en question d'un modèle d'affaire c'est à dire qu'avant on avait 40 sujets, on faisait deux ou trois papiers dessus et puis prochain *grant*. Là, il y a une nouvelle manière de faire de la science qui émerge et parfois les gens se mettent en opposition par rapport à ça plutôt que de vouloir transitionner... (...) Ce sont des gens qui considèrent leur laboratoire comme une espèce d'entreprise et qui sont là pour garder le bateau à flot. Ils se disent que libérer les données quelque part ça va impacter négativement leur visibilité... »

À cet argument se heurtent les difficultés auxquelles chercheurs, mais aussi développeurs eux-mêmes doivent faire face lors du partage de leurs données ou de leurs logiciels. Un des problèmes concerne la coexistence de divers formats des données de neuro-imagerie. Cela est dû d'une part à l'hétérogénéité des formats propriétaires imposés par les constructeurs des machines (IRM ou MEG par exemple) utilisées et d'autre part, à la variabilité qui touche à l'organisation des données. Quant à ce deuxième point, à ce jour, les programmes de traitement des images proposent de nommer les fichiers différemment ce qui en empêche la standardisation.

Ce problème rend parfois impossible l'exploitation de jeux de données ou empêche les chercheurs de les partager avec d'autres. Dans ce cas, bien que les images soient mises à disposition elles ne peuvent pas être réutilisées. Notamment les métadonnées – qui en neuro-imagerie renseignent, entre autres, sur le type de scanner utilisé, la résolution, l'ordre d'acquisition des coupes, les éventuels traitements apportés aux images – n'accompagnent pas toujours les images ou sont incomplètes. Le processus est entravé par l'absence de l'étape de « décontextualisation » des données qui permet, selon Leonelli (2016), de les extraire de leur conditions techniques et théoriques d'origine, ou mieux, de rendre explicites ces dernières à travers une labellisation standardisée. Cette phase est nécessaire au scientifique pour les évaluer et les adapter à une nouvelle recherche.

Pour les chercheurs aussi, préparer les images - les rendre anonymes par exemple - leur demande un travail considérable qui ne leur est pas reconnu. En fait si d'un côté, on incite les chercheurs à partager leurs données, de l'autre

côté, l'absence d'un système de récompense pour le travail nécessaire à leur mise en circulation (Millerand, 2011) entraîne un désengagement palpable envers l'*open access*. Comme l'explique une chercheuse du centre d'imagerie : « *À la fin de la journée, tu obtiens du crédit pour publier et non pas pour mettre tes données dans une base...* ».

Une autre difficulté qui conduit les chercheurs à considérer le partage comme une démarche qui les desservent est l'anxiété liée à l'exposition de leur travail au regard d'une communauté internationale. Il a été déjà constaté que les scientifiques appréhendent qu'une fois libérées, les données peuvent conférer un avantage à d'autres ou faire l'objet d'une mauvaise utilisation ou interprétation (Millerand, 2011). Mais un troisième « risque » qui est associé au partage concerne le jugement qui pèse sur leur réputation lorsque leur données sont mises en circulation. La transparence est ainsi une arme à double tranchant surtout pour les jeunes chercheurs qui doivent encore assoir leur crédibilité aux yeux des pairs.

Une fois dans la « nature », le chercheur éprouve le sentiment de perdre définitivement le contrôle sur ses données et de déclencher des effets qu'il est difficile de prévoir et de maîtriser. Ce sentiment n'est pas réservé aux chercheurs, les développeurs aussi savent que partager leur « code » est une opération délicate dont il faut parfois s'abstenir. Selon Marc ces craintes orientent la pratique comme il l'a pu observer dans son laboratoire :

« Quand tu partages définitivement, tu as aussi cette espèce de perfectionnisme... et puis les gens sont jugés. Je dois dire que ce que tu entends le plus souvent comme réponse à ça c'est que les gens disent : « tant mieux » ! S'il y a des erreurs « tant mieux », on est des scientifiques, on est là pour faire les choses bien c'est l'objectif du *peer review*, quelque part il vaut mieux que les fautes soient attrapées qu'elles ne soient pas vues... Mais dans les faits je sais que pour le code même des gens qui font des choses très bien ils disent toujours : mon code n'est pas *clean*... »

Les *data scientists* évoquent souvent la « saleté » de leur code comme raison pour laquelle celui-ci n'est pas prêt à être partagé. Bien que dans le cadre d'une recherche expérimentale, l'élégance est le trait qui caractérise les solutions les plus brillantes en termes de simplicité et d'efficacité, dans l'informatique la propreté s'applique au code pour en évaluer la qualité.

Dans le contexte expérimental l'élégance évoque plus fortement le processus de création et du raisonnement rationnel, alors que le terme propre, s'adapte le mieux à l'empirisme d'une culture technicienne. Si l'élégance découle des hypothèses qui sont à l'œuvre dans le processus de découverte, la propre appelle à la performance de l'action des algorithmes. Ces différences sémantiques obscurcissent la portée théorique des algorithmes et, vice-versa la dimension procédurale d'une expérience qui réussit. Fait est qu'il faut partager un code « propre » pour éviter de discréditer son image. Un code « propre » est un code généralisable, compréhensible, testé et bien documenté. Comme dans le cas du partage des données, cette phase de « nettoyage » du code requiert beaucoup de travail de la part des scientifiques. Par facilité en fait, les informaticiens utilisent sans cesse du code « sale » dans leur travail quotidien. Gérard m'explique que souvent, il utilise des algorithmes dont il connaît l'inefficacité en termes de temps de travail.

Pour partager son travail il faut alors « nettoyer » son code, l'image du scientifique lui-même en dépend. Parce que comme dit Gérard : « tout le monde va pouvoir avoir un jugement sur la façon dont je travaille. »

### Neutralité théorique et données massives dans l'étude du cerveau

Pour les professionnels impliqués dans l'*open access*, les grandes bases de données qui sont aujourd'hui mobilisées dans l'étude du cerveau semblent être aux fondements d'un renouveau épistémologique. L'argument statistique des *Big Data* est mobilisé par les développeurs travaillant en neuro-imagerie, pour reprocher au dispositif expérimental jusqu'ici majoritairement utilisé pour produire les résultats, une moindre objectivité. Les « petites » études sont accusées d'être en partie responsables de la crise de reproductibilité qui traverse les neurosciences d'une part et d'avoir contribué à la mise en circulation de résultats statistiquement non-significatifs d'autre part. Certains développeurs décrivent un contexte où les défenseurs de la neuro-imagerie « traditionnelle », pour eux liée à la réalisation d'expériences sur quelques dizaines de sujets, se voient démunis face à la diffusion progressive des « analyses secondaires » qui mobilisent des cohortes de plusieurs centaines d'individus.

Marc assiste et accompagne, dans son laboratoire, l'émergence d'une nouvelle génération d'étudiants qui se forme à l'analyse des données et à la conception de technologies. Dans son discours, une rupture se dessine entre cette génération naissante et la précédente ancrée à un mode de production des connaissances de type expérimental :

« Très concrètement je vois des gens qui faisaient de l'imagerie, qui aujourd'hui sont un peu découragés... (...) Il y a des gens qui arrêtent et qui se rendent compte qu'avec les petits échantillons ça va devenir de plus en plus dur... (...) puis ils disent : « C'est quoi votre pouvoir statistique ? Ça ne sera pas reproductible... ». Ils commencent à identifier ça comme un problème... et puis ils ne voient pas comment faire, c'est pas leur expertise et ils abandonnent. »

Les chercheurs, de leur côté, semblent conscients de ces changements, qui se reflètent notamment sur les politiques de publication. L'un d'eux m'explique avoir publié ses résultats dans une revue prestigieuse. L'article se base sur une analyse impliquant plus de 400 images issues d'une base de données financée par les National Institutes of Health (NIH) et met en défaut la corrélation entre épaisseur corticale et indice de masse corporelle, hypothèse qui semblait être confirmée par d'autres études. Il est désormais démontré que dans les sciences de la vie, ces résultats, appelés « négatifs », ne sont pas facilement publiables, les journaux préférant des résultats confirmatoires (Fanelli, 2012). Le chercheur m'explique que pour lui, la raison principale d'acceptation de son article est la taille de son échantillon et le pouvoir statistique écrasant qu'on lui accorde.

Malgré cela, au quotidien, l'exploitation des bases de données n'est pas simple. Si les données sont souvent décrites comme des entités comparables, elles ne le sont pas toujours. Les images du cerveau sont des données complexes redevables du contexte technique et théorique de production. Dans une enquête précédente auprès des neuroscientifiques (Anichini, 2018), nous avons observé que le type de machine utilisée, le site d'acquisition, les consignes livrées au sujet lors du scan, sont autant de variables qui peuvent rendre les données hétérogènes. Leur qualité n'est pas toujours assurée, et plusieurs images du cerveau contenues dans les bases de données ne sont pas utilisables. De plus, les données, doivent

la plupart du temps être ultérieurement traitées pour faire l'objet d'usages spécifiques, pour être adaptées par exemple, à des logiciels particuliers selon les objectifs des chercheurs. L'utilisation des données se complique par l'absence d'un système d'annotation et d'un mode d'organisation standardisé.

La place de la théorie et du scientifique dans la production et le traitement des données sont deux autres facteurs qui sont évoqués dans les discours pour opposer la pratique expérimentale au *data-mining*. La formulation des hypothèses qui est préalable à la réalisation d'une expérience, semble restreindre les possibilités offertes par les données elles-mêmes et empêcher l'émergence d'une description plus fiable des mécanismes biologiques. Une démarche plus pragmatique, basée sur le *data-mining*, est pour les scientifiques interrogés plus susceptible d'aboutir à des résultats moins biaisés et de répondre plus rapidement aux contraintes posées par la pratique clinique. Ce cadre épistémologique épouse les objectifs de la recherche dite « translationnelle » (ou appliquée) et l'élaboration d'outils diagnostiques ou thérapeutiques dans le cas des maladies neurologiques. Les neuro-informaticiens qui prônent cette approche, se décrivent souvent comme des *outsiders* face à un contexte où l'étude de laboratoire reste, pour eux, le dispositif dominant, au niveau matériel et symbolique :

« Beaucoup des avancées sont dues à des analyses exploratoires qui ont mauvaise réputation en neurosciences classique : quand tu dis qu'un truc est exploratoire en gros il est à peine digne d'être publié voire il n'est pas digne d'être publié en fait. Mais quand tu regardes les trucs les plus gros dans les dix ans qui se sont écoulés c'était avec des techniques type *clustering* ou *independent component analysis* qui sont des analyses exploratoires. En fait, je pense qu'on est très très très loin d'avoir des bonnes hypothèses suffisamment pour pouvoir vraiment aller comprendre ce qui se passe »

Pierre est responsable d'un centre d'imagerie. Impliqués dans la conception de logiciels de traitement de données cérébrales issues de diverses techniques, il mentionne l'apparition de méthodes prometteuses qui visent la découverte des marqueurs cérébraux de la maladie d'Alzheimer. Les « modèles » existant n'étant pas en mesure de rendre compte de la « réalité », une démarche inductive et un changement d'échelle

sont pour lui indispensables. Dans une logique pragmatique, faute d'une compréhension des facteurs qui rentrent en jeu dans le déclenchement de la maladie, il évoque la possibilité d'identifier des marqueurs précoces parmi des vastes quantités de données. Le but est de pouvoir reconnaître, à terme, les sujets « à risque ».

Pour Marc, l'exploration des données aboutit à une « description », considérée en opposition à une démarche à visée explicative, la première étant pour lui plus efficace :

« C'est juste qu'en terme de la démarche scientifique habituelle si tu fais des hypothèses, tu as un modèle, tu valides ton modèle et ça c'est intellectuellement élégant alors que quand tu utilises des techniques d'analyse de données pour juste montrer la structure des données ça c'est pas élégant, mais moi je pense qu'une grosse partie des avancées scientifiques à venir viennent de la 2e catégorie. »

Cette opposition entre *exploration* et *expérimentation*, au centre de la plupart des discours, ne se répercute pas sur le travail scientifique. Elle est le symptôme d'un discrédit de plus en plus important de la place de la théorie dans la production de la connaissance alors qu'en pratique la « neutralité » théorique de l'exploration des données est loin d'être confirmée par l'observation du travail. D'abord, dans la phase de « recueil » et de sélection des données, les scientifiques font des choix quant aux paramètres d'acquisition, aux groupes d'images qui sont censées représenter une catégorie d'individus (les « autistes », les « schizophrènes », les sujets « sains...»). Ensuite, les bases de données véhiculent aussi des classifications particulières, qui, par exemple, répartissent les données selon des critères diagnostiques particuliers. Ces observations vont dans le sens du constat de la philosophe Sabina Leonelli, qui remarque comment, dans la recherche *data-driven* ou *data-intensive*, certains outils qui permettent la standardisation des données et leur circulation, comme les bio-ontologies dans le domaine de la biologie, fonctionnent en tant que « théories classificatoires ». De la même manière les bases de données, véhiculent une organisation des informations qui n'est pas neutre (Bowler, Leigh Star, 1999). Enfin, les algorithmes implémentés par le logiciel utilisé pour traiter les images sont souvent porteurs de modélisations spécifiques du cerveau au prisme desquelles les résultats sont produits. Mais on a vu que, au-delà

de la « charge » théorique des technologies utilisées pour la production et le traitement des données dont on vient de discuter, les chercheurs lors des explorations peuvent aussi sélectionner les résultats selon qu'ils soient ou pas « significatifs » en fonction de certaines prédictions (Anichini, 2017, 2018). Ces stratégies mises à l'œuvre en partie à cause des contraintes de publication, peuvent aussi orienter l'attention vers certains résultats lors de la démarche exploratoire.

Malgré l'émergence de nouvelles manières de penser la coexistence des deux traditions scientifiques<sup>4</sup>, la neutralité théorique devient un pilier de l'objectivité scientifique, et elle est attribuée à des méthodologies de traitement automatique de type *machine learning* appliquées aux neurosciences. Marc m'explique que les algorithmes peuvent « révéler » des marqueurs cérébraux dont la détection échappe aux experts humains. Les développeurs valorisent l'automatisation des traitements en raison de la moindre intervention de l'humain dans le processus et bien que les méthodes ne conduisent pas à une meilleure compréhension de la maladie, elles sont mises en avant comme des outils prédictifs. Malgré l'aveuglement de ce mode opératoire quant aux raisons expliquant les marqueurs identifiés, les développeurs valorisent ces outils en raison de leur capacité à appuyer des décisions :

« Moi si aujourd'hui j'avais une série d'examen et que j'étais capable de dire : vous, vous avez 99 % de chance de développer une démence Alzheimer en 3 ans ça c'est quelque chose qui aurait énormément de valeur même si je suis incapable de dire qu'est-ce qui dans les images permet de dire que vous allez développer Alzheimer, ça c'est un exemple de *machine learning*, « boîte noire » : ça donne une réponse, une prédiction potentiellement beaucoup plus fiable de ce qu'un humain est capable de faire aujourd'hui. Mais on n'est pas forcément capable de comprendre pourquoi on en arrive à cette conclusion-là<sup>5</sup>... »

<sup>4</sup> Voir : Bowker, 2010, Smalheiser 2002 ; Kell and Oliver 2003 ; Waters K., 2007, Strasser, 2011 ; Keating and Cambrosio 2012 ; Leonelli 2012 ; O'Malley, 2007 ; Ratti E., 2015.

<sup>5</sup> Concernant la nature des sciences computationnelles, les philosophes ont commencé à parler d'« opacité épistémique » (Humphreys, 2009) pour désigner l'impossibilité humaine de comprendre la totalité des opérations effectuées par un ordinateur.

La science des données impose une nouvelle définition de la pathologie où les régularités empiriques, détectées sur des grandes quantités de données conduisent à appréhender la maladie mentale autrement. Les profils pathologiques sont élaborés à partir d'une détection automatique des traits structurels (épaisseur corticale, volume de l'hippocampe) et d'une relation spécifique entre plusieurs types de données (images du cerveau, informations sur le génotype, informations démographiques). Ces algorithmes pensés pour analyser les individus « à risque », identifier le stade de la maladie ou établir un diagnostic, commencent à être de plus en plus orientés vers la prédiction des phénomènes. Dans le contexte de l'analyse des données, le rôle des mathématiques évolue et sa fonction se redéfinit autour de la description et la prédiction au détriment de la compréhension, entendue comme résultat d'une interprétation théorique (Panza *et al*, 2011).

### Reproductibilité versus Réplication

La neuro-imagerie est un domaine particulièrement touché par le problème de la reproductibilité (Abbot, 2009 ; Bennet, Miller, 2010). Il n'est donc pas très surprenant que les développeurs se sentent responsables, dans leur travail autour des infrastructures numériques de partage et d'outils d'analyse d'images, d'une résolution progressive de cette « crise ». Pour eux, dans un avenir proche, les technologies seront en mesure de contraindre les chercheurs vers une standardisation des données, à un partage de plus en plus inévitable des procédures de traitement. Certaines pratiques de traitement jugées trop variables et dont la portée statistique est douteuse – et de plus en plus apparentées à la *small science* – sont attribuées à un stade d'avancement des technologies encore embryonnaire. On attribue aux technologies un rôle « disciplinaire », où le partage et le contrôle des données seraient graduellement assurés par les laboratoires *via* les outils dont ils disposent.

Dans la production des résultats en neuro-imagerie, des pratiques de traitement *ad hoc* sont toujours possibles. Quand ils génèrent une carte fonctionnelle du cerveau, par exemple, les chercheurs ont le choix entre plusieurs méthodes de traitement qui aboutiront à des résultats différents, au niveau des activations – qui peuvent se révéler plus ou moins fortes – et au niveau de leur localisation. Dans un contexte compétitif, cette

offre de « pipelines » (les chaînes d'opérations effectuées sur les données) permet la comparaison des résultats possibles et éventuellement la sélection de ceux qui concordent le mieux avec les hypothèses du chercheur. C'est ce que les scientifiques appellent *P-Hacking* qui consiste à choisir et rendre publique seulement les résultats statistiquement significatifs en fonction des prédictions de départ. Gérard m'explique :

« donc en fait aujourd'hui c'est pas juste le choix entre 4 pipeline il y a des dizaines de milliers de méthodes pour traiter les mêmes données et qui vont toutes donner des résultats différents donc cela pose déjà des problèmes statistiques (...) si tu peux traiter tes données avec des dizaines de milliers de méthode différentes, tu peux peut-être influencer la chance... autrement dit : essayons avec peut-être pas 10 000 mais 14 méthodes différentes et puis s'il y en a deux qui ont des résultats positifs prenons ces deux-là et publions ça »

Pour lui, la solution c'est non seulement de mettre le code à disposition des autres scientifiques mais de le documenter et de rendre tous les éléments nécessaires à la reproduction des analyses. En fait la parfaite reproduction des analyses dépend de nombreux facteurs comme le type de méthode mathématique utilisée, le choix des paramètres de la méthode, la manière dont le logiciel implémente la méthode, le jeu de données utilisées mais aussi le système d'exploitation de l'ordinateur et la version des logiciels utilisés<sup>6</sup>. L'objectif des *data scientists* est alors d'amener les chercheurs à rendre publics données et traitements pour pouvoir reproduire les résultats en ligne.

Mais l'évaluation de la qualité des résultats semble être de plus en plus confinée à la phase de traitement de données et cela se répercute sur la définition de la reproductibilité. En neuro-imagerie c'est celle qui est proposée par Peng (2011) qui a été retenue et qui a été adoptée par COBIDAS (Committee on Best Practices in Data Analysis

and Sharing) organisme créé en 2014 par l'OHBM (Organization for Human Brain Mapping) pour élaborer des recommandations quant aux conduites de recherche et de partage dans l'étude du cerveau. Peng décrit la reproductibilité dans la science computationnelle comme étant limitée à la vérification des résultats à travers la répétition des analyses sur les mêmes données. Pour lui la reproductibilité remplace la « culture » de la réplication, cette dernière étant une répétition complète de la chaîne expérimentale pour tester la véracité des observations. La réplication qu'ainsi définie semble mieux s'adapter à la *small science*, n'est pas pour lui envisageable quand la réplication nécessite l'utilisation d'instruments coûteux et de temps longs. Pour Peng la reproductibilité est alors cantonnée à la répétition des traitements sur les données suite au partage de celles-ci ainsi que du code informatique. Gérard mentionne également cette différenciation :

« Il faut distinguer entre réplication et reproductibilité... réplication c'est arriver à la même conclusion en reproduisant l'expérience complète (...) Pour la reproductibilité on parle des mêmes données, les mêmes pipeline, avec les mêmes paramètres (...) je pense vraiment que c'est nécessaire de pouvoir reproduire pour faire avancer les choses... c'est aussi une garantie de savoir que d'autres peuvent reproduire ce que tu as fait, contre les bug et la fraude... »

On comprend que les deux démarches sont distinctes et qu'une étude reproductible n'est pas forcément replicable, la phase d'acquisition de données n'entrant pas en compte dans la reformulation des analyses. Cela nous conduit à quelques remarques : en premier lieu, la reproductibilité dans les neurosciences commence à être définie au prisme des standards de validation des résultats posés par les sciences computationnelles. Celles-ci réorientent et restreignent la définition de la reproductibilité autour du partage des données et du code. Ici, l'étape importante dans la vérification est l'analyse des données. Les données ne sont donc pas questionnées en tant que telles, vu qu'il n'est pas question de les réacquérir en suivant le même protocole. Dans les discours, la question de l'intégrité scientifique est fortement associée à celle de la reproductibilité. Cette dernière est censée entraîner une diminution des fraudes ou des pratiques douteuses et aboutir à une amélioration de la qualité des connaissances. Mais la reproductibilité de la

<sup>6</sup> Voir : Mackenzie-Graham et al., Provenance in neuroimaging, *Neuroimage*, 2008 ; 42 : 178-195 ; Gronenschild et al., The Effects of FreeSurfer Version, Workstation Type, and Macintosh Operating System Version on Anatomical Volume and Cortical Thickness Measurements. Hayasaka S, editor. *PLoS One*. 2012 ; Glatard T, et al. Reproducibility of neuroimaging analyses across operating systems. *Front Neuroinform. Frontiers* ; 2015 ; 9.

phase d'analyse ne peut pas garantir l'absence de pratiques de p-hacking, c'est-à-dire d'une sélection des pipelines de traitement visant à aboutir à un certain résultat. Cela étant antérieure à l'analyse, la transparence ne joue pas en faveur d'une conduite plus « honnête ». En deuxième lieu, les développeurs renvoient le problème d'une crise de reproductibilité des résultats à une solution technologique. Selon eux en fait, ce sont les infrastructures permettant de stocker et partager les données ainsi que de reproduire les traitements, qui rendront la connaissance plus fiable. À cet idéal se heurte le possible détournement des technologies auxquelles les chercheurs peuvent faire appel pour aboutir à des résultats « significatifs ». Cet usage des technologies reflète les tensions structurelles du système où la compétition qui régit l'acquisition du capital matériel et symbolique cohabite avec l'impératif du partage désintéressé. Enfin il faut noter que si les développeurs voient la reproductibilité computationnelle et l'obligation de partager les données et les traitements comme des réponses à la crise de confiance, elles apparaissent plutôt comme un symptôme de celle-ci. Dans les discours, la transparence agit en tant qu'injonction morale et est utilisée de plus en plus dans la construction de la réputation scientifique. Cette volonté de contrôle accrue sur les agissements des chercheurs atteste, voire renforce, une fragilisation de la confiance dans la science.

Pour les scientifiques interrogés, les infrastructures numériques conçues pour partager et reproduire les analyses en ligne, semblent incarner et garantir l'idéal de l'universalisme. La possibilité de reproduire des explorations dans le *cloud* représente l'espoir d'un affranchissement des conditions matérielles qui peuvent entraver la reproductibilité des résultats :

« (Aujourd'hui) je fais les analyses sur mon ordinateur avec cette version du logiciel et c'est vrai que si je mets à jour le logiciel oups ça marche plus, je ne peux même plus partager mes données avec mon collègue parce que lui tourne sur Windows et moi sur Linux....Mais ça, ça va disparaître parce que la technologie va nous permettre de nous affranchir de ces carcans et un moyen de le faire c'est d'avoir des plateformes dans le nuage parce que chacun aura accès aux mêmes plateformes... »

Les pratiques témoignent de la difficulté des chercheurs à embrasser de tels scénarios. Des

questions éthiques et légales concernant l'utilisation secondaire des données d'imagerie ne sont pas encore résolues et entravent leur stockage et leur mise à disposition via des plateformes publiques. Au Canada, en absence de protocoles standardisés de partage, il n'y a pas encore de consensus quant aux normes à adopter pour la conservation des données dans le domaine médical. Les chercheurs peuvent faire face à des divergences entre deux comités d'éthiques qui évaluent leur projet et qui peuvent exprimer des avis conflictuels sur les modalités d'application des normes. En conséquence, une situation paradoxale s'installe : si d'un côté, l'accès aux données brutes commence à devenir une condition d'acceptation pour certains journaux en neurosciences et à un gage d'intégrité scientifique (NRC, 2003), de l'autre côté, le manque d'un cadre juridique et éthique unifié empêchent les chercheurs de partager leurs données.

## Conclusion

Nous avons analysé les discours des *data scientists* pour faire ressortir les tensions qui traversent le domaine de la neuro-imagerie et qui accompagnent une réorientation institutionnelle, technologique et épistémologique dans les sciences du cerveau. Les développeurs qui sont engagés dans la conception d'infrastructures pour le partage, la standardisation et le traitement de grands volumes de données d'imagerie, sont porteurs d'idéaux qui touchent l'intégrité et les vertus scientifiques d'un côté et les modalités d'investigation et de découverte de l'autre. Nous avons abordé trois questions au travers desquels le thème de la rupture se dégage : *le partage des données, la production des résultats, la vérification des connaissances.*

Quant à la première question, si les développeurs expliquent l'échec d'une mise à disposition des données par une mauvaise adaptation des chercheurs aux changements, ceux-ci sont confrontés à des difficultés techniques, sociales et économiques face au partage du produit de leur recherche. Autant le manque d'outils de standardisation des données que la difficile identification des bénéfices procurés par le partage, renforcent les réticences des chercheurs et compliquent leur travail quotidien. À cela s'ajoutent les enjeux de réputation qui sont amplifiés par les nouvelles plateformes de partage.

Concernant la deuxième question, à savoir les modes de production du savoir, l'opposition entre l'expérience de laboratoire et les analyses dites « secondaires » structure fortement les propos des *data scientists*. La neutralité théorique des explorations des bases des données et l'identification automatique de régularités empiriques conduit à repenser l'articulation entre expertise humaine et procédures automatisées dans la définition du « normal » et du « pathologique ». De plus en plus conçus comme des outils prédictifs, les algorithmes sont utilisés dans l'élaboration des diagnostics et la mise au point de traitements thérapeutiques dans le cas des maladies neurodégénératives. La détection des individus « à risque » à travers l'analyse des images cérébrales répond à la tendance d'un affaiblissement des catégories en faveur d'une personnalisation de la statistique (Cardon, 2015).

Enfin nous avons abordé la question de la reproductibilité computationnelle, qui semble, dans les discours, baliser la voie vers laquelle les pratiques scientifiques devraient confluer. Dans la nouvelle définition de la reproductibilité, les traitements sont testés en ligne mais les conditions expérimentales d'acquisition des données brutes ni le contexte théorique et technique dans lequel

**“Ces idéaux –le partage, la fin de la théorie, la neutralité des données - sont parfois bafoués par les « normes pratiques » qui orientent le travail quotidien des chercheurs.”**

celles-ci sont stockées, diffusées et classées ne sont questionnées. Ces idéaux –le partage, la fin de la théorie, la neutralité des données - sont parfois bafoués par les « normes pratiques » qui orientent le travail quotidien des chercheurs mais aussi des *data scientists*. Par exemple concernant le partage, si pour Rouvroy : « l'argument suivant lequel « qui n'a rien à cacher n'a rien à craindre de la surveillance », ajouté au confort de l'immédiateté, aux vertus de l'interaction et à la valorisation de l'exposition personnelle l'emporte largement sur les réticences au dévoilement de la vie privée et de l'intimité » (Rouvroy A., Berns T., 2010 : 90), on voit dans le cas des sciences, que la défense d'un certain idéal de transparence -qui fait écho aux impératifs mértoniens du désintéressement et du communalisme -, n'est pas incompatible avec une utili-

sation stratégique du partage. Casilli (2013), dans un autre champ, celui des réseaux sociaux, relève de quelle façon la prétendue « abolition de la vie privée » sert l'idéologie véhiculée par les responsables des plateformes comme Facebook qui agiraient en tant qu' « entrepreneurs de morale » (Becker, 1973), en imposant les normes-clé de la sociabilité en ligne. Mais suite au constat d'un refus des publics à se conformer à ces normes et de l'existence d'initiatives visant à garantir la protection de données personnelles, Casilli (2013) fait remarquer que « le discours des entrepreneurs de morale s'oppose aux pratiques des usagers. ». Pour certains scientifiques aussi, le dévoilement stratégique d'informations est fonctionnel à la création d'une *identité numérique* [Georges 2009, Cardon, 2008, Casilli, 2013]. La communication des informations de la part des individus correspond alors à une gestion spécifique de leur « capital social » dont attestent les pratiques. Comme nous l'avons déjà constaté dans nos recherches précédentes (Anichini, 2018) les infrastructures numériques comme les bases de données, incarnent l'*ethos* scientifique invoqués par Mer-

ton (1973[1942]) tout en laissant, en pratique, des possibilités de contournement de ces normes pour favoriser des espaces de réussite individuelle. Les prati-

ques témoignent également de frictions existantes entre deux économies morales (Strasser 2011), chacune desquelles oriente la production des résultats, la vérification des connaissances, l'acquisition du capital social et scientifique. En effet les normes véhiculées par la science des données se superposent, à celles de la tradition expérimentale dans un équilibre parfois fragile. Pour nuancer la portée idéologique des technologies dans les sciences, il est important alors de s'intéresser aux formes spécifiques d'appropriation des normes de la transparence et du partage. Ces normes sont façonnées par les contraintes économiques, techniques et sociales que nous avons commencé à esquisser et qui attestent des frictions entre différents cadres normatifs de production des connaissances.

## Remerciements

Je remercie la Fondation Fyssen pour son soutien et sans laquelle cette recherche n'aurait pas pu voir le jour. Je remercie le Cirst et le LabCMO de m'avoir accueillie pour la réalisation du post-doctorat. Je remercie tout particulièrement la professeure Florence Millerand, pour son suivi attentif et ses conseils qui ont permis d'approfondir et préciser mes réflexions.

## Bibliographie

- Abbott, A. (2009). Brain imaging studies under fire. *Nature News*, 457(245)
- Allen J.F., (2001) Bioinformatics and discovery : induction beckons again, *Bioessays*, 2, 104-107
- Anichini G., (2018), La fabrique du cerveau : Les dessous d'un laboratoire de neuro-imagerie, Editions Matériologiques
- Anichini G., Carraro F., Geslin P., Guille-Escuret G., (2017), Savoirs techniques et recherches scientifiques : complémentarités nécessaires et concurrences croissantes, ISTE Editions
- Anichini, G. (2013), Quand c'est la science qui bricole, c'est du sérieux : Bricolage d'objets et d'images dans le domaine des neurosciences, *Techniques & Culture*, 61(2), 212-235
- Becker H. S., 1973, *Outsiders : Studies in the Sociology of Deviance*, The Free Press
- Bennett, C. M., Miller, M. B. (2010), How reliable are the results from functional magnetic resonance imaging ?, *Annals of the New York Academy of Sciences*, 1191, 133-155.
- Boekel W. *et al.*, (2015), A purely confirmatory replication study of structural brain-behavior correlations, *Cortex*, 66, 115-133
- Bowker G.C., Leigh Star S., (1999), *Sorting Things Out. Classification and Its Consequences*, The MIT Press
- Cardon D., (2015), À quoi rêvent les algorithmes. *Nos vies à l'heure des Big Data*, Seuil
- Cardon, D., (2008), Le design de la visibilité : un essai de cartographie du web 2.0, *Réseaux*, 152, 93-137.
- Casilli A., (2013), Contre l'hypothèse de la « fin de la vie privée », *Revue française des sciences de l'information et de la communication* [En ligne], 3, mis en ligne le 31 juillet 2013, consulté le 08 décembre 2017
- Dagiral É. & Parasie S. (2017), La « science des données » à la conquête des mondes sociaux. Ce que le « Big Data » doit aux épistémologies locales, in P.-M. Menger & S. Paye (dir.), *Big data et traçabilité numérique. Les sciences sociales face à la quantification massive des individus*, collection « Conférences du Collège de France », Paris, Collège de France, p. 85-104.
- Eklund A., Nichols T.E., Knutsson H., (2016), Cluster failure : Why fMRI inferences for spatial extent have inflated false-positive rates, *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 113, 7900-7905.
- Fanelli D., (2012), Negative results are disappearing from most disciplines and countries, *Scientometrics*, 90, 891-904
- Georges F., (2009), Représentation de soi et identité numérique. Une approche sémiotique et quantitative de l'emprise culturelle du web 2.0, *Réseaux*, 154(2), 165-193
- Glatard T, *et al.*, (2015), Reproducibility of neuroimaging analyses across operating systems, *Frontiers in neuroinformatics*, 9, 1-12
- Gronenschild *et al.*, (2012), The Effects of Free-Surfer Version, Workstation Type, and Macintosh Operating System Version on Anatomical Volume and Cortical Thickness Measurements, *PLoS One*, 7(6).
- Humphreys P., (2009), The Philosophical Novelty of Computer Simulation Methods, *Synthese*, 169 (3), 615-626
- Leslie K. J., Loewenstein G., Prelec D., (2012), Measuring the Prevalence of Questionable Research Practices with Incentives for Truth-telling, *Psychological Science*, 23, 5, 524-532
- Keating P., Cambrosio A., (2012), Too Many Numbers : Microarrays in Clinical Cancer Research, *Studies in History and Philosophy of Biological and Biomedical Sciences*, 43 (1), 37-51
- Kell D. B., Oliver S.G., (2003), Here Is the Evidence, Now What Is the Hypothesis ? The Complementary Roles of Inductive and Hypothesis-Driven Science in the Post-genomic Era, *BioEssays : News and Reviews in Molecular, Cellular and Developmental Biology*, 26 (1), 99-105.
- Leonelli S., (2012), Classificatory Theory in Data-intensive Science : The Case of Open Biomedical Ontologies, *International Studies in the Philosophy of Science*, 26 : 47-65

- Leonelli S., (2016), *Data-centric biology : A philosophical study*, University of Chicago Press
- Mackenzie-Graham *et al.*, Provenance in neuroimaging. *Neuroimage*. 2008 ; 42 : 178-195 ;
- Merton, R. K. (1973 [1942]). The Normative Structure of Science. In N. W. Storer (Ed.), *The Sociology of Science* (pp. 267-278). Chicago : University of Chicago Press.
- Millerand F., (2011), Le partage des données scientifiques à l'ère de l'e-science : l'instrumentation des pratiques au sein d'un collectif multidisciplinaire, *Terrains & travaux*, 1, 18, 215-237
- [NRC] National Research Council, (2003), *Sharing Publication-related Data and Materials : Responsibilities of Authorship in the Life Sciences*. Washington (DC) : National Academies Press, Committee on Responsibilities of Authorship in the Life Sciences
- O'Malley M.A., (2007), Exploratory Experimentation and Scientific Practice : Metagenomics and the Proteorhodopsin Case, *History and Philosophy of the Life Sciences*, 29(3), 337-360
- Panza M., Napoletani D., Struppa D. (2011), Agnostic Science. Towards a Philosophy of Data Analysis, *Foundations of Science*, 16(1), 1-20
- Peng R.D., (2011), Reproducible Research in Computational Science, *Science*, 334(6060), 1226-1227
- Ratti E., (2015), Big data biology : Between eliminative inferences and exploratory experiments, *Philosophy of Science*, 82 (2), 198-218
- Rouvroy A., Berns T., 2010, Le nouveau pouvoir statistique. Ou quand le contrôle s'exerce sur un réel normé, docile et sans événement car constitué de corps « numériques »..., *Multitudes*, 1(40) : 88-103
- Strasser B., (2011), The Experimenter's Museum : GenBank and the moral economies of biomedicine, *ISIS*, 102, 1, 60-96
- Vul *et al.*, (2009), Puzzlingly High Correlations in fMRI Studies of Emotion, Personality, and Social Cognition, *Perspectives on Psychological Science*, 4(3), 274-290
- Waters K., (2007), The Nature and Context of Exploratory Experimentation : An Introduction to Three Case Studies of Exploratory Research, *History and Philosophy of the Life Sciences*, 29(3)

## Attirer la prospérité. Corps lourds, corps amplifiés (Bolivie)

Laura FLETY

*Post-doctorante Labex Création, Arts, Patrimoines Rattachée à l'Institut interdisciplinaire d'anthropologie du contemporain (UMR 8177, EHESS)*

### Résumé

Cet article interroge la nature du lien entre corps, artefacts et prospérité dans une danse andine urbaine appelée *morenada*. Celle-ci est exécutée pour la célébration du Christ protecteur de la ville de La Paz, en Bolivie, par une communauté d'artisans et de commerçants issus de la migration indigène aymara. Par différents processus esthétiques les danseurs-dévots élaborent des « corps-objets » pesants, amplifiés et ostentatoires, afin d'attirer la fortune. Comment actions, qualités des corps et propriétés sensibles des artefacts concourent-elles à capter une richesse potentielle, individuelle et collective ? A travers une ethnographie des langages corporels, il s'agira d'interroger la création d'un prototype de la prospérité.

### Mots clefs

Danse, corps, artefacts, Andes, Bolivie, dévotion, richesse

## Attracting prosperity Heavy bodies, amplified bodies (Bolivia)

### Abstract

This article investigates the nature of the link between body, artefacts and prosperity in an urban Andean dance called *morenada*. It is performed at the celebration of Christ the Protector of La Paz, Bolivia, by a community of artisans and traders formed by Aymara indigenous migrants. Through different aesthetic processes, the devotees and dancers elaborate heavy, magnified and ostentatious 'bodies-objects' in order to attract good fortune. How do actions, the qualities of bodies and the sensible properties of artefacts contribute to the acquisition of potential wealth, both individual and collective ? Through an ethnography of body languages, this article explores the creation of a prototype of prosperity.

### Keywords

Dance, Body, Artefacts, Andes, Bolivia, Devotion, Prosperity

**D**ans les grandes villes boliviennes, les nombreux cultes dédiés aux vierges et saints patrons catholiques prennent la forme de somptueux cortèges rassemblant plusieurs milliers de danseurs et musiciens. A La Paz, la grande célébration annuelle dédiée à Jesús del Gran Poder, le Christ protecteur de la ville, se déroule le samedi précédant la Sainte-Trinité<sup>1</sup>. Comme de nombreux Christs dans les Andes, Jesús del Gran Poder est un « objet-sujet » agissant sur les fidèles qui entretiennent avec lui une relation d'offrande rituelle (Barcelos Neto, 2008). La danse est alors conçue comme une activité que l'on doit et que l'on donne au Christ, un objet d'échange qui permet d'attirer ses faveurs. A travers un pacte appelé *promesa* (vœu) chaque fidèle s'engage à danser trois années consécutives. La danse et toute sa matérialité – masques, ornements et costumes – ne constitue pas uniquement un registre expressif, c'est sa dimension performative<sup>2</sup>, sensible et motrice (Beaudet, 2010 ; Sklar, 1991) qui nous intéresse ici tout particulièrement. Comment la danse devient-elle un outil rituel efficace pour attirer sur soi, et sur tous, la prospérité ?

La littérature andiniste portant sur les pratiques religieuses des Aymaras<sup>3</sup> en Bolivie s'est concentrée sur le monde indigène, délaissant généralement le champ urbain. On peut néan-

<sup>1</sup> Représenté aujourd'hui à La Paz par une image conventionnelle du Christ, Jesús del Gran Poder (Jésus de la Grande Puissance) a initialement été peint sous la forme d'un Christ à trois visages, évoquant la Sainte Trinité (Gisbert, 2010). L'image fut déclarée non conforme au rite catholique dans les années 1930 et repeinte afin de cacher les deux têtes latérales.

<sup>2</sup> Les études sur la performance (Schechner ([2002] 2013) invitent à penser la manière dont la pratique chorégraphique est génératrice d'expériences transformatrices.

<sup>3</sup> Les Aymaras font partie des principaux groupes linguistiques de Bolivie avec les Quechuas et les Guaranís. La population indigène aymara vit majoritairement autour du lac Titicaca et La Paz et El Alto sont les principales villes qui accueillent les migrants de cette zone. La population aymara occupe également les territoires andins de la partie péruvienne de l'Altiplano et le nord du Chili.



**Figure 1** : Danseur de *morenada* appelé le « Super Achachi », « Super Ancêtre », (La Paz, Bolivie).

moins citer les travaux pionniers de X. Albó & M. Preiswerk (1986), qui interrogent la nature de la foi chrétienne dans les discours des migrants aymaras de La Paz, et les recherches plus récentes<sup>4</sup> de G. Guaygua et *al.* (2008) qui explorent le rôle de la religion catholique dans les processus de construction de la différenciation sociale, chez la population aymara urbaine. Enfin, les travaux de N. Tassi (2010, 2012) questionnent le lien complexe qu'elle tisse entre matérialité, commerce et religion. Dans les processions dansées, tous les éléments accumulés sur les corps des pratiquants mettent en scène une forme d'excès et de multiplication matérielle qui permettrait de capter les faveurs du Christ. Pour faire prospérer leurs commerces, les Aymaras urbains attirent « la chance » (*suerte*) par leurs performances matérielles et corporelles (Tassi, 2012 ; Fléty, 2015).

<sup>4</sup> Voir également Spedding (2008).

Parmi toutes les danses exécutées lors de la célébration au Christ Gran Poder, la *morenada* est qualifiée de danse « lourde » de la fête, en allusion au poids des costumes, entre dix et vingt kilos, portés par les danseurs<sup>5</sup> durant les six heures de parcours des confréries (*fraternidades*) qui traversent la ville. Cette danse met en scène un bataillon de *morenos* (littéralement « ceux qui ont la peau foncée ») dont la cadence est lente, le pas répétitif et fatigué. Cette performance s'ancre dans des pratiques sensori-motrices tout à fait spécifiques : une surenchère visuelle, des corps pesants et alimentés par l'alcool, une richesse ornementale portée par des danseurs extenués.

L'attention portée aux « configurations du sensible », c'est-à-dire les sens, les perceptions, les sensations, les émotions et les imaginaires qui soutiennent et modélisent les pratiques religieuses (Cohen, Kerestezi et Mottier, 2017), nous amène à appréhender le corps et les matières avec lesquelles il interagit (Warnier 1999, 2000) comme un pilier fondamental de l'expérience rituelle.

Ce que l'on peut appréhender comme la matérialité de la danse *morenada* relève d'une panoplie d'artefacts tels masques, plumes, sceptres, crécelles<sup>6</sup> et costumes-carapaces, principalement élaborés et portés dans le contexte dévotionnel des fêtes patronales. Cette matérialité joue un rôle central dans la danse et plus largement

dans l'acte dévotionnel. S'ils ne sont pas considérés en soi comme proprement « rituels », ces artefacts façonnent des « personnages-objets » définis par une dimension extra-ordinaire, une forte ambiguïté sémantique et un registre kinesthésique relevant de l'amplification et de la pesanteur.

L'approche matérielle des pratiques religieuses<sup>7</sup>, ses composantes gestuelles<sup>8</sup> et plus généralement l'analyse des modes d'engagement du corps dans les activités culturelles nous permet de comprendre comment surgit un « régime collectif de sens » (Cohen, Kerestezi et Mottier, 2017 : 1) faisant de l'expérience religieuse non seulement une expérience individuelle et intime mais partagée et « donnée à voir ».

Dans les contextes rituels des Andes, la puissance du son et de la musique, l'abondante consommation d'alcool et le déploiement collectif des corps par la danse<sup>9</sup> apparaissent de manière récurrente, tant dans le monde rural qu'urbain (Martínez, 2002, 2009 ; Fléty, 2015). Dans cet article<sup>10</sup>, j'interrogerai d'une part les qualités corporelles et matérielles qui modèlent la danse *morenada*. D'autre part, je montrerai qu'au-delà de la relation qu'elle acte avec le Christ, le type de corporéité qu'elle construit dépasse le cadre dévotionnel de cette fête patronale. Charger, amplifier et activer le corps, forment une trilogie d'actions/sensations primordiales qui renvoie à la construction d'un « Prototype de la prospérité », une modalité corporelle, esthétique et rituelle, qui appelle la fortune.

<sup>5</sup> Les danseurs de *morenada* sont majoritairement issus de la migration indigène aymara de première et deuxième génération et se sont intégrés à la société urbaine en développant une économie informelle très dynamique autour du commerce et de l'artisanat. Ils proviennent des villages et des communautés indigènes des provinces d'Ingavi, Omasuyos ou Pacajes du département de La Paz, aux alentours du lac Titicaca, entre la frontière de la Bolivie et du Pérou. Les plus âgés d'entre eux parlent encore les langues indigènes (généralement l'aymara mais aussi parfois le quechua). Installés depuis plusieurs dizaines d'années dans les anciens faubourgs indigènes du nord-ouest de La Paz, ils appartiennent aux couches supérieures de la population migrante.

<sup>6</sup> La crécelle est un idiophone en bois par raclement. Elle est constituée d'un manche qui sert de poignée et d'une roue dentée dont la rotation autour d'un axe produit un son crépitant et puissant.

<sup>7</sup> Pour une synthèse de cette approche voir Cohen & Mottier (2016).

<sup>8</sup> Voir par exemple l'analyse des gestes culturels à l'époque chrétienne médiévale dans le travail de Schmitt (1990).

<sup>9</sup> Il s'agit là d'une recherche constante de saturation sensorielle qui caractériserait le rituel andin (Classen, 1990 ; Martínez, 2009).

<sup>10</sup> Les données de cet article sont issues d'un long terrain ethnographique (2008-2012) réalisé au sein des confréries de danseurs de *morenada* de La Paz, pour mon doctorat d'ethnologie (Fléty, 2015) et d'un terrain complémentaire réalisé en janvier et février 2017 avec l'aide de la Fondation FYSSEN.



Figure 2 : Danseur *moreno*.

### Des qualités ambivalentes ou la marque du surnaturel

L'origine et les significations attachées à la *morenada* sont controversées et font l'objet d'un débat dominé par des intérêts régionalistes. Si les écrits folkloristes<sup>11</sup> ont longtemps affirmé qu'elle représentait la souffrance des esclaves noirs qui travaillaient dans les mines de Potosi pendant l'époque coloniale, de récents travaux<sup>12</sup> l'associent plutôt à la cosmovision andine, en

<sup>11</sup> Par exemple, l'œuvre d'Antonio Paredes Candia (1924-2004), l'un des plus prolifiques écrivains folkloristes boliviens, compile un nombre conséquent de descriptions de plusieurs danses boliviennes rurales et urbaines qu'il présente sous forme de manuel explicatif : origine, dessin du costume, pas et musique exécutée. Les danses y sont présentées comme des formes fixes et immuables et restant isolées des contextes socio-historiques dans lesquels elles sont exécutées.

<sup>12</sup> Voir Cuba & Flores (2007).

soulignant son origine préhispanique ou en affirmant qu'elle est initialement apparue au sein des communautés indigènes aymaras. Enfin, la *morenada* pourrait être assimilée au culte de saint Jacques et aux danses « Maures et Chrétiens ». Ces danses exécutées en Espagne (Andalousie, pays valencien, Aragon) et dans toute l'Amérique coloniale mettaient en scène différents épisodes de la lutte entre Maures et chrétiens. Le personnage du « Maure » ou du « Turc » aurait été progressivement remplacé au XIX<sup>e</sup> siècle par celui du *moreno* (Soux, 2007).

Tant les masques aux expressions hagardes des *morenos* que la présence d'éléments évoquant la domination coloniale – gants blancs, pipe, bâton de commandement, bottes – font effectivement référence à l'univers de l'esclavage et à la souffrance du travail forcé des Noirs qui travaillaient dans les mines de Bolivie. La crécelle, jouée à l'unisson par les danseurs marquerait le rythme lent du pas des esclaves enchaînés.

Ce discours sur la figure d'« esclave noir » qu'incarne le *moreno* reste assez consensuel, que ce soit chez les danseurs ou les écrivains folkloristes boliviens. Néanmoins, lors de la performance dansée, ce personnage révèle aux spectateurs de multiples autres références et sa construction esthétique complexe rend les contours de son identité beaucoup moins saisissables que ne le présente le discours officiel. Si le *moreno* est censé évoquer un esclave, son apparence riche et baroque contraste fortement avec l'image des esclaves dénudés et en haillons que l'on peut retrouver dans d'autres danses de la fête. Il porte à la fois les signes du dominé – expression de la souffrance, yeux exorbités et bouche difforme – et ceux de la domination espagnole – bottes, sifflet et pipe. Il évoque une figure d'esclave tout en portant un vêtement richement brodé et perlé et dont, par ailleurs, les symboles constituent des références au monde indigène : des puissances cosmiques andines comme le Soleil, la Lune ou les Montagnes ; des animaux sacrés tels le crapaud, le condor ou le dragon<sup>13</sup> ; la *wiphala*, drapeau des ethnies indigènes. Il peut

<sup>13</sup> Le dragon est probablement une réinterprétation de l'iconographie du combat de saint Georges terrassant le dragon (Karadimas, 2015 : 38).

avoir la peau noire mais des yeux bleus et une barbe blanche, il porte également une cravate, signe vestimentaire urbain et moderne témoignant de l'ascension socio-économique des danseurs, symbole bien éloigné de l'univers esthétique colonial.

Enfin, le *moreno* et les autres personnages masculins de la danse comme les *Reyes morenos* (Rois *morenos*) ou les *Achachis* (Ancêtres) empruntent simultanément des traits humains, des traits appartenant au monde animal – bec, yeux de chouette, poils, carapace à queue – et des qualités monstrueuses – expression diabolique<sup>14</sup>, langue pendante, dentition proéminente – fusion esthétique à partir de laquelle il devient difficile de déterminer la nature précise de ces personnages. Ils deviennent des hybrides qui transgressent les catégories rationnelles.

En incarnant à la fois le faste et la souffrance, en marquant simultanément la référence à l'époque coloniale et au présent, en jouant le rôle du dominé et du dominant, la figure humaine et non humaine, ces personnages donnent lieu à une série d'interprétations potentiellement contradictoires. Ils synthétisent des états, des statuts ou des temporalités considérés contraires dans la vie ordinaire. Cette juxtaposition et « condensation »<sup>15</sup> d'éléments confèrent aux personnages de la *morenada* un statut extra-ordinaire qui apporte à la danse toute son efficacité rituelle.

En outre, la *morenada* n'est pas une danse narrative, elle ne délivre pas un message explicite aux spectateurs et ne propose aucun scénario intelligible. Elle ne raconte pas, en soi, une histoire. Contrairement à d'autres danses boliviennes, elle ne met pas en scène des divinités du panthéon andin, ne propose pas un récit dansé d'un combat, ne se présente ni comme une satire ni comme un jeu de séduction entre hommes et

femmes. Cette danse fabrique une forme d'opacité sémantique et agit moins par le sens qu'elle véhicule que par la mise en relief d'une sensation, celle de la pesanteur et de la démesure matérielle. Si par leurs qualités ambivalentes, les personnages de la *morenada* s'inscrivent dans le registre du surnaturel, deux autres processus, l'amplification et le chargement du corps, donnent à cette danse son potentiel rituel et activent son pouvoir d'attraction de la fortune.

### Pesanteur, amplification corporelle et jeux gravitaires

Les artefacts de la danse sont animés par les gestes des danseurs. Ce sont bien les qualités de mouvement<sup>16</sup> produites à cet effet qui signent la spécificité de cette performance dévotionnelle. La relation entre le corps du danseur et son costume est ainsi révélée au moment de sa mise en mouvement. Le principal effort fourni par les danseurs de *morenada* s'établit dans un rapport de force constant avec le costume. Les danseurs engagent tout un travail corporel pour porter et repousser constamment ce poids imposé. Ils supportent une charge principalement placée dans la partie haute de leurs corps et doivent redoubler d'effort pour effectuer leur danse, pour rendre visibles leurs gestes, malgré les couches de matières qui les recouvrent. Le corps du danseur est ainsi rendu complètement invisible par les artefacts qu'il porte ; même ses mains sont entièrement recouvertes. L'aspect humain est complètement gommé, le danseur devient la charge qu'il porte.

<sup>14</sup> Celle-ci se caractérise par exemple par des yeux globuleux et injectés de sang, un nez aquilin, détails morphologiques du visage que l'on retrouve dans les masques de la Diablada, « danse des diables », autre danse de la fête de Jesús del Gran Poder. Cette dernière partage avec la *morenada* un même univers sémantique.

<sup>15</sup> L'action rituelle se caractériserait par une « condensation », dans une même séquence, de relations et de modalités d'action antithétiques et ordinairement séparées (Houseman & Severi, 1994 :55).

<sup>16</sup> Les « qualités » des gestes relève de ce que Rudolph Laban a conceptualisé comme l'« expressivité du mouvement » ([1950], 1994). Lors de la description d'une danse, les difficultés subsistent lorsque nous cherchons à nommer non la forme du geste, mais ce qui concerne ses modulations expressives, sa force communicative, ce que l'on peut appeler des « qualités de mouvement ». La chorégraphe américaine Trisha Brown travaillait par exemple cette notion de *qualité de mouvement* avec ses danseurs. Après les avoir tous placés sur une ligne, elle leur demandait de la quitter de façon « soudaine », en « coupant les ponts » avec leurs partenaires. Cette même action était réalisée ensuite de façon « soutenue », en préservant une certaine « qualité de regret » à quitter les autres. Les deux exercices renvoient à la même action motrice mais, modelées par des imaginaires distincts, leurs qualités expressives deviennent opposées.



**Figure 3** : Le danseur « Super Ancêtre », une figure décuplée du *moreno*.

Dans ce costume, le volume est principalement déployé au niveau des épaules et de la tête. Les proéminentes épauettes sont construites verticalement et sur plusieurs niveaux, ce qui donne toute son amplitude au costume dont les formes et proportions transforment complètement celles du corps du danseur. Il s'agit là

d'une version maximale du personnage du *moreno*.

Pour supporter le poids, le danseur doit répartir ses forces afin de se dégager de cette charge, c'est son mouvement continu qui lui permet de ne pas se sentir écrasé. De petits mouvements saccadés des épaules, une alternance d'appuis sur la



Figure 4 : *Morenos* en mouvement.

jambe gauche puis droite, lui permettent de résister au poids de la matière. Les corps sont dans un effort physique constant, une forte contraction musculaire est nécessaire pour porter la charge du costume pendant plusieurs heures. Cette résistance au poids et cette force sont mises en relief : il ne suffit pas de montrer que le costume est volumineux, il faut signifier qu'il est lourd et qu'eux, les hommes de la *morenada*, sont à même de le porter.

Les danseurs donnent ainsi à voir une performance physique et affichent une attitude dynamique et tonique. Ils frappent vigoureusement le sol de leurs pieds, ce qui a des conséquences directes sur le costume : les différents étages de celui-ci bougent et se désolidarisent, les franges de perles qui les séparent se soulèvent et s'agitent. C'est donc également par la mise en mouvement du costume que les danseurs rendent visible l'effort physique fourni.

Les danseurs portent un costume dont la jupe est composée de différents plateaux qui bougent de manière indépendante car un tissu souple les relie entre eux. Le costume en tube qui encercle les jambes et hanches déstabilise le danseur. Cet effet est renforcé lorsqu'il exécute des petits pas latéraux en se penchant sur les côtés ou lorsqu'il réalise un parcours circulaire sur place en titubant. Les constructions volumineuses des hommes montrent un empilement fragile de différents étages de matière avec lequel ils jouent grâce à un déséquilibre constant.

Comme l'a analysé Rudolph Laban dans ses travaux, l'expressivité du mouvement est étroitement liée au rapport que le danseur entretient avec la gravité. Laban distingue la notion de « Poids » de celle de la masse s'évaluant en termes de kilos. Le facteur Poids serait en effet une « attitude » avec des intensités variables. Si la pesanteur, elle, est une contrainte invariable, le dan-



**Figure 5** : Altération de l'équilibre. *Super Achachi* qui s'incline vers le sol.

seur peut en revanche choisir son attitude envers elle en s'y soumettant ou au contraire en y résistant (Laban, [1950] 1994 : 108). Par ses gestes, le danseur peut créer une échelle de nuances possibles pour exprimer des qualités qui vont de la légèreté à la lourdeur. A travers les variations de la gravité, on décèle « une certaine qualité de présence modulée par différentes tensions musculaires », qui dénote « l'intention ou l'engagement d'une personne » (Loureiro, 2013 : 29).

Dans un autre registre de mouvements, les danseurs jouent encore avec la gravité. Ici le danseur paraît tituber, la masse du costume est ballottée et déséquilibrée sur les côtés et sur l'avant, le costume accentue la sensation d'un équilibre précaire. En inclinant son costume vers l'avant, quasiment à l'horizontal, puis en se relevant brusquement, il déplace son centre de gravité, faisant valoir une prise de risque par rapport à la chute et un contrôle total de sa force musculaire. Il doit se confronter au poids, en maîtrisant l'encombrement de son costume-carapace, sans se laisser emporter. La tonicité qu'il met ainsi dans ses mouvements et les inclinaisons dans l'axe sagittal sont une preuve de force et de virtuosité dans la danse.

L'agencement des matériaux corporels et artefactuels de la *morenada* élabore une « scénographie en mouvement » (Barba & Savarese, 2008 : 234) autour d'effets de Volume et de Poids des corps. La danse fait émerger un collectif qui se définit par l'amplification de la matière qu'il produit et par l'effort qu'il crée pour le faire. La performance chorégraphique apparaît comme le lieu privilégié où l'on actualise sans cesse une tension entre opulence (expansion des corps) et dépense d'énergie (effort physique, résistance au poids). La relation au monde invisible s'active par la consécration d'une matérialité ostentatoire que l'on expose dans la danse, mais plus encore à travers la représentation d'une richesse à acquérir dans le futur, par sa mise en mouvement dans le présent.

### Un prototype de la prospérité

Afin de mieux saisir comment s'opère cette matérialisation corporelle de la prospérité, éloignons nous de la pratique dansée pour faire un détour vers un autre type de pratique dévotionnelle qui attire et « active » la richesse.



Figure 6 : *Equeqo* vendus sur un stand du marché des *Alasitas* (La Paz).

Le principe d'attraction de l'abondance mis en œuvre dans la fête patronale par la construction de corps ostentatoires se retrouve en miroir dans le rite réalisé pour *Equeqo*. Appelé couramment « Dieu de l'abondance », *Equeqo* est représenté par une figurine en plâtre : un homme blanc, bedon-



Figure 7 : Produits alimentaires et ménagers miniatures vendus au marché des *Alasitas* (La Paz, 2017).

nant et de petite stature. Il porte sur lui une multitude d'objets miniatures fabriqués en carton, plastique ou métal, qui imitent de manière extrêmement réaliste les biens matériels et quotidiens : liasses de dollars, télévision, produits alimentaires, produits d'entretien, camions, immeubles, cuisine etc.

**“ La relation au monde invisible s'active par la consécration d'une matérialité ostentatoire que l'on expose dans la danse, mais plus encore à travers la représentation d'une richesse à acquérir dans le futur, par sa mise en mouvement dans le présent. ”**

Ces miniatures sont vendues en grande quantité tous les ans à la Paz sur un marché appelé *Alasitas*<sup>17</sup> qui s'installe dans la ville durant le mois de janvier. Chacun y achète les modèles réduits des objets qu'il désire posséder.

Si ces pièces miniatures constituent des marchandises<sup>18</sup> fabriquées par des artisans spécialisés et vendues pour servir d'offrandes votives<sup>19</sup> à *Equeqo*, leur spécificité est également de contenir une force vitale<sup>20</sup>, d'être investies de « l'énergie de devenir réalité dans un proche avenir » (Molinié, 2012 : 184), une « force d'autoréalisation » (Van Kessel, 1991 : 201).

Ceux qui possèdent chez eux un *Equeqo* vont le charger chaque année de couches successives de ces biens miniatures qui, en s'accumulant, forment progressivement une masse compacte d'éléments multicolores autour et sur la figurine. La saturation visuelle et l'accumulation matérielle sur un corps qui devient amplifié par ses artefacts incarne exactement le même principe esthétique qui régit la construction des personnages de la *morenada*. On le retrouve par ailleurs,

plus explicitement encore, sur une figure du prestige présente dans tous les groupes qui exécutent cette danse : Le *pasante*.

Les *pasantes*, sont des personnes désignées annuellement dans chaque confrérie de danseurs de *morenada* pour recevoir le *cargo*, charge rituelle et économique qui consiste à assumer l'organisation, le déroulement

et le financement de la participation des danseurs à la fête patronale. Une fois la célébration passée, les *pasantes* désigneront leurs successeurs pour l'année suivante. Leur statut engendre un grand prestige social car cette responsabilité est assumée comme un sacrifice réalisé en faveur des danseurs. Idéalement, leur investissement doit être total, affectant vie professionnelle et familiale : il constitue simultanément un devoir envers le groupe et un acte de dévotion suprême envers Jésus del Gran Poder.

Avant la célébration, les *pasantes* s'alignent sur le trottoir pour recevoir les honneurs qu'implique leur rang. Les danseurs se précipitent vers eux par centaines, pour témoigner leur gratitude, puis les recouvrent progressivement d'une série d'ornements colorés : pluie de confettis, colliers de fleurs, serpentins, chapeaux, médailles, certificats et peluches multicolores que l'on pend à leur cou. On leur offre également des paniers débordants de produits alimentaires et de bouteilles d'alcool. Tous ces éléments forment une accumulation de couches successives de matières, derrière lesquelles les *pasantes*, immobiles et fiers, paraissent disparaître peu à peu.

La surenchère se déploie sur la figure des *pasantes*, l'image d'opulence qu'ils projettent n'est pas le seul reflet du prestige social de leur statut, elle est construite collectivement par tous les danseurs qui accumulent des éléments sur les corps de ces derniers. Par ce traitement esthétique, le *pasante* se transforme en véritable icône de la richesse collective, il devient une sorte d'*Equeqo*, emblème de croissance matérielle concentrant tous les désirs de prospérité.

Ces deux icônes se répondent à la fois sur le plan visuel – abondance, saturation et accumu-

<sup>17</sup> Le terme *Alasitas* désigne les foires de miniatures qui se sont développées dans les villes boliviennes à partir de la moitié de XIX<sup>e</sup> siècle et que l'on retrouve également au Pérou et en Argentine.

<sup>18</sup> Les miniatures s'insèrent dans tout un réseau de production économique impliquant des compétences artisanales, des convictions religieuses et des valeurs morales partagées par les commerçants et les clients des foires. Pour une analyse économique de ce type de phénomène, voir Angé (2016).

<sup>19</sup> Voir Allen (2016) et Sillar (2016).

<sup>20</sup> A propos du concept de « vitalité » des miniatures andines, voir Allen (2016).



**Figure 8** : Autel particulier d'un *Equego*.

lation matérielle – et sur le plan des qualités corporelles : pesanteur, amplification. En outre, on retrouve également des correspondances entre les actions motrices qui vont rendre ces deux icônes rituellement efficaces.

Chez l'*Equego*, l'activation des miniatures s'opère par deux types d'actions concrètes sur la figurine. On la fait tout d'abord « boire », puisque de l'alcool est versé dans l'orifice de sa bouche, puis « fumer », une cigarette est insérée dans ce même orifice. En agissant sur les fonctions vitales (respiration, digestion) de l'*Equego*, c'est le potentiel d'auto-réalisation des miniatures qu'il charge qui va pouvoir se déclencher. En miroir, si le *pasante* est statique lorsqu'il est chargé par les danseurs, c'est sa mise en mouvement par la danse, c'est-à-dire son investissement dynamique, qui marque concrètement la réalisation de l'acte dévotionnel. Comme pour les miniatures, sa charge matérielle devient une force de projection de la prospérité, puisque c'est en dansant qu'il attire la fortune sur le collectif dont il est en charge et qu'il représente.

On retrouve donc tant dans le registre de la danse *morenada* que dans les figures en miroir du *pasante* et d'*Equego*, un même prototype de la prospérité. A la lumière de ces deux derniers exemples, on peut saisir en retour la singularité que revêt l'acte dansé dans la célébration du Christ Gran Poder. Les contenus matériels, esthétiques et kinesthésiques de cette danse dévotionnelle modélisent la manière dont la réussite et le succès matériel peuvent être concrétisés. La danse constitue ainsi une modalité rituelle agissante par les imaginaires et motricités qu'elle engage et par sa capacité à « corporéiser » la richesse.

### Remerciements

Cet article a été réalisé grâce au généreux partage des danseurs de *morenada* de La Paz et au soutien financier de la Fondation Fyssen. Je remercie également toute l'équipe de mon laboratoire d'accueil à Rio de Janeiro (PPGAS). J'ai notamment bénéficié des conseils avisés et d'une collaboration scientifique de grande qualité auprès de Luisa Belaunde, à qui je témoigne toute ma gratitude ainsi qu'aux collègues du Séminaire d'Anthr-



lares en la festividad del Gran Poder, La Paz : IDIS-UMSA.

- Houseman, M. & C. Severi 1994 *Naven ou le donner à voir. Essai d'interprétation de l'action rituelle*, Paris : CNRS Ed./Ed. de la MSH

- Karadimas, D. 2015 « The Nina-Nina, the Devil and Oruro : The Origins of a Diabolical Figure », *Indiana*, 32 : 23-45.

- Laban, R. 1994 [1950], *La maîtrise du mouvement*, Arles : Actes Sud.

- Loureiro, A. 2013 *Effort : l'alternance dynamique*, Villers-Cotterêts : Ressouvenances.

- Martinez, R. 2002 « Tomar para tocar, tocar para tomar. Música y alcohol en la fiesta jalq'a », in *La música en Bolivia. De la prehistoria a la actualidad*, W. Sanchez (éd.), pp. 413-434, Cochabamba : Fundación Simón I. Patiño.

- 2009 « Musiques, mouvements, couleurs dans la performance musicale andine », *Terrain* 53 : 84-97.

- Molinie, A. 2012 « L'argent sauvage : une énigme andine de la monnaie », in *Monnaie antique, monnaie moderne, monnaies d'ailleurs... Métissages et hybridations*, B. Formoso & P. Pion (éds.), pp. 175-187. Paris : Ed. De Boccard.

- Schechner, R. 2013 [2002] *Performance studies: An introduction*, Londres/New York : Routledge.

- Schmitt, J.C 1990 *La raison des gestes dans l'Occident médiéval*, Paris : Gallimard.

- Sillar, B. 2016 « Miniatures and Animism : The Communicative Role of Inka Carved Stone Conopa », *Journal of Anthropological Research* 72 (4) : 442-464.

- Sklar, D. 1991 « Invigorating Dance Ethnology », *UCLA Journal of Dance Ethnology* (15) : 4-15.

- Soux, M-L. 2007 « El culto al apóstol Santiago en Guaqui, las danzas de moros y cristianos y el origen de la Morenada. Una hipótesis de trabajo », in *Boliviana 100 % Paceña : la Morenada*, S. Cuba & H. Flores (éds.), La Paz : UMSA.

- Spedding, A. 2008 *Religión en los Andes. Extirpación de idolatrías y modernidad de la fe andina*, La Paz : ISEAT.

- Tassi, N. 2010 *Cuando el baile mueve montañas : religión y economía cholo-mestizas en La Paz, Bolivia*, La Paz : Fundación Praia.

- 2012 *La otra cara del mercado. Economías populares en la arena global*, La Paz : ISEAT.



**Figure 1** : A *morenada* dancer called 'Super Achachi', 'Super Ancestor'. (La Paz, Bolivia).

- Van Kessel, J., 1991 *Tecnología aymara : un enfoque cultural*, La Paz : CIDSA.

- Warnier, J-P. 1999 *Construire la culture matérielle : l'homme qui pensait avec ses doigts*, Paris.

- PUF. 2000 *Régner au Cameroun : le roi-pot*, Karthala.

### Attracting prosperity

#### Heavy bodies, amplified bodies (Bolivia)

In the large towns and cities of Bolivia, the numerous cults devoted to the Catholic virgins and patron saints take the form of sumptuous processions composed of several thousand dancers and musicians. In La Paz, the large annual celebration dedicated to Jesús del Gran Poder, Christ the Protector of the city, takes place on the Saturday before Trinity Sunday.<sup>21</sup> Like many Christs in the Andes, Jesús del Gran Poder is an 'object-subject' acting on the faithful who maintain a relation of ritual offering

<sup>21</sup> Today depicted in La Paz by a conventional image of Christ, Jesús del Gran Poder (Jesus of the Great Power) was initially painted as a three-faced Christ, evoking the Holy Trinity (Gisbert 2010). The image was declared non-compliant with the Catholic rite in the 1930s and repainted to conceal the two lateral heads.

with him (Barcelos Neto 2008, Fléty 2015). The dance is thus conceived as an activity that is both due and given to Christ, an exchange object that attracts his favours. Through a pact called a *promesa* (vow), each worshipper commits to dance for three years in succession. The dance and all its material elements – masks, decorations and costumes – not only constitute an expressive register, they form its performative<sup>22</sup> and sensory dimension and its driving force (Beaudet 2010, Sklar 1991), the aspects that especially interest me here. How does dance become an effective ritual tool to attract prosperity to oneself and everyone else?

The Andean literature on the religious practices of the Aymara<sup>23</sup> in Bolivia has generally focused on the indigenous world, neglecting the urban domain. Nonetheless, we can cite the pioneering work of X. Albó & M. Preiswerk (1986), who inquire into the nature of the Christian faith in the discourse of Aymara migrants in La Paz, and the more recent research<sup>24</sup> of G. Guaygua et al. (2008), exploring the role of the Catholic religion in the process of constructing social difference among the urban Aymara population. Finally, the works of N. Tassi (2010, 2012) interrogate the complex connection woven by the religion between materiality, commerce and religion. In the dance processions, all the elements accumulated on the bodies of the practitioners enact a form of excess and a material multiplication that attracts Christ's favours. To enable their trade to prosper, the urban Aymara attract 'luck' (*suerte*) through their material and bodily performances (Tassi 2012, Fléty 2015).

Among all the dances performed during the celebration of Christ Gran Poder, the *morenada* is described as the festivals 'heavy' dance, in an allusion to the weight of the costumes, between

ten and twenty kilos, worn by the dancers<sup>25</sup> throughout the six-hour journey of the religious fraternities (*fraternidades*) cross the city. This dance features a battalion of *morenos* (literally, 'dark skinned') whose pace is slow, their steps repetitive and tired. This performance is anchored in very specific sensory-motor practices: a visual surfeit of heavy bodies fuelled by alcohol, an ornamental wealth carried by exhausted dancers.

Paying attention to the 'configurations of the sensible' – that is, to the senses, perceptions, sensations, emotions and imaginaries that support and shape religious practices (Cohen, Keresztezi & Mottier 2017) – enables us to apprehend the body and the material objects with which it interacts (Warnier 1999, 2000) as a fundamental pillar of religious experience.

What can be apprehended as the materiality of the *morenada* dance is based on a panoply of artefacts like masks, feathers, sceptres, rattles<sup>26</sup> and shell costumes, mainly fabricated and worn in the devotional context of the patron saint festivals. This materiality plays a central role in the dance and in the act of worship more broadly. Although not considered 'rituals' per se, these artefacts form 'figure-objects' defined by an extraordinary dimension, a strong semantic ambiguity and an important kinaesthetic register of amplification and heaviness.

A material approach to religious practices,<sup>27</sup> their gestural components<sup>28</sup> and more generally

<sup>22</sup> The studies of performance (Schechner ([2002] 2013) invite us to think about how choreographic practice generates transformative experiences.

<sup>23</sup> The Aymara comprise one of the main linguistic groups of Bolivia alongside the Quechua and the Guarani. The Aymara indigenous populations lives mostly around Lake Titicaca, while La Paz and El Alto are the main cities receiving migrants from this zone. The Aymara population also occupies the Andean territories in the Peruvian portion of the Altiplano and the north of Chile.

<sup>24</sup> Also see Spedding (2008).

<sup>25</sup> Most of the *morenada* dancers are first and second generation indigenous Aymara migrants and have become integrated into urban society by developing a highly dynamic informal economy around trade and craftwork. They come from indigenous villages and communities in the Ingavi, Omasuyos and Pacajes provinces in the La Paz Department, an area surrounding Lake Titicaca located on the border between Bolivia and Peru. Older people among them still speak indigenous languages (usually Aymara but also sometimes Quechua). Settled for several decades in the former indigenous suburbs of northwest La Paz, they belong to the upper strata of the migrant population.

<sup>26</sup> The rattle is a wooden scraped idiophone. It consists of a round neck that serves as a handle and a toothed wheel around an axis that produces a very loud crackling sound.

<sup>27</sup> For a synthesis of this approach, see Cohen & Mottier (2016).

<sup>28</sup> See for example the analysis of gestures of worship in the Medieval Christian period in the work of Schmitt (1990).

the analysis of the body's modes of engagement in cultural activities, allows us to comprehend how a «collective regime of meaning» emerges (Cohen, Kerestezi & Mottier 2017: 1), making religious experience not only individual and intimate but also shared and 'rendered visible.'

In the ritual contexts of the Andes, the power of sound and music, the abundant consumption of alcohol and the collective deployment of the body through dance<sup>29</sup> appear recurrently in both the rural and urban worlds (Martínez 2002, 2009, Fléty 2015). In this article,<sup>30</sup> I explore the corporal and material qualities that shape the *morenada* dance. At the same time, I shall also show that beyond the relation that the dance acts out with Christ, the type of corporality that it constructs goes beyond the devotional framework of this holy festival. Loading, amplifying and activating the body form a trilogy of primordial actions/sensations that relate to the construction of a 'rototype of prosperity,' a bodily, aesthetic and ritual modality that attracts fortune.

### Ambivalent qualities or the mark of the supernatural

The origin and meanings attached to the *morenada* are controversial and the subject of a debate dominated by regionalist interests. While folklorist writings<sup>31</sup> have long claimed that it represents the suffering of black slaves who worked in the Potosi mines during the colonial period, recent works<sup>32</sup> associate the dance instead with the Andean cosmivision, emphasizing its pre-

<sup>29</sup> This involves a constant search for sensory saturation characteristic of the Andean ritual (Classen 1990, Martínez 2009).

<sup>30</sup> The data in this article derives from long-term ethnographic research (2008-2012) conducted among brotherhoods of *morenada* dancers in La Paz for my doctorate in ethnology (Fléty 2015), as well as complementary field research carried out in January and February 2017 with the support of the Fyssen Foundation.

<sup>31</sup> For example, the work of Antonio Paredes Candia (1924-2004), one of Bolivia's most prolific folklorist writers, gathers a large number of descriptions of diverse rural and urban Bolivian dances, which he presents in the form of an explanatory manual: origin, costume design, steps and music performed. The dances are presented as fixed and immutable forms and remain isolated from the socio-historical contexts in which they are performed.

<sup>32</sup> See Cuba & Flores (2007).

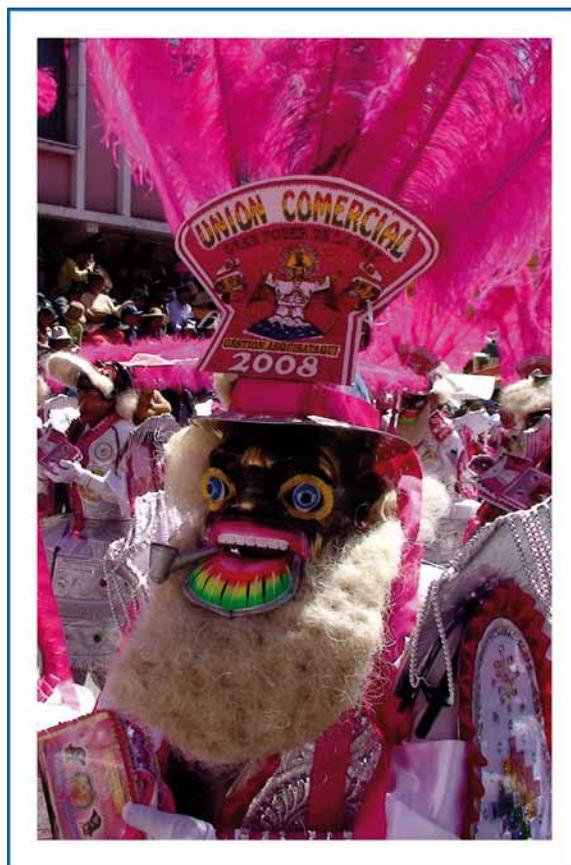


Figure 2 : *Moreno* dancer.

Hispanic origin or claiming that it initially appeared among indigenous Aymara communities. Finally, the *morenada* can perhaps be linked to the cult of Saint Jacques and to the 'Moorish and Christian' dances. Performed in Spain (Andalusia, Valencian Community, Aragon) and throughout colonial America, these dances enact different episodes of the struggle between Moors and Christians. In this view, the figure of the 'Moor' or the 'Turk' was gradually replaced in the nineteenth century by the *moreno* (Soux 2007).

Both the masks with the haggard expressions of the *morenos* and the presence of elements evoking colonial domination – white gloves, pipes, ceremonial baton, boots – effectively recall the universe of slavery and the suffering of the black labour force that worked in the mines of Bolivia. Played in unison by the dancers, the rattles mark the slow pace of the steps taken by the enchained slaves.

This discourse on the figure of the 'black slave' embodied by the *moreno* remains fairly widely accepted among the dancers and Bolivian folklorist writers alike. Nevertheless, during the dance performance, this persona reveals a multitude of other references to spectators and its complex aesthetic construction makes the contours of its identity a lot less clear than presented in the official discourse. Although the *moreno* is presumed to evoke a slave, its rich and baroque appearance contrasts strongly with the image of naked and ragged slaves found in other dances performed during the festival. The figure carries both the signs of the dominated – the suffering expression, bulging eyes and twisted mouth – and those of Spanish domination – boots, whistle and pipe. The *moreno* evokes a slave figure while wearing a richly embroidered and beaded garment whose symbols, furthermore, conjure the indigenous world: Andean cosmic powers like the Sun, Moon and Mountains; sacred animals like the toad, condor or dragon;<sup>33</sup> the *wiphala*, the flag of indigenous ethnic groups. The figure may have black skin but it also has blue eyes and a white beard and wears a tie, an example of urban and modern clothing testifying to the socio-economic rise of the dancers, and a symbol far removed from the colonial aesthetic universe.

Finally, the *moreno* and other male dance figures like the *Reyes morenos* (*moreno* Kings) or the *Achachis* (Ancestors) simultaneously borrow human traits, traits belonging to the animal world – beak, owl eyes, hair, shell and tail – and monstrous qualities – a diabolic expression,<sup>34</sup> drooping tongue, jutting teeth – an aesthetic fusion through which it becomes difficult to determine the precise nature of these figures. They become hybrids that transgress rational categories.

By embodying both splendour and suffering, simultaneously marking the reference to the colo-

nial era and the present, playing the role of the dominated and the dominant, the human and the non-human, these figures give rise to a series of potentially contradictory interpretations. They synthesize states, statuses or temporalities taken to be contrary in ordinary life. This juxtaposition and 'condensation'<sup>35</sup> of elements confers the *morenada* figures an extra-ordinary status that gives the dance all its ritual efficacy.

Furthermore, the *morenada* is not a narrative dance. It does not deliver an explicit message to spectators or offer any intelligible scenario, nor does it tell a story in itself. Unlike other Bolivian dances, it neither enacts divinities from the Andean pantheon, nor offers a danced narrative of a fight, nor takes the form of a satire or game of seduction between men and women. The *morenada* dance creates a form of semantic opacity and acts less through the meaning conveyed than through the foregrounding of a sensation, a feeling of heaviness and material excess. If the ambivalent qualities of the *morenada* figures inscribe them in the supernatural register, two other processes, the amplification and loading of the body, give this dance its ritual potential and activate its power to attract fortune.

### Heaviness, bodily amplification and weighty games

Dance artefacts are animated by the gestures of the dancers. It is the qualities of movement<sup>36</sup> produced for this purpose that make this devotional performance so specific. The relationship

<sup>35</sup> Ritual action is characterized by a 'condensation,' in the same sequence, of antithetical and normally separate relations and modalities of action (Houseman & Severi 1994: 55).

<sup>36</sup> The 'qualities' of gestures relate to what Rudolph Laban conceived as the «expressivity of movement» ([1950] 1994). When describing a dance, problems arise when we try to name not the form of the gesture but its expressive modulations, its communicative force, what we could call its 'qualities of movement.' The American choreographer Trisha Brown, for example, worked with this notion of *quality of movement* with her dancers. After placing them all in a line, she asked the dancers to leave it 'suddenly' by quickly releasing the hold with their partners. This same action was then performed 'steadily,' preserving a certain 'quality of regret' about leaving the others. The two exercises involve the same motor action but, shaped by distinct imaginaries, their expressive qualities become the opposite of each other.

<sup>33</sup> The dragon is probably a reinterpretation of the iconography of the Saint George's vanquishing of the dragon (Karadimas 2015: 38).

<sup>34</sup> This is characterized, for example, by bulging and bloodshot eyes and an aquiline nose, morphological facial details that can be found in the masks of the Diablada, 'ance of the devils,' another dance from the festival of Jesús del Gran Poder. The latter dance shares the same semantic universe with the *morenada*.



**Figure 3 :** The 'Super Ancestor' dancer, an amplified *moreno* figure.

between the dancer's body and costume is thus revealed at the moment of being setting in motion. The effort made by the *morenada* dancers primarily involves maintaining a constant balance of power with the costume. The dancers engage in intense bodily work to carry and sustain this imposed weight. The load is distributed

mainly on the upper part of their body and the dancers have to expend considerable energy to perform their dance and make their gestures visible despite the layers of material covering them. Their body is thus rendered completely invisible by the artefacts that they wear; even the men's hands are entirely covered. The human

aspect is completely erased, the dancer becoming the load that he carries.

In this costume, the volume is mainly distributed at shoulder level and on the head. The prominent shoulder pads are constructed vertically and in various levels, which gives the costume its amplitude, its shapes and dimensions completely transforming those of the dancer's body. It comprises a maximum version of the *moreno* character.

To support the weight, the dancer needs to distribute his strength in order to wriggle free of the load: it is his continuous movements that allow him to bear the costume. Small jerks of the shoulders, shifting its bulk from left leg to right and back again, enable him to withstand the weight of the material. The dancers' bodies are involved in a constant physical effort with strong muscle contraction needed to support the costume for several hours. This resistance to the

weight and the force needed are highlighted: it is not enough to show that the costume is voluminous, it must be made clearly apparent that it is heavy and that they, the men of the *morenada*, are able to wear it.

The dancers thus make visible a physical performance and display a dynamic and muscular attitude. They strike their feet vigorously on the ground, which has a direct effect on the costume: its different layers shift about and move independently, the fringes of pearls that separate them jumping in the air and shaking. It is also by setting the costume in motion, therefore, that the dancers render their own physical effort visible.

The dance costume includes a skirt composed of different layers that can move about independently because of the supple fabric connecting them. The tubular costume wrapping the legs and hips destabilizes the dancer. This effect is enhanced when he makes small lateral steps by



Figure 4 : *Morenos* in movement.



**Figure 5** : Alteration of balance. *Super Achachi* leaning towards the ground.



**Figure 6 :** *Equeo* sold on a market stall in *Alasitas* (La Paz).

leaning over to one side or when he staggers around in a circle on the same spot. The men's voluminous constructions display a fragile stack of layers of material with which they play thanks to a perpetual disequilibrium.

As Rudolph Laban analysed in his work, the expressiveness of the movement is closely linked to the dancer's relationship with gravity. Laban distinguishes the notion of 'weight' from that of mass evaluated in kilos. In effect, the weight factor is an 'attitude' with variable intensities. While gravity is an invariable constraint, the dancer by contrast can choose the attitude to adopt towards it by either submitting to it or resisting (Laban [1950] 1994: 108). Through his gestures, the dancer can create a scale of possible nuances to express qualities that range from lightness to heaviness. Through the variations of gravity, we can detect "a certain quality of presence modulated by different muscular tensions," which denotes "a person's intention or engagement" (Loureiro 2013: 29).

**" The relation to the invisible world is activated by the consecration of an ostentatious materiality exposed in the dance, but even more so by the representation of a wealth to be acquired in the future by being set in motion in the present. "**

The dancers also play with gravity in another register of movements. Here the dancer appears to stagger, the costume's mass is tossed about



**Figure 7 :** Miniature food and household products sold at the *Alasitas* market (La Paz, 2017).

and becomes unbalanced both laterally and frontally, the costume heightening the sensation of the dancer being precariously balanced. By tilting his costume forwards, almost horizontal, then quickly rising, the dancer shifts his centre of gravity, emphasizing that he is almost falling but still in complete control of his muscular force. He must handle the weight adeptly by manoeuvring the paraphernalia of his shell costume without losing his balance. The muscle tone that he puts into his movements and the tilting on the sagittal axis are proof of his strength and virtuosity.

The *morenada's* arrangement of bodily and artefactual material produces a "scenography in motion" (Barba & Savarese 2008: 234) around



**Figure 8** : Private altar to an *Equeo*.

the effects of the volume and weight of the dancers' bodies. The dance elicits the emergence of a collective defined through the amplification of the material it produces and the effort it expends in the process. The choreographic performance appears as the privileged site where a tension between opulence (expansion of the body) and energy expenditure (physical effort, resistance to weight) is actualized without pause. The relation to the invisible world is activated by the consecration of an ostentatious materiality exposed in the dance, but even more so by the representation of a wealth to be acquired in the future by being set in motion in the present.

### A prototype of prosperity

In order to better understand how this corporal materialization of prosperity operates, we need to take a short detour away from the dance itself to consider another kind of devotional practice that attracts and 'activates' wealth.

The principle of attraction of abundance set to work in the patron saint festival through the construction of ostentatious bodies is mirrored

in the rite performed for *Equeo*. Commonly called the 'God of Abundance,' *Equeo* is represented by a plaster figurine: a white man, sturdy and small in stature. He carries a multitude of miniature objects made from cardboard, plastic or metal, which mimic material and everyday goods in a highly realistic fashion: bundles of dollars, televisions, food produce, cleaning products, trucks, buildings, cookers and so on.

These miniatures are sold in large quantities every year in La Paz in a market called *Alasitas*<sup>37</sup> which is held in the city throughout January. Everyone buys there the scale models of objects they wish to own.

While these miniature pieces are goods<sup>38</sup> manufactured by specialized artisans and sold to be

<sup>40</sup> The term *Alasitas* refers to the miniature fairs that began to flourish in Bolivian towns from the mid-nineteenth century, also found in Peru and Argentina.

<sup>41</sup> The miniatures form part of a network of economic production involving artisanal skills, religious convictions and moral values shared by market vendors and customers.



**Figure 9** : *Eqqeqo* and *Pasante* profusely laden with items.

used as votive offerings<sup>39</sup> to *Eqqeqo*, their specificity also derives from their containment of a vital force,<sup>40</sup> invested with “the energy to become reality in the near future” (Molinié 2012: 184), a “force of self-realization” (Van Kessel 1991: 201).

People who own an *Eqqeqo* at home will load it each year with layers and layers of miniature goods that, as they accumulate, gradually form a compact mass of multicoloured elements around and on the figurine. The visual saturation and material accumulation on a body amplified by its artefacts embodies precisely the same aesthetic principle governing the construction of the *morenada* figures. It is also encountered elsewhere, even more explicitly, on a figure of prestige found

in all the groups that perform this dance: the *pasante*.

The *pasantes* are people appointed annually in each brotherhood of *morenada* dancers to receive the *cargo*, assuming the ritual and economic responsibility for the organization, development and financing of the dancers’ participation in the patronal festival. Once the celebration is over, the *pasantes* will name their successors for the following year. Their status generates considerable social prestige since this responsibility is taken as a sacrifice realized for the dancers’ benefit. Ideally their investment should be total, affecting their professional and family life: it simultaneously comprises a duty to the group and an act of supreme devotion to Jesús del Gran Poder.

Before the celebration, the *pasantes* line up on the sidewalk to receive the honours befitting their rank. The dancers rush towards them in their hundreds to demonstrate their gratitude, then gradually cover them with a series of colourful

For an economic analysis of this type of phenomenon, see Angé (2016).

<sup>39</sup> See Allen (2016) and Sillar (2016).

<sup>40</sup> On the concept of the ‘vitality’ of Andean miniatures, see Allen (2016).

ornaments: a rain of confetti, flower garlands, streamers, hats, medals, certificates and multi-coloured soft toys draped around their neck. They are also offered baskets overflowing with food produce and bottles of alcohol. All these elements form an accretion of successive layers of materials, behind which the *pasantes*, standing motionless and proud, seem to disappear little by little.

The surfeit is deployed on the figure of the *pasantes*. The image of opulence that they project is not the only reflection of the social prestige of their status: it is also collectively constructed by the dancers as a whole who accumulate elements on the bodies of the former. Through this aesthetic treatment, the *pasante* is transformed into an icon of collective wealth, becoming a kind of *Egeqo*, an emblem of material growth concentrating all the desires for prosperity.

These two icons correspond to each other both on the visual plane – material abundance, saturation and accumulation – and on the plane of bodily qualities: heaviness, amplification. At the same time, we can also note correspondences in the motor actions that make both of them ritually active.

In the case of the *Egeqo*, the activation of the miniatures operates through two types of concrete actions on the figurine. First it is made to ‘drink’ by alcohol being poured into the open mouth, then made to ‘smoke’ a cigarette inserted in the same orifice. By acting on the vital functions (respiration, digestion) of the *Egeqo*, it is the potential for self-realization of the miniatures that the figurine carries that will be unleashed. Conversely, although the *pasante* is

static when he is being laden with offerings by the dancers, it is his being set in motion by the dance – that is, his dynamic investment – that concretely marks the realization of the act of worship. As with the miniatures, his material load becomes a force projecting prosperity, since it is through the dancing that he attracts fortune to the collective that he heads and represents.

Both in the register of the *morenada* dance and in the mirrored figures of the *pasante* and the *Egeqo*, therefore, we encounter the same prototype of prosperity. In light of these last two examples, we can grasp in return the singularity of the act of dancing in the celebration of Christ Gran Poder. The material, aesthetic and kinaesthetic materials of this devotional dance shape the way in which success, including material, can be concretized. The dance thus comprises a ritual modality acting through the imaginaries and motricities that it engages and through its capacity to ‘corporalize’ wealth.

### Acknowledgments

This article was made possible by the generous sharing of the *morenada* dancers of La Paz and the financial support of the Fyssen Foundation. I would also like to thank the entire team of my host research centre in Rio de Janeiro (PPGAS). I have benefitted especially from the wise advice and fine scientific collaboration of Luisa Belaunde, to whom I express my gratitude, as well as to my colleagues from the Americanist Anthropology Seminar whose feedback allowed me to enrich this work. Finally I thank David Rodgers for the translation of this text into English.

# Fluidité cognitive et sentiment d'agentivité

Valérien CHAMBON

Chargé de Recherche à l'Institut Jean Nicod, CNRS-UMR 8129, Ecole Normale Supérieure, Paris

## Résumé

L'agentivité désigne le sentiment d'être en contrôle de ses actions, et des événements que ces actions produisent dans le monde extérieur. Selon un modèle influent, le sentiment d'agentivité dépendrait avant tout du caractère *prédictible* des conséquences de nos actions : l'expérience d'être agent serait d'autant plus forte que les conséquences de nos actions surviendraient tel que nous l'aurions prédit. Notre agentivité serait donc inférée de manière essentiellement *rétrospective*, une fois l'action réalisée et ses conséquences connues. Ce modèle ne rend toutefois pas compte de la contribution des processus de planification et de sélection de l'action à l'élaboration du sens de l'agir. Dans cet article, nous présentons plusieurs séries d'études suggérant que ces processus, antérieurs à l'exécution de l'action et étroitement liés à l'expérience de fluidité cognitive, informent *prospectivement* notre sentiment d'agentivité.

## Mots-clés

Agentivité, sélection de l'action, fluidité, amorçage, IRMf, TMS, schizophrénie, expertise

## Cognitive fluency and sense of agency

### Abstract

“Sense of agency” refers to the feeling of controlling an external event through one's own action. On one influential view, agency depends on how predictable the consequences of one's action are, getting stronger as the match between predicted and actual effect of an action gets closer. Thus, sense of agency arises when external events that follow our action are consistent with predictions of action effects made by the motor system while we perform or simply intend to perform an action. According to this view, agency is inferred *retrospectively*, after an action has been performed and its consequences are known. In contrast, little is known about whether and how internal processes involved in the selection of actions may influence subjective sense of control, in advance of the action itself, and irrespective of effect predictability. In this article, we review several classes of behavioural and neuroimaging data suggesting that earlier processes, linked to fluency of action selection, *prospectively* contribute to sense of agency.

### Keywords

Agency, action selection, fluency, priming, fMRI, TMS, schizophrenia, expertise

## Introduction

**L**’expérience de l’action est une qualité subjective associée à la réalisation de cette action. Cette qualité peut prendre la forme d’un sentiment de contrôle subjectif : le sentiment d’être en contrôle de ses propres actions, et à travers ces actions, des événements qui surviennent dans le monde extérieur. Ce sentiment de contrôle,

appelé « sens de l’agentivité » (ou sens d’être l’auteur de ses propres actions), a longtemps été étudié du point de vue du lien que l’action entretient avec ses *conséquences* (Synofzik et al., 2008, pour revue). Dans ce cadre, le sentiment d’être en contrôle de son action dépendrait plus précisément de la *prédictibilité* des conséquences de l’action elle-même : j’ai d’autant plus le sentiment d’être en contrôle de mon action (appuyer sur un interrupteur, viser le centre d’une cible) que cette

action produit les conséquences prédites (allumer la lumière dans une pièce, atteindre le centre de la cible); inversement, ce sentiment de contrôle devrait naturellement décroître lorsque mon action n'est suivi d'aucune conséquence, ou lorsque survient une conséquence qui n'était pas initialement prévue (le climatiseur se met en marche, je rate complètement la cible). Introduire un biais artificiel (une déviation temporelle ou spatiale) dans l'obtention de la conséquence peut même conduire le sujet à considérer que la conséquence perçue n'est pas le fait de sa propre action (e.g., Farrer, Frey, Van Horn, *et al.*, 2008).

Ces observations ont conduit à la formulation d'un postulat important, inspiré du cadre de la théorie dite « idéomotrice » de l'action, selon lequel l'expérience de l'action se construit d'après les conséquences perçues de l'action seulement (Chambon & Haggard, 2013). Toute expérience serait donc reconstruite après-coup, sur la foi de ses conséquences prédites, c'est-à-dire une fois l'action réalisée, et ses conséquences, connues. Or, dans une série d'études réalisées en comportement et en neuro-imagerie, nous avons montré que l'expérience de l'action ne dépendait pas uniquement des conséquences de cette action, ni même de l'action effectivement réalisée, mais qu'elle était déjà informée par des processus opérant lors de la sélection de l'action elle-même (e.g., Chambon, Wenke, Fleming, *et al.*, 2013). En particulier, nous avons montré que la fluidité (*fluency*) avec laquelle nous sélectionnons une action prédisait à l'avance notre sentiment d'être en contrôle de l'action sélectionnée, et des conséquences produites par cette action.

### Fluidité de la sélection et sentiment d'agentivité

Lorsque les sujets humains ont à traiter des informations complexes, ou ambiguës, ils tendent à simplifier le traitement en se reposant sur des heuristiques mentales (Kahneman *et al.*, 1982). Ainsi, les individus ont tendance à juger plus positivement un stimulus facile à traiter qu'un stimulus dont le traitement demande un effort plus important. Par exemple, la présentation subliminale des contours d'une image facilite le traitement subséquent de cette image, et, ce faisant, induit des jugements esthétiques anormalement positifs sur l'image présentée (e.g., Reber *et al.*, 2004). Des décisions économiques aussi complexes que l'investissement sur

les marchés financiers sont elles aussi susceptibles d'être guidées par des heuristiques liées à la fluidité du traitement cognitif (*cognitive fluency*): manipuler la lisibilité d'un mot, lorsque ce mot désigne le nom d'une entreprise, incite les sujets à investir davantage d'argent dans l'entreprise dont le nom se lit plus aisément (e.g., Foleman vs. Mextskry) (Alter & Oppenheimer, 2006). Plus généralement, il a été montré que le sentiment de fluidité cognitive, consécutif d'un traitement qui minimise l'effort cognitif investi, affectait les jugements des individus dans des domaines aussi variés que la catégorisation perceptive, les processus d'argumentation, les jugements de préférence, les jugements de vérité, ou les jugements de fréquence (Oppenheimer, 2008, pour revue).

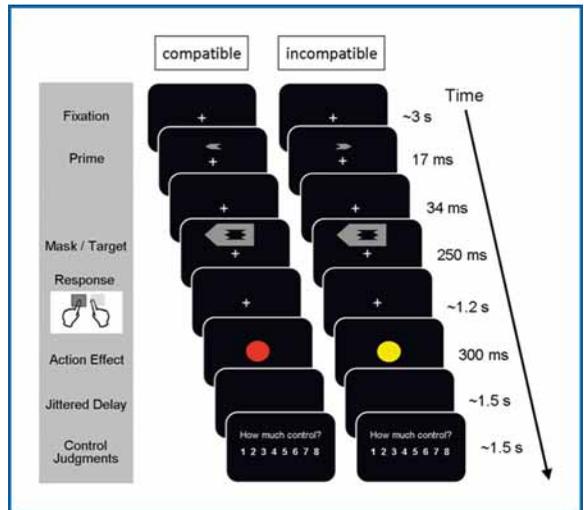
La fluidité cognitive pourrait également jouer un rôle important dans le domaine de l'action, et de son expérience: l'exécution fluide et sans heurts de séquences motrices complexes est associée à un sentiment de maîtrise totale souvent rapportée chez les pianistes experts ou chez certains sportifs professionnels (Csikszentmihalyi, 1980). Ce sentiment de maîtrise pourrait traduire le fait que, chez l'individu expert, les programmes moteurs sont extrêmement bien différenciés; la sélection de l'action serait donc facilitée par l'absence de compétition entre des programmes moteurs alternatifs. Avec Patrick Haggard et Dorit Wenke, nous avons donc fait l'hypothèse que la fluidité avec laquelle une action est sélectionnée parmi des actions concurrentes, devait affecter l'expérience que l'agent fait de son action, et ce, *indépendamment des conséquences produites par cette action*.

Pour tester cette hypothèse, nous avons adapté une tâche classique de sélection de l'action associée à une procédure d'amorçage subliminal (Wenke *et al.*, 2010). La tâche consistait à indiquer la direction (gauche ou droite) pointée par une flèche (**Figure 1**). La fluidité de sélection était manipulée via la présentation d'amorces subliminales pointant dans une direction similaire (condition de sélection fluide) ou opposée (condition de sélection non-fluide) à la flèche-cible. Une fois la réponse sélectionnée, et après un délai (variable d'un essai à l'autre), un cercle de couleur apparaissait à l'écran. Les sujets devaient ensuite juger, sur une échelle allant de 1 à 8, dans quelle mesure il considérait

que leur réponse avait effectivement causé l'apparition du cercle de couleur. La prédictibilité des cercles de couleur, mesurée par le délai entre la réponse et leur apparition, était strictement identique entre les conditions de sélection fluide et non-fluide.

L'introduction d'une amorce compatible ou incompatible avec la cible permettait ici de faire varier le sentiment de contrôle des participants (avoir causé l'apparition du cercle de couleur) en manipulant *seulement* la fluidité de sélection de la réponse – i.e., sans manipuler la *prédictibilité* des conséquences de cette action. Conformément à nos prédictions, nous avons trouvé que les sujets se sentaient davantage en contrôle des effets de leur action dans la condition de sélection fluide (amorce compatible avec la cible), en dépit du fait que ces effets n'étaient pas plus prédictibles que dans la condition non-fluide (amorce incompatible). La fluidité de la sélection informait donc prospectivement – i.e., avant même que l'action ne soit réalisée – le sentiment des sujets d'avoir produit, à travers leur action, l'apparition de cercles de couleur. Nous avons également montré que les sujets ne représentaient pas *explicitement* les effets de cette fluidité de sélection sur le contrôle de leur action. Il ne serait donc pas nécessaire de faire l'expérience explicite de « *ce qui ne va pas* » durant la sélection d'une action, pour que cela affecte le sentiment de contrôle des sujets. Le simple fait de faire l'expérience que « *quelque chose ne va pas* » suffirait à altérer ce sentiment, indépendamment des conséquences perçues de l'action. Nous avons fait l'hypothèse que la fluidité de sélection pouvait donc jouer le rôle de marqueur implicite du sentiment d'agentivité, et que les réseaux de sélection contribuaient à pré-construire ce sentiment en amont des conséquences de l'action elles-mêmes, et indépendamment de la nature de ces conséquences (Chambon, Wenke, Fleming, et al., 2013 ; Haggard & Chambon, 2012).

Dans une seconde étude comportementale, nous avons montré que cette modulation du sentiment de contrôle était bien due à l'effet *prospectif* de la fluidité de sélection, plutôt qu'à un monitoring *rétrospectif* des temps de réaction. En effet, les temps de réaction sont logiquement plus courts dans la condition où l'amorce subliminale est compatible avec la réponse à produire. Un sentiment accru de contrôle dans cette condition



**Figure 1 : Procédure expérimentale et stimuli.**

La figure présente un essai compatible (gauche) et un essai incompatible (droite) typiques. Dans les deux types d'essai, les participants devaient indiquer la direction (gauche ou droite) d'une flèche supraliminale (*Mask/Target*) et n'étaient pas informés de la présence d'amorces subliminales (i.e., une flèche pointant à gauche ou à droite, *Prime*). Les stimuli (amorces et cibles) pouvaient apparaître au-dessus ou au-dessous de la croix de fixation. L'effet (i.e., un cercle de couleur, *Action Effect*) apparaissait entre 100 et 500 ms après la réponse du sujet. Après un délai variant de 1 à 2 secondes, les sujets devaient indiquer le contrôle ressenti sur l'apparition du cercle de couleur (i.e., dans quelle mesure ils estimaient que leur réponse avait causé l'apparition du cercle).

pourrait donc être la conséquence de réponses plus rapides (i.e., j'estime après-coup avoir été plus en contrôle dans les conditions où j'ai répondu le plus vite). Pour tester cette hypothèse, nous avons utilisé un paradigme permettant d'inverser le rapport entre fluidité de sélection et temps de réaction, de sorte que les sujets répondaient plus lentement dans les conditions où l'amorce subliminale était pourtant compatible avec la réponse à produire (*negative compatibility effect*). Nous avons montré qu'en dépit de réponses plus lentes, les sujets continuaient de se sentir davantage en contrôle dans la condition fluide, comparée à la condition non-fluide où les temps de réaction étaient pourtant plus rapides. Nous avons proposé d'interpréter cette dissociation entre sentiment de contrôle et performances motrices à la lumière d'un modèle computationnel du contrôle moteur (Miall, Weir, Wolpert, et al., 1993). Dans ce modèle, les signaux de fluidité

sont placés dans un espace de stockage abstrait dont le contenu est ensuite mobilisé pour vérification, lorsque les conséquences d'une action ne surviennent pas comme attendu (Chambon & Haggard, 2012).

### Bases neurales du sentiment prospectif d'agentivité

Sélection de l'action et sentiment d'agentivité sont habituellement étudiés au sein de tâches spécifiques, indépendantes l'une de l'autre. Ces deux processus semblent en conséquence recruter des réseaux cérébraux distincts. Or, les résultats décrits ci-dessus suggèrent que ces réseaux pourraient interagir. Nous avons exploré cette hypothèse plus avant dans une troisième étude en neuroimagerie fonctionnelle (IRMf), conduite en collaboration avec Patrick Haggard, Stephen Fleming, Dorit Wenke, et Wolfgang Prinz. Plus précisément, nous nous sommes intéressés à la manière dont le cerveau codait l'interaction entre la fluidité de sélection et le sentiment prospectif de contrôle. Les résultats obtenus ont permis de mettre en évidence deux effets principaux :

*i)* La période de sélection de l'action recrute le cortex dorso-latéral préfrontal (CPL), et ce, dans la condition non-fluide seulement (i.e., la condition dans laquelle amorce et cible ont incompatibles). Le CPL est connu pour le rôle qu'il joue dans le contrôle cognitif de l'action (e.g., Koechlin *et al.*, 2003) et nous avons suggéré que son implication témoignait ici du contrôle exercé par le sujet pour court-circuiter l'influence de l'amorce subliminale, incompatible avec la réponse à produire.

*ii)* Nous avons observé, dans cette même condition non-fluide, une modulation de l'activité dans le gyrus angulaire (GA), proportionnelle au sentiment de contrôle ressenti par les sujets. Ainsi, plus l'activité était *réduite* dans cette partie inférieure du cortex pariétal, plus les sujets rapportaient se sentir en contrôle des effets de leur action.

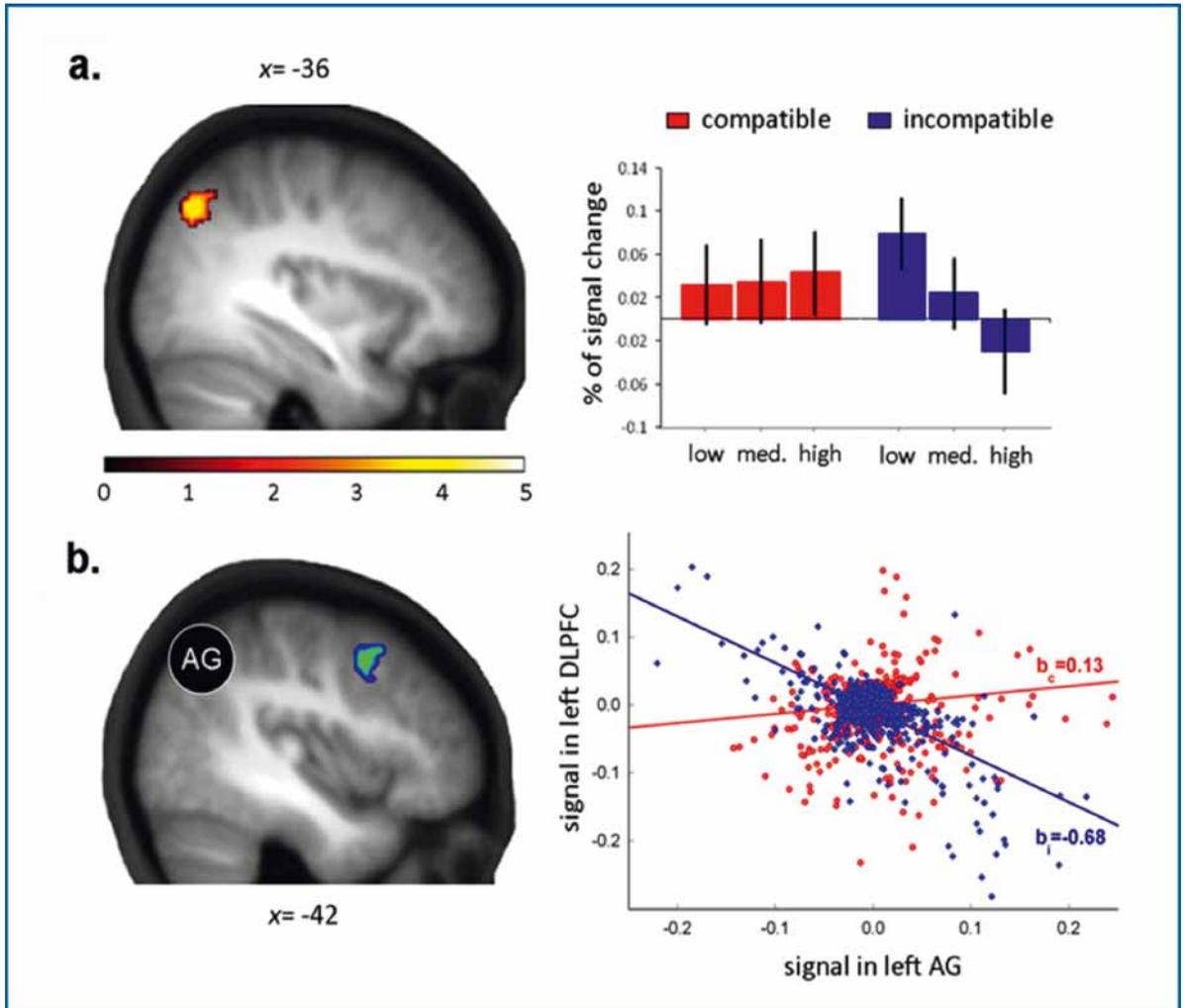
Nous avons ensuite réalisé des analyses de connectivité (interactions psychophysologiques, PPI) entre ces deux régions pour tenter de déterminer comment le CPL – impliqué dans la résolution du conflit objectif entre l'amorce et la cible –, interagissait avec le GA – dont l'activité prédisait le contrôle ressenti par les participants sur les effets de leur action. Nous avons trouvé, dans la condition non-fluide, une corrélation

négative entre l'activité de ces deux régions : ainsi, plus le niveau d'activité du CPL était élevé (plus l'influence de l'amorce incompatible était court-circuitée), moins le gyrus angulaire était activé, et plus les sujets se sentaient en contrôle de leur action (**Figure 2**). Le gyrus angulaire (GA) sous-tendrait le sentiment de contrôle des sujets en monitorant les signaux de fluidité de sélection dans le CPL. Cet échange de signaux fronto-pariétal représenterait la signature neurale de ce que nous avons appelé 'sentiment prospectif d'agentivité', c'est-à-dire la traduction d'un conflit de sélection pré-moteur *objectif* (CPL) en expérience *subjective* de ce conflit (GA). Les sujets utiliseraient ce codage subjectif afin de prédire la survenue, et la valeur, des conséquences de leur action – un signal de dis-fluidité (*disfluency*) élevé traduisant une faible probabilité d'obtenir la conséquence attendue (Chambon *et al.*, 2013).

Dans une étude conduite en stimulation magnétique transcrânienne (TMS), nous avons par ailleurs confirmé le rôle du gyrus angulaire dans le codage « en ligne » de ce sentiment prospectif d'agentivité. Nous avons en effet montré qu'une perturbation de GA, au moment de la sélection de l'action, abolissait l'effet prospectif de la dis-fluidité sur le sentiment de contrôle subjectif des sujets (les sujets continuent de se sentir en contrôle), sans pour autant abolir l'effet objectif du conflit amorce-cible sur leurs performances motrices (les sujets répondent plus lentement) (Chambon, Moore, & Haggard, 2015).

### Le sens de l'agir dans la schizophrénie

En collaboration avec Martin Voss et Simone Kühn, nous avons ensuite adapté l'expérience princeps (Chambon *et al.*, 2013) pour la soumettre à un groupe de patients souffrant de schizophrénie. L'objectif de cette étude était de clarifier le rôle fonctionnel des signaux de fluidité de sélection sur le sens de l'agir. Une manière de caractériser la fonction d'un signal consiste à mesurer ce qu'il se passe quand ce signal est absent, ou anormalement traité, comme cela pourrait être le cas chez les patients schizophrènes souffrant de symptômes dits « de passivité », dont la lecture de pensée, le syndrome d'influence (« je suis contrôlé par des forces étrangères ») ou l'insertion de pensées (« on implante des pensées dans ma boîte crânienne »)

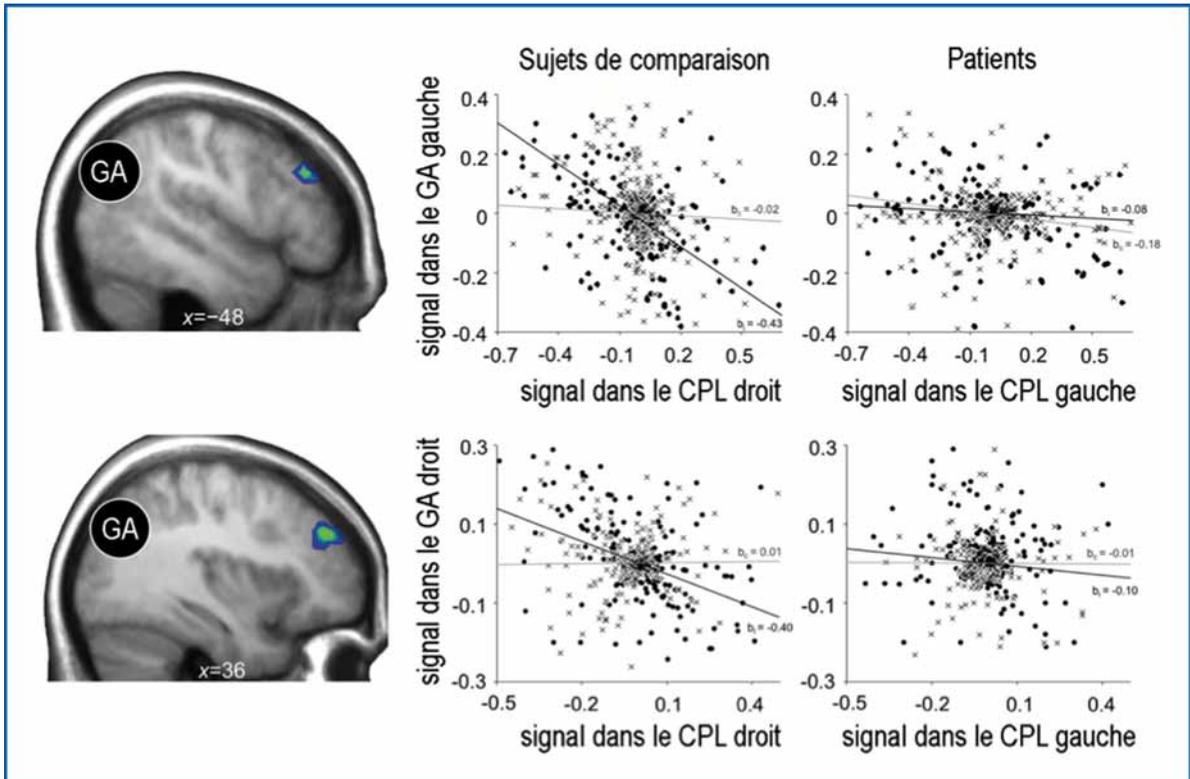


**Figure 2 :** (a) Interaction paramétrique entre contrôle subjectif estimé et fluidité objective de la sélection dans le gyrus angulaire (GA). Le gyrus angulaire gauche est différemment modulé par les estimations de contrôle subjectif (bas, moyen, ou haut) selon que la sélection de l'action était fluide ou dis-fluide. Dans la condition non-fluide (bleue), plus le gyrus angulaire est activé, moins le sujets se sentent en contrôle de leur action. (b) Analyses de connectivité fonctionnelle entre GA et CPL dans la condition disfluente. Une sélection dis-fluide est associée à une connectivité qui décroît entre les deux régions (rouge : condition fluente ; bleue : condition disfluente). La différence entre les pentes de régression constitue l'interaction psychophysiological (PPI) testée. Figure adaptée de Chambon, Wenke, Fleming, *et al.*, 2012, *Cerebral Cortex*.

sont des manifestations typiques. Nous avons donc conduit la même tâche avec 18 patients schizophrènes et 18 participants non psychiatriques. Les résultats comportementaux ont révélé une dissociation frappante. Les patients schizophrènes avaient, comme les sujets de comparaison, des temps de réaction facilités par la présentation d'une amorce subliminale compatible ; en revanche, l'effet bénéfique de la fluidité de sélection sur le sentiment d'agentivité

n'était pas présent chez les patients. Dans le groupe de patients, l'effet facilitateur du sentiment de fluidité sur la sélection de l'action ne se traduisait donc pas en une expérience subjective de contrôle.

Nous avons également retrouvé cette dissociation entre sélection et agentivité au niveau neural, avec, chez les patients schizophrènes, une communication défaillante entre le gyrus angulaire (GA) et le cortex préfrontal dorsolatéral



**Figure 3 : Analyses de connectivité fonctionnelle entre le GA gauche (panel haut) et le GA droit (panel bas) et le CPL chez les sujets de comparaison et les patients souffrant de schizophrénie.** La sélection dis-fluide (ligne noire) est associée à une connectivité qui décroît entre les deux régions chez les sujets de comparaison uniquement (panel gauche). On observe en revanche une absence de connectivité fonctionnelle entre les deux régions chez les patients (panel droit), quelle que soit la condition, fluide (ligne grise) ou dis-fluide (ligne noire). Figure adaptée de Voss, Chambon, Wenke, *et al.*, 2017, *Brain*.

(CPL) dans les essais incompatibles (e.g. dis-fluides) (**Figure 3**). Cette dysconnexion frontopariétale dans la pathologie psychiatrique pourrait traduire une anomalie dans la manière dont ces régions cérébrales communiquent entre elles. Cette communication anormale pourrait à son tour rendre compte de certaines anomalies de l'expérience agentive, telles qu'elles se manifestent dans les symptômes de passivité (Voss, Chambon, Wenke *et al.*, 2017).

### Le rôle de la fluidité dans la pratique experte

Enfin, nous nous sommes intéressés à la variété des signaux qui contribuent à l'élaboration de notre sentiment d'agentivité. Si l'on a vu que la fluidité contribuait à cette élaboration, la prédictibilité des conséquences de l'action jouerait également un rôle important. En effet, si les conséquences de votre action ne sont pas telles

que vous l'aviez prédit, il y a peu de chance que vous vous sentiez agent de vos actions simplement sur la foi du sentiment de fluidité éprouvé durant leur planification. Se pose donc la question de savoir comment ces deux types de signaux, fluidité de sélection et prédictibilité des conséquences, interagissent – en particulier lorsqu'ils sont en conflit l'un avec l'autre.

Pour répondre à cette question, nous avons conduit, avec Nura Sidarus, une dernière étude qui se fondait sur un paradigme extrêmement similaire à celui utilisé précédemment, sauf que nous avons cette fois fait varier la *fréquence* des conséquences de l'action – i.e., nous les rendons *plus ou moins* prédictibles. Les résultats que nous avons obtenus sont assez éloquentes : lorsqu'il n'y a aucun problème dans le processus de sélection de l'action (essais fluides), la prédictibilité des conséquences de l'action n'a absolument aucun effet sur le sentiment d'agentivité. Ça n'est que

lorsque le sujet enregistre de la difficulté dans le processus de sélection de l'action (essais disfluides), que le caractère prédictible des conséquences de l'action importe vraiment. En résumé, on ne vérifierait les conséquences que lorsque *quelque chose ne va pas* durant la sélection de l'action (Sidarus, Chambon, & Haggard, 2013).

Nous concluons en revenant brièvement sur la fonction des signaux de fluidité et leur rôle dans l'apprentissage et l'acquisition de l'expertise motrice. Il convient souligner que dans les expériences que nous avons élaborées, les participants n'avaient pas vraiment de contrôle sur ce qui apparaissait à l'écran – les cercles de couleurs. Ils prenaient donc à tort le sentiment de fluidité de sélection pour du contrôle instrumental sur les événements qui suivaient directement leurs actions. Or, si la fluidité est prise à tort pour du contrôle instrumental, c'est précisément parce qu'en général la fluidité de sélection est un indice fiable du contrôle que vous avez sur vos actions et sur leurs conséquences (Haggard & Chambon, 2012). Quand l'action à réaliser vient naturellement et sans effort – quand elle est fluide –, il y a de fortes chances pour que les conséquences de cette action soient telles que je le souhaitais. Nous avons donc formulé l'hypothèse selon laquelle la fluidité serait un bon *prédicteur* du contrôle que nous exerçons sur nos actions et sur leurs conséquences. Cette idée transparait assez clairement dans le rapport subjectif que certains athlètes professionnels font de leur pratique, dont le tennisman Roger Federer (Open d'Australie, 2009) :

« [...] Quand je fais un beau revers, c'est très fluide, ça se fait sans effort. Je sais exactement à l'avance que la balle va atterrir dans le court. Je n'ai même pas besoin de vérifier »

Cette formule est intéressante pour notre propos car elle suggère que l'expérience de fluidité éprouvée durant la sélection ou l'exécution de l'action peut être utilisée pour *court-circuiter* le modèle comparateur – ce modèle qui consiste à comparer les conséquences observées de votre action avec ses conséquences prédites (Synofzik et al., 2008). Pour le dire autrement, les signaux

de fluidité peuvent être utilisés comme des signaux approximatifs, mais utiles, du contrôle que l'agent exerce sur le monde. Ces approximations pourraient être utilisées pour court-circuiter un mécanisme coûteux, qui consiste à juger *rétrospectivement* l'action exécutée sur la simple foi d'indices extérieurs – les conséquences de cette action. Quand vous faites l'expérience de la fluidité dans vos mouvements – un revers fluide, par exemple –, il est

fort probable que la balle atterrisse dans le court, et il est donc inutile de vérifier si oui ou non votre action – votre revers – va être suivi des conséquences prédites. Vous feriez mieux d'allouer ce temps à faire d'autres choses plus importantes comme vous replacer sur le court ou préparer le prochain coup.

Cette capacité à utiliser la fluidité comme un marqueur prospectif de contrôle pourrait cependant ne pas être donnée d'emblée, mais pourrait nécessiter d'apprendre *au préalable* qu'il existe des relations stables entre l'expérience de fluidité de sélection et la succès de la conséquence – i.e., entre le fait d'exécuter un revers fluide et le fait d'avoir la balle qui atterrisse dans le court (Chambon, Sidarus, Haggard, 2013). Il est donc probable que les comportements qui se basent sur ce signal de fluidité ne se développent qu'avec l'acquisition d'une certaine *expertise*. Cette expertise se traduirait par le glissement d'un mode de contrôle supervisé, conscient, soutenu, à un mode de contrôle de l'action automatique, qu'on appelle aussi mode de contrôle expert, et que nous qualifierons ici *d'heuristique*, en ce qu'il repose sur une approximation fiable de l'environnement telle qu'elle est mesurée ou traduite par ces signaux de fluidité.

## Remerciements

L'auteur a été financé par une bourse de séjour post-doctoral, ainsi que par une subvention de recherche, toutes deux délivrées par la Fondation Fyssen.

## Bibliographie

- Synofzik M, Vosgerau G, Newen A (2008) Beyond the comparator model: a multifactorial

two-step account of agency. *Conscious Cogn* 17:219–239.

- Farrer, C., Frey, S.H., Van Horn, J.D., Tunik, E., Turk, D., Inati, S., Grafton, S.T. (2008). The angular gyrus computes action awareness representations. *Cereb Cortex*. 18: 254-261.

- Chambon, V., Haggard, P. (2013). “Premotor or ideomotor: How does the experience of action come about?” In Prinz W. et al. (Eds.), *Action Science: Foundation of an Emerging Discipline*, MIT Press.

- Chambon, V., Wenke, D., Fleming, S.M., Prinz, W., and Haggard, P. (2013). An online neural substrate for sense of agency, *Cerebral Cortex*, 23(5): 1031-7.

- Haggard P., Chambon, V. (2012). Sense of Agency, *Current Biology*, 22, 390-392.

- Kahneman D., Slovic P., Tversky A. (1982) *Judgment Under Uncertainty: Heuristics and Biases*, Cambridge Univ. Press: Cambridge, U.K.

- Reber, R., Schwarz, N., & Winkielman, P. (2004). Processing fluency and aesthetic pleasure: Is beauty in the perceiver’s processing experience? *Personality and Social Psychology Review*, 8, 364-382.

- Alter, A.L. and Oppenheimer, D.M. (2006) Predicting short-term stock fluctuations by using processing fluency. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.*, 103, 9369-9372.

- Oppenheimer, D.M. (2008). The secret life of fluency. *TICS*, 12, 237-41.

- Csikszentmihalyi, M. (1990). *Flow: The Psychology of Optimal Experience*. New York: Harper and Row.

- Miall, R. C., Weir, D. J., Wolpert, D. M., & Stein, J. F. (1993). Is the cerebellum a smith predictor ? *Journal of Motor Behavior*, 25, 203-216.

- Chambon, V., Haggard, P. (2012). Sense of control depends on fluency of action selection, not motor performance. *Cognition*, 125, 441-51.

- Chambon, V.\*, Moore, J.W.\*, & Haggard, P. (\*co-first author) (2014). TMS stimulation over the inferior parietal cortex disrupts prospective sense of agency. *Brain Structure and Function*.

- Voss M.\*, Chambon V.\*, Wenke D., Kühn S., Haggard P. (2017). In and out of control: brain mechanisms linking fluency of action selection to self-agency in patients with schizophrenia. *Brain*, 140(8): 2226-39. \*co-first.

- Sidarus N., Chambon V., Haggard P. (2013). Priming of actions increases sense of control over unexpected outcomes. *Consciousness & Cognition*, 22: 1403-1411.

- Chambon V., Sidarus N., & Haggard P. (2014) From action intentions to action effects: How does the sense of agency come about ? *Frontiers in Human Neuroscience*, 15, 8: 320.

## La notion de magnitude à la naissance

Maria Dolores DE HEVIA

*Chargée de Recherche CNRS  
Laboratoire Psychologie de la Perception (UMR 8242) & Université Paris Descartes*

### Résumé

Une capacité cognitive fondamentale, présente chez le nouveau-né humain et partagée par d'autres espèces animales, est de discriminer et de se représenter les informations de grandeur (par exemple, les quantités ou les nombres). Un aspect spécifique de cette capacité est son lien avec l'information spatiale. En effet, nous nous représentons les nombres sur un continuum spatial connu sous le nom de « ligne numérique mentale ». Il existe deux manières dont le nombre et l'espace sont reliés : 1. Différentes quantités correspondent à des extensions spatiales congruentes et 2. Différentes quantités correspondent à différentes positions dans l'espace. Ici, nous présenterons deux études permettant de savoir si, à la naissance, les nourrissons humains associent également les quantités à des niveaux de luminosité congruents, et si ils associent les petites quantités à gauche et les grandes à droite de l'espace. Les résultats de ces études suggèrent qu'au début de la vie post-natale le nombre établit encore un lien privilégié avec l'espace qui ne se généralise pas à la dimension de luminosité. Aussi seules les quantités, ni l'espace ou la durée, sont associées à différentes localisations spatiales dépendantes de leur grandeur relative, petite vs grande.

### Mots-clés

Cognition, nombres, origines, développement, nouveau-nés, espace, magnitude

## Representing magnitudes at birth

### Abstract

A fundamental cognitive ability, present from birth in humans and shared with other non-human species, is the ability to discriminate and represent magnitude information (e.g., numerosity). A specific aspect of this ability is the use of spatial information, so that we represent number along a spatial continuum (known as the “mental number line”). There are two ways in which number and space relate to one another: 1. different numerosities correspond to corresponding spatial extents, and 2. different numerosities correspond to different spatial positions. Here, I will present two studies asking whether, at birth, human newborns associate numerosities also to corresponding levels of brightness, and whether they associate small with the left side of space and large with the right side of space. The results of these studies suggest at the start of postnatal life number establishes a privileged link with space that does not extend to the dimension of brightness, and that numerosities, but not space or duration, are associated to different spatial locations depending on their relative magnitude, small vs. large.

### Keywords

Cognition, number, origins, development, newborns, space, magnitude

## Introduction

**L**a capacité à discriminer et se représenter l'information de magnitude/grandeur est fondamentale au raisonnement humain. Nous humains, et bien d'autres individus d'espèces non-humaines, utilisons cette habilité dans nos expériences quotidiennes, comme par exemple estimer le nombre de convives à un dîner. Face à un groupe, cela nous permet, ainsi qu'aux autres animaux dotés de cette capacité, d'opter pour la stratégie la plus optimale : l'attaque ou la fuite. Elle intervient également lorsque nous devons calculer le temps nécessaire à la réalisation d'une action. L'origine de ces concepts fait débat depuis longue date. Les représentations de quantité sont-elles présentes à un âge très précoce de la vie qu'elles peuvent avoir un rôle déterminant dans la structuration de l'expérience ultérieure ? Ou sont-elles issues des mécanismes d'apprentissage émergeant de l'exposition à un monde physique très structuré ? Investiguer les origines développementales de ces concepts peut apporter un éclairage sur ces questions.

Une habilité cognitive fondamentale liée à cette capacité est la propension à utiliser l'information spatiale pour représenter des concepts non-spatiaux. Par exemple, nous utilisons un axe spatial vertical pour représenter les différents

niveaux sociaux, les niveaux de pouvoir, et même pour se figurer les niveaux d'estime de soi ou encore de moralité. Nous pensons aux événements passés comme s'ils se situaient derrière nous et ceux à venir, devant nous, avec l'idée que le temps pourrait se mouvoir d'un lieu (le présent) vers un autre (le passé) (Boroditsky, 2000). Ces liens apparaissent en outre dans les outils communs de mesure avec lesquels nous utilisons des formats spatiaux pour représenter les niveaux de température, de pression et de temps.

Parmi les nombreuses représentations mentales entre les différentes dimensions que les humains peuvent établir, la cartographie nombre-espace est essentielle à la cognition humaine. Ceci a été relevé très tôt par les psychologues comme Francis Galton (1880), qui a montré que les personnes visualisent de manière consciente les nombres dans des configurations

spatiales. Ce phénomène se reflète aussi dans deux branches de la science : les mathématiques et la géométrie. En mathématique, tous les nombres se réfèrent à une 'ligne réelle', sur laquelle chaque nombre correspond à un point sur une ligne uni-dimensionnelle. En géométrie, les nombres sont utiles pour étudier les questions de forme, taille, position par rapport à une figure, et dans les propriétés de l'espace, avec comme illustration claire, l'invention des coordonnées cartésiennes.

Les premières idées quant à l'association entre nombre et espace ont été suivies d'une importante cohorte de recherches supportant cette hypothèse. Ces recherches montrent que les représentations du nombre et de l'espace chez les adultes s'associent de manière à suggérer une organisation en 'ligne numérique mentale'. Cette représentation en ligne numérique mentale consiste en un continuum de magnitudes numériques. Les quantités sont représentées dans une organisation spatiale en ligne horizontale (Dehaene, 1992). Une importante propriété de ce continuum mental est son orientation spatiale. En effet, les adultes se représentent mentalement les nombres sous un format spatial cohérent avec leur système de lecture et d'écriture, c'est-à-dire de gauche à droite (Dehaene et al., 1993) ou de droite à gauche (Zebian, 2005).

En outre chez les adultes, les nombres peuvent moduler les estimations visuo-spatiales (Fischer et al., 2003 ; de Hevia et al., 2006 ; de Hevia et al., 2008) et visuo-motrices (Andres et al., 2004 ; Fischer, 2003) en exerçant une influence sur le traitement spatial, même lorsque les nombres ne sont pas pertinents pour la tâche à accomplir. Ce phénomène confirme l'idée qu'aux nombres correspondent différentes longueurs spatiales variant de manière paramétrique avec la magnitude du nombre (Restle, 1970). De plus, l'étroite relation existant entre le nombre et l'espace se reflète également au niveau cérébral : des zones de recouvrement dans le cortex pariétal sont engagées dans le traitement numérique et spatial (Fias et al., 2001 ; Nieder, 2005 ; Pinel et al., 2004), et certains troubles visuo-spatiaux résultant de lésions cérébrales peuvent affecter certains calculs numériques (Vuilleumier et al., 2004 ; Zorzi et al., 2002).

### **“la cartographie nombre-espace est essentielle à la cognition humaine”**

De récentes études sur le développement ont montré que déjà les enfants d'âge préscolaire (de Hevia & Spelke, 2009 ; Opfer et al., 2010), et même les nourrissons préverbaux (de Hevia & Spelke, 2010 ; Lourenco & Longo, 2010) se représentent spontanément mentalement les nombres et le temps au travers de l'espace. Par exemple, les nourrissons de huit mois transfèrent la discrimination d'une série ordonnée de nombres à celle d'une série ordonnée de longueurs de ligne. Ils sont également capables d'apprendre une règle établissant une relation positive entre le nombre et la longueur, et d'en faire une utilisation productive, alors qu'ils ne le font pas avec une relation inverse (d'après de Hevia & Spelke, 2010). Ces résultats montrent que le lien nombre-espace ne se réfère pas uniquement à l'orientation spécifique de la représentation mentale (par exemple, de gauche à droite), mais inclut également une cartographie fondamentale et non-orientée, entre les deux dimensions, déjà présentes dans la petite enfance.

Basée sur des recherches sur les interactions spatio-numériques chez l'adulte (de Hevia et al., 2006, 2008), l'étude des origines de ce phénomène repose sur l'idée que l'interaction entre le nombre et l'espace peut revêtir deux formes (voir de Hevia et al., 2006). D'une part, les nombres peuvent être représentés dans l'espace en fonction de leur grandeur, sous la forme d'étendues spatiales (« cartographie non directionnelle ») ; d'autre part, les nombres peuvent être associés à différentes positions spatiales, en fonction de leur grandeur et/ou de leur ordre relatifs (« cartographie directionnelle »). Ces dernières années, les recherches ont accumulé nombre de preuves de l'existence de ces deux cartographies mentales spatio-numériques, chez les adultes (Dehaene et al., 1993 ; de Hevia et al., 2006, 2008 ; de Hevia & Spelke, 2009), chez les enfants (de Hevia & Spelke, 2009 ; van Galen & Reitsma, 2008), et chez les nourrissons dès leur première année de vie (de Hevia & Spelke, 2010 ; de Hevia et al., 2014a).

Les études décrites ci-dessous sont les recherches les plus récentes sur ce phénomène et constituent un point de départ à la compréhension des origines, de la nature et des propriétés de ces deux types d'interactions entre les domaines numérique et spatial.

### Les liens existants entre les différentes dimensions à la naissance

Le processus comparatif entre le nombre, la longueur spatiale et la durée est régi par la même fonction psychophysique, la loi de Weber, dans laquelle la performance de discrimination est modulée par le rapport des grandeurs (Van Oeffelen & Vos, 1982). De plus, l'acuité de la discrimination dans ces dimensions montre un développement semblable ; les ratios nécessaires aux nourrissons pour distinguer deux grandeurs diminuent avec l'âge à un rythme similaire dans ces trois dimensions (Brannon et al., 2007 ; Izard et al., 2009 ; Lipton & Spelke, 2003 ; vanMarle & Wynn, 2006 ; Xu & Spelke, 2000). Cependant, cette similitude n'est pas exclusive à la longueur, le nombre et le temps, mais est partagée par tous les *continua*, y compris les dimensions telles que la luminosité et le volume sonore. Concrètement, les adultes peuvent traduire n'importe quelle magnitude ou grandeur en termes d'une autre (Stevens & Marks, 1965), et nous utilisons l'espace pour se représenter différents types d'informations, y compris la tonalité (Rusconi et al., 2006) et l'apprentissage en série (Previtali et al., 2010).

Dans de précédentes recherches sur les nouveau-nés humains, nous avons montré qu'à la naissance, les êtres humains associaient spontanément les changements de magnitude ou de grandeur au travers des dimensions du nombre, de la longueur et de la durée (de Hevia et al., 2014b). Plus particulièrement, lorsque nous avons présenté une augmentation de la numérosité et/ou de la durée aux nourrissons, ils s'attendaient à ce que cette augmentation s'accompagne d'une augmentation de la longueur visuelle équivalente. De même, lorsque nous leur avons présenté une diminution de la numérosité et/ou de la durée, ils s'attendaient à une diminution de la longueur visuelle. En revanche, lorsque les changements de grandeur (nombre et/ou durée) n'étaient pas accompagnés de modification équivalente de la longueur visuelle, les nouveau-nés n'ont montré aucune réaction à ces présentations. Enfin, les nouveau-nés ont manifesté cette habilité aussi bien lorsque des indices numériques et de durée étaient présentés conjointement ou séparément.

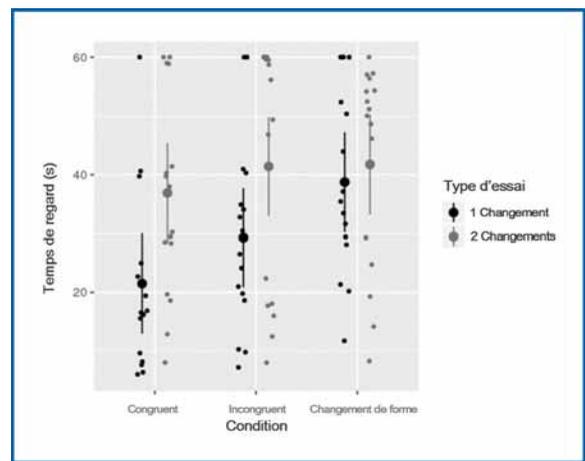
Sur la base de cette étude, nous nous sommes ensuite demandé si ces associations particulières

se généralisaient de manière similaire à d'autres appariements de magnitudes à la naissance, ou si elles reflétaient une prédisposition précoce à présumer des relations spécifiques entre les représentations spatiales, temporelles et numériques. Pour répondre à cette question, nous avons testé les correspondances de nombres avec la luminosité visuelle, une autre dimension également formulable en termes de « plus » ou de « moins ». Nous voulions savoir si les nouveau-nés regarderaient plus longtemps les présentations à l'écran dans les conditions congruentes ; c'est-à-dire lorsqu'une augmentation de la numérosité serait suivie par une augmentation de la luminosité, ou encore quand une diminution de la numérosité serait suivie par une diminution de la luminosité.

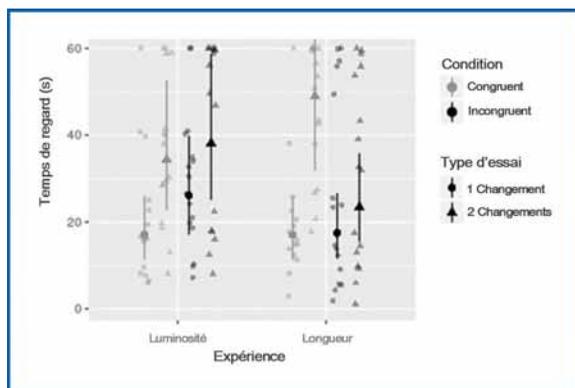
Nous avons testé un total de quarante-huit nouveau-nés assignés à trois conditions différentes dans lesquelles nous avons associé des numérosités auditives croissantes ou décroissantes à des objets visuels à la luminosité ou à la forme changeantes (contrôle de non-magnitude). Dans la condition congruente, les nourrissons étaient familiarisés avec un stimulus de faible luminosité associé à un petit nombre de syllabes (c'est-à-dire 6) ou un stimulus de luminosité élevée associé à un grand nombre de syllabes (18) ; dans la condition incongruente, les nourrissons étaient familiarisés avec un stimulus à faible luminosité associé à un grand nombre de syllabes ou à un stimulus à luminosité élevée associé à un petit nombre de syllabes. De plus, afin de contrôler la nouveauté visuelle, une condition de contrôle de changement de forme, dans laquelle deux formes différentes, plutôt que deux valeurs de luminosité, étaient associées à un petit ou un grand nombre de syllabes.

La familiarisation était suivie de deux essais avec un nouveau stimulus numérique ; les nourrissons familiarisés avec un petit nombre de syllabes ont été testés avec un grand nombre dans les deux essais, tandis que les nourrissons familiarisés avec un grand nombre de syllabes ont ensuite été testés avec un petit nombre. La manipulation cruciale se situait au niveau du type de changement visuel : pendant les essais à 1 changement, aucun changement de caractéristique visuelle n'appariait le changement numérique. Durant les essais à 2 changements, aussi bien la caractéristique visuelle (luminosité ou forme), que le nombre de syllabes entendues, changeaient.

Les résultats ont indiqué que les nouveau-nés ont montré une préférence pour les changements de luminosité congruents par rapport à l'absence de changement de luminosité : ils ont présenté des temps de regard plus longs lorsqu'une augmentation (ou une diminution) du nombre était accompagnée d'une augmentation (ou d'une diminution) du niveau de luminosité. En revanche, les nourrissons n'ont montré aucune préférence pour un changement de forme par rapport à une absence de changement de forme. Lorsqu'une augmentation de la luminosité était accompagnée d'une diminution du nombre (et vice versa), les nouveau-nés ont présenté un ensemble de temps de regard intermédiaires, aucunement distinguables des changements simples de la luminosité ou des changements neutres de magnitude de la forme (**Figure 1**). Ce type de performances contraste avec celui que les nouveau-nés ont montré lorsqu'on leur a présenté des représentations nombre-longueur dans lesquelles ils ont très fortement évité les changements incongruents de longueur accompagnant les numérosités auditives : ils regardaient significativement moins les représentations où l'augmentation du nombre était accompagné d'une diminution de la longueur, et celles où la diminution du nombre était accompagnée d'une augmentation de la longueur (**Figure 2**). Par conséquent, les nouveau-nés semblent plus flexibles dans un traitement de changements parallèles de luminosité et de nombre plutôt que les changements parallèles de longueur et de nombre.



**Figure 1** : Moyennes et intervalles de confiance à 95 % pour chaque groupe. Données brutes indiquées par les petits points



**Figure 2** : Les prédictions du modèle et les données brutes comparant les données actuelles avec de Hevia et al. (2014b). Notez l'extension de l'intervalle de prédiction de 95 % dans les essais Congruents/Longueur/2 Changements ; Cela reflète les prévisions du modèle concernant les temps de regard partiellement observés.

L'interprétation de ce résultat vient supporter l'hypothèse que les magnitudes numériques, spatiales et temporelles sont plus fortement associées les unes aux autres à la naissance, qu'à la luminosité. Ce travail a été récemment soumis pour publication (Bonn, Netskou, Streri, & de Hevia, submitted).

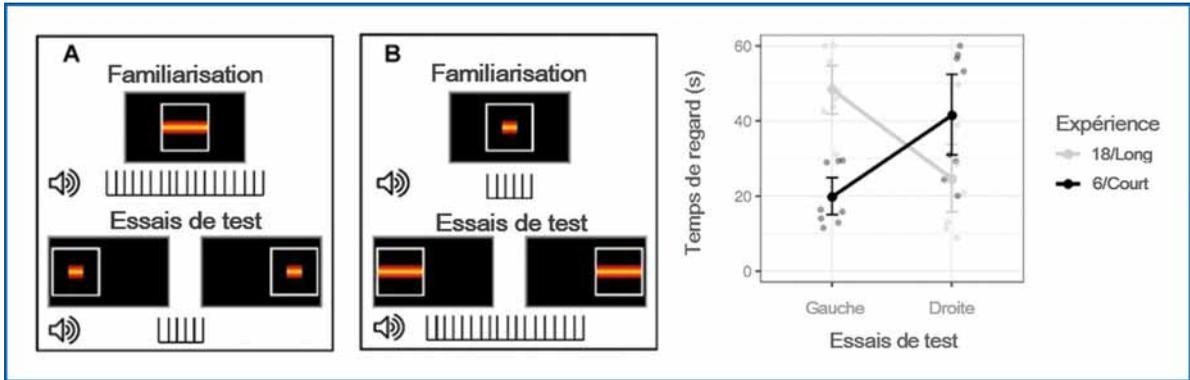
### Utiliser l'espace pour se représenter des séquences ordonnées non-spatiales à la naissance

Les humains, ainsi que d'autres animaux, utilisent naturellement et sans effort l'espace pour organiser le monde. L'un des exemples les plus connus est la « ligne numérique mentale », dans laquelle les petites valeurs sont associées au côté gauche de l'espace et les grandes valeurs au côté droit (Dehaene et al., 1993 ; Moyer & Landauer, 1967). Les preuves classiques de ce phénomène proviennent de l'effet SNARC (Spatial Numerical Association of Response Codes, Dehaene et al., 1993 ou Association Spatio-Numérique des Codes de Réponses), dans lequel les petits nombres (présentés au centre d'un écran) sont traités plus rapidement avec la main gauche, et les grands nombres avec la main droite. Des preuves de l'existence d'une ligne numérique mentale façonnant les concepts quantitatifs ont été établies chez des nourrissons humains (de Hevia et al., 2014a) et des adultes (Dehaene & al., 1993), ainsi que chez des animaux non humains

(Rugani et al., 2015) : ces populations ont tendance à associer le côté gauche de l'espace aux petits nombres et le côté droit de l'espace aux grands nombres. Par exemple, les nourrissons apprennent à ordonner une série d'items s'ils sont présentés du plus petit à gauche au plus grand à droite, mais pas l'inverse (de Hevia et al., 2014a). Ils sont également plus rapides à suivre un objet du côté gauche de l'écran après avoir vu un petit nombre (au centre de l'écran) et un objet sur le côté droit après avoir vu un grand nombre (au centre de l'écran) (Bulf et al., 2016).

Bien que cette représentation particulière entre les nombres et l'espace ait joué un rôle central dans notre compréhension des concepts mathématiques humains, son origine chez l'homme reste incertaine : est-ce le résultat d'un biais inné ou se développe-t-elle après la naissance ? Pour répondre à cette question, nous avons adopté la méthodologie utilisée précédemment pour mettre en évidence la capacité des nouveau-nés humains à présager les changements de magnitude allant dans la même direction au travers différentes dimensions (de Hevia et al., 2014b). Plus particulièrement, lorsque les nouveau-nés assistent à des modifications auditives de la numérosité et/ou de la durée, ils s'attendent à une modification correspondante de longueur de la ligne visuelle (augmentant ou diminuant, conjointement). Dans cette étude, nous avons utilisé la méthodologie bimodale interdimensionnelle (de Hevia et al., 2014b) : nous avons présenté aux nouveau-nés des changements de magnitude congruents dans toutes les dimensions (les changements auditifs de grandeur étaient toujours accompagnés de changements attendus et congruents de la taille visuelle) ; le test décisif était de savoir si le nouveau-né préférerait voir une diminution de la magnitude auditive associée à la diminution de la taille visuelle à gauche et une augmentation de la magnitude auditive associée à l'augmentation de la taille visuelle à droite, par rapport à la représentation inverse.

Le paradigme comportait deux phases : une phase de familiarisation (60 secondes) immédiatement suivie d'une phase de test constituée de deux essais. Dans une série de 5 expériences, nous avons familiarisé la moitié des nourrissons à une petite quantité et l'autre moitié à une grande quantité, associées à une figure géométrique centrée. Nous avons ensuite testé les nourrissons avec une autre quantité pendant deux



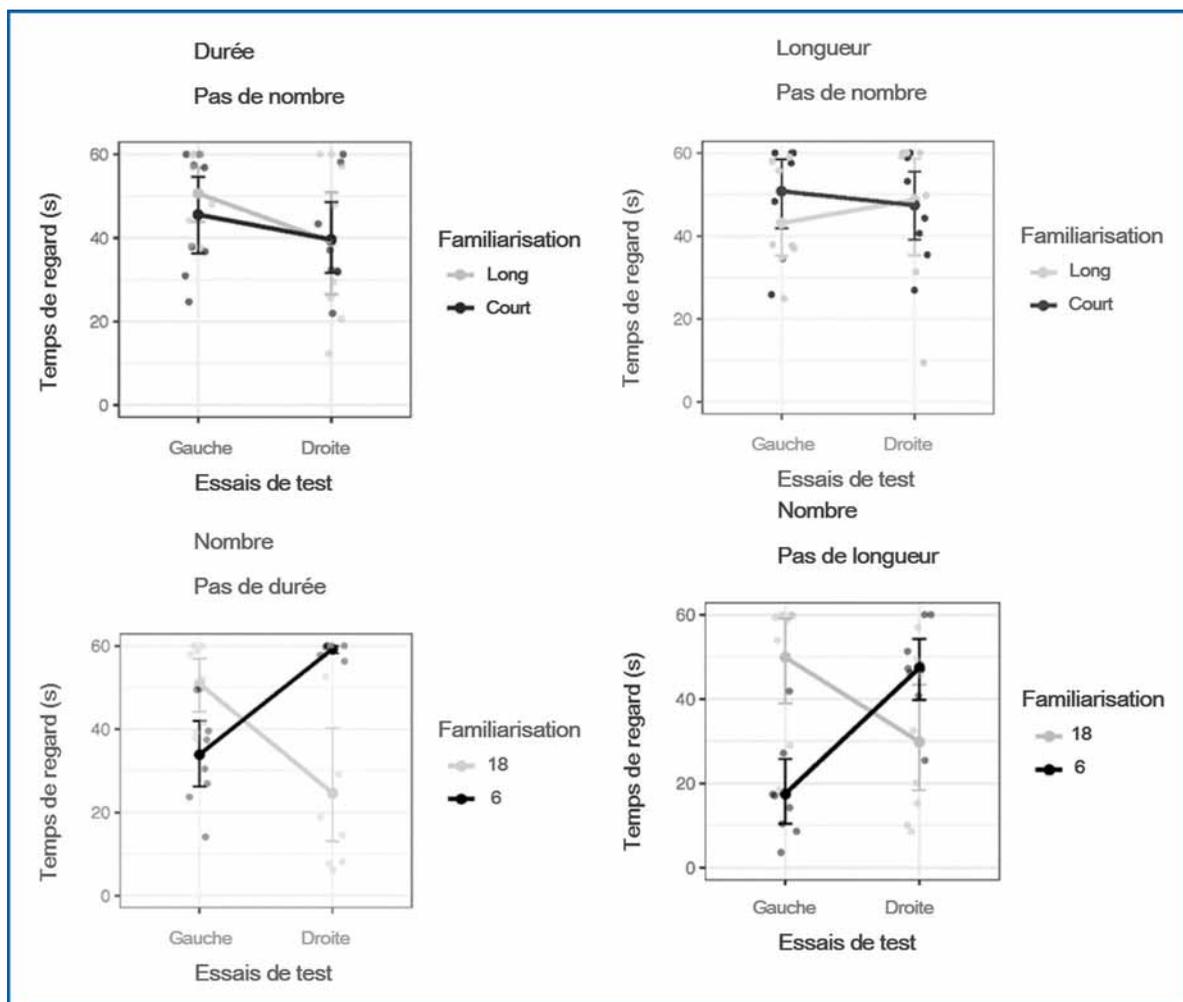
**Figure 3** : Expérience 1 de l'étude : A. Expérience 1, familiarisation avec des séquences de 18 syllabes associées à une longue ligne, se déplaçant de manière stroboscopique mais asynchrone avec les syllabes ; Essais de test avec des séquences de 6 syllabes associées à une ligne courte apparaissant à gauche de l'écran dans un essai, et avec une ligne courte apparaissant à droite dans un autre essai. B. Familiarisation avec des séquences de 6 syllabes associées à une ligne courte, se déplaçant de manière stroboscopique mais asynchrone avec les syllabes ; Essais de test avec des séquences de 18 syllabes associées à une longue ligne apparaissant à gauche dans un essai, et avec une ligne courte apparaissant à droite dans un autre essai. Les nouveau-nés en condition A regardent plus longtemps la ligne située à gauche au moment du test, tandis que les nouveau-nés en condition B regardent plus longtemps la ligne à droite durant le test ; cela concorde avec un biais petit-gauche/grand-droite. D'après de Hevia, M.D., Veggiotti, L., Streri, A. & Bonn, C. (2017). À la naissance, les humains associent « peu » à gauche et « beaucoup » à droite. *Current Biology*, 27, 3879-3884.e2.

essais avec une nouvelle figure géométrique, présentée une fois à gauche et une fois à droite de l'écran. Les nourrissons familiarisés avec la petite quantité ont été testés avec la grande quantité, tandis que ceux familiarisés avec la grande quantité ont été testés avec la petite quantité. Les nouveau-nés ont donc été exposés aux deux quantités (petite et grande) au cours de l'expérimentation, de la familiarisation au test, ce qui, nous le présumons, leur a permis d'en déduire des quantités relatives. Nous avons constaté que les nouveau-nés possèdent effectivement le biais gauche/droite, ce qui suggère qu'un mécanisme inné préserve du comportement ultérieur (**Figure 3**). Plus frappant encore, nous avons trouvé que cette représentation est privilégiée pour le nombre, car nous ne la retrouvons pas dans d'autres magnitudes continues, dans les modalités auditives ou bien visuelles, et prévaut même lorsque la durée et la longueur visuelle sont contrôlées (**Figure 4**). Cela suggère que la tendance plus générale à associer les petites magnitudes au côté gauche et les grandes magnitudes au côté droit de l'espace se développe à une période plus tardive, peut-être telle une généralisation de l'association innée de l'espaces-nombre. Ce travail a été récemment publié dans la revue *Current Biology* (de Hevia, Veggiotti, Streri, & Bonn, 2017).

## Discussion

Avec ces deux études, nous mettons en lumière la capacité des nouveau-nés à la naissance à créer spontanément des associations (cartographies non-directionnelles) entre le nombre, l'espace et le temps, et ce, de manière unique ; en effet, ces associations ne s'étendent vers d'autres dimensions, telle que la luminosité. En outre, nous rapportons l'existence d'un biais (cartographie directionnelle), fonctionnel dès la naissance, permettant d'associer une diminution (ou « ce qui est petit ») au côté gauche de l'espace, et une augmentation (ou « ce qui est grand ») du côté droit de l'espace. Cette association avec l'espace semble être spécifique au nombre et ne s'étend pas aux dimensions de l'aire spatiale (surface) ou de la durée. La propension précoce à faire cette association de grandeur relative avec des côtés opposés de l'espace ne dépend donc pas de l'utilisation de symboles, de la langue, de l'éducation mathématique ou même d'une grande expérience de l'environnement. Elle pourrait être à l'origine d'une ligne numérique mentale plus sophistiquée.

Il existe plusieurs questions ouvertes pour de futures recherches. Par exemple, nous ne savons pas exactement à quel moment la culture vient influencer ces représentations. Bien que nous



**Figure 4 :** Expériences 2-5 de l'étude. Le biais petit-gauche/grand-droite est uniquement présent lorsque le stimulus contient une quantité numérique. Il est absent lorsque la durée et/ou la longueur visuelle sont présentées aux nouveau-nés. D'après de Hevia, M.D., Veggiotti, L., Streri, A. & Bonn, C. (2017). À la naissance, les humains associent « peu » à gauche et « beaucoup » à droite. *Current Biology*, 27, 3879-3884.e2

sachions que son influence est effective dès l'enfance : les enfants utilisent une représentation mentale de gauche à droite, ou de droite à gauche en fonction des biais spatiaux de leur culture (gauche-à-droite occidentale vs. droite-à-gauche arabe ; Shaki et al., 2012), nous manquons de connaissances pour définir à quel stade du développement l'environnement culturel spécifique dans lequel nous vivons amorce une modulation de ces biais. Il est possible que cette influence débute au cours de la première année de vie puisque nous interagissons avec d'autres individus manifestant leurs propres biais spatiaux. Les futures recherches devront montrer à quel

moment exactement ce changement culturel apparaît. Une autre problématique concerne l'utilité pratique d'un tel biais de cartographie directionnelle. En effet, nous ne savons pas si présenter ce biais particulier provoque des conséquences directes du point de vue de l'évolution, car il pourrait être un sous-produit de l'asymétrie hémisphérique, qui en soi pourrait comporter des avantages, ou pourrait être tout à fait fortuit. Les recherches actuelles portent sur les origines de ces biais spatio-numériques. Selon notre point de vue (de Hevia et al., 2012), un biais pour amorcer une analyse visuelle à partir du côté gauche de l'espace est associé à un biais amenant à préférer

les séquences dont la grandeur augmente (de Hevia et al., 2014a, 2017). C'est donc un biais spatial qui relève du traitement latéralisé du nombre, expérimenté depuis la naissance. Nous testons si l'avantage de l'hémisphère gauche, dirigé par nos asymétries hémisphériques et présent chez les enfants et les adultes, est déjà fonctionnel à la naissance, et par conséquent, si dès la naissance, les nouveau-nés privilégient les informations situées à gauche de l'espace.

Néanmoins, des recherches récentes ont commencé à mettre en lumière les avantages d'une représentation spatiale asymétrique de l'information. En particulier, il a été montré que l'orientation spatiale spécifique avec laquelle nous fournissons des informations en série peut avoir un impact sur le décodage de ces informations (Bulf et al., 2017). Par exemple, nous avons montré que si nous présentons à des nourrissons de 7 mois une règle de type ABB (par exemple, carré rouge, cercle bleu, cercle bleu), ils peuvent apprendre cette règle abstraite et l'appliquer à d'autres séquences si les éléments sont présentés de gauche à droite, mais pas s'ils sont présentés de droite à gauche. Il en va de même lorsque nous leur présentons une règle du type ABA (par exemple, le carré rouge, le cercle bleu, le carré rouge), alors même qu'un tel type de règle soit plus difficile à apprendre pour les nourrissons. Dans ces cas énoncés, nous pourrions avancer que l'organisation dans l'espace de l'information ordinale peut soit stimuler, soit gêner son apprentissage, en fonction de l'orientation spécifique que nous utilisons. Ce même phénomène a été observé pour les séquences numériques : les nourrissons de 7 mois peuvent distinguer l'ordre croissant et décroissant lorsque l'information est présentée de gauche à droite, mais pas quand cette même information est présentée de droite à gauche (de Hevia et al., 2014a). Par conséquent, en manipulant l'agencement spatial de l'information en série, nous pouvons aussi bien soutenir qu'entraver l'apprentissage par les jeunes enfants de séquences ordonnées. Ces associations spatiales asymétriques, loin d'être un phénomène complexe mesuré en laboratoire, peuvent apporter un éclairage sur la manière dont nous organisons, encodons et nous nous remémorons spontanément les informations, ce qui pourrait fournir des applications pratiques, notamment dans les milieux éducatifs.

## Remerciements

Un grand merci aux étudiants et aux collaborateurs ayant contribué à ces recherches : Cory Bonn, Alice Debost, Viviane Huet, Yu-Na Lee, Eirini Netskou, Arlette Streri et Ludovica Veggiotti. Un grand merci aussi à Lucie Martin pour la traduction de cet article de l'anglais au français. Je voudrais également exprimer toute ma gratitude aux enfants et familles pour leur participation à ces études. Cette recherche a été financée par une Subvention de Recherche de la Fondation Fyssen et par l'Agence Nationale de la Recherche Scientifique (ANR-15-CE28-0003-01 NUMSPA) à MDdH.

## Bibliographie

- Andres, M., Davare, M., Pesenti, M., Olivier, E., & Seron, X. (2004). Number magnitude and grip aperture interaction. *Neuroreport*, 15(18), 2773-2777.
- Bonn, C.D., Netskou, E., Streri, A., & de Hevia, M.D. (submitted). Number-brightness association in human newborns.
- Boroditsky, L. (2000). Metaphoric structuring: Understanding time through spatial metaphors. *Cognition*, 75(1), 1-28.
- Brannon, E. M., Suanda, S., & Libertus, K. (2007). Temporal discrimination increases in precision over development and parallels the development of numerosity discrimination. *Developmental science*, 10(6), 770-777.
- Bulf, H., de Hevia, M. D., Gariboldi, V., & Macchi Cassia, V. M. (2017). Infants learn better from left to right: a directional bias in infants' sequence learning. *Scientific reports*, 7(1), 2437.
- Bulf, H., de Hevia, M. D., & Macchi Cassia, V. (2016). Small on the left, large on the right : Numbers orient visual attention onto space in preverbal infants. *Developmental Science*, 19(3), 394-401.
- Dehaene, S. (1992). Varieties of numerical abilities. *Cognition*, 44(1-2), 1-42.
- Dehaene, S., Bossini, S., & Giraux, P. (1993). The mental representation of parity and number magnitude. *Journal of Experimental Psychology: General*, 122(3), 371.
- de Hevia, M. D., Girelli, L., Addabbo, M., & Cassia, V. M. (2014a). Human infants' preference for left-to-right oriented increasing numerical sequences. *PLoS one*, 9(5), e96412.

- de Hevia, M. D., Girelli, L., Bricolo, E., & Vallar, G. (2008). The representational space of numerical magnitude: Illusions of length. *Quarterly Journal of Experimental Psychology*, 61(10), 1496-1514.
- de Hevia, M. D., Girelli, L., & Macchi Cassia, V. (2012). Minds without language represent number through space: origins of the mental number line. *Frontiers in Psychology*, 3, 466.
- de Hevia, M. D., Girelli, L., & Vallar, G. (2006). Numbers and space: a cognitive illusion ?. *Experimental brain research*, 168(1-2), 254-264.
- de Hevia, M. D., Izard, V., Coubart, A., Spelke, E. S., & Streri, A. (2014b). Representations of space, time, and number in neonates. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 111(13), 4809-4813.
- de Hevia, M. D., & Spelke, E. S. (2009). Spontaneous mapping of number and space in adults and young children. *Cognition*, 110(2), 198-207.
- de Hevia, M. D., & Spelke, E. S. (2010). Number-space mapping in human infants. *Psychological Science*, 21(5), 653-660.
- de Hevia, M. D., Veggiotti, L., Streri, A., & Bonn, C. D. (2017). At Birth, Humans Associate “Few” with Left and “Many” with Right. *Current Biology*, 27(24), 3879-3884.
- Fias, W., Lauwereyns, J., & Lammertyn, J. (2001). Irrelevant digits affect feature-based attention depending on the overlap of neural circuits. *Cognitive Brain Research*, 12(3), 415-423.
- Fischer, M. H. (2003). Cognitive representation of negative numbers. *Psychological Science*, 14(3), 278-282.
- Fischer, M. H., Castel, A. D., Dodd, M. D., & Pratt, J. (2003). Perceiving numbers causes spatial shifts of attention. *Nature neuroscience*, 6(6), 555.
- Galton, F. (1880). Visualised numerals. *Nature*, 21, 252-256.
- Izard, V., Sann, C., Spelke, E. S., & Streri, A. (2009). Newborn infants perceive abstract numbers. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 106(25), 10382-10385.
- Lipton, J. S., & Spelke, E. S. (2003). Origins of number sense: Large-number discrimination in human infants. *Psychological science*, 14(5), 396-401.
- Lourenco, S. F., & Longo, M. R. (2010). General magnitude representation in human infants. *Psychological Science*, 21(6), 873-881.
- Moyer, R. S., & Landauer, T. K. (1967). Time required for judgements of numerical inequality. *Nature*, 215(5109), 1519.
- Nieder, A. (2005). Counting on neurons: the neurobiology of numerical competence. *Nature Reviews Neuroscience*, 6(3), 177.
- Opfer, J. E., Thompson, C. A., & Furlong, E. E. (2010). Early development of spatial-numeric associations: evidence from spatial and quantitative performance of preschoolers. *Developmental Science*, 13(5), 761-771.
- Pinel, P., Piazza, M., Le Bihan, D., & Dehaene, S. (2004). Distributed and overlapping cerebral representations of number, size, and luminance during comparative judgments. *Neuron*, 41(6), 983-993.
- Previtalli, P., de Hevia, M. D., & Girelli, L. (2010). Placing order in space: the SNARC effect in serial learning. *Experimental Brain Research*, 201(3), 599-605.
- Restle, F. (1970). Speed of adding and comparing numbers. *Journal of Experimental Psychology*, 83(2p1), 274.
- Rugani, R., Vallortigara, G., Priftis, K., & Regolin, L. (2015). Number-space mapping in the newborn chick resembles humans' mental number line. *Science*, 347(6221), 534-536.
- Rusconi, E., Kwan, B., Giordano, B. L., Umiltà, C., & Butterworth, B. (2006). Spatial representation of pitch height: the SMARC effect. *Cognition*, 99(2), 113-129.
- Shaki, S., Fischer, M. H., & Göbel, S. M. (2012). Direction counts: A comparative study of spatially directional counting biases in cultures with different reading directions. *Journal of Experimental Child Psychology*, 112(2), 275-281.
- Stevens, J. C., & Marks, L. E. (1965). Cross-modality matching of brightness and loudness. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 54(2), 407-411.
- Van Galen, M. S., & Reitsma, P. (2008). Developing access to number magnitude: A study of the SNARC effect in 7-to 9-year-olds. *Journal of Experimental Child Psychology*, 101(2), 99-113.
- VanMarle, K., & Wynn, K. (2006). Six-month-old infants use analog magnitudes to represent duration. *Developmental science*, 9(5).

- Van Oeffelen, M. P., & Vos, P. G. (1982). A probabilistic model for the discrimination of visual number. *Perception & Psychophysics*, 32(2), 163-170.
- Vuilleumier, P., Ortigue, S., & Brugger, P. (2004). The number space and neglect. *Cortex*, 40(2), 399-410.
- Xu, F., & Spelke, E. S. (2000). Large number discrimination in 6-month-old infants. *Cognition*, 74(1), B1-B11.
- Zebian, S. (2005). Linkages between number concepts, spatial thinking, and directionality of writing: The SNARC effect and the reverse SNARC effect in English and Arabic monoliterates, biliterates, and illiterate Arabic speakers. *Journal of Cognition and Culture*, 5(1), 165-190.
- Zorzi, M., Priftis, K., & Umiltà, C. (2002). Brain damage: neglect disrupts the mental number line. *Nature*, 417(6885), 138.

## Introduction

The ability to discriminate and represent information of magnitude is foundational to human reasoning. We, and many species of non-human creatures, use this ability in everyday experiences, such as estimating the number of people attending a dinner, it allows us and other animals to decide whether the best bet when facing a group is to attack or to escape, and it also intervenes when one needs to calculate the time available to complete an action. The origin of these concepts is a long-standing debate. Are quantity representations available early in life so that they can have a determining role in structuring subsequent experience? Or are they extracted by learning mechanisms following exposure to a richly structured physical world? Investigating the developmental origins of these concepts can shed light on these questions.

A related fundamental cognitive ability is the propensity to use spatial information in order to represent other non-spatial concepts. For instance, we use a vertical spatial axis to represent levels of social status, of power, even to convey levels of self-esteem, and of morality. We think of

past events as if they were located behind us and future events as if they were in front of us, just as if time could move from one location (present) to the other (past) (Boroditsky, 2000). These links are also evident in common measurement tools, where we use a spatial format to represent levels of temperature, pressure, and time.

Among the many mappings between different dimensions that humans can establish, the number-space mapping is essential for human cognition. Noted early by psychologists like Francis Galton (1880), who documented people consciously visualizing numbers in spatial configurations, this phenomenon is also well reflected in two branches of science: mathematics and geometry. In mathematics, all real numbers are referred to as the 'real line', where each number corresponds to a point in a one-dimensional line; in geometry, numbers are used in order to study questions of shape, size, relative position of figures, and the properties of space, with the invention of the Cartesian coordinates as a clear example.

Early insights for an association between number and space have been followed by an increasing body of scientific research showing that adults' representations of number and space are related to one another in ways suggestive of a 'mental number line'. The mental number line representation consists of a continuum of numerical magnitude where quantities are represented in a spatially-organized horizontal line (Dehaene, 1992). A relevant property of this mental continuum is

### **"the number-space mapping is essential for human cognition"**

its spatial orientation: Adults mentally represent numbers in a spatial format that is consistent with their reading/writing system, left-to-right (Dehaene et al., 1993) or right-to-left oriented (Zebian, 2005). Additionally, numbers can modulate adults' visuo-spatial (Fischer et al., 2003; de Hevia et al., 2006; de Hevia et al., 2008), and visuo-motor (Andres et al., 2004; Fischer, 2003) computations, exerting an influence on spatial processing even when numbers are not relevant to the task at hand. This phenomenon supports the idea that numbers correspond to different spatial lengths, varying parametrically with number magnitude (Restle, 1970). Moreover, the close relationship between number and space is also

reflected at the brain level: overlapping areas in the parietal cortex are engaged in numerical and spatial processing (Fias et al., 2001; Nieder, 2005; Pinel et al., 2004), and some visuo-spatial disorders resulting from brain damage can affect certain numerical computations (Vuilleumier et al., 2004; Zorzi et al., 2002).

Recent developmental studies have shown that already preschool children (de Hevia & Spelke, 2009; Opfer et al., 2010), and even preverbal human infants (de Hevia & Spelke, 2010; Lourenco & Longo, 2010) spontaneously map numbers and time onto space. For instance, eight-month-old infants transfer the discrimination of an ordered series of numbers to the discrimination of an ordered series of line lengths, and are able to learn, and productively use, a rule that establishes a positive relationship between number and length, while they fail to do so with an inverse relationship (de Hevia & Spelke, 2010). These findings show that the number-space link not only refers to the specific orientation of the mental representation (e.g., left-to-right), but that it also includes a non-oriented, fundamental mapping between the two dimensions that is present already in infancy.

Based on studies on numerical-spatial interactions in adults (de Hevia et al., 2006, 2008), the investigation of the origins of this phenomenon has been based on the idea that the number-space interaction can take two forms (see de Hevia et al., 2006). On the one hand, numbers can be mapped onto space in the form of corresponding spatial extents depending on their magnitude ('non-directional mapping'); on the other hand, numbers can be associated to different spatial positions, depending on their relative magnitude and/or order ('directional mapping'). In the last few years, research has accumulated providing evidence for the existence of these two number-space mappings, in adults (Dehaene et al., 1993; de Hevia et al., 2006, 2008; de Hevia & Spelke, 2009), children (de Hevia & Spelke, 2009; van Galen & Reitsma, 2008), and infants in their first year of life (de Hevia & Spelke, 2010; de Hevia et al., 2014a).

The studies described below constitute the most recent research on this phenomenon and a starting point to understand the early origins, nature and properties of these two types of inte-

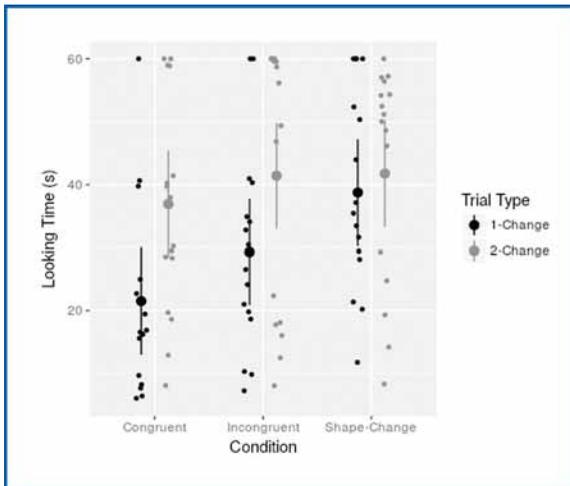
ractions between the numerical and spatial domains.

### **Links between Different Dimensions at Birth**

The comparison process for number, spatial length, and duration is governed by the same psychophysical function, Weber's law, whereby discrimination performance is modulated by the ratio of the magnitudes (Van Oeffelen & Vos, 1982). Moreover, the acuity in discrimination for these dimensions shows a similar development: the ratios required by infants to discriminate two magnitudes shrink with age at a similar pace across these three dimensions (Brannon et al., 2007; Izard et al., 2009; Lipton & Spelke, 2003; vanMarle & Wynn, 2006; Xu & Spelke, 2000). However, this similarity is not exclusive of length, number, and time but is shared for all continua, including dimensions such as brightness and loudness. In fact, adults can translate any magnitude in terms of another one (Stevens & Marks, 1965), and we use space to represent different types of information, including pitch tones (Rusconi et al., 2006), and serial learning (Previtali et al., 2010).

In previous research on human newborns we showed that at birth humans spontaneously associate changes in magnitude across the dimensions of number, length, and duration (de Hevia et al., 2014b). In particular, when infants experienced an increase in numerosity and/or duration, they expected this increase to be accompanied by a corresponding increase in visual length; when they experienced a decrease in numerosity and/or duration, they expected the decrease in visual length. In contrast, when changes in magnitude (number and/or duration) were not accompanied by a corresponding change in visual length, newborns did not react to the displays. Finally, newborns expressed this ability when numerical and duration cues were presented in conjunction, as well as when each of these cues was presented in isolation.

Based on this study, we next asked whether these particular associations generalize to other pairs of magnitudes in the same way at birth, or whether they reflect an early predisposition to expect specific relations between spatial, temporal, and numerical representations. In order to address this question, we tested mappings of number onto visual brightness, another



**Figure 1** : Means and 95% Confidence Intervals for each group. Raw data indicated by smaller dots.

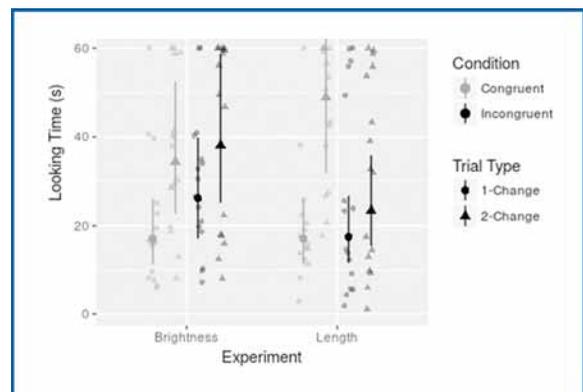
dimension that we can express in terms of 'more' or 'less'. We asked whether newborns would look longer when an increasing in numerosity is followed by an increasing in brightness, and when a decreasing in numerosity is followed by a decreasing in brightness.

We tested a total of forty-eight newborn infants assigned to three different conditions in which increasing or decreasing auditory numerosities were paired with visual objects that changed in luminance/contrast or shape (a non-magnitude control). In the Congruent condition, infants were familiarized to either a low-luminance stimulus paired with a small number of syllables (i.e., 6), or a high-luminance stimulus paired with a large number of syllables (i.e., 18); in the Incongruent condition, infants were familiarized to either a low-luminance stimulus paired with a large number of syllables or a high-luminance stimulus paired with a small number of syllables. Moreover, in order to control for visual novelty, a Shape-Change control condition, in which two different shapes, rather than two luminance values, were paired with a small or large number of syllables.

Following familiarization, infants experienced two test trials with a novel numerical stimulus; infants familiarized to a small number of syllables experienced a large number in the two test trials, while infants familiarized to a large number of syllables were tested with a small number. The crucial manipulation was in the type of visual

change: during 1-Change test trials, no visual feature change accompanied the numerical change. During 2-Change trials, both the visual feature (brightness or shape) changed as well as the number of syllables heard.

Results indicated that newborns preferred congruent changes in brightness over no change in brightness: they looked longer when an increase (decrease) in number was accompanied by an increase (decrease) in brightness level. In contrast, infants showed no relative preference for a shape change over no shape change. When an increase in brightness accompanied a decrease in number (and vice versa), newborns showed an intermediate pattern of looking times indistinguishable from sign-matched changes in shape (**Figure 1**). This performance pattern contrasts with the one newborns exhibit when presented with number-length mappings, in which newborns strongly dispreferred incongruent changes in length accompanying auditory number: they looked significantly less to mappings where an increase in number was accompanied by a decrease in length, and where a decrease in number was accompanied by an increase in length (**Figure 2**). Therefore, newborns seem to treat parallel changes in brightness and number more flexibly than parallel changes in length and number. We interpret this result as support for the hypothesis that numerical, spatial, and temporal magnitudes are



**Figure 2** : Model predictions and raw data comparing current data with de Hevia et al. (2014b). Note the extension of the 95% prediction interval in the Congruent/Length/2-Change trials; this reflects the model's predictions about partially observed looking times.

more strongly associated with each other at birth than with brightness. This study has been recently submitted for publication (Bonn, Netskou, Streri, & de Hevia, submitted).

### Using space to represent non-spatial, ordered sequences at birth

Humans, as well as other animals, naturally and effortlessly use space to organize the world. One of the most well-known examples is the 'mental number line', in which small values are associated with the left side of space, and large values with the right (Dehaene et al., 1993; Moyer & Landauer, 1967). Classical evidence for this phenomenon comes from the SNARC effect (Spatial Numerical Association of Response Codes, Dehaene et al., 1993), in which small numbers (presented in the center of a screen) are responded to faster with the left hand and large numbers with the right hand. Evidence for a mental number line that shapes quantitative concepts has been shown in human infants (de Hevia et al., 2014a) and adults (Dehaene et al., 1993), as well as non-human animals (Rugani et al., 2015): these populations tend to associate the left side of space with small numbers and the right side of space with large numbers. For instance, infants learn to order a set of arrays if they are presented from smallest on the left to largest on the right, but not vice versa (de Hevia et al., 2014a), and are quicker to attend to an object on the left side of the screen after seeing a small number (in the center of the screen), and an object on the right side after seeing a large number (in the center of the screen) (Bulf et al., 2016).

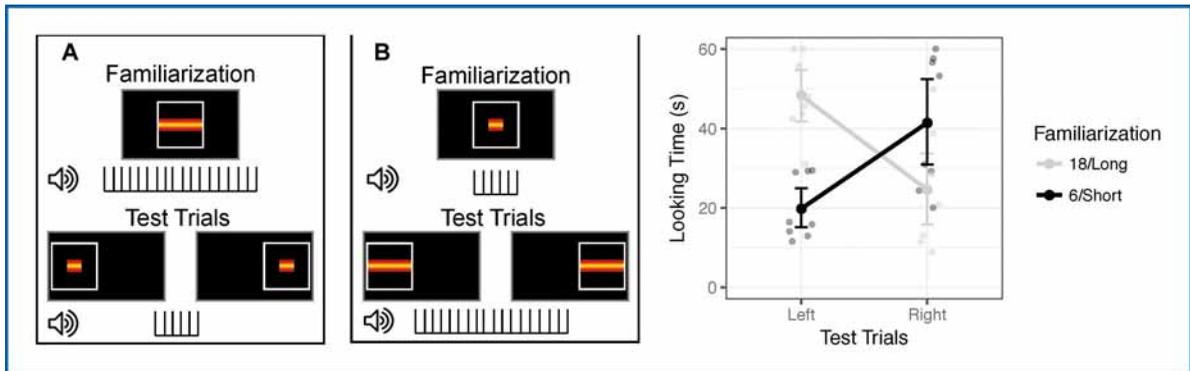
Though this particular mapping between numbers and space has played a central role in our understanding of human mathematical concepts, its origins in humans remain unclear: is it the result of an innate bias or does it develop after birth? To address this question, we adopted the methodology used in the past to show that human newborns expect changes in magnitude to occur in the same direction across different dimensions (de Hevia et al., 2014b). In particular, when newborns experience changes in auditory numerosity and/or duration they expect a change in visual line length in the same magnitude direction (i.e., both increasing or both decreasing). In the present study we adopted this bimodal, cross-dimensional methodology (de Hevia et al., 2014b): newborns were presented

with congruent changes in magnitude across dimensions (auditory changes in magnitude were always accompanied by the expected, congruent changes in visual size); the critical test was whether the newborn preferred to view a decrease in auditory magnitude paired with the congruent decrease in visual size on the left and an increase in auditory magnitude paired with the congruent increase in visual size on the right, relative to the reverse mapping.

The paradigm had two phases: a familiarization phase (60 seconds) immediately followed by a test phase constituted by two trials. In a series of 5 experiments, we familiarized half the infants to a small quantity and the other half to a large quantity, paired with a centered geometric figure. We then tested infants with the other quantity across two trials with a new geometric figure, presented once on the left and once on the right side of the screen. Infants familiarized with the small quantity were tested with the large quantity, while infants familiarized with the large quantity were tested with the small quantity. Newborns were thus stimulated with both quantities (small and large) across the experimental session from familiarization to test, which we assumed allowed them to infer relative quantities. We found that newborns do, in fact, possess the left-few/right-many bias, suggesting that an innate mechanism presages later behavior (**Figure 3**). Even more strikingly, we find that this mapping is privileged for number, as we do not find it in other continuous magnitudes in either the auditory or visual modalities, and prevails even when controlling for duration and visual length (**Figure 4**). This suggests that the more general tendency to associate small magnitudes with the left and large magnitudes with the right side of space develops later, perhaps as a generalization of the innate number-space association. This work has been recent published in the journal *Current Biology* (de Hevia, Veggiotti, Streri, & Bonn, 2017).

### Discussion

With these two studies we report that at birth newborns spontaneously create associations (non-directional mappings) between number, space and time in a unique way, such that these associations do not extend in the same way to other dimensions such as brightness. Also, we report the existence of a bias (directional



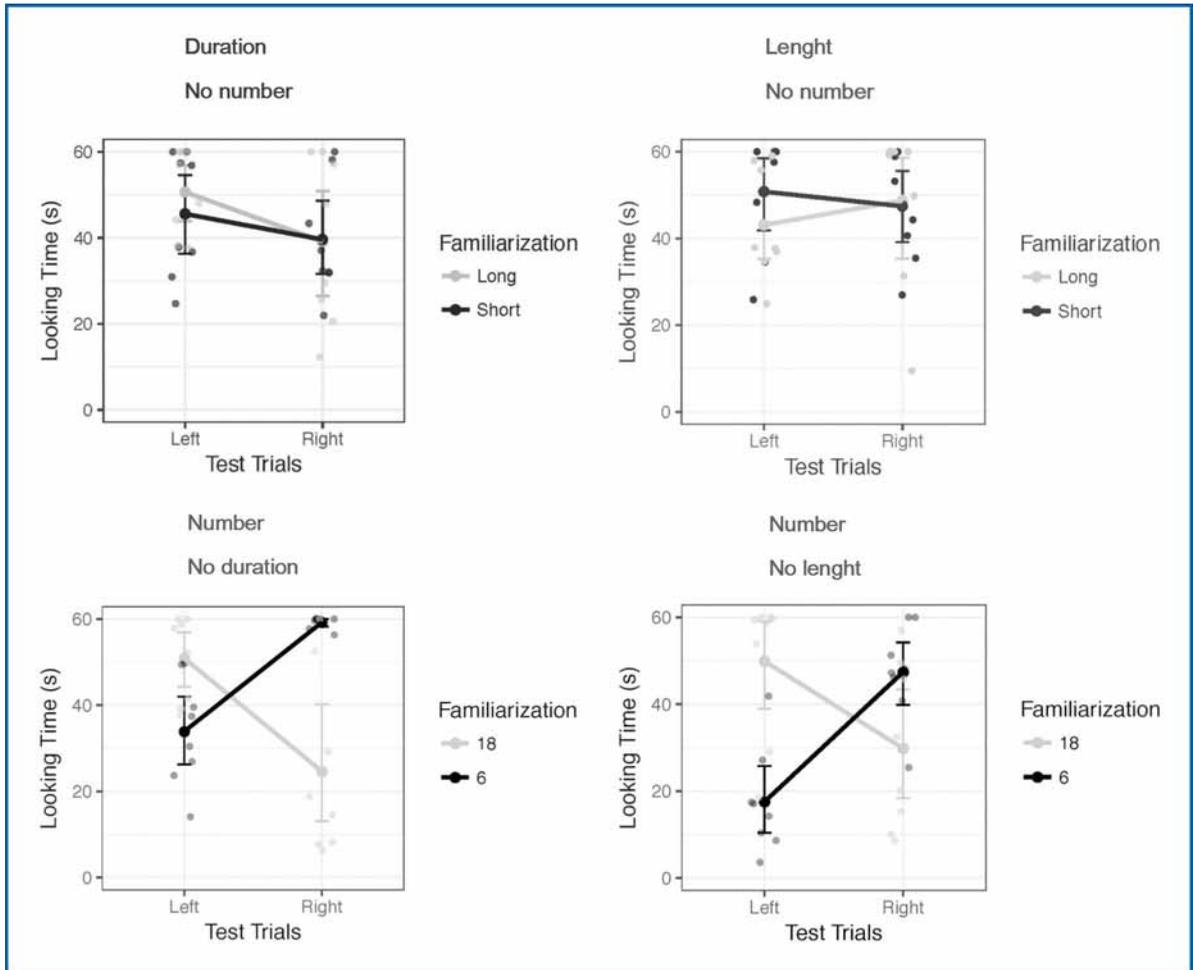
**Figure 3** : Experiment 1 of the study: A. Experiment 1, familiarization to 18-syllable sequences paired with a long line, moving stroboscopically but asynchronously with the syllables; Test trials with 6-syllable sequences paired with a short line appearing on the left in one trial and with a short line appearing on the right in another trial. B. familiarization to 6-syllable sequences paired with a short line, moving stroboscopically but asynchronously with the syllables; Test trials with 18-syllable sequences paired with a long line appearing on the left in one trial and with a short line appearing on the right in another trial. Newborns in condition A look longer to the left-sided line at test, whereas newborns in condition B look longer to the right-sided line at test, consistent with a small-left/large-right bias. From de Hevia, M.D., Veggiotti, L., Streri, A., & Bonn, C. (2017). At birth humans associate “few” with left and “many” with right. *Current Biology*, 27, 3879–3884.e2.

mapping) that is functional from birth to associate a decrease (or relatively small) with the left side of space and an increase (or relatively large) with the right side of space. This association with space seems to be specific to number and does not extend to the dimensions of spatial extent (area) or duration. The early propensity to make this association of relative magnitude with opposite sides of space therefore does not depend on the use of symbols, language, maths education or even extensive experience with the environment and it could be at the basis of a more sophisticated mental number line.

There are several questions open for future research. For instance, we do not know when exactly the influence of culture in these mappings takes place. While we know that this influence is functional already in childhood, with children using a left-to-right vs. a right-to-left mapping depending on the spatial biases of their culture (Western left-to-right vs. Arabic right-to-left; Shaki et al., 2012), we lack knowledge on how early our basic biases are modulated by the specific cultural environment we are living in. It is possible that this influence might take place during the first year of life, as we interact with other individuals that demonstrate their own spatial biases. Future research will need to show when exactly this cultural shift takes place. Another issue concerns the practical utility of having

such a directional mapping bias. In fact, we do not know whether having this particular bias has direct consequences from an evolutionary point of view, as it could be a by-product of hemispheric asymmetry, which by itself could have advantages or be completely casual. Current research is addressing the origins of these spatial-numerical biases. According to our view (de Hevia et al., 2012), a bias to start a visual scan with the left side of space is paired with a bias to prefer sequences that increase in magnitude (de Hevia et al., 2014a, 2017). It is therefore a spatial bias that gives rise to the lateralized processing of number seen from birth. We are testing whether the left hemispace advantage, driven by our hemispheric asymmetries and present in children and adults, is already functional at birth, and therefore that already from birth newborns privilege information located on the left side of space.

Nonetheless, recent research has started to shed some light on the advantages of having an asymmetric spatial mapping of information. In particular, it has been shown that the specific spatial orientation with which we provide serial information can have an impact in the decoding of this information (Bulf et al., 2017). For instance, we have shown that if 7-month babies are presented with a rule of the type ABB (e.g., red square, blue circle, blue circle), they are able to



**Figure 4** : Experiments 2-5 of the study. The bias small/left-large/right is only present when the stimulus contains numerical quantity, and it is absent when duration and/or visual length are presented to newborns. From de Hevia, M.D., Veggiotti, L., Streri, A., & Bonn, C. (2017). At birth humans associate “few” with left and “many” with right. *Current Biology*, 27, 3879–3884.e2.

learn this abstract rule and apply it to other sequences if the elements are presented from left to right, but not if they are presented from right to left. The same applies when we present them with a rule of the type ABA (e.g., red square, blue circle, red square), which is a harder one for infants to learn. In these cases, we could say that organizing ordinal information in space can either boost or hinder its learning depending on the specific orientation we use. This same phenomenon has been observed for numerical sequences: 7-m-o infants can discriminate increasing vs. decreasing order when information was presented from left to right, but not when the same information was presented from right to

left (de Hevia et al., 2014a). Therefore, by manipulating the spatial arrangement of serial information we can either boost or hinder young infants’ learning of ordered sequences. These asymmetric spatial associations, far from being a complex phenomenon measured in a laboratory setting, can inform the way we spontaneously organize, encode and recall information of the world, which could provide practical applications in educational settings.

### Acknowledgements

A warm thank you to the students and collaborators that contributed to this research: Cory Bonn, Alice Debost, Viviane Huet, Yu-Na Lee,

Eirini Netskou, Arlette Streri, and Ludovica Veggiotti. A big thank you goes to Lucie Martin for the translation of this article from English to French. Finally, I would like to express my gratitude to all the children and families participa-

ting in these studies. This research has been supported by a Research Grant from the Fyssen Foundation and by a grant from the Agence Nationale de la Recherche Scientifique (ANR-15-CE28-0003-01 NUMSPA) to MDdH.

# La communication gestuelle chez le babouin olive

Sandra MOLESTI

*ATER, Centre PsyCLÉ, EA 3273, Université Aix-Marseille*

## Résumé

En raison de leur proximité phylogénétique avec l'humain, les primates non-humains sont utilisés comme modèles pour étudier l'évolution du langage. A cet égard, les études sur la communication gestuelle connaissent un regain d'intérêt. Cependant, comparée à celle des grands singes, la communication gestuelle des autres singes a été très peu étudiée. L'objectif de cette étude était d'établir le répertoire de communication gestuelle du babouin olive, et d'en déterminer les propriétés. Premièrement, nous avons établi le premier répertoire de communication gestuelle du babouin olive, avec une liste de 67 gestes produits. Deuxièmement, nous avons montré que ce système gestuel est intentionnel (celui qui produit le geste regarde le destinataire, attend une réponse, et prend en compte l'attention du destinataire), flexible (un geste peut être utilisé dans plusieurs contextes, et plusieurs gestes peuvent être utilisés dans un même contexte), et variable selon les individus et leur âge. Ces propriétés, qui sous-tendraient l'évolution du langage humain, auraient donc été présentes chez l'ancêtre commun de l'humain et du babouin, il y a environ 30-40 millions d'années.

## Mots-clés

Geste, communication, primate, langage, intentionnalité

## Gestural communication in olive baboons

### Abstract

Given their close phylogenetic proximity with humans, non-human primates are used as models to investigate the evolution of language. In this regard, there is renewed interest in studies concerning gestural communication. However, compare to apes the gestural communicative system of monkeys has been understudied. The aim of this study was to establish the repertoire of gestural communication of olive baboons and determine the properties of their gestural system. First, we established the first repertoire of gestural communication of olive baboons, with a list of 67 gestures produced. Second, we showed that this gestural system is intentional (the signaller looks at the recipient, waits for a response, and takes into account the attentional state of recipient), flexible (one gesture can be used in several contexts and several gestures can be used in one context), and variable across individuals and age. Thus, these properties, that may underlie the evolution of human language, may have been present in the common ancestor of baboons and humans, around 30-40 million years ago.

### Keywords

Gesture, communication, primate, language, intentionality

## Introduction

**E**n raison de leur proximité phylogénétique avec l'humain, les primates non-humains sont utilisés comme modèles afin de mieux comprendre l'origine évolutive du langage. En effet, l'objectif est notamment d'examiner si des précurseurs évolutifs du langage humain peuvent se retrouver

dans le système communicatif des primates non-humains. Alors que les recherches se sont principalement concentrées sur la communication vocale des primates, les gestes communicatifs, qui ont jusqu'ici été relativement peu étudiés par rapport aux vocalisations, sont d'un intérêt primordial pour reconstruire un scénario évolutif cohérent (Call & Tomasello, 2007 ; Arbib et al, 2008). En effet, il y a de plus en plus d'éléments qui

tendent à démontrer que le système communicatif gestuel des primates non-humains possède certaines propriétés qui sont proches du langage humain, suggérant que ces propriétés, qui sous-tendraient l'évolution du langage humain, auraient émergé principalement dans le domaine gestuel (Arbib et al, 2008 ; Liebal & Call, 2012).

L'une des propriétés principales du langage humain est son incroyable flexibilité d'acquisition et d'utilisation. Cependant, des études récentes ont montré que les gestes des grands singes sont également produits de manière flexible. Cette flexibilité est caractérisée par une dissociation entre les gestes utilisés et les objectifs pour lesquels ils sont émis (un critère utilisé à l'origine pour l'étude de la communication chez le jeune enfant), c'est-à-dire que différents gestes peuvent être utilisés pour un même objectif, et qu'un même geste peut être utilisé pour différents objectifs (Call & Tomasello, 2007). Chez les primates non-humains, cette flexibilité est généralement mesurée en analysant la variété des contextes fonctionnels (tels que le jeu ou les conflits) dans lesquels un geste est produit, et la variété des gestes qui peuvent être produits dans un seul contexte. Un tel niveau de flexibilité a été trouvé chez plusieurs espèces de grands singes, aussi bien chez des populations captives que sauvages (chimpanzés, *Pan troglodytes* : Call & Tomasello, 2007 ; Hobaiter & Byrne, 2011 ; bonobos, *Pan paniscus* : Pika et al, 2005b ; Graham et al, 2017 ; gorilles, *Gorilla gorilla* : Pika et al, 2003 ; Genty et al, 2009 ; orangs-outans, *Pongo pygmaeus* : Liebal et al, 2006 et siamangs, *Symphalangus syndactylus* : Liebal et al, 2004b) : plusieurs gestes sont utilisés dans un même contexte, et beaucoup de gestes sont utilisés dans plusieurs contextes. En plus de cette flexibilité d'usage, les grands singes sont également capables d'apprendre de nouveaux gestes qui leur sont enseignés par les humains, tel que la langue des signes (Patterson & Linden, 1981 ; Gardner et al, 1989). De plus, la communication gestuelle des grands singes est non seulement utilisée de manière flexible, mais elle est également variable, car les individus n'utilisent pas le même ensemble de gestes (e.g. Liebal et al, 2004b ; Pika et al, 2005b ; Liebal et al, 2006). Des gestes idiosyncrasiques, définis comme étant des gestes qui sont produits exclusivement par un seul individu, ont été observés chez plusieurs espèces (e.g. Pika et al., 2003 ; Liebal et al., 2004b ; Pika et al, 2005b ; Liebal et al., 2006). Cependant, en raison

de différences dans les méthodes d'échantillonnage entre les études, certains gestes que l'on pensait idiosyncrasiques, ont été finalement aussi découverts chez d'autres individus (Genty et al, 2009 ; Hobaiter & Byrne, 2011). La taille des répertoires individuels (c'est-à-dire le nombre de gestes différents produits par un individu) varie également selon l'âge, les juvéniles utilisant une plus grande variété de gestes que les adultes (Liebal et al, 2004b ; 2006 ; Genty et al, 2009 ; Hobaiter & Byrne, 2011). En revanche, les différences d'utilisation de gestes entre les mâles et les femelles sont beaucoup plus rares, et souvent limitées au contexte sexuel (e.g. Liebal et al, 2004b ; Scott, 2013). La communication gestuelle des grands singes est donc variable d'un individu à l'autre et est utilisée de manière flexible.

Plus important encore, l'intentionnalité est l'une des propriétés clés du langage humain, et il y a de plus en plus d'éléments qui démontrent que la production de gestes chez les grands singes possède les principales caractéristiques d'une communication intentionnelle (e.g. Call & Tomasello, 2007 ; Byrne et al, 2017). En effet, les gestes sont dirigés vers une audience et le signaleur fait brièvement une pause après avoir produit le geste dans l'attente de recevoir une réponse comportementale de la part du destinataire (Call & Tomasello, 2007). Ces critères d'intentionnalité ont ensuite été notamment utilisés comme conditions de base pour sélectionner les types de geste à enregistrer ou non, lors des études sur le répertoire de communication gestuelle des primates non-humains (e.g. Pika et al, 2003 ; Liebal et al, 2006 ; Hobaiter & Byrne, 2011). De plus, il a également été démontré que lors de la production du geste, le signaleur prend également en considération l'état attentionnel du destinataire. C'est ce qu'on appelle 'l'effet d'audience', qui est défini par une sensibilité à la présence/absence d'un destinataire potentiel, et par l'ajustement du type de geste utilisé à l'état attentionnel du destinataire (Call & Tomasello, 2007). En particulier, les gestes peuvent varier en modalité, et les gestes visuels silencieux (i.e. qui ne produisent pas de son, ni de contact avec le destinataire) ne peuvent être perçus que par un destinataire qui est visuellement attentif, alors que les gestes tactiles (i.e. avec un contact avec le destinataire) ou audibles (i.e. qui produisent un son) peuvent être perçus même par un destinataire qui n'est pas visuellement attentif. En effet, il a été montré que les grands singes préfèrent se positionner en face du

destinataire avant d'émettre un geste visuel (Liebal et al, 2004a ; b). De plus, des études expérimentales et observationnelles ont montré que les grands singes utilisent préférentiellement des gestes visuels lorsque le destinataire est déjà attentif, et peuvent, dans une certaine mesure, adapter leur utilisation de gestes tactiles ou audibles lorsque le destinataire n'est pas attentif (Leavens et al, 2004 ; Poss et al, 2006 ; Genty et al, 2009 ; Hobaiter & Byrne, 2011).

Cependant, la plupart de ces études ont été réalisées chez les grands singes, et les recherches actuelles se sont beaucoup moins penchées sur l'étude des autres singes, dont on sait très peu de chose (e.g. Maestripieri, 2005 ; Meguerditchian et al, 2011). En effet, comparé aux grands singes, il y a un réel manque d'études systématiques et comparables sur le système communicatif gestuel des singes non-anthropoïdes. Notamment, les études qui ont démontré que la production de gestes est intentionnelle chez ces espèces, concernent principalement des gestes de quémante de nourriture, qui sont des gestes appris et dirigés vers un destinataire humain. Par exemple, ces études ont montré que les babouins olive (*Papio anubis*) sont capables d'ajuster leur utilisation de gestes visuels et audibles à l'attention du destinataire humain, lorsqu'ils quémantent de la nourriture (Meunier et al, 2013 ; Bourjade et al, 2014). Cependant, on peut se demander si les singes ont appris ces compétences au cours de ces expériences, ou s'ils possèdent déjà un système de communication intentionnel. Par conséquent, de nouvelles études sont nécessaires afin de déterminer quels sont les types de gestes intraspécifiques et spontanés utilisés par ces espèces, et d'analyser si leur système communicatif gestuel possède les mêmes propriétés avancées que celui des grands singes (Pika et al, 2005a). Les objectifs de cette étude étaient donc (1) d'établir le premier répertoire de communication gestuelle chez une espèce de singe non-anthropoïde, le babouin olive, et (2) de déterminer les propriétés de leur système de communication gestuelle en termes de flexibilité, variabilité et intentionnalité.

## Méthodes

### Sujets

Cette étude a été réalisée sur trois groupes sociaux de babouins olive nés en captivité (*Papio anubis*), et vivant à la Station de Primatologie du Centre National de la Recherche Scientifique, à

Rousset en France. Au total, 47 sujets ont participé à cette étude (13 mâles, 34 femelles, 27 adultes, 7 subadultes, 9 juvéniles et 4 bébés).

### Procédure

Dans cette étude, un geste communicatif est défini comme étant un mouvement du corps ou d'une partie du corps, dirigé vers un destinataire spécifique. Dans cette définition sont donc inclus les actions produites par le corps entier, les gestes produits avec une partie du corps (e.g. le bras, la tête) et les expressions faciales (i.e. les mouvements d'une partie du visage). Contrairement aux études réalisées sur les grands singes, nous avons utilisé une nouvelle approche : au lieu d'utiliser des critères d'intentionnalité pour sélectionner les types de geste à enregistrer ou non, nous avons décidé d'enregistrer tous les gestes communicatifs spontanément émis par les babouins, puis d'analyser ensuite si ce système de communication gestuelle est intentionnel ou pas.

Pour cela, les babouins ont été suivis pendant un an, en utilisant la méthode d'échantillonnage 'focal sampling' (Altmann, 1974) afin d'observer chaque sujet pendant un total de 5 h. Pour cela, chaque singe a été sélectionné au hasard, puis observé pendant 60 sessions de 5 min. Tous les gestes émis par le singe focal ont été décrits et les informations suivantes ont été enregistrées pour chaque geste produit :

1. Orientation du signaleur : a) 'regarde' est défini comme le signaleur ayant un contact visuel direct avec le destinataire ou ayant la tête dirigée vers le destinataire, b) 'ne regarde pas' est défini comme le signaleur ayant la tête tournée loin du destinataire, sans contact visuel.

2. Attente de réponse (Hobaiter & Byrne, 2011) : si le signaleur attend à la fin du geste ou maintient un contact visuel avec le destinataire, ou non.

3. Attention du destinataire (Liebal et al., 2004b) : a) 'attentif' est défini comme le destinataire ayant un contact visuel direct avec le signaleur ou ayant la tête dirigée vers le signaleur ; b) 'pas attentif' est défini comme le destinataire ayant la tête tournée loin du signaleur ou ayant son attention détournée par un autre individu ou un autre événement.

4. Contexte comportemental, défini à partir des informations disponibles avant et après la production du geste par le signaleur : (a) soin parental (comportements impliquant le soin d'une mère envers son bébé), (b) agression (com-

portements agressifs tels que chasser, mordre ou menacer), (c) soumission (comportements de soumission tels que fuir, qui font généralement suite à un comportement agressif reçu), (d) jeu (les comportements de jeu tels que jouer à la bagarre ou à la lutte), (e) sexuel (les comportements qui accompagnent les accouplements), (f) toilettage (un singe toilette son partenaire, c'est-à-dire nettoie la fourrure du destinataire à l'aide de ses doigts), (g) affiliatif (approches non agressives envers d'autres individus tels que les salutations, à l'exclusion du toilettage), et (h) autre (i.e. un geste qui n'a pas pu être catégorisé dans un contexte particulier).

### Analyse des données

Au total, 2820 sessions focales ont été collectées, ce qui correspond à 60 sessions pour chacun des 47 sujets. Selon leur structure intrinsèque, les gestes ont été classés comme étant soit visuels (i.e. principalement silencieux sans contact avec le destinataire), audibles (i.e. qui génère un son lorsqu'il est produit), ou tactiles (i.e. un contact physique avec le destinataire). Tous les gestes qui ont été observés au moins deux fois ont été inclus dans le répertoire et dans les analyses.

## Résultats

### Répertoire

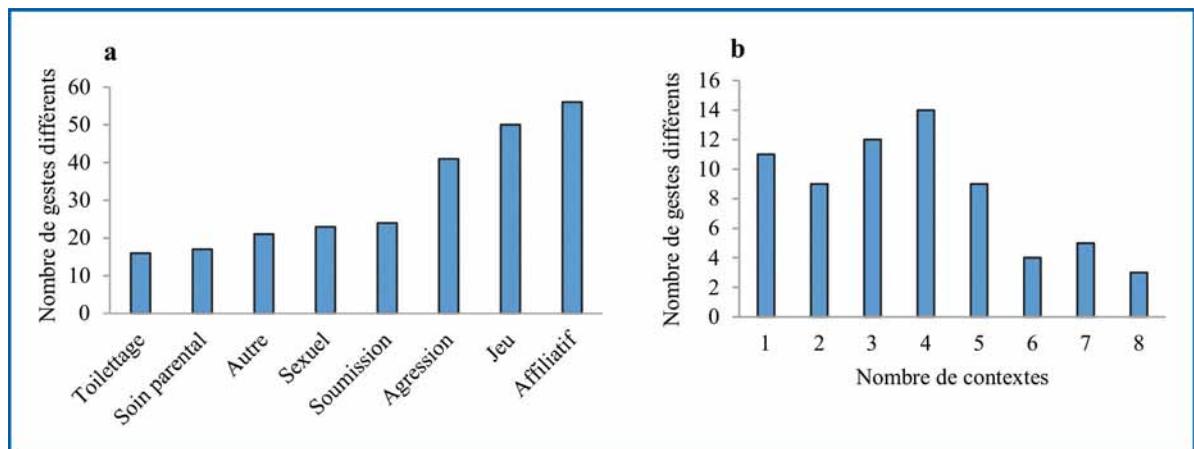
Au total, 8855 occurrences de gestes émis ont été enregistrées. Ces données nous ont permis d'établir le premier répertoire de communication gestuelle du babouin olive, avec une liste de 67 gestes produits, incluant des expressions faciales, des gestes manuels et des gestes pro-

duits avec le corps. Parmi ces gestes, 4 sont des gestes audibles, 24 sont des gestes tactiles et 39 sont des gestes visuels. Nous avons également identifié deux gestes idiosyncrasiques : un geste produit exclusivement par une femelle subadulte, et un geste produit exclusivement par un juvénile mâle.

### Flexibilité

Si la communication gestuelle des babouins olive est flexible, nous devrions observer une dissociation entre les gestes utilisés et les objectifs pour lesquels ils sont émis, donc nous devrions observer différents gestes qui peuvent être utilisés dans un même contexte, et un même geste qui peut être utilisé dans différents contextes. En effet, nous avons systématiquement enregistré plusieurs gestes dans chacun des contextes (de 16 à 56 gestes, **Figure 1a**). En moyenne, 31 gestes différents sont utilisés dans chaque contexte (moyenne  $\pm$  erreur type =  $31.1 \pm 5.5$ ). La plupart des gestes sont utilisés dans les contextes affiliatif (83,6 % du répertoire), de jeu (74,6 %) et d'agression (61,2 %).

De plus, lorsque nous nous sommes penchés sur le nombre de contextes différents dans lesquels chaque geste a été enregistré, nous avons observé que la plupart des gestes sont utilisés dans plusieurs contextes (de 1 à 8 contextes, **Figure 1b**). En moyenne, 4 contextes différents sont utilisés pour chaque geste (moyenne  $\pm$  erreur type =  $3.7 \pm 0.2$ ). En effet, 83,6 % des gestes du répertoire sont utilisés dans plusieurs contextes, alors que seulement 16,4 % sont



**Figure 1** : Flexibilité du répertoire (a) Nombre de gestes différents enregistrés dans chaque contexte. (b) Nombre de gestes différents en fonction du nombre de contextes dans lesquels ils ont été enregistrés.

utilisés dans un seul contexte. Cette proportion est significativement différente de celle attendue par hasard (test binomial,  $p < 0.001$ ,  $N = 67$ ).

### Variabilité

En examinant la taille des répertoires individuels, nous avons observé une grande variabilité entre les individus (de 15 à 45 gestes, **Figure 2a**), avec en moyenne 31 gestes par sujet (moyenne  $\pm$  erreur type =  $31.1 \pm 1$ ). Aucun des 47 sujets n'a présenté un répertoire contenant l'intégralité des 67 gestes observés durant l'étude. Nous avons trouvé aucune différence significative entre la taille du répertoire des mâles et des femelles (test T,  $t(45) = 1.64$ ,  $p = 0.11$ ).

En revanche, nous avons trouvé que la taille du répertoire diffère significativement selon les classes d'âge (ANOVA à un facteur,  $F(3, 43) = 8.5$ ,  $p < 0.001$ , **Figure 2b**). Plus particulièrement, les juvéniles ont un répertoire de gestes significativement plus grand que celui des bébés ( $p = 0.006$ ), des subadultes ( $p = 0.005$ ) et des adultes ( $p < 0.001$ ). De plus, nous avons également observé que la taille du répertoire diminue significativement lorsque l'âge (en années) augmente (corrélations de Spearman,  $r(45) = -0.35$ ,  $p = 0.02$ ). Également, la proportion de gestes tactiles produits diminue lorsque l'âge augmente (corrélations de Spearman,  $r(45) = -0.35$ ,  $p = 0.02$ ), à l'inverse des gestes audibles qui augmentent avec l'âge (corrélations de Spearman,  $r(45) = 0.55$ ,  $p < 0.001$ ). Il n'y a pas de corrélation signifi-

cative entre l'âge et la proportion de gestes visuels (corrélations de Spearman,  $r(45) = 0.08$ ,  $p = 0.6$ ).

### Intentionnalité

Si la communication gestuelle des babouins olive est intentionnelle, le signaleur devrait regarder le destinataire, attendre une réponse, et devrait prendre en compte l'état attentionnel du destinataire dans le choix du geste produit.

### Orientation

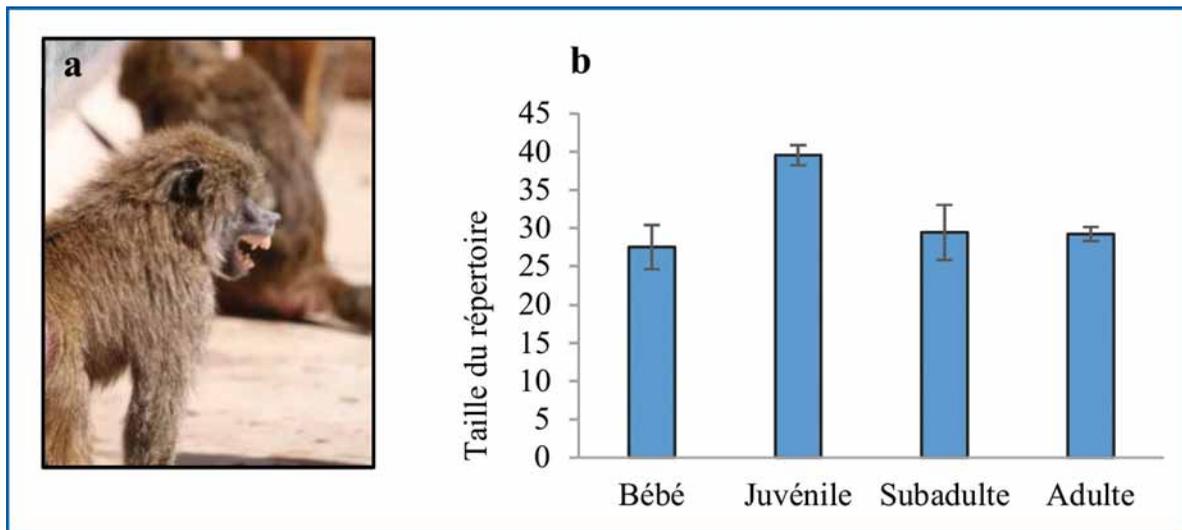
En examinant le comportement des sujets lorsque le geste est produit, nous avons observé que les babouins produisent significativement plus de gestes en regardant le destinataire qu'en ne le regardant pas (GLMM :  $Z = -62.1$ ,  $p < 0.001$ ,  $N = 47$ ). En moyenne, les babouins produisent 90.5% de gestes ( $\pm 0.9$ ) en regardant le destinataire.

### Attente de réponse

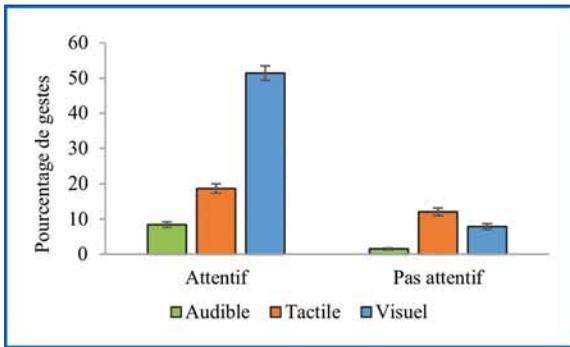
De plus, les babouins produisent significativement plus de gestes qui sont suivis par une attente de réponse de la part du destinataire, que de gestes qui ne sont pas suivis d'attente de réponse (GLMM :  $Z = -60.6$ ,  $p < 0.001$ ,  $N = 47$ ). En moyenne, les babouins attendent une réponse dans 87 % ( $\pm 1$ ) des gestes produits.

### Attention

En examinant l'état attentionnel du destinataire lorsque le geste est produit, nous avons observé que les babouins produisent significativement plus de gestes lorsque le destinataire est



**Figure 2** : (a) Expression faciale produite par une femelle adulte. (b) Moyenne  $\pm$  erreur type des tailles de répertoire individuel selon les classes d'âge.



**Figure 3** : Moyenne  $\pm$  erreur type du pourcentage de gestes produits pour chaque modalité, lorsque le destinataire est attentif ou pas attentif.

attentif, que lorsque celui-ci n'est pas attentif (GLMM :  $Z = -53.4$ ,  $p < 0.001$ ,  $N = 47$ ). En moyenne, les babouins produisent 81.2% de gestes ( $\pm 1.2$ ) lorsque le destinataire est visuellement attentif.

Finalement, en examinant de plus près la modalité des gestes produits, nous avons démontré que les babouins produisent significativement plus de gestes visuels, que de gestes tactiles et audibles, lorsque le destinataire est visuellement attentif (GLMM,  $N = 47$  : Audible vs Tactile,  $Z = 16.3$ ,  $p < 0.001$  ; Audible vs Visuel,  $Z = 38.6$ ,  $p < 0.001$ , Tactile vs Visuel,  $Z = 28.9$ ,  $p < 0.001$ , **Figure 3**). Au contraire, les babouins produisent significativement plus de gestes tactiles, que de gestes visuels et audibles, lorsque le destinataire n'est pas attentif (GLMM,  $N = 47$  : Audible vs Tactile,  $Z = 19.4$ ,  $p < 0.001$  ; Audible vs Visuel,  $Z = 14.5$ ,  $p < 0.001$  ; Tactile vs Visuel,  $Z = -8.7$ ,  $p < 0.001$ , **Figure 3**). Les babouins sont donc capables d'ajuster la modalité du geste à l'attention du destinataire.

## Discussion

Cette étude constitue la première étude complète à s'être intéressée non seulement aux différents types de gestes utilisés par une espèce de singe non-anthropoïde, mais également aux propriétés de cette communication gestuelle. Premièrement, les résultats de cette étude ont permis d'établir le premier répertoire de communication gestuelle intraspécifique du babouin olive, avec une liste de 67 gestes produits. Les babouins olive utilisent une variété de gestes audibles, tactiles et visuels. Deux gestes idiosyncrasiques, chacun produit exclusivement par un seul individu, ont également été découverts, indi-

quant que les babouins olive seraient capables d'inventer de nouveaux gestes. Bien qu'il soit difficile de comparer directement les tailles de répertoire entre différentes espèces, en raison notamment de différences méthodologiques entre les différentes études (par exemple, des différences dans le niveau de détails dans lequel les gestes ont été décrits), nous pouvons néanmoins remarquer que la taille du répertoire des babouins est assez importante et similaire aux tailles de répertoire observées chez les grands singes comme les bonobos (68 gestes, Graham et al, 2017) et les chimpanzés (66 gestes, Hobaiter & Byrne, 2011).

Deuxièmement, les résultats de cette étude montrent que, comme chez les grands singes, la communication gestuelle des babouins olive est variable. En effet, les individus ne produisent pas le même ensemble de gestes, et le nombre et la modalité des gestes utilisés changent avec l'âge. Notamment, les juvéniles présentent le plus grand répertoire de gestes, et la taille du répertoire diminue avec l'âge, ce qui est cohérent avec ce qui a été observé chez les grands singes (Liebal et al, 2004b ; 2006 ; Genty et al, 2009 ; Hobaiter & Byrne, 2011). En effet, il a été suggéré que les jeunes explorent d'abord la variété des gestes disponibles, en utilisant de plus en plus de gestes dans des contextes et interactions variés, puis, à mesure qu'ils grandissent, ils réduisent l'utilisation de ces gestes afin de garder ceux qui se sont révélés être les plus efficaces dans les interactions avec les membres de leur groupe (Byrne et al, 2017). Ainsi, les juvéniles exploreraient dans un premier temps le répertoire spécifique de leur espèce, en utilisant un grand nombre de gestes, puis restreindraient progressivement l'utilisation des gestes pour atteindre à l'âge adulte un répertoire actif propre à chaque individu (Byrne et al, 2017).

Troisièmement, les résultats de cette étude montrent que l'utilisation de la communication gestuelle chez le babouin olive est également flexible, car une dissociation est observée entre les gestes utilisés et les contextes dans lesquels ils sont émis. En effet, comme chez les grands singes, le même geste peut être utilisé dans des contextes variés, et une variété de gestes peuvent être utilisés dans un même contexte (e.g. Pika et al, 2005b ; Liebal et al, 2006 ; Genty et al, 2009). La communication gestuelle du babouin olive est

donc utilisée de manière flexible pour une variété d'objectifs.

Enfin, les résultats de cette étude démontrent que lors de la production d'un geste, les babouins olive regardent le destinataire, attendent une réponse et prennent en considération l'état attentionnel du destinataire. Notamment, les babouins utilisent plus de gestes visuels lorsque le destinataire est déjà attentif, et utilisent plus de gestes tactiles lorsque le destinataire n'est pas attentif. Ainsi, les babouins olive produisent des gestes afin d'influencer le comportement de partenaire spécifique, et sont capables d'ajuster la modalité du geste à l'état attentionnel du destinataire, de la même manière que les grands singes (e.g. Genty et al, 2009 ; Hobaiter & Byrne, 2011). La communication gestuelle des babouins olive possède donc les caractéristiques principales d'une communication intentionnelle.

Pour conclure, le système communicatif gestuel du babouin olive est variable, flexible et intentionnel. Ainsi, le système communicatif gestuel d'une espèce de singes non-anthropoïdes partage certaines propriétés similaires avec le système communicatif des humains et des grands singes. Ces propriétés communes, qui sous-tendraient l'évolution du langage humain, auraient donc été présentes chez l'ancêtre commun des babouins et des humains, il y a environ 30 à 40 millions d'années. Les résultats de cette étude fournissent des éléments théoriques significatifs pour mieux comprendre l'évolution du langage, et notamment son origine gestuelle.

### Remerciements

Je suis très reconnaissante envers la Fondation Fyssen pour avoir soutenu cette recherche avec une bourse d'étude postdoctorale. Cette étude a également été soutenue par des bourses de recherche de l'ASAB (Association for the Study of Animal Behaviour) et de la MSHS de Toulouse (Maison des Sciences de l'Homme et de la Société). Je remercie également Valérie Tartas

de m'avoir accueillie dans le laboratoire CLLE-LTC de l'Université Toulouse Jean-Jaurès, ainsi que Marie Bourjade et Adrien Meguerditchian pour leur soutien et leurs précieuses discussions. Je remercie enfin les animaliers de la Station de Primatologie de Rousset.

### Bibliographie

- Altmann, J. 1974. Observational study of behavior: sampling methods. *Behaviour*, 49, 227-267.
- Arbib, M.A., Liebal, K., Pika, S. 2008. Primate vocalization, gesture, and the evolution of human language. *Current Anthropology*, 49, 1053-1076.
- Bourjade, M., Meguerditchian, A., Maille, A., Gauthier, F., Vauclair, J. 2014. Olive baboons (*Papio anubis*) adjust their visual and auditory intentional gestures to the visual attention of others. *Animal Behaviour*, 87, 121-128.
- Byrne, R.W., Cartmill, E., Genty, E., Graham, K.E., Hobaiter, C., Tanner, E. 2017. Great ape gestures: intentional communication with a rich set of innate signals. *Animal Cognition*, 20, 755-769.
- Call, J., Tomasello, M. 2007. *The gestural communication of apes and monkeys*. New York: Lawrence Erlbaum.
- Gardner, R.A., Gardner, B.T., Van Cantfort, T.E. 1989. *Teaching sign language to chimpanzees*. New York: SUNY Press.
- Genty, E., Breuer, T., Hobaiter, C., Byrne, R.W. 2009. Gestural communication of the gorilla (*Gorilla gorilla*): repertoire, intentionality and possible origins. *Animal Cognition*, 12, 527-546.
- Graham, K.E., Furuichi, T., Byrne, R.W. 2017. The gestural repertoire of the wild bonobo (*Pan paniscus*): a mutually understood communication system. *Animal Cognition*, 20, 171-177.
- Hobaiter, C., Byrne, R.W. 2011. The gestural repertoire of the wild chimpanzee. *Animal Cognition*, 14, 745-767.

- Leavens, D.A., Hostetter, A.B., Wesley, M.J., Hopkins, W.D. 2004. Tactical use of unimodal and bimodal communication by chimpanzees, *Pan troglodytes*. *Animal Behaviour*, 67, 467-476.
- Liebal, K., Call, J. 2012. The origins of non-human primates' manual gestures. *Philosophical Transactions of the Royal Society-B*, 367, 118-128.
- Liebal, K., Pika, S., Call, J., Tomasello, M. 2004a. To move or not to move: how apes alter the attentional states of humans when requesting for food. *Interaction Studies*, 5, 199-219.
- Liebal, K., Pika, S., Tomasello, M. 2004b. Social communication in siamangs (*Symphalangus syndactylus*): use of gestures and facial expressions. *Primates*, 45, 41-57.
- Liebal, K., Pika, S., Tomasello, M. 2006. Gestural communication of orangutans (*Pongo pygmaeus*). *Gesture*, 6, 1-38.
- Maestripietri, D. 2005. Gestural communication in three species of macaques (*Macaca mulatta*, *M. nemestrina*, *M. arctoides*): use of signals in relation to dominance and social context. *Gesture*, 5, 57-73.
- Meguerditchian, A., Molesti, S., Vauclair, J. 2011. Right-handedness predominance in 162 baboons for gestural communication: consistency across time and groups. *Behavioral Neuroscience*, 125, 653-660.
- Meunier, H., Prieur, J., Vauclair, J. 2013. Olive baboons communicate intentionally by pointing. *Animal Cognition*, 16, 155-163.
- Patterson, F., Linden, E. 1981. *The education of Koko*. New York : Holt, Rinehart, and Winston.
- Pika, S., Liebal, K., Call, J., Tomasello, M. 2005a. The gestural communication of apes. *Gestures*, 5, 41-56.
- Pika, S., Liebal, K., Tomasello, M. 2003. Gestural communication in young gorillas (*Gorilla gorilla*): gestural repertoire, learning, and use. *American Journal of Primatology*, 60, 95-111.
- Pika, S., Liebal, K., Tomasello, M. 2005b. Gestural communication in subadult bonobos (*Pan paniscus*): repertoire and use. *American Journal of Primatology*, 65, 39-61.
- Poss, S.R., Kuhar, C., Stoinski, T.S., Hopkins, W.D. 2006. Differential use of attentional and visual communicative signaling by orangutans (*Pongo pygmaeus*) and gorillas (*Gorilla*

*gorilla*) in response to the attentional status of a human. *American Journal of Primatology*, 68, 978-992.

- Scott, N.M. 2013. Gesture use by chimpanzees (*Pan troglodytes*): differences between sexes in inter and intra sexual interactions. *American Journal of Primatology*, 75, 555-567.

## Introduction

Given their close phylogenetic proximity with humans, there is an increasing interest in studying the communicative system of non-human primates in order to better understand the evolutionary origin of human language. Indeed, the aim is notably to investigate whether evolutionary precursors to human language can be found in the communicative system of non-human primates. While primary researches have mainly focused on vocal signals, communicative gestures, which have so far been relatively little studied compared to vocalisations, are of primary interest to reconstruct a coherent evolutionary scenario (Call & Tomasello, 2007; Arbib et al, 2008). Indeed, there is increasing evidence that the gestural communicative system of non-human primates possesses some properties which are close to human language, which suggest that these properties, that may underlie the evolution of human language, may have emerged primarily in the gestural domain (Arbib et al, 2008; Liebal & Call, 2012).

One of the main characteristic of human language is its incredible flexibility in acquisition and usage. However, recent studies have showed that gestures in apes are also used flexibly. This is the so-called 'means-ends dissociation' (a criterion originally used for investigating communication in human infants) characterised by the flexible relation between gesture and goal, where different gestures can be used for the same goal and the same gesture can be used for different goals (Call & Tomasello, 2007). In non-human primates, this is usually measured by analysing the range of functional contexts (such as play or agonistic) in which a gesture occurs, and the range of gestures which occurs within a single context. A means-ends dissociation between gesture type and context has been found in several species of apes, both in captive and wild populations (chimpanzees, *Pan troglodytes*: Call

& Tomasello, 2007; Hobaiter & Byrne, 2011; bonobos, *Pan paniscus*: Pika et al, 2005b; Graham et al, 2017; gorillas, *Gorilla gorilla*: Pika et al, 2003; Genty et al, 2009; orangutans, *Pongo pygmaeus*: Liebal et al, 2006; and siamangs, *Symphalangus syndactylus*: Liebal et al, 2004b): several gestures were used within the same context, and a lot of gestures were used in multiple contexts. In addition to this flexibility of use, apes are also able to learn new gestures taught by humans such as sign language (Patterson & Linden, 1981; Gardner et al, 1989). Moreover, the gestural communication of apes is also variable, as individuals do not produce the same set of gestures (e.g. Liebal et al, 2004b; Pika et al, 2005b; Liebal et al, 2006). Idiosyncratic gestures, that is gestures that are exclusively produced by one individual, have been reported in several species (e.g. Pika et al, 2003; Liebal et al, 2004b; Pika et al, 2005b; Liebal et al, 2006), although this may sometimes be due to sampling method, as some gestures that were thought to be idiosyncratic were finally also observed in other individuals (Genty et al, 2009; Hobaiter & Byrne, 2011). Individual repertoire size (i.e. the number of different gestures that an individual produces) varies also across age, with juveniles using a larger variety of gestures than adults (Liebal et al, 2004b; 2006; Genty et al, 2009; Hobaiter & Byrne, 2011). However, differences between sex are scarcer and often limited to the sexual context (e.g. Liebal et al, 2004b; Scott, 2013). The gestural communication of apes is thus variable from one individual to another and used flexibly.

More importantly, intentional signalling is one of the key properties of human language and there is increasing evidence that the production of gestural communication in apes possesses the main criteria of intentionality (e.g. Call & Tomasello, 2007; Byrne et al, 2017). Indeed, gestures are directed toward an audience and the signaller waits briefly after gesturing to monitor the recipient for behavioural response (i.e. response waiting; Call & Tomasello, 2007). These criteria have then notably been used as baseline conditions to select which type of gesture to record or not when investigating the repertoire of gestural communication of non-human primates (e.g. Pika et al, 2003; Liebal et al, 2006; Hobaiter & Byrne, 2011). Moreover, the signaller takes into account the attentional state of the recipient when producing a gesture. This is the so called

‘audience effect’, characterised by a sensitivity to the presence/absence of a potential recipient and by the differential use of gestures as a function of the attentional state of the recipient (Call & Tomasello, 2007). Particularly, gestures can vary in modality, and silent, visual gestures (i.e. gestures that create no sound and no contact with the recipient) can only be effective if produced toward a recipient that is already attending to the signaller, whereas tactile (i.e. gestures that create a contact with the recipient) or audible gestures (i.e. gestures that create a sound while being performed) can potentially be effective even if the recipient is not already attending to the signaller. Indeed, individuals usually move in front of the recipient before producing a visually based gesture (Liebal et al, 2004a; b). Moreover, both experimental and observational studies have shown that apes use more visual gestures when the recipient is already attending, and can, to some extent, modify their use of tactile or audible gestures when the recipient is not attending (Leavens et al, 2004; Poss et al, 2006; Genty et al, 2009; Hobaiter & Byrne, 2011).

However, most of these studies have been conducted on apes and very little is known about monkeys which have received far less research attention (e.g. Maestripieri, 2005; Meguerditchian et al, 2011). Indeed, compare to apes there is really a lack of systematic and comparable studies on the gestural communication of monkeys. Notably, studies that have showed that the production of gestures is intentional in monkeys have only been done on trained gestures toward human such as food begging. For example, olive baboons (*Papio anubis*) were able to adjust their visual and auditory gestures to the visual attention of human when begging for food (Meunier et al, 2013; Bourjade et al, 2014). However, this poses the question of whether these skills have been learned during the experiments or whether monkeys already possess an intentional communicative system. Consequently, it remains unclear which types of intra-specific gestures are used by monkeys, and whether their gestural communicative system possesses the same advanced properties as the communicative system found in apes (Pika et al, 2005a). The aims of this study were (1) to establish the first naturalistic repertoire of gestural communication in a species of monkey, olive baboons, and (2) to determine the

properties of their gestural system in terms of flexibility, variability, and intentionality.

## Method

### Subjects

This study was conducted on three social groups of captive-born olive baboons (*Papio anubis*) living at the Station de Primatologie of the Centre National de la Recherche Scientifique, in Rousset, France. In total, 47 subjects took part in this study (13 males, 34 females; 27 adults, 7 subadults, 9 juveniles, and 4 infants).

### Procedure

Communicative gesture was defined as movement of the body or part of the body, directed to a specific partner. We included thus in this definition the actions of the whole body, gestures performed with a body part (e.g. limb, head), and facial expressions (i.e. movements of part of the face). Compared to studies in apes, we used a new approach in that instead of using intentionality criteria to select which type of gesture to record or not, we decided to record all the observed communicative gestures, and then to analyse whether this gestural communicative system was intentional or not.

The baboons were followed during one year, and focal animal sampling was used (Altmann, 1974) to observe each subject for a total of 5 h. For this, each focal monkey was randomly selected and followed for 60 sessions of 5 min. All gestures sent by the focal monkey were described and the following information were recorded for each gesture produced:

1. Orientation of the signaller: (a) 'looking' was defined as the signaller having direct eye contact with the recipient or having its head directed toward the recipient, (b) 'not looking' was defined as the signaller having its head turn away from the recipient with no eye contact.

2. Response waiting (Hobaiter & Byrne, 2011): whether the signaller paused at the end of the gesture or maintained some visual contact with the recipient, or not.

3. Recipient attention (Liebal et al, 2004b): (a) 'attending' was defined as the recipient having direct eye contact with the signaller or having its head directed toward the signaller, (b) 'not attending' was defined as the recipient having its head turn away from the signaller or having its

attention distracted by another individual or event.

4. Behavioural context, as judged by the available pre- and post- information that accompanied the signaller's gesture: (a) parental care (behaviours involving the care of a mother toward her infant), (b) agonistic (aggressive behaviours such as chasing, biting or threatening), (c) submissive (submissive behaviours such as fleeing, usually following an aggressive behaviour received), (d) play (play behaviours such as play-wrestle and rough and tumble play), (e) sexual (behaviours accompanying mating interaction), (f) allo-grooming (a monkey grooms a partner, i.e. goes through the fur of another monkey with its fingers, removing dirt and/or parasites), (g) affiliative (unaggressive approaches toward other individuals such as greeting, excluding allo-grooming), and (h) other (i.e. gesture that could not be categorised in a particular context).

### Data analysis

A total of 2820 focal sessions have been collected, corresponding to 60 sessions for each of the 47 subjects. According to their intrinsic structure, gestures were classified as either visual (i.e. mainly silent without contact with the recipient), audible (i.e. generate sound while being performed), or tactile (i.e. physical contact with the recipient). All gestures that have been observed at least two times were included in the repertoire and in the analyses.

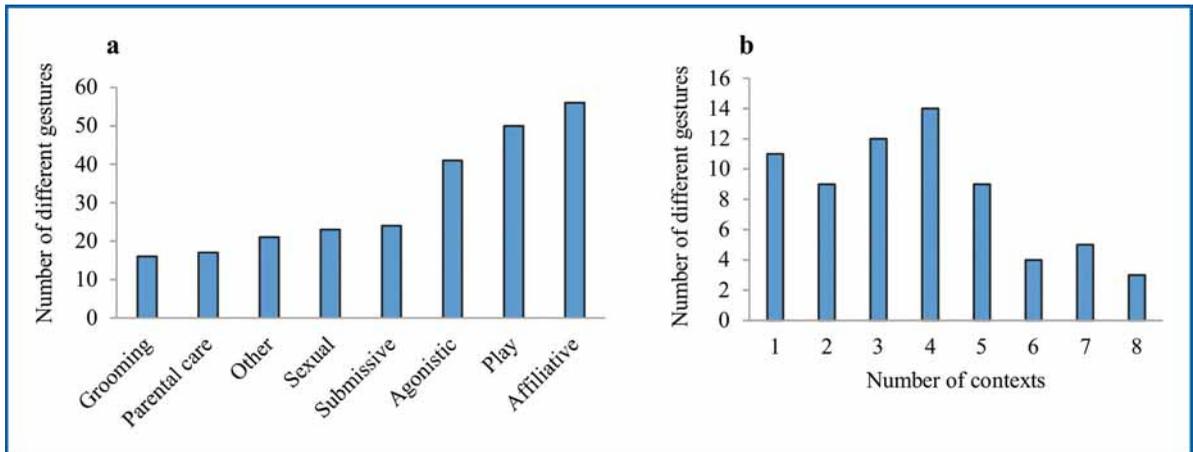
## Results

### Repertoire

In total, 8855 occurrences of gesture have been recorded. This allowed to establish the first repertoire of gestural communication in olive baboons with a list of 67 gestures produced, which included facial expressions, manual gestures, and bodily gestures. Among all these gestures, 4 were audible gestures, 24 were tactile gestures, and 39 were visual gestures. There were two idiosyncratic gestures: one gesture produced only by a subadult female, and one gesture produced only by a juvenile male.

### Flexibility

If the gestural communication of olive baboons is flexible, we should have means-ends dissociation between gesture and context, so we should have different gestures that can be used in the



**Figure 1:** Flexibility of the repertoire (a) Number of gesture types recorded in each context. (b) Number of gesture types as a function of the number of contexts in which they were recorded.

same context, and the same gesture that can be used in different contexts. For each context, there was always several gestures recorded (from 16 to 56 gestures, **Figure 1a**). On average, 31 different gestures were used in each context (mean  $\pm$  SE =  $31.1 \pm 5.5$ ). Most of the gestures were used in the affiliative (83.6% of the repertoire), play (74.6%) and agonistic (61.2%) contexts.

When looking at the number of different contexts in which the gestures were recorded, most of the gestures were used in several contexts (from 1 to 8 contexts, **Figure 1b**). On average 4 different contexts were used for each gesture (mean  $\pm$  SE =  $3.7 \pm 0.2$ ). Actually, 83.6% of the gestures of the repertoire were used in several contexts, while only 16.4% were used in only one context. This proportion was significantly different than the one expected by chance (Binomial test,  $p < 0.001$ ,  $N = 67$ ).

### Variability

When looking at individual repertoire size, there was a high variability across individuals (from 15 to 45 gestures, **Figure 2a**), with on average 31 gestures per subject (mean  $\pm$  SE =  $31.1 \pm 1$ ). None of the 47 subjects showed the entirety of the 67 gestures observed. No significant difference was found between the repertoire size of males and females (T-test,  $t(45) = 1.64$ ,  $p = 0.11$ ).

An analysis of variance showed that repertoire size differed significantly across age classes (One way ANOVA,  $F(3, 43) = 8.5$ ,  $p < 0.001$ ; **Figure 2b**). Bonferroni post hoc analyses indi-

cated that juveniles had significantly bigger repertoire than infants ( $p = 0.006$ ), subadults ( $p = 0.005$ ), and adults ( $p < 0.001$ ). Repertoire size significantly decreased when age (in years) increased (Spearman correlation,  $r(45) = -0.35$ ,  $p = 0.02$ ). Moreover, the proportion of tactile gestures produced decreased when age increased (Spearman correlation,  $r(45) = -0.35$ ,  $p = 0.02$ ), whereas the proportion of audible gestures increased when age increased (Spearman correlation,  $r(45) = 0.55$ ,  $p < 0.001$ ). There was no significant correlation between age and the proportion of visual gestures (Spearman correlation,  $r(45) = 0.08$ ,  $p = 0.6$ ).

### Intentionality

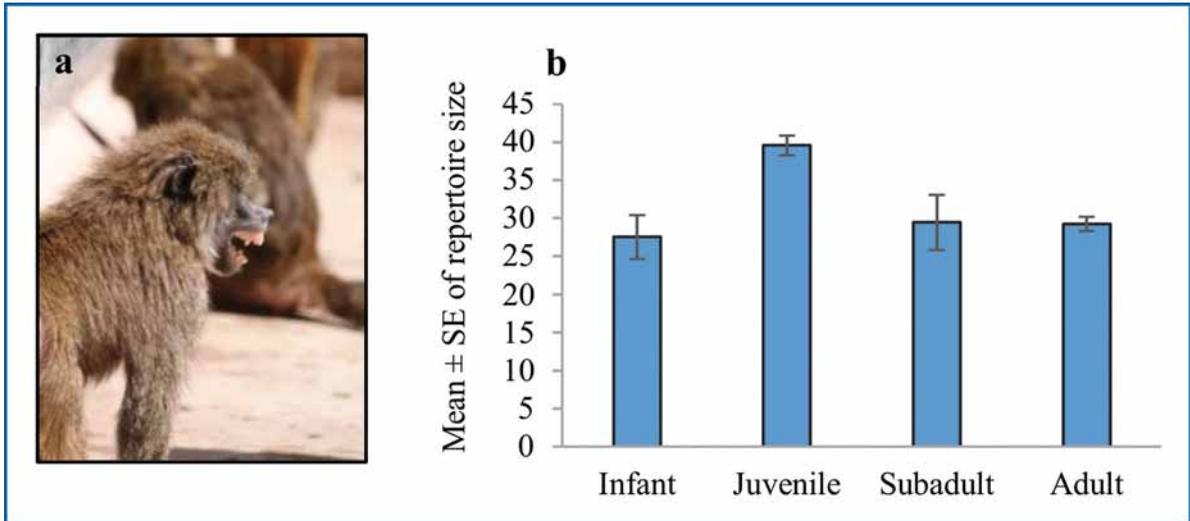
If the gestural communication of olive baboons is intentional, the signaller should look at the recipient, wait for a response, and should take into account the attentional state of the recipient.

#### Orientation

When looking at the behaviour of the subjects while producing the gestures, subjects produced significantly more gestures when looking at the recipient than when not looking (GLMM:  $Z = -62.1$ ,  $p < 0.001$ ,  $N = 47$ ). On average, the subjects produced 90.5% of the gestures ( $\pm 0.9$ ) when looking at the recipient.

#### Response waiting

Moreover, subjects produced significantly more gestures when waiting for a response from the recipient than when not waiting (GLMM:  $Z = -60.6$ ,  $p < 0.001$ ,  $N = 47$ ). On average, the



**Figure 2:** (a) Facial expression displayed by an adult female. (b) Mean  $\pm$  SE of individual repertoire size across age classes.

subjects produced 87% of the gestures ( $\pm 1$ ) when waiting for a response.

#### Attention

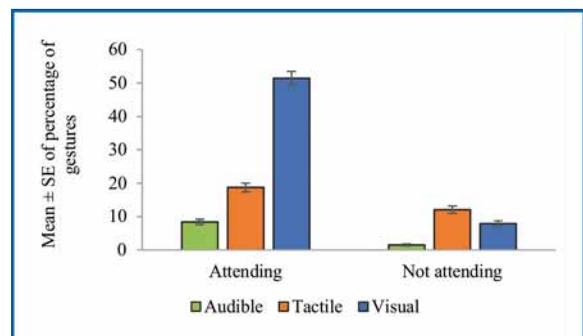
When looking at the attentional state of the recipient when the subjects produced the gestures, subjects produced significantly more gestures when the recipient was attending than not attending (GLMM:  $Z = -53.4$ ,  $p < 0.001$ ,  $N = 47$ ). On average, the subjects produced 81.2% of the gestures ( $\pm 1.2$ ) when the recipient was attending.

When looking at the modality of the gestures produced, subjects produced significantly more visual than tactile than audible gestures when the recipient was attending (GLMM,  $N = 47$ : Audible vs. Tactile,  $Z = 16.3$ ,  $p < 0.001$ ; Audible vs. Visual,  $Z = 38.6$ ,  $p < 0.001$ ; Tactile vs. Visual,  $Z = 28.9$ ,  $p < 0.001$ ; **Figure 3**). On the contrary, subjects produced significantly more tactile than visual than audible gestures when the recipient was not attending (GLMM,  $N = 47$ : Audible vs. Tactile,  $Z = 19.4$ ,  $p < 0.001$ ; Audible vs. Visual,  $Z = 14.5$ ,  $p < 0.001$ ; Tactile vs. Visual,  $Z = -8.7$ ,  $p < 0.001$ ; **Figure 3**). Baboons are thus able to adjust the modality of the gesture to the attention of the recipient.

#### Discussion

This is the first comprehensive study of the types and properties of gestural communication in a species of monkey. First, this study esta-

lished the first repertoire of intra-specific gestural communication of olive baboons, with a list of 67 gestures produced. Olive baboons use a variety of audible, tactile and visual gestures, and two gestures that were each specific to one individual were also reported, indicating that olive baboons may be able to invent new gestures. Although repertoire size cannot be directly compared between species because of variation in sampling methods across studies (such as differences in the details in which the gestures have been described), we can still notice that the repertoire size of olive baboons is large and quite similar to the ones reported in apes such as bonobos (68 gestures, Graham et al, 2017) and chimpanzees (66 gestures, Hobaiter & Byrne, 2011).



**Figure 3:** Mean  $\pm$  SE of percentage of gestures produced for each modality, when the recipient was attending or not attending.

Second, the results showed that, like in apes, the gestural communication of olive baboons is variable. Indeed, individuals do not produce the same set of gestures, and the number and modality of gestures used change with age. Notably, juveniles show the biggest repertoire of gestures, and repertoire size decreases with age which is consistent with what has been found in apes (Liebal et al, 2004b; 2006; Genty et al, 2009; Hobaiter & Byrne, 2011). Indeed, it has been suggested that young individuals first explore the variety of gestures available, using more and more gestures in a variety of contexts and interactions, and then, as age increases, reduce their use of gestures to retain the ones that have proved to be the most effective in their social interactions and group (Byrne et al, 2017). Thus, juveniles may first explore their species repertoire, using a large number of gestures, and then gradually restrict the use of gestures to reach an active adult repertoire which is specific to each individual (Byrne et al, 2017).

Third, this study showed that the use of gestural communication in olive baboons is also flexible, as a means-ends dissociation between gesture and context has been found. Indeed, like in apes, the same gesture can be used in a variety of contexts, and a variety of gestures can be used within the same context (e.g. Pika et al, 2005b; Liebal et al, 2006; Genty et al, 2009). The gestural communication of olive baboons is thus used flexibly for a variety of aims.

Finally, this study showed that when producing a gesture, olive baboons look at the recipient, wait for a response, and take into account the attentional state of the recipient. Notably, baboons use more visual gestures when the reci-

ipient is already attending, and use more tactile gestures when the recipient is not attending. Thus, olive baboons produce gestures to influence specific target audiences, and are able to adjust the modality of the gesture to the attentional state of the recipient like apes do (e.g. Genty et al, 2009; Hobaiter & Byrne, 2011). The gestural communication of olive baboons possesses thus the main properties of intentional communication.

**“To conclude, the gestural communicative system of olive baboons is variable, flexible and intentional. These properties, that may underlie the evolution of human language, may have been present in the common ancestor of baboons and humans, around 30-40 million years ago.”**

To conclude, the gestural communicative system of olive baboons is variable, flexible and intentional. Thus, the gestural communicative system of monkeys shares some similar properties with the communicative

system of humans and apes. These properties, that may underlie the evolution of human language, may have been present in the common ancestor of baboons and humans, around 30-40 million years ago. The results of this study provide significant theoretical elements for better understanding the evolution of language, and notably its gestural origin.

### Acknowledgments

I am very grateful to the Fyssen Foundation for supporting this research with a postdoctoral study grant. This study was also supported by research grants from the ASAB (Association for the Study of Animal Behaviour) and the MSHS of Toulouse (Maison des Sciences de l'Homme et de la Société). I am thankful to Valérie Tartas for welcoming me to the laboratory CLLE-LTC of the University Toulouse Jean-Jaurès, and to Marie Bourjade and Adrien Meguerditchian for their support and valuable discussions. I finally thank the animal caretakers of the Station de Primatologie de Rousset.

## Implication des voies cerebellothalamiques dans l'adaptation motrice

Fabien ALCARAZ

*Docteur en Neurosciences*

### Résumé

La capacité d'un animal à adapter son comportement moteur à des situations nouvelles dépend d'un réseau de structures distribuées, auquel le thalamus moteur et les noyaux cérébelleux profonds appartiennent. Cependant, la fonction précise de ces deux structures, ainsi que la façon dont elles interagissent ensemble, restent à ce jour peu comprises.

Dans ce but, cette étude s'est d'abord attelée à comprendre l'architecture des connexions entre les noyaux cérébelleux profonds et le thalamus moteur, par l'utilisation d'outils viraux d'anatomie chez la souris. Plusieurs voies cerebellothalamiques se dégagent, pour lesquelles il est possible d'émettre des hypothèses fonctionnelles au regard de leurs projections collatérales sur les noyaux moteurs du tronc cérébral. En particulier, la voie entre le noyau cérébral profond latéral et le thalamus moteur pourrait jouer un rôle dans les fonctions motrices impliquant les membres avant. Par des stimulations du noyau cérébral profond latéral et des lésions du thalamus moteur, nous montrons que ces structures sont nécessaires pour des tâches d'adaptabilité motrice requérant les membres avant.

Ainsi, cette étude démontre l'existence de plusieurs voies cerebellothalamiques, impliquées dans l'adaptabilité de comportement moteur.

### Mots-clés

Thalamus moteur, Noyaux cérébelleux profond, Apprentissage moteur, Adaptabilité motrice, Souris.

## Involvement of the cerebellothalamic pathways in motor adaptation

### Abstract

Animal's ability to adapt his motor behavior requires a distributed network of structures, among which lie the motor thalamus and the deep cerebellar nuclei. However, the precise functions of these two structures, and the way they interact together, remain unclear.

In a first part of this study, the architecture of the connexion between the deep cerebellar nuclei and the motor thalamus have been explored, by the mean of tracing viral tools. Separate cerebellothalamic pathways are observed, from which functional hypotheses are postulated, based on their collaterals projections on the motor nuclei of the brainstem. More precisely, the pathway between the lateral deep cerebellar nucleus and the motor thalamus is hypothesized to play a role in behavioral motor tasks involving forelimbs. The stimulation of the deep cerebellar nucleus, and lesions of the motor thalamus, revealed their implications in tasks requiring motor adaptation of the forelimbs.

Altogether, these results show distinct cerebellothalamic pathways, involved in the adaptation of motor behavior.

### Key-words

Motor thalamus, deep cerebellar nuclei, motor learning, motor adaptation, mice.

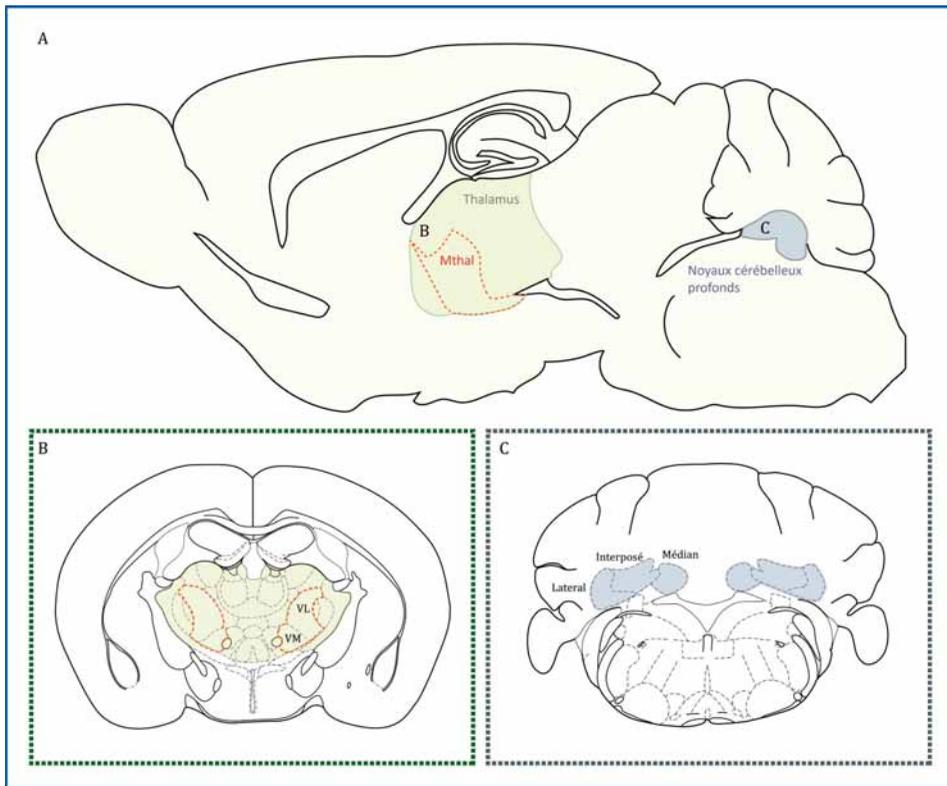
## Introduction

**A**dapter un comportement moteur précédemment appris à des changements environnementaux est une capacité essentielle pour tout organisme. Elle permet par exemple de s'adapter à la conduite d'un véhicule que l'on vient de changer, ou bien de compenser le freinage des transports en commun. Cependant, les structures cérébrales à l'origine de cette fonction, ainsi que la façon dont elles interagissent, ne sont pas encore clairement comprises.

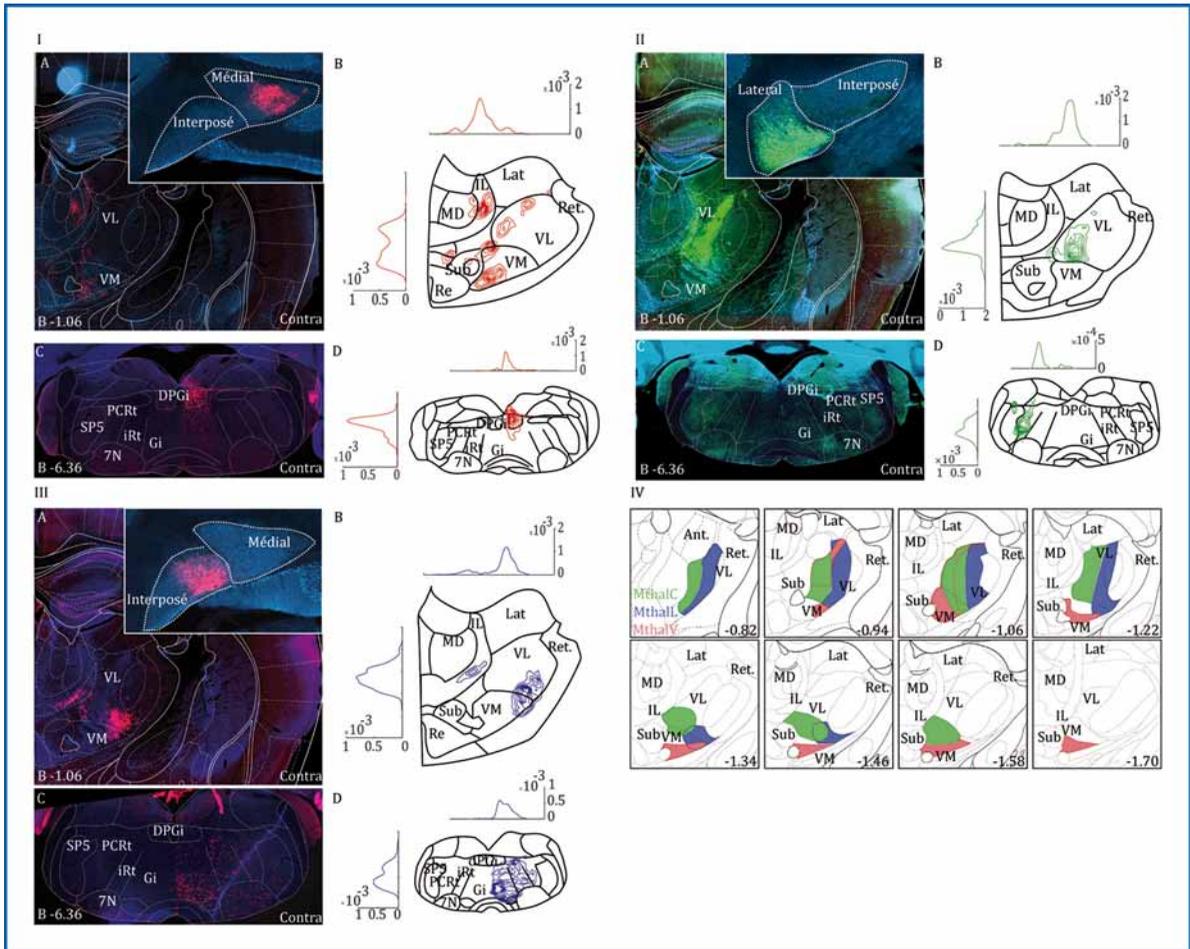
Parmi les candidats à ce rôle se trouve d'une part les noyaux cérébelleux profonds <sup>1,2</sup> (NCPs, **Fig. 1A et C**). Situés à la base du cervelet, ils correspondent au noyau latéral, au noyau interposé, et au noyau médial. Les NCPs projettent fortement sur les noyaux moteurs du tronc cérébral<sup>3</sup>, impliquant une influence sur les mouvements induits par ces centres. De plus, les NCPs augmentent leur activité neuronale quand une

perturbation inattendue est appliquée à un mouvement appris<sup>4</sup>, tel que l'ajout inattendu d'un poids sur la tête d'un individu qui la tourne volontairement. Cette activité s'arrête une fois que le sujet a appris à ajuster son geste en fonction de cette perturbation, suggérant un rôle spécifique des NCPs pendant l'adaptabilité du comportement moteur.

D'autre part, le thalamus moteur<sup>5</sup> (Mthal), qui est une partie du thalamus regroupant le noyau ventral latéral et le noyau ventromédian (**Fig. 1A et B**). Des déficits spécifiques dans des tâches d'apprentissage moteur sont visibles suite à la lésion de cette structure. En effet, des rats lésés du Mthal sont incapable d'apprendre à se mouvoir sur un cylindre en rotation (rotarod), dont la vitesse augmente progressivement<sup>6</sup>. De même, des chats lésés de cette structure présentent des déficits pour attraper une cible en mouvement<sup>7</sup>. Ainsi, cette structure semble impliquée dans l'apprentissage moteur, même si son rôle n'est pas clairement défini.



**Figure 1** : A : vue longitudinale du cerveau de souris, montrant le thalamus (vert) et sa sous-région motrice (orange), ainsi que les NCPs (bleu). B : Coupe sagittale du thalamus C : Coupe sagittale des NCPs.



**Figure 2** : Photos des projections du noyau médian (panel I), du noyau latéral (panel II) et du noyau interposé (panel III) vers le thalamus moteur (A) et le tronc cérébral (C). Les zones colorées des schémas (B et D) représentent la densité des terminaisons nerveuses des photos correspondantes. Chaque zone à l'intérieur d'une autre indique une densité plus élevée de synapses. Les graphiques en haut et à gauche de chaque schéma représentent la densité synaptique sur l'axe x (haut) ou y (gauche) du schéma correspondant. Panel IV : Schéma des sous-régions thalamiques innervées par le NCP médian (rouge), latéral (vert) et interposé (bleu) le long de l'axe rostro-caudal.

De façon intéressante, les NCPs et le Mthal sont fortement connectés via le faisceau cérébellothalamique, suggérant un rôle fonctionnel similaire. Ainsi, il a été montré que la voie cérébellothalamique présentait des phénomènes de plasticité cellulaire au niveau des terminaisons thalamiques suite à une tâche d'adaptabilité motrice<sup>8</sup>. De plus, l'activation de cette voie chez l'humain entraîne une meilleure adaptabilité motrice<sup>9</sup>. Ainsi, ces différentes études suggèrent un rôle de la voie cérébellothalamique dans l'apprentissage moteur, et plus particulièrement dans l'adaptabilité du comportement moteur.

Pour démontrer cette hypothèse, cette étude s'est d'abord attelée à comprendre l'organisation anatomique entre les NCPs et le thalamus chez la souris. Les projections des NCPs vers les noyaux moteurs du tronc cérébral sont également étudiées, afin d'orienter les hypothèses sur les rôles moteurs des voies cérébellothalamiques observées. Ces postulats sont alors testés dans deux tâches d'apprentissage et d'adaptation motrices, le rotarod et la tâche de récupération de nourriture (TRN).

### Des voies cérébellothalamiques multiples

Pour savoir où projettent les NCPs au niveau du Mthal et du tronc cérébral, des virus (AAV)

sont injectés par stéréotaxie dans les différents NCPs. Ces virus contiennent au sein de leurs génomes une protéine qui ne s'exprime qu'au niveau des terminaisons nerveuses. Avec cette technique, il est donc possible de connaître avec précision où se terminent les projections des NCPs. Les résultats indiquent que chaque NCP projette dans l'hémisphère opposé et dans une sous-région donnée du Mthal. Le NCP latéral (**Fig. 2** panel IA et B) privilégie une région centrale au sein du Mthal (MthalC), le NCP interposé (**Fig. 2** panel IIA et B) une région latérale (MthalL), et le NCP médian (**Fig. 2** panel IIIA et B) une région ventrale (MthalV). Une observation similaire est faite pour le tronc cérébral : Le NCP latéral projette préférentiellement dans le noyau paraventriculaire réticulé (PCRT) ipsilatéral (**Fig. 2** panel IC et D). Le NCP interposé projette dans la partie ventrale du noyau gigantocellulaire contralatéral (**Fig. 2** panel IIC et D), et le NCP médian dans la partie dorsale de ce même noyau (**Fig. 2** panel IIIC et D). Ainsi, il est possible d'identifier 3 zones au sein du Mthal (MthalC, MthalL, et MthalV) qui reçoivent des projections spécifiques de chacun des NCPs (**Fig. 2** panel IV).

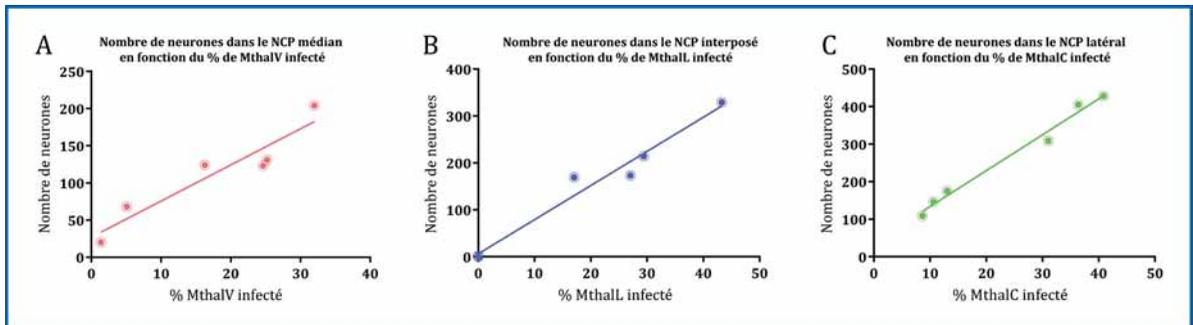
Pour confirmer ces résultats, la stratégie inverse est employée. Des virus rétrogrades (retro-AAV) sont injectés dans les différentes sous-régions du Mthal. Ces virus infectent les terminaisons nerveuses, et remontent jusqu'au corps cellulaire où ils exprimeront une protéine fluorescente. Ainsi, toutes les structures projetant vers le site d'injection seront visibles. Comme il est difficile de restreindre l'injection à une sous-région thalamique donnée, une méthode corrélatrice est mise en place. Au niveau

du site d'injection, le pourcentage infecté par le virus de chaque sous-région thalamique est calculé. Cette mesure est ensuite corrélée au nombre de neurones fluorescent dans chacun des NCPs. Ainsi, plus un NCP projette vers une sous-région thalamique donnée, plus le coefficient de corrélation  $r^2$  sera proche de 1. De fait, il apparaît que plus la région MthalV est infectée, plus il y a de neurones présents dans le NCP médian ( $r^2=0,89$ , **Fig. 3A**). En ce qui concerne le MthalC, plus cette région est infectée et plus le nombre de neurones présents dans le NCP latéral est important ( $r^2=0,98$ , **Fig. 3B**). Enfin, une forte infection du MthalL entraîne un grand nombre de neurones dans le NCP interposé ( $r^2=0,97$ , **Fig. 3C**). Par contre, le coefficient de corrélation est faible lorsque l'on compare le MthalV avec le NCP interposé ( $r^2=0,15$ ) et latéral ( $r^2=0,13$ ), le MthalC avec le NCP interposé ( $r^2=0,51$ ) et médian ( $r^2=0,02$ ), et le MthalL avec le NCP médian ( $r^2=0,10$ ) et latéral ( $r^2=0,61$ ).

En conclusion, ces résultats démontrent l'existence de sous régions au sein du thalamus moteur, déterminées par l'innervation spécifique d'un NCP particulier.

### Collatérales des voies cérébellothalamiques

Bien que les NCPs projettent vers le tronc cérébral, il n'est pas clair si ce sont des projections spécifiques, ou bien des collatérales des voies cérébellothalamiques. Cette information est essentielle puisqu'elle permettrait de formuler des hypothèses sur le rôle fonctionnel des voies cérébellothalamiques. En effet, la fonction motrice des noyaux du tronc cérébral étant en



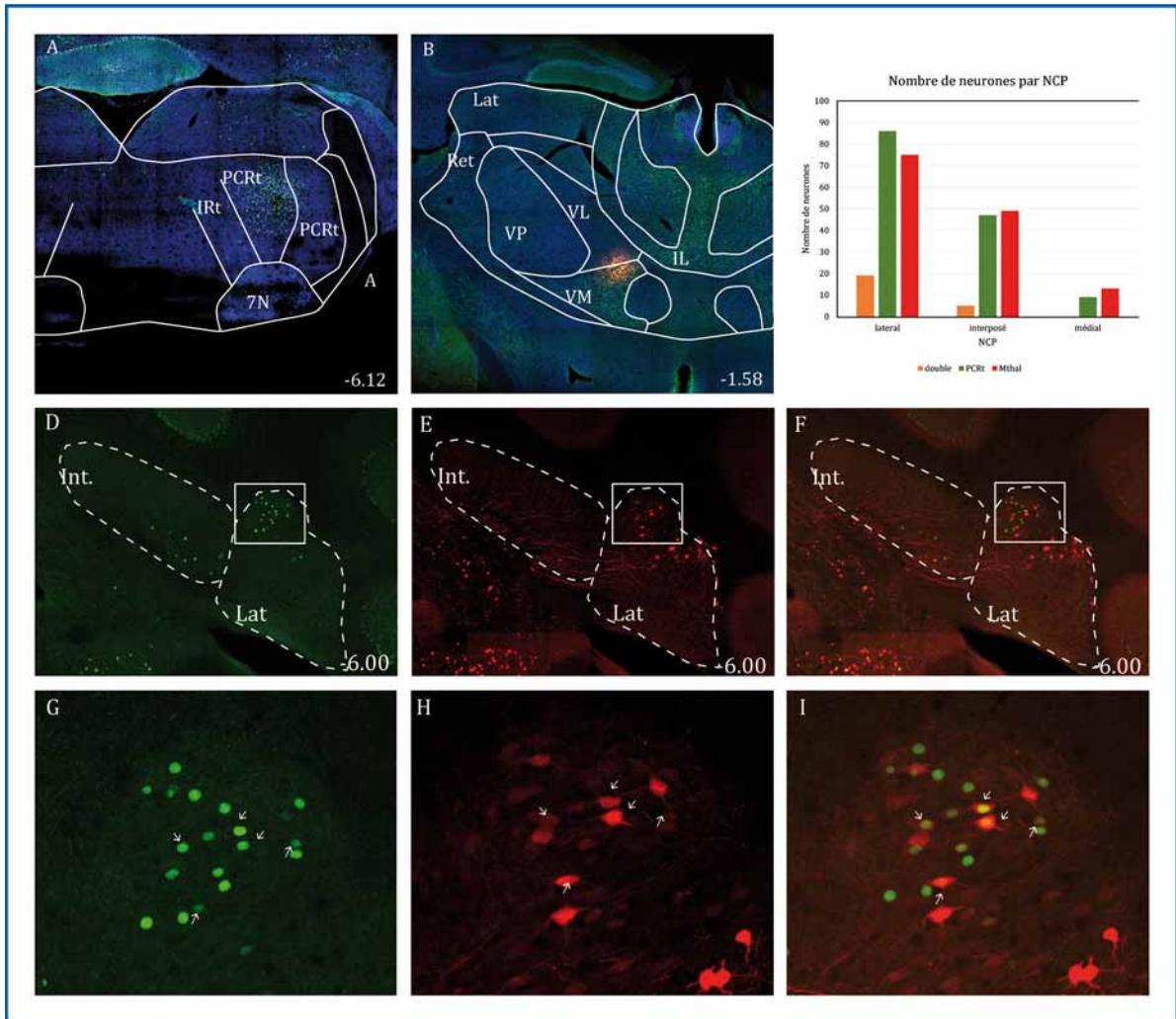
**Figure 3** : A. Corrélation entre le nombre de neurones marqués dans le NCP médian et le % de MthalV infecté. B. Corrélation entre le nombre de neurones marqués dans le NCP latéral et le % de MthalC infecté. C. Corrélation entre le nombre de neurones marqués dans le NCP interposé et le % de MthalL infecté. Chaque cercle représente le nombre de neurones total chez une souris.

partie connu<sup>10,11</sup>, il est donc probable qu'une voie cérébellothalamique formant des collatérales vers l'une de ces régions soit impliquée dans des fonctions similaires.

Ainsi, deux retro-AAVs exprimant deux protéines fluorescentes différentes (rouge ou vert) sont injectés dans le PCRt (vert, **Fig. 4A**) et dans le Mthal (rouge, **Fig. 4A**). L'observation de neurones au sein des NCPs exprimant les deux marqueurs confirme que les NCPs innervent à la fois le Mthal et le PCRt (**Fig. 4D, E, F, G, H et I**). De plus, en conformité avec les résultats précédents,

ces neurones se situent majoritairement dans le NCP latéral (**Fig. 4J**).

Pour confirmer ces résultats, une approche alternative a été employée. Un retro-AAV est d'abord injecté dans le Mthal (**Fig. 5A**). Ensuite, un deuxième virus (virus 2) est injecté dans le NCP latéral (**Fig. 5B, C et D**). Ce dernier ne peut exprimer son génome qu'en la présence au sein de la même cellule du retro-AAV. Si c'est le cas, le virus 2 exprimera alors une protéine fluorescente spécifiquement aux terminaisons nerveuses du neurone infecté. De fait, seulement les

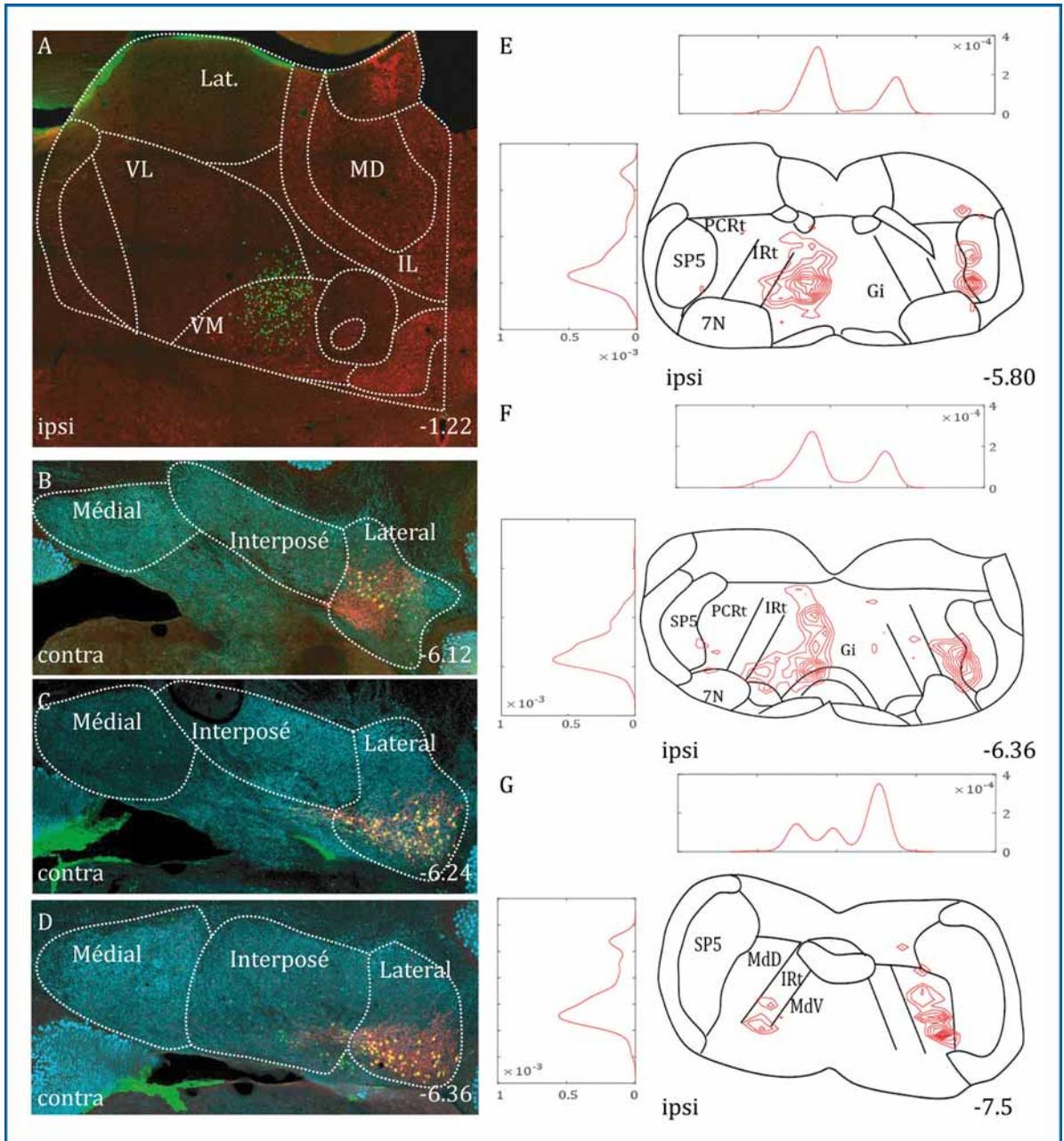


**Figure 4 :** Collatérales vers le PCRt des neurones des NCPs projetant vers le thalamus. Site d'injection au niveau du PCRt (A) et du Mthal (B). D, E et F : exemple à une même localisation de neurones projetant vers le PCRt (D), vers le thalamus (E) et ces deux images ensemble (F). Les photos G, H et I correspondent au zoom du carré blanc des images D, E et F correspondantes. Les flèches indiquent des neurones exprimant les deux marqueurs. K : Graphique représentant le nombre total de neurones dans chaque NCP sur l'ensemble de l'axe rostro-caudal.

projections vers le tronc cérébral des neurones NCPs qui projettent aussi vers le Mthal seront visibles. Ainsi, les **figures 5E, F et G** montrent que les neurones du NCP latéral projetant vers le Mthal contralatéral innervent aussi le PCRt

ipsilatéral, ainsi que le noyau gigantocellulaire contralatéral.

Ces données anatomiques permettent donc d'identifier que la voie cérébellothalamique entre le NCP latéral et le Mthal forme des collatérales



**Figure 5 :** Méthode alternative d'identification des collatérales des voies cérébellothalamiques vers le tronc cérébral. A : Site d'injection thalamique du retro-AAV (vert). B, C et D : Expression du retro-AAV (vert) et du virus 2 (rouge) à 3 niveaux des NCPs. E, F, G : densité de la protéine fluorescente du virus 2 à 3 niveaux du tronc cérébral.

vers le PCrt. Cette structure projette à son tour vers les motoneurones contrôlant les membres avant<sup>10</sup>. De fait, il est probable que cette voie cérébellothalamique soit impliquée dans les fonctions motrices requérant ces membres, hypothèse testée dans les expériences suivantes.

### Le NCP latéral contrôle les membres avant

L'implication du NCP latéral dans les mouvements des membres avant est testé avec la technique d'optogénétique. L'optogénétique permet d'activer une population neuronale précédemment infectée avec un virus avec de la lumière. Plus particulièrement, un virus est injecté dans le NCP latéral, et exprimera une molécule photosensible. Puis, une fibre optique émettant un faisceau lumineux est insérée aux mêmes coordonnées cérébrales. Quand la fibre optique est activée, la lumière interagit avec la molécule photosensible et provoque une activation du neurone. Chez la souris, l'activation du NCP latéral entraîne une rétraction du bras, ainsi qu'une flexion des doigts (données non montrées). En revanche, ni la tête, ni les membres postérieurs ne sont activés. Ainsi, le NCP latéral contrôle la flexion des membres avant.

### Implication du Mthal dans l'apprentissage moteur impliquant les membres avant

De par ces résultats, il est postulé que le Mthal est impliqué dans les fonctions motrices requérant les membres avant. Cependant, son activation par optogénétique n'entraîne aucun phénotype visible (données non montrées). Il est donc possible que cette structure soit plutôt impliquée dans l'apprentissage ou l'adaptation motrice. Pour tester cette hypothèse, deux groupes de souris sont formés. Un premier groupe (VL) est lésé par des injections intracérébrales de NMDA dans le Mthal (**Fig. 6A**). Le deuxième groupe consiste en un groupe contrôle (Sham), ayant reçu des injections intracérébrales de solution saline. Ces deux groupes sont ensuite testés dans 3 tâches. Le rotarod d'une part, qui consiste à marcher sur un cylindre surélevé au-dessus du vide, tournant de plus en plus rapidement. La latence avant de tomber est mesurée, et renseigne sur la capacité de l'animal à apprendre à coordonner membres antérieurs et postérieurs, ainsi qu'à adapter ses mouvements à une vitesse en constant changement. Ensuite, la tâche de récupération de nourriture (TRN), qui est consi-

dérée comme un apprentissage moteur requérant les membres antérieurs. Cependant, à l'inverse du rotarod, ce test ne requiert pas d'adaptation motrice. Dans ce test, les animaux sont déposés dans une boîte en plexiglas, dont une des extrémités comporte un interstice, par lequel l'animal peut attraper de la nourriture située de l'autre côté uniquement avec ces membres antérieurs. Est alors mesuré le nombre de pellet que l'animal attrape par minute. Enfin, les animaux sont testés dans un open-field, qui consiste en une boîte vide de 30 cm par 30 cm, dans laquelle ils sont libres de se mouvoir. Cette tâche permet de vérifier que la locomotion générale n'est pas affectée, par la mesure de la vitesse moyenne de déplacement, du nombre de déplacement, du temps moyen de déplacement et de la distance moyenne de déplacement.

En ce qui concerne le rotarod (**Fig. 6B**), les résultats montrent que le groupe Sham augmente progressivement sa latence avant de tomber au cours des sessions d'entraînement, pour atteindre un plateau de performance à la session 6. En revanche, le groupe VL est totalement incapable d'apprendre la tâche, et tombe presque immédiatement. Pour la TRN (**Fig. 6C**), le groupe Sham montre un taux de récupération de 1/min, qui augmente jusqu'à 3/min en fin d'entraînement. Par contre, les animaux VL débutent à un taux de 0,25/min, jusqu'à 1,5/min. Bien qu'ils soient capables d'apprendre la tâche, ces animaux ont des performances bien moindres que le groupe contrôle. Enfin, l'open-field (**Fig. 6D, E, F et G**) ne démontre aucun déficit de locomotion chez les deux groupes, qui sont parfaitement comparable quel que soit le paramètre étudié. Ainsi, il apparaît que le Mthal est requis lors de tâche motrice d'apprentissage nécessitant les membres avant.

Cependant, ces données ne permettent pas de distinguer entre un déficit d'apprentissage et un déficit d'adaptabilité motrice. Pour résoudre cette question, des souris sont injectées avec un AAV codant pour le récepteur à la toxine diphtérique (DTR) dans le Mthal. L'injection consécutive en intrapéritonéal de toxine diphtérique (DT) entraîne la mort des neurones exprimant le DTR, environ 5 jours après l'injection (**Fig. 6H**). Ces animaux sont divisés en deux groupes, et sont soumis au test de rotarod et de TRN. Le premier groupe, pre-ENT, a reçu la DT avant les deux

tests, alors que le groupe post-ENT a reçu la DT après l'entraînement, une fois que les animaux ont atteint leur plateau de performance. Ainsi, le groupe pre-ENT est lésé du Mthal pendant l'ensemble des deux tâches, alors que le groupe post-ENT est lésé du Mthal après l'apprentissage des tâches motrices. Si le Mthal est uniquement requis pour l'apprentissage, un déficit sera seulement visible chez les animaux pre-ENT dans les deux tâches. Au contraire, si le Mthal est nécessaire pour l'adaptation du comportement moteur, un déficit sera visible seulement dans la tâche de rotarod pour les deux groupes, après l'injection de DT.

Comme le montre les résultats de la **figure 6I** et **J**, il apparaît que le Mthal est nécessaire à l'adaptation du comportement moteur, mais pas à l'apprentissage. En effet, pour le rotarod et pendant l'entraînement (**Fig. 6I**), les animaux pre-ENT sont moins performant que les animaux post-ENT, mais sont quand même capable de réaliser la tâche à basse vitesse de rotation. Après l'entraînement, l'injection de DT chez le groupe post-ENT entraîne une diminution progressive de la performance, jusqu'à rejoindre celle des animaux pre-ENT. En revanche, pour la TRN (**Fig. 6J**), les performances des deux groupes augmentent progressivement et sont parfaite-

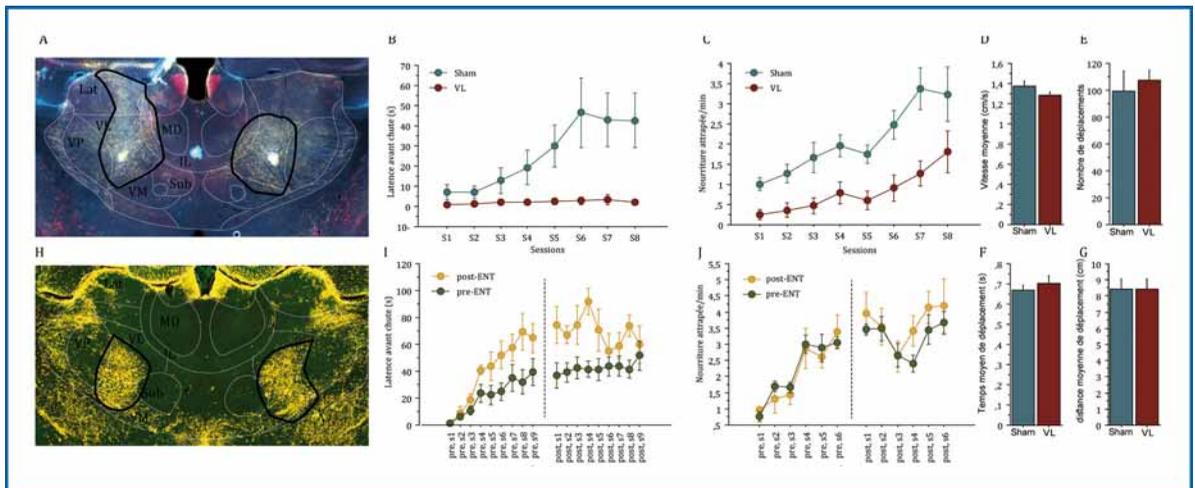
ment comparable, quel que soit la période considérée.

Ainsi, l'ensemble de ces données indique un rôle prépondérant du Mthal dans l'adaptabilité du comportement moteur, plutôt que dans l'apprentissage.

## Conclusion

Cette étude démontre l'existence de plusieurs voies cérébellothalamiques, potentiellement impliquées dans des comportements moteurs distincts de par leurs collatérales spécifiques sur les noyaux pré-moteur du tronc cérébral. En particulier, la voie entre NCP latéral et Mthal influence l'activité des membres antérieurs, probablement par ses collatérales sur le PCRt. De façon consistante, l'inactivation du Mthal entraîne une inadaptabilité du comportement moteur sur des tâches nécessitant les membres antérieurs.

Bien que la dense innervation du thalamus par le cervelet soit connue, aucune étude à ce jour n'avait décrit une innervation spécifique du thalamus par chacun des NCPs. En effet, au lieu d'une innervation confondue de l'ensemble des NCPs, ceci projette sur des sous-régions au sein même du Mthal. Il est à noter cependant que cette étude considère un NCP dans son entier, mais il



**Figure 6** : Rôle du Mthal dans les comportements moteurs. A : Exemple d'une lésion bilatérale au NMDA du thalamus. Les cercles noirs entourent la lésion. B : Tâche de rotarod des animaux NMDA. C : Tâche de récupération de nourriture des animaux NMDA. D, E, F et G : mesure en open-field des animaux NMDA. H : lésion thalamique causée par l'injection de toxine diphtérique (DT). Les cercles noirs entourent la lésion. I. Tâche de rotarod chez les animaux DT. J. Tâche de récupération de nourriture chez les animaux DT. Pour I et J, la barre pointillée noire représente l'injection de DT chez les animaux post-ENT, et sépare la phase d'entraînement de la phase plateau.

reste probable qu'un NCP particulier possède des sous régions pouvant elle-même projeter sur des secteurs particuliers du thalamus, et du tronc cérébral. Ces multiples voies cérébellothalamiques, associé au fait que chacun des NCPs projettent sur une région motrice particulière du tronc cérébral<sup>3</sup>, suggèrent un rôle moteur spécifique à une partie du corps. Le fait qu'un neurone du NCP projette à la fois sur le tronc cérébral et le Mthal amène à

**“Ces multiples voies cérébellothalamiques, associé au fait que chacun des NCPs projettent sur une région motrice particulière du tronc cérébral, suggèrent un rôle moteur spécifique à une partie du corps.”**

s'interroger sur la nature de l'information envoyée. Une hypothèse probable est qu'une commande motrice est envoyée au noyau moteur du tronc cérébral par le NCP pour

ajuster un comportement moteur, et que la voie vers le Mthal convoie une copie de cette commande motrice permettant de modifier un comportement moteur précédemment appris. Les expériences d'optogénétique vont dans ce sens, puisque l'activation du NCP entraîne une flexion des membres avant, au contraire du thalamus dont l'activation n'a aucun effet visible. Ensuite, les résultats obtenus dans le rotarod et le TRN après la lésion du Mthal corroborent ceux obtenus précédemment chez le rat et le chat<sup>6,7</sup>, et suggère un rôle dans l'apprentissage moteur. Plus particulièrement, le Mthal semble spécifiquement requis lors de l'adaptabilité du comportement moteur, comme cela a été suggéré dans des études précédentes<sup>8,9</sup>. Au regard de la présente étude cependant, des expériences supplémentaires doivent être menées pour confirmer cette hypothèse. En effet, le rotarod utilisé ici reste une méthode indirecte pour indiquer un déficit d'adaptabilité motrice des membres antérieurs, puisqu'il implique également les membres postérieurs, ainsi qu'un apprentissage. Cette expérience doit être complétée par une tâche requérant uniquement l'adaptabilité des membres antérieurs, par exemple en ajoutant un obstacle pour atteindre la nourriture suite à l'apprentissage initial du TRN. Enfin, ces résultats ne suffisent pas à indiquer le rôle spécifique de la voie NCP latéral - Mthal sur l'adaptabilité des membres avant. Il reste ainsi nécessaire de l'inactiver spécifiquement lors des différentes tâches motrices.

En conclusion, bien que préliminaires, ces résultats suggèrent un rôle majeur et inédit du thalamus moteur dans l'adaptabilité du comportement moteur, et ceci via l'influence des NCPs.

### Remerciements

Je tiens à remercier la Fondation Fyssen pour m'avoir permis de mener à bien cette étude. Je tiens également à remercier Silvia Arber et l'ensemble de son équipe pour leur aide et leur soutien durant cette année de recherche. Enfin, je remercie le Friedrich Miescher Institute ainsi que le Biozentrum pour tout le support matériel qu'ils m'ont apporté.

### Bibliographie

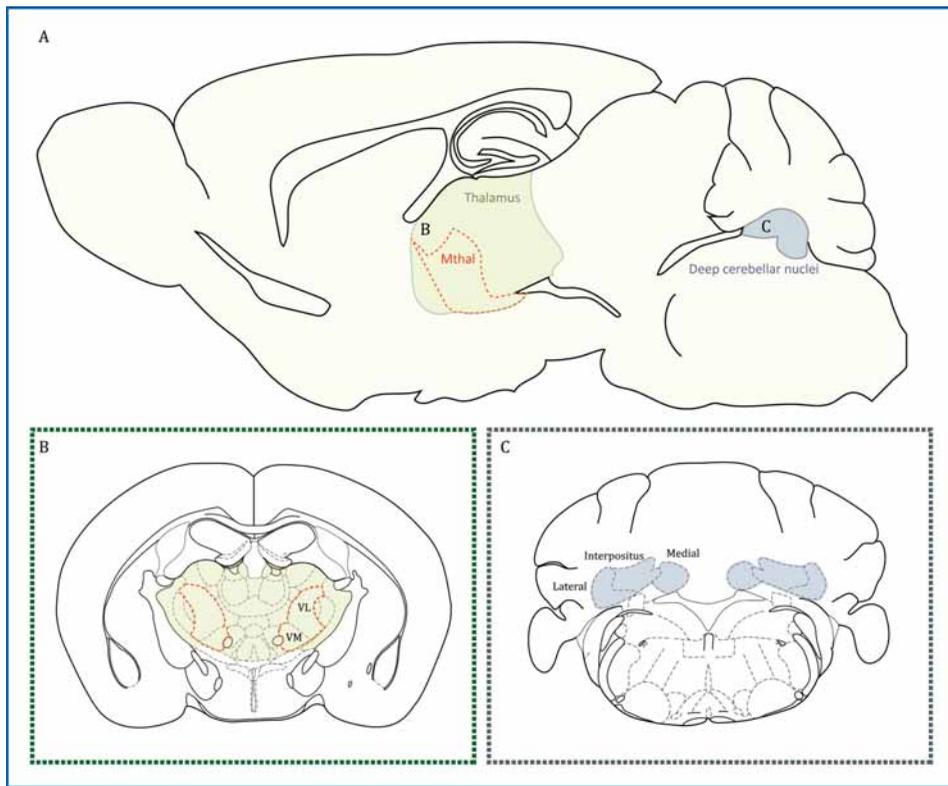
- 1. Thach, W. T., Goodkin, H. P. & Keating, J. G. The cerebellum and the adaptive coordination of movement. *Annu. Rev. Neurosci.* 15, 403-42 (1992).
- 2. Martin, J. H., Cooper, S. E., Hacking, a & Ghez, C. Differential effects of deep cerebellar nuclei inactivation on reaching and adaptive control. *J. Neurophysiol.* 83, 1886-1899 (2000).
- 3. Teune, T. M., van der Burg, J., van der Moer, J., Voogd, J. & Ruigrok, T. J. H. Topography of cerebellar nuclear projections to the brain stem in the rat. *Prog. Brain Res.* 124, 141-172 (2000).
- 4. Brooks, J. X., Carriot, J. & Cullen, K. E. Learning to expect the unexpected: rapid updating in primate cerebellum during voluntary self-motion. *Nat. Neurosci.* 18, 1310-1317 (2015).
- 5. Bosch-Bouju, C., Hyland, B. I. & Parr-Brownlie, L. C. Motor thalamus integration of cortical, cerebellar and basal ganglia information: implications for normal and parkinsonian conditions. *Front. Comput. Neurosci.* 7, 163 (2013).
- 6. Jeljeli, M., Strazielle, C., Caston, J. & Lalonde, R. Effects of ventrolateral-ventromedial thalamic lesions on motor coordination and spatial orientation in rats. *Neurosci. Res.* 47, 309-316 (2003).

- 7. Lorincz, E. & Fabre-Thorpe, M. Effect of pairing red nucleus and motor thalamic lesions on reaching toward moving targets in cats. *Behav. Neurosci.* 111, 892-907 (1997).
- 8. Aumann, T. D. & Horne, M. K. Ultrastructural change at rat cerebellothalamic synapses associated with volitional motor adaptation. *J. Comp. Neurol.* 409, 71-84 (1999).
- 9. Chen, H., Hua, S. E., Smith, M. A., Lenz, F. A. & Shadmehr, R. Effects of Human Cerebellar Thalamus Disruption on Adaptive Control of Reaching. *Cereb. Cortex* 16, 1462-1473 (2006).
- 10. Esposito, M. S., Capelli, P. & Arber, S. Brainstem nucleus MdV mediates skilled forelimb motor tasks. *Nature* 508, 351-356 (2014).
- 11. Capelli, P., Pivetta, C., Soledad Esposito, M. & Arber, S. Locomotor speed control circuits in the caudal brainstem. *Nature* 546, 240-244 (2017). doi:10.1038/nature24064.

## Introduction

The ability to adapt a previously learned motor behavior to the perturbations of the environment is essential for every animals. For example, this process enable us to adapt our driving to a new car, or to compensate for the breaking of public transports. However, the cerebral regions involved in this function, and the way they interact together, are still poorly understood.

Among these regions is a group of nuclei lying at the basis of the cerebellum, named the deep cerebellar nuclei<sup>1,2</sup> (DCNs, **Fig. 1A** and **C**). They are composed of the lateral nucleus, the interpositus nucleus, and the medial nucleus. The DCNs influence the motor programs through their intense projections on the brainstem motor regions<sup>3</sup>. Indeed, the DCNs neurons increase their activities when an unexpected perturbation is added to a learned movement<sup>4</sup>, such as the sudden application of a weigh on the head of a



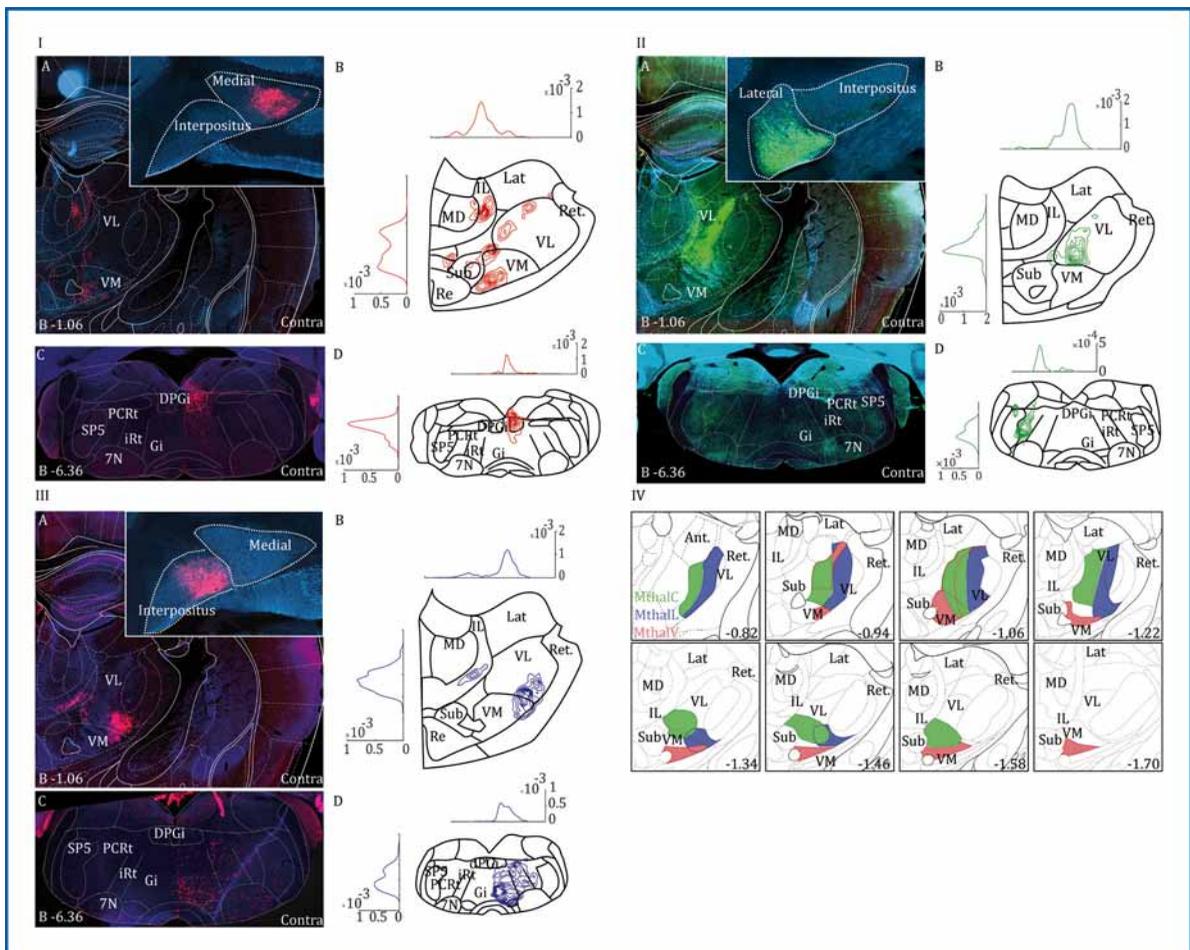
**Figure 1:** A: longitudinal view of the mouse brain, showing the thalamus (green) and his motor subregion (orange). The DCNs are in blue. B: Sagittal view of the thalamus. C: Sagittal view of the DCNs.

subject moving it voluntarily. This neural activity stops once the subject has learned to adapt to this new perturbation, suggesting a specific role of the DCNs in the motor adaptation.

On the other side of the fence is the motor thalamus (Mthal)<sup>5</sup>, which is a region of the thalamus regrouping the ventrolateral and ventromedial nuclei (Fig. 1A and B). Lesions of these regions led to specific deficits in motor tasks. Indeed, rats with Mthal lesions are unable to walk on an accelerating and rotating cylinder (rotarod)<sup>6</sup>. Also, cats with the same lesions exhibit deficits to catch a moving target<sup>7</sup>. As such, this brain structure seems to be involved in motor

learning, but his specific role remains to be identified.

Interestingly, the DCNs and the Mthal are strongly connected through the cerebellothalamic pathway, suggesting a similar functional role. Interestingly, the thalamic terminals of this pathway are subject to cellular plasticity after rats performed a task of motor adaptation<sup>8</sup>. Moreover, the activation of this pathway in human patients improves motor adaptation<sup>9</sup>. Altogether, these studies suggest an involvement of the cerebellothalamic pathway in motor learning, and more specifically in motor adaptation.



**Figure 2:** Pictures of the projection of the medial DCN (panel I), of the lateral DCN (panel II), and of the interpositus DCN (panel III) to the motor thalamus (A) and the brainstem (C). Colored areas on the schemas (B and D) represent the synaptic density of the corresponding pictures. Each area inside another indicate denser synapses. Graphics above and on the left of each schemas represent the synaptic density on x (above) and y (left) axis of the corresponding schematic. Panel IV: Schematic of the thalamic subregions innervated by the medial DCN (red), the lateral DCN (green), and the interpositus DCN (red) along the rostro-caudal axis.

To demonstrate this hypothesis, the first part of this project has focused on the anatomical organization between the DCNs and the Mthal in the mouse. The DCNs projections to the brainstem have also been analyzed, because the functional role of the different cerebellothalamic pathways can be hypothesized on the basis of these observations. In the last part, these hypothesis have been tested in two tasks of motor learning and adaptation, the rotarod and the single pellet reaching task.

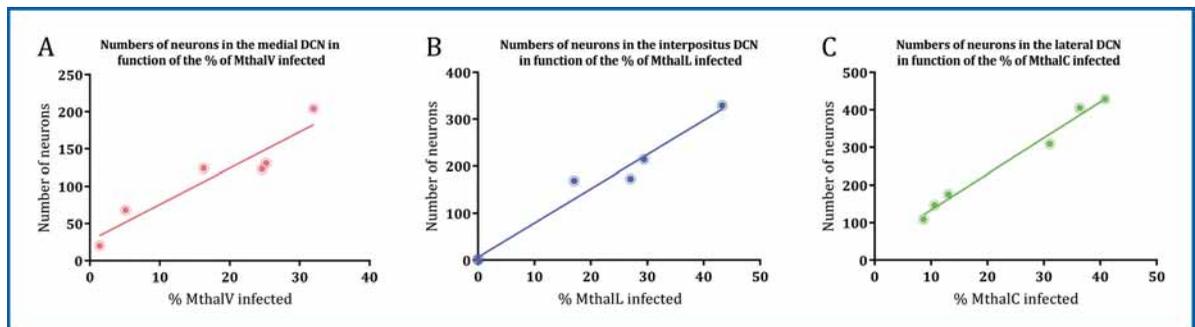
### Multiple cerebellothalamic pathways

Adeno-associated viruses (AAV) have been injected in the DCNs to observe their projections to the Mthal and the brainstem. In the infected neuron, the AAV will express a fluorescent protein specifically at the terminals of the cell. With this technic, it is therefore possible to know exactly where end the projections of the DNCs. Each DCNs project to the opposite brain hemisphere (contralaterally) and in a specific subregion of the Mthal. In details, the lateral DCN innervates a central region in the Mthal (MthalC, fig. 2 panel IA and B). The interpositus DCN projects to a lateral region of the Mthal (MthalL, Fig. 2 panel IIA and B), and the medial DCN send inputs to a ventral region of the Mthal (MthalV, Fig. 2 panel IIIA and B). Projections to the brainstem are also specific to particular regions: The lateral DCN sends terminals preferentially in the ipsilateral paragigantocellular reticular nucleus (PCRt, Fig. 2 panel IC and D). The interpositus DCN innervates the ventral part of the contralateral gigantocellular nucleus (Fig.2 panel IIC and D), whereas the medial DCN projects to the dorsal part of this same nucleus

(Fig. 2 panel IIIC and D). In conclusion, 3 subregions inside the Mthal have been identified to receive specific inputs from each DCNs (Fig.2 panel IV).

To confirm these findings, retrograde AAVs (retro-AAV) have been injected in the Mthal subregions. These viruses are captured by the neuronal terminals in the injected region, and travel retrogradely until the cell body, where they will express a fluorescent protein. With this technic, it is then possible to know the location of the neurons innervating the injected area. However, restrain the injections to specific thalamic subregions is difficult to achieve, therefore a correlative approach has been employed to overcome this issue. In details, the percentage of volume of a thalamic subregion infected by the virus is calculated. This measure is then correlated to the number of neurons labelled in each DCNs. That is, the more a DCN projects to a thalamic subregions, the closest to 1 will be the correlative coefficient  $r^2$ .

The results indicate that the more the MthalV is infected, the more neurons are labelled in the medial DCN ( $r^2=0,89$ , Fig. 3A). Regarding the MthalC, the more this region is infected, the more there are neurons labelled in the lateral DCN ( $r^2=0,98$ , Fig. 3B). Finally, a large infection of the MthalL goes with an important number of neurons labelled in the interpositus DCN ( $r^2=0,97$ , Fig. 3C). On the other hand, the correlative coefficient is weak when comparing the percentage of MthalV infected with the number of neurons in the interpositus ( $r^2=0.15$ ) and the lateral DCN ( $r^2=0.13$ ). The same is true regarding the percentage of MthalC volume infected in comparison with the number of labelled neurons



**Figure 3:** A. Correlation between the numbers of labelled neurons in the medial DCN and the % of MthalV volume infected. B. Correlation between the numbers of labelled neurons in the lateral DCN and the % of MthalC volume infected. C. Correlation between the numbers of labelled neurons in the interpositus DCN and the % of MthalL volume infected. Each dot represents the total number of labelled neurons in one mouse.

in the interpositus ( $r^2=0.51$ ) and medial DCN ( $r^2=0.02$ ), and for the percentage of MthalL infected compared with the number of neurons in the medial ( $r^2=0.10$ ) and lateral DCN ( $r^2=0.61$ ).

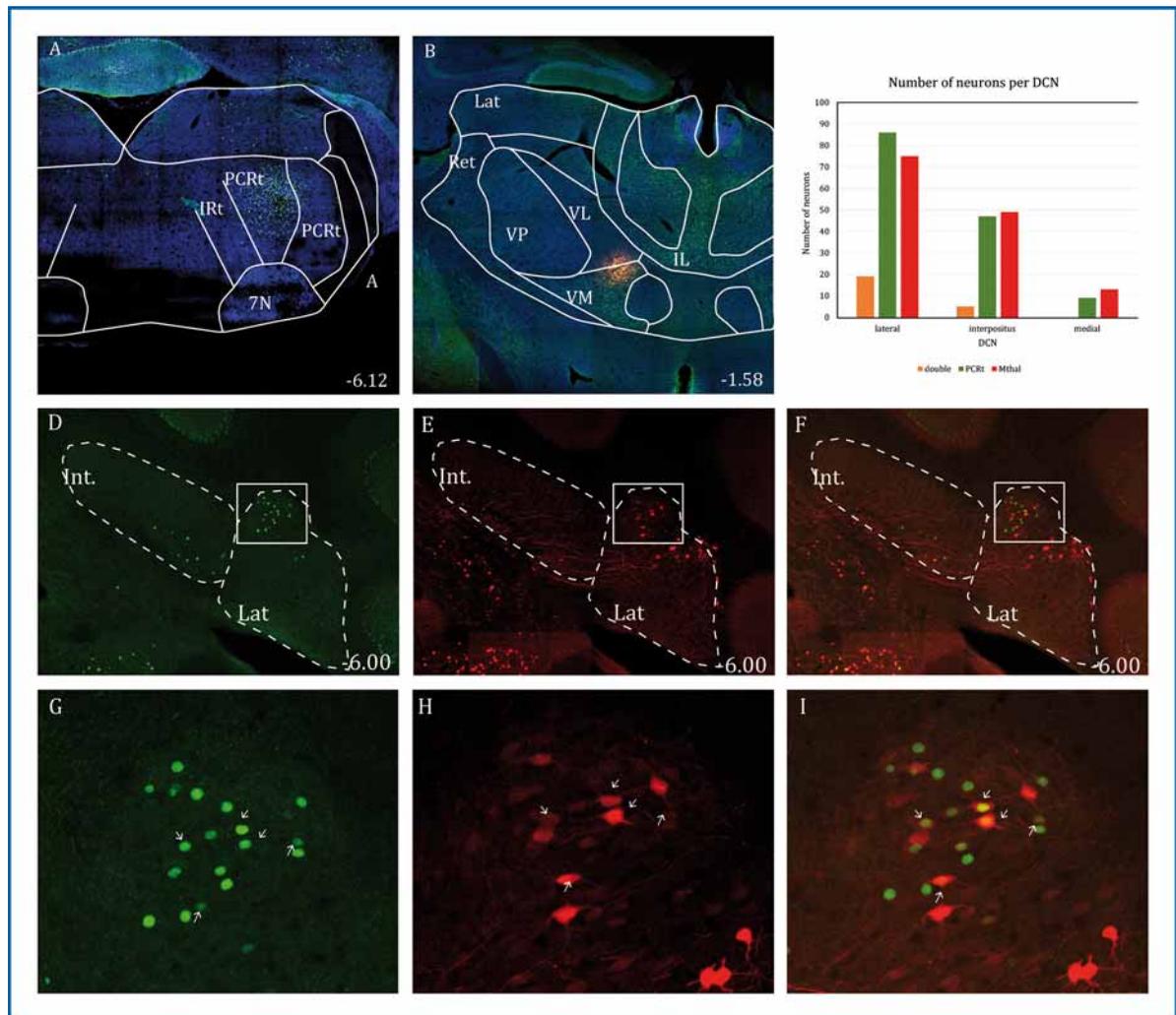
Altogether, these results indicate that the motor thalamus is composed of subregions differentially innervated by each DCN.

### Collaterals of cerebellothalamic pathways

The previous experiments have shown that DCNs project to the brainstem, but it is unclear if these projections are specific or are collaterals of

the cerebellothalamic pathways. This information is important because it will enable to postulate hypothesis about the functional role of the cerebellothalamic pathways. Indeed, the motor function of the brainstem nuclei are partly known<sup>10,11</sup>, implicating that a cerebellothalamic pathway possessing collaterals on these regions could share a common function.

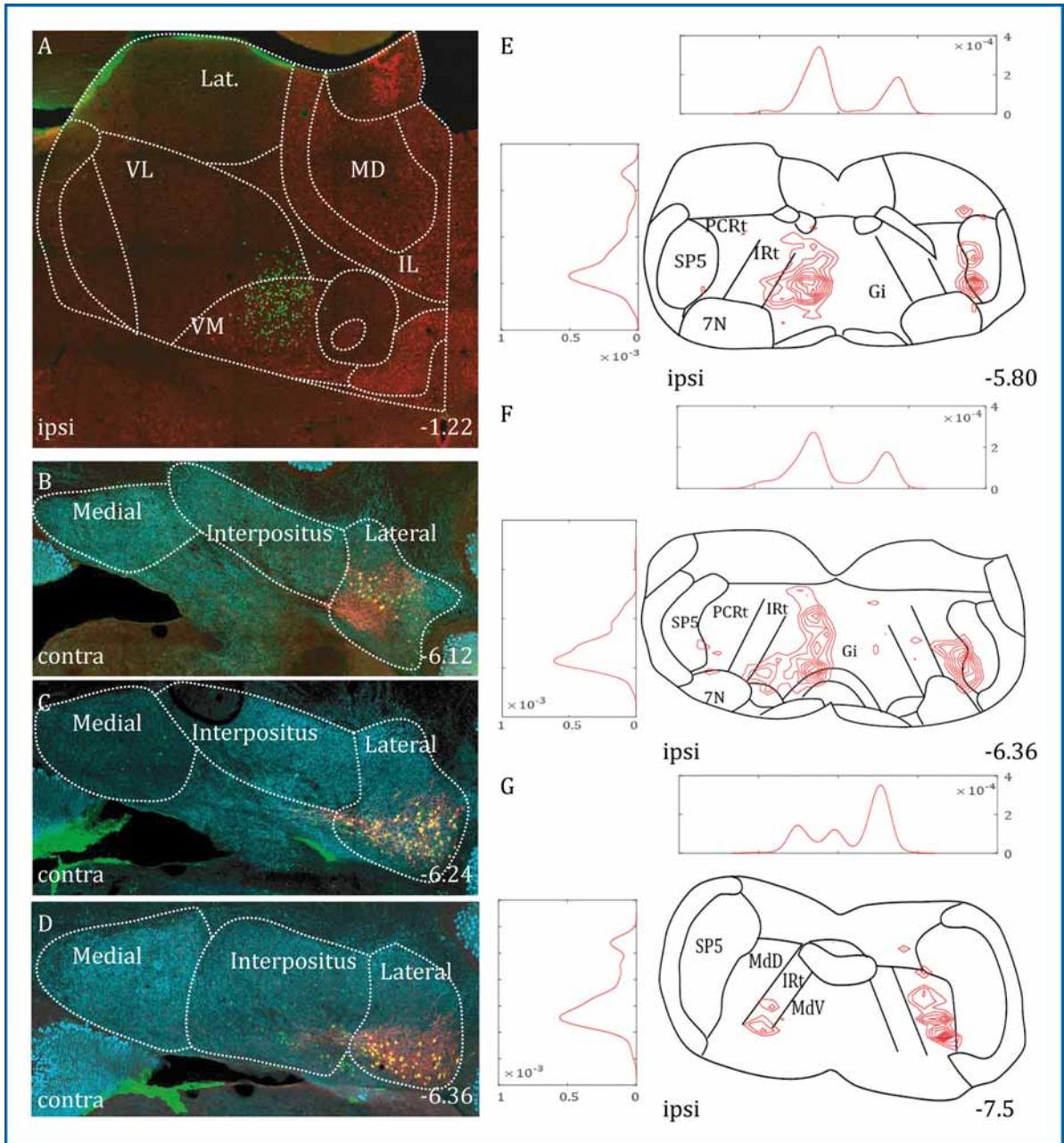
To that end, two retro-AAVs expressing two different fluorescent proteins (red or green) are injected in the PCRt (green, **Fig. 4A**) and the Mthal (red, **Fig. 4B**). Neurons in the DCNs were found to



**Figure 4:** Collaterals of cerebellothalamic neurons in the PCRt. Injection site in the PCRt (A) and in the Mthal (B). D,E and F: Images at the same coordinates depicting neurons projecting to the PCRt (D), to the Mthal (E) and both images together (F). Pictures G, H and I correspond to a magnified view of the white square in the corresponding D, E and F images. Arrows indicate neurons expressing both labels. K: Graphics depicting the total number of neurons in every DCNs, all along the rostro-caudal axis.

express both labels, confirming that a single DCN neuron can project to both the Mthal and the brainstem (Fig. 4D, E, F, G, H, et I). Moreover, the majority of these neurons are situated in the lateral DCN, in line with the previous findings (Fig. 4J).

To confirm these results, a different viral strategy has been used. First, a retro-AAV has been injected in the Mthal (Fig. 5A). In a second time, a second virus (virus 2) has been injected in the lateral DCN (Fig. 5B, C and D). The virus 2



**Figure 5:** Alternative method of brainstem collaterals identification of the cerebellothalamic pathways. A: Thalamic injection site of the retro-AAV (green). B, C and D: Expression of the retro-AAV (green) and of the virus 2 (red) in the DCNs at 3 brain coordinates. E, F and G: Density of the virus 2 fluorescent proteins (expressed in DCNs terminals) in the brainstem at 3 brain coordinates.

can only be expressed in the neuron if the retro-AAV is in the same cell. In that case, the virus will express a fluorescent protein specifically at the terminals of the infected neuron. That is, only the DCN projections to the brainstem, projecting also to the Mthal region injected, will be visible. This experiment shows that the lateral DCN neurons projecting to the contralateral Mthal send as well collaterals to the ipsilateral PCRt, and to the contralateral gigantocellular nucleus (**Fig 5E, F and G**).

In conclusion, these anatomical data show that the cerebellothalamic pathway between the lateral DCN and the Mthal sends also collaterals to the PCRt. This structure innervates in return the motoneuronal pools controlling the forelimbs. As such, it is possible that this cerebellothalamic pathway is involved in motor function requiring the forelimb. This hypothesis is challenged in the following experiments.

### The lateral DCN controls the forelimbs

The involvement of the lateral DCN on the forelimbs movements is tested with optogenetic. This technic allows to activate a neuronal population, previously infected with a virus, with light. In details, a virus is injected in the lateral DCN, and will express in the neuron a photosensitive molecule. Then, an optical fiber delivering light is inserted at the same brain coordinates. When the optical fiber is switched on, the light interacts with the photosensitive molecule, which activates the neuron in return. In this experiment, the activation of the lateral DCN induces a retraction of the arm, and a flexion of the fingers (data not shown). However, neither the head nor the hindlimbs are moving, indicating that the lateral DCN is specifically controlling the flexion of the forelimbs.

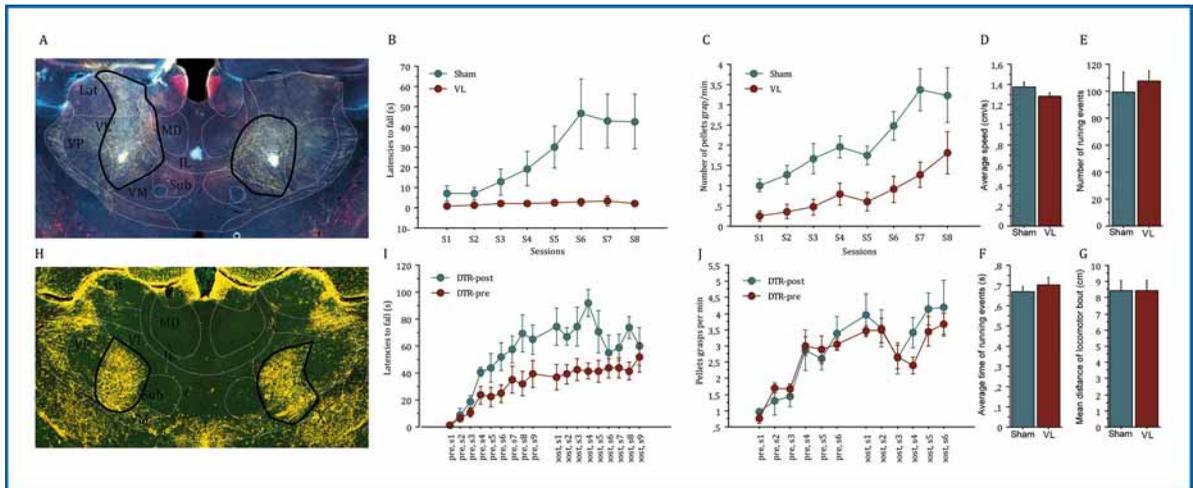
### Role of the Mthal in motor learning requiring forelimbs

First of all, the Mthal activation with optogenetic doesn't induce any visible movements (data not shown). However, it is possible that this region is preferentially involved in motor learning or adaptation. To test this hypothesis, two groups of mice are created. The first group (VL) received excitotoxic lesions of the Mthal (**Fig. 6A**). The second group consisted in a

control group, with harmless saline injections in the Mthal. These two groups were then challenged in 3 motor tasks. The first of them was the rotarod, which consisted in walking on a raised cylinder, with an accelerating rotation over 5 minutes. The latency before to fall was recorded, and represented the animal's ability to coordinate the forelimbs and the hindlimbs, but also his capacity to adapt his movements to a changing speed. The second task was the single pellet reaching task, a motor learning task requiring the forelimbs. In this test, the animals were placed in a Plexiglas box containing an interstice on one of the wall, through which the mice could catch with the forelimbs a food pellet placed on the other side. The number of food pellets caught per minute represents an indicator of performance. The last task was an open-field, consisting in an empty square box of 30 cm side, in which the animal could move freely. This technic was used to verify the general locomotion, by measuring the average moving speed, the number of locomotor bouts, the average time of the locomotor bouts and the average distance of the locomotor bouts.

Regarding the rotarod (**Fig. 6B**), Sham group increased the latency before to fall over the training sessions, to reach a plateau at session 6. On the other hand, the VL group was unable to learn the task, and fell almost immediately. In the single pellet reaching task (**Fig. 6C**), Sham group displayed a number of pellets caught/min equals to 1/min at the beginning of the task, increasing to 3/min at the end of the training sessions. VL group started with a rate of 0,25/min, increasing to 1,5/min at the end of the training. Even if the VL group was able to learn the task, the animal's performances were lower than the Sham group. Finally, the open-field test (**Fig. 6D, E, F and G**) didn't reveal any deficit in both groups, with similar performances in all measured parameters. Altogether, these behavioral results suggest that the Mthal is involved in forelimb motor learning tasks.

However, these data were not sufficient to conclude about a motor learning deficit or a motor adaptation deficit. To answer this question, mice have been injected in the Mthal with a virus coding for the diphtheria toxin receptor (DTR). A consecutive intraperitoneal injection of



**Figure 6:** Role of the Mthal in motor behaviors. A: Thalamic bilateral NMDA lesion. Black circles surround the lesion. B: Results of the rotarod task in NMDA lesioned animals. C: Results of the single pellet reaching task in NMDA lesioned animals. D,E,F and G: Open-field results of the NMDA lesioned animals. H: Thalamic lesion following diphtheria toxin injection. Black circles surround the lesion. I: Results of the rotarod task in DT animals. J: Results of the single pellet reaching task in DT animals. In I and J, dot points represent the time of DT injection in the post-TR group, and dissociate the training phase from the plateau phase.

diphtheria toxins (DT) will lead to the death of the neurons expressing the DTR, about 5 days after the injection (**Fig. 6H**). These mice have been divided in two groups, and challenged in the rotarod and the single pellet reaching tasks. The first group, pre-TR, has received the DT injection before the two tests, whereas the second group post-TR has received the DT after the training, once every animals have reached a performance plateau. If the Mthal is required for the training, a deficit will only be visible in the pre-TR animals in both tasks. On the other hand, if the Mthal is only necessary for the adaptation of the motor program, a deficit will be visible only in the rotarod, for the pre-TR but also for the post-TR, after the injection of the DT.

As displayed on **figure 6I** and **J**, the Mthal is required for the adaptation of the motor behavior, but not for the learning. Indeed, during the rotarod training (**Fig. 6I**), pre-TR animals have shown lower performances than the post-TR animals, but were able to realize the tasks on low rotating speed. After the training, the DT injection in the post-TR group has led to a decrease of performance along the sessions, until reaching the performance of the pre-TR group. However, in the single pellet reaching task (**Fig. 6J**), the performance of both groups has increased pro-

gressively over the training sessions, and was comparable in both periods.

In conclusion, these behavioral data indicate a preferential role of the Mthal in the adaptation of the motor behavior, but not in the motor learning.

## Conclusion

Several cerebellothalamic pathways have been uncovered in this study, possibly involved in different motor behaviors because of their collaterals on specific brainstem motor regions. Indeed, the pathway between the lateral DCN and the Mthal influences the forelimb movements, probably through the collaterals to the PCRt. In line with these findings, the inactivation of the Mthal have led to an inadaptability of the motor behavior requiring the forelimbs.

Although the cerebellar projections to the thalamus are known, no study to this day has described a specific innervation of the thalamus from each of the DCNs. Indeed, instead of an overlapping innervation from the DCNs, they project in a specific manner on subregions inside the Mthal. Moreover, it is also possible that DCNs are themselves composed of subregions, projecting on specific nucleus of the thalamus and of the brainstem, increasing the complexity of this

network. These multiple cerebellothalamic pathways, together with the specific projection of the DCNs on the brainstem motor regions<sup>3</sup>, suggest a specific involvement of each of them in the motor function of a specific body segment. However, the nature of the information sent through the DCN collaterals to the thalamus and the brainstem remains to be determined. A hypothesis would be that a motor command is sent from the DCNs to the brainstem motor regions to adjust an ongoing motor behavior. In the same time, a copy of this command would be conveyed to the thalamus, in order to modify the previously learn motor behavior.

The optogenetic experiments are in line with the previous assessment, because the lateral DCN activation triggers a forelimb flexion, whereas the thalamic activation has no visible effect. Moreover, the results obtained in the rotarod and the single pellet reaching tasks following the lesion of the Mthal are similar to those described in the rat and the cat<sup>6,7</sup>, and suggest a role in motor learning. More specifically, the Mthal seems preferentially involved in motor adaptation, as it has been suggested in previous studies<sup>8,9</sup>. Regarding this study however, more

**“These multiple cerebellothalamic pathways, together with the specific projection of the DCNs on the brainstem motor regions, suggest a specific involvement of each of them in the motor function of a specific body segment.”**

experiments are required to confirm this role. Indeed, the rotarod is not only requiring the adaptation of the forelimb, but also of the hindlimb, and measured also the learning. As such, a supplementary task requiring only the adaptation of the forelimb is mandatory, by example by adding an obstacle after the learning of the single pellet reaching task. Finally, a specific inactivation of the lateral DCN to Mthal pathway during the motor tasks is required to draw a final conclusion about the motor role of this circuit.

In conclusion, these preliminary results suggest a major role of the motor thalamus in motor adaptation, through the projections from the DCNs.

### Acknowledgements

I want to thank the Fondation Fyssen for having given me this great opportunity to perform this study. I thank Silvia Arber and all her team for their help and their support all along this year of research. Finally, I thank the Friedrich Miescher Institute and the Biozentrum for their material and administrative support.

## Le facteur COUP-TFI/Nr2f1 module la production de neurones et d'astrocytes pendant la neurogenèse adulte chez la souris

Sara BONZANO

*Position actuelle : Chercheuse au sein de l'Institut de Neurosciences Cavalieri Ottolenghi (NICO), Université de Turin, Orbassano (TO), Italie (à partir du 01/01/2018). Position précédente : Postdoctorante au sein de l'Institut de Biologie Valrose (iBV), Université Côte d'Azur (UCA), Inserm, Nice, France (du 01/03/2016 au 31/12/2017).*

### Résumé

La production de nouveaux neurones et astrocytes persiste tout au long de la vie dans une région restreinte du cerveau, appelée la niche neurogénique de l'hippocampe. Les neurones et les astrocytes sont produits par des cellules souches neurales (CSN) dont la prolifération et le devenir sont influencés par des facteurs environnementaux, tel que la neuroinflammation qui entraîne une diminution de neurones et une augmentation des astrocytes. Dans ces conditions, nous avons trouvé que l'expression du facteur transcriptionnel COUP-TFI est fortement diminuée, ce qui lui suggère un rôle de régulateur entre production de neurones et d'astrocytes. En utilisant des manipulations génétiques *in vivo* couplées avec le suivi des cellules inactivées, nous avons confirmé que l'absence de COUP-TFI dans les CSN adultes réduit la neurogenèse et augmente la production d'astrocytes. Par contre, une surexpression de COUP-TFI lors d'une neuroinflammation diminue la production d'astrocytes et favorise la neurogenèse, récupérant ainsi l'effet pathologique de l'inflammation. Ces données ont permis d'identifier un nouveau facteur qui pousse les CSN vers un destin neuronal en réprimant un programme gliogénique.

### Mots-clés

Neurogenèse adulte, hippocampe, neuroinflammation, COUP-TFI/Nr2f1, cellules souches neurales adultes, astrogliogenèse

## The factor COUP-TFI/Nr2f1 modulates the production of neurons and astrocytes during adult neurogenesis in the mouse

### Abstract

In the dentate gyrus (DG) of the hippocampus, in which production of new neurons persists throughout life, generation of new astrocytes occurs in parallel to neurogenesis. Adult-born neurons and astrocytes are produced by neural stem cells (NSCs) whose proliferation and fate are tightly regulated within the neurogenic niche and influenced by environmental factors, such as neuroinflammation, which leads to decreased neurogenesis and increased astrogliogenesis. We found that after acute neuroinflammation, expression of the transcriptional regulator COUP-TFI is strongly downregulated, suggesting a role for this factor in the balance between astrogliogenesis and neurogenesis in the adult DG. By using *in vivo* genetic loss-of-function approaches and fate mapping, we confirmed that conditional inactivation of COUP-TFI in adult NSCs reduces neurogenesis and increases astrocyte production. On the contrary, gain-of-function of COUP-TFI upon neuroinflammation decreases astrocyte production and promotes neurogenesis, rescuing in this way the pathological effect of inflammation. These findings identify a novel transcriptional regulator that cell-intrinsically drives NSCs towards a neurogenic self-renewal fate by repressing a gliogenic lineage and thus favoring the neurogenic one.

### Keywords

Adult neurogenesis; hippocampus; neuroinflammation; COUP-TFI/Nr2f1; adult neural stem cells; astrogliogenesis

## Introduction

Une fois considérées limitées aux périodes embryonnaires et périnatales, les cellules souches neurales (CSN) persistent dans deux régions distinctes du cerveau de mammifère adulte : la zone sous-ventriculaire (ZSV) recouvrant les ventricules latéraux et la zone sous-grénaire (ZSG) du gyrus denté hippocampique (GD) (1). À partir du ZSG, les cellules nouveau-nées se différencient en neurones de projection glutamatergiques (les cellules granulaires) qui s'intègrent fonctionnellement dans des circuits hippocampiques préexistants et jouent un rôle important dans l'apprentissage et la mémoire (1). Au sein du GD adulte, les cellules souches neurales (CSN) sont principalement quiescentes, présentent une morphologie radiale typique et sont appelées cellules de type 1 ou cellules souches radiales. Lors de l'activation, une cellule CSN peut se diviser symétriquement pour produire deux cellules CSN, ou asymétriquement pour s'autorenouveler et générer une descendance différenciée (2). Pendant la division asymétrique neurogénique, les cellules CSN donnent naissance à des progéniteurs intermédiaires (type 2), qui génèrent des neuroblastes et finissent par quitter le cycle cellulaire pour se différencier en neurones matures (1, 2). La neurogenèse adulte du GD est un processus dépendant de l'activité et son taux est modulé par plusieurs facteurs, notamment le stress, l'enrichissement environnemental et l'activité physique volontaire (1). Parallèlement à la neurogenèse, de nouveaux astrocytes sont produits dans le GD par division asymétrique ou par différenciation directe des cellules CSN en astrocytes, ce qui réduit le pool de cellules CSN (3, 4). Les conditions pathologiques, telles que la neuroinflammation, modifient le rapport entre la production de neurones et d'astrocytes en faveur des astrocytes (5, 6). Cela souligne l'importance d'un contrôle strict entre production de neurones et d'astrocytes, ce qui est très probablement lié à une régulation moléculaire fine du destin des cellules CSN. Cependant, la nature d'un programme transcriptionnel sous-jacent à cette fonction est encore inconnue.

Dans cette étude, nous avons constaté que l'induction de la neuroinflammation modifie l'expression de COUP-TFI dans les CSN adultes. Ceci est associé à une augmentation de la production d'astrocytes et à une diminution de la neurogenèse. COUP-TFI (également connu sous le nom de Nr2f1) est un régulateur transcriptionnel

important pendant le développement du système nerveux dont les fonctions vont du contrôle prolifératif des cellules souches embryonnaires (7) à la régulation de la migration neuronale dans le néocortex et l'hippocampe en développement (8-10). L'inactivation corticale de COUP-TFI au cours des stades précoces se traduit par des déficiences motrices et spatiales (11, 12), et l'haploinsuffisance de COUP-TFI/NR2F1 chez les patients entraîne un retard global du développement et une déficience intellectuelle (13, 14). L'expression de COUP-TFI persiste dans le cerveau adulte, mais sa fonction à l'âge adulte reste largement inconnue. À ce propos, nous avons directement évalué la fonction de COUP-TFI dans les CSN et les progéniteurs neurogéniques adultes par une approche génétique de souris inductibles. Nous avons pu constater que la perte de COUP-TFI entraîne une diminution de la neurogenèse hippocampique associée à une augmentation significative de l'astrogliogenèse, probablement due à un changement de destin cellulaire auprès des cellules souches hippocampiques adultes.

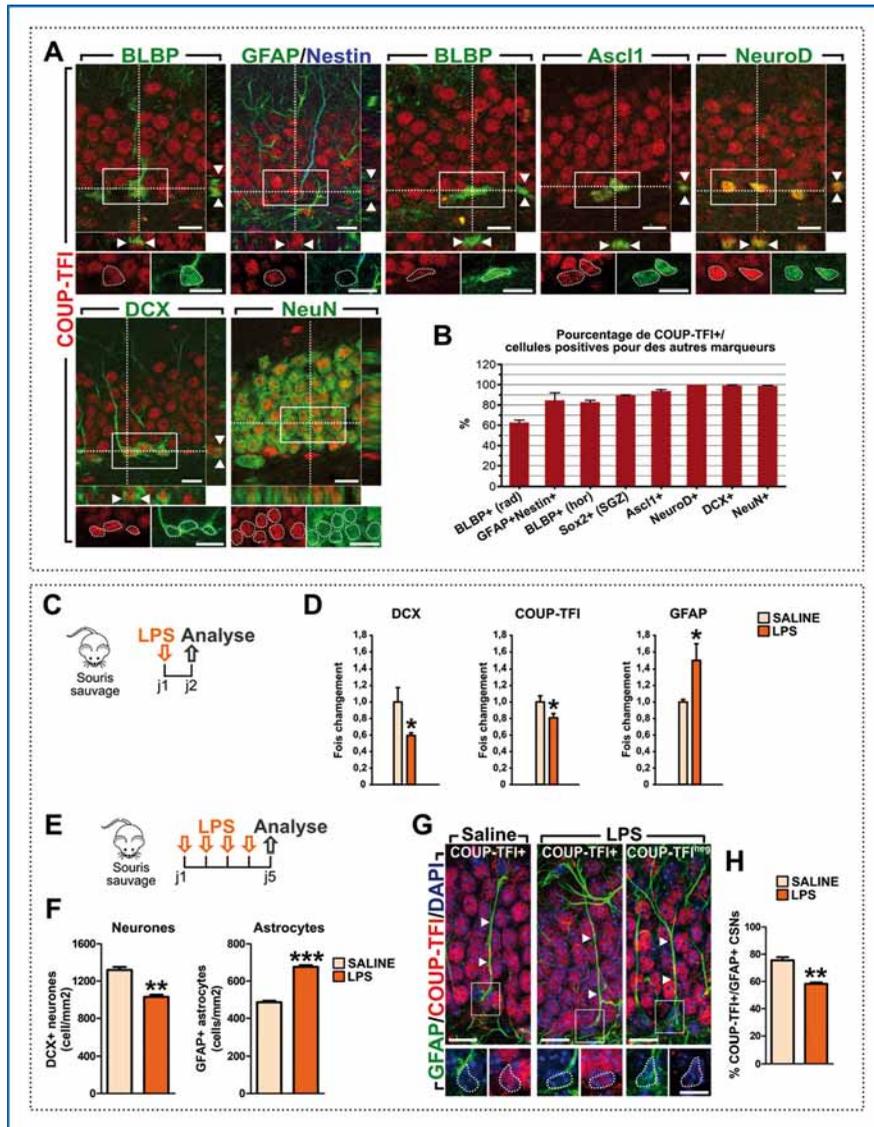
## Résultats

### Réduction de l'expression de COUP-TFI à la suite d'une neuroinflammation aiguë

Pour comprendre la fonction de COUP-TFI pendant la neurogenèse adulte, nous avons suivi son expression à partir des CSN jusqu'aux neurones matures du GD adulte (**Fig. 1**).

Un grand nombre de cellules positives (+) pour COUP-TFI se trouve dans la couche des cellules granulaires et dans la ZSG tout au long de l'extension antéro-postérieure du GD. En combinant une série de marqueurs spécifiques à une analyse morphologique (15), nous avons pu constater que toute la lignée neurogénique (des CSN activés jusqu'aux neurones matures) exprimait COUP-TFI (**Fig. 1A, B**).

Nous avons voulu en suite vérifier si un état inflammatoire induit au niveau du GD, qui normalement augmente la production d'astrocytes aux dépens de nouveaux neurones (16, 17), pourrait altérer l'expression de COUP-TFI. Dans ce but, le lipopolysaccharide (LPS) dérivé de *E. coli* a été administré aux souris adultes induisant ainsi une cascade cellulaire/moléculaire capable d'initier une réponse inflammatoire. Un jour après le traitement, l'expression de le marqueur neuronal immature DCX était diminué, tandis que l'expression de GFAP, un marqueur de la population des astrocytes, étaient bien augmentées dans les



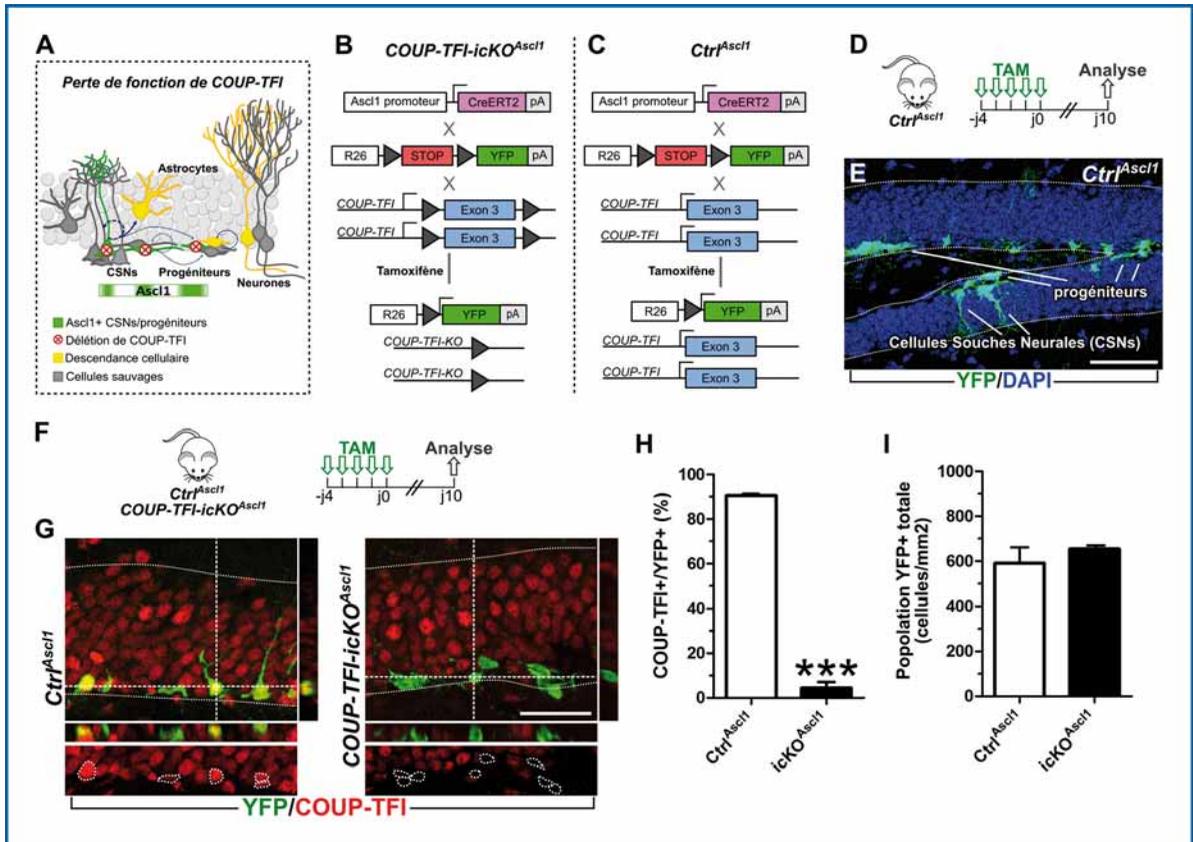
**Figure 1** : COUP-TFI est exprimé pendant la neurogenèse adulte dans le gyrus denté (GD) de l'hippocampe et son expression diminue dans les cellules souches neurales (CSN) adultes après neuroinflammation. (A) Images en microscopie confocale montrant le marquage de la protéine COUP-TFI (rouge) dans les différentes populations cellulaires de la lignée neurogène de l'hippocampe chez la souris adulte âgée de 2 mois. Les cellules marquées doubles et triples sont présentées à des grossissements plus élevés. (B) Pourcentage de noyaux COUP-TFI+ parmi la sous-population de cellules exprimant l'ou les marqueurs répertoriés en abscisse. (C) Plan expérimental utilisé pour atteindre la neuroinflammation *in vivo* : les souris de type sauvage (wt) adultes ont été injectées avec une solution de lipopolysaccharide (LPS) dérivée d'*E. coli*. (D) RT-PCR quantitative montrant que la neuroinflammation diminue les transcrits de gènes neuronaux, tels que la double-cortine (DCX) et COUP-TFI, et augmente l'expression du marqueur astrocytaire GFAP (n = 5 souris/traitement). (E) Plan expérimental utilisé pour atteindre une neuroinflammation *in vivo* : (F) Densité de neurones immatures DCX+ (à gauche) et d'astrocytes matures GFAP+ (à droite) dans les GD des souris traitées au LPS par rapport aux témoins injectés avec une solution saline. (G) Images en microscopie confocale de SCN de type radiale exprimant GFAP, soit positives (+), soit négatives (neg) pour COUP-TFI dans le GD des deux groupes expérimentaux. Les flèches indiquent un processus cellulaire radial. (H) Pourcentage de noyaux COUP-TFI+ parmi les cellules GFAP+ chez les souris traitées à la solution saline et au LPS (n = 3 souris/traitement). Barres d'échelle : A, G, encarts, 10  $\mu$ m ; Test t de Student \* p < 0,05, \*\* p < 0,01, \*\*\* p < 0,001.

hippocampes enflammés (Fig. 1C, D). Notamment, nous avons aussi constaté une diminution de l'expression de COUP-TFI (Fig. 1D), suggérant un possible lien direct de ce régulateur transcriptionnel à l'inflammation de l'hippocampe adulte. Après 4 jours consécutifs de traitement avec le LPS, le rapport entre neurones et astrocytes avait encore été modifié (Fig. 1E), avec une réduction nette de neurones DCX<sup>+</sup> et une expansion d'astrocytes GFAP<sup>+</sup> par rapport aux souris témoins traitées avec une solution saline (Fig. 1F). En outre, nous avons également observé une diminution d'une sous-population de cellules souches radiales GFAP<sup>+</sup> exprimant COUP-TFI dans les GD traitées au LPS (Fig. 1G, H). Dans l'ensemble, nos don-

nées montrent qu'une inflammation de type aiguë augmente l'astroglie et diminue la neurogenèse en parallèle avec une diminution de l'expression de COUP-TFI. Ceci nous suggère un lien fonctionnel entre COUP-TFI et le maintien de l'équilibre neurogenèse *versus* astroglie au sein du GD adulte.

### Invalidation génique de COUP-TFI dans les CSNs/progénéiteurs adultes de l'hippocampe

Pour vérifier la fonction de COUP-TFI dans la niche hippocampique adulte, le gène a été supprimé dans les CSN en division et les précurseurs neuronaux grâce à une lignée de souris inducible



*Ascl1-CreERT2* (18) sensible au tamoxifène (TAM). Nous avons croisé ces souris avec les souris floxées pour *COUP-TFI* (*COUP-TFI<sup>fl/fl</sup>*) (19) et avec la lignée rapporteuse *Rosa26-YFP* (20). La descendance résultante, nommée *COUP-TFI-icKO<sup>Ascl1</sup>*, permet de suivre le devenir des cellules YFP<sup>+</sup> ayant subi une perte de fonction de COUP-TFI (Fig. 2A, B).

Pour les témoins, nous avons utilisé les souris *Ascl1-CreERT2* portant le gène rapporteur *Rosa26-YFP* dans un fond génétique de type sauvage (*Ctrl<sup>Ascl1</sup>*) (Fig. 2C). Plusieurs souris adultes *COUP-TFI-icKO<sup>Ascl1</sup>* et *Ctrl<sup>Ascl1</sup>* ont reçu le TAM pendant 5 jours consécutifs et ont été analysées 10 jours après (Fig. 2D, F) permettant ainsi d'obtenir une mosaïque de cellules YFP<sup>+</sup> dans un microenvironnement de type sauvage (Fig. 2E). La plupart des cellules YFP<sup>+</sup> sont également des cellules exprimant COUP-TFI chez les souris *Ctrl<sup>Ascl1</sup>*, tandis que le pourcentage des cellules double-positives pour COUP-TFI et YFP est diminué drastiquement à moins de 5% dans les GD des mutants *COUP-TFI-icKO<sup>Ascl1</sup>* (Fig. 2G, H). Nous avons aussi pu constater que la viabilité cellulaire n'avait pas été altérée par l'absence de COUP-TFI, car la densité totale des cellules YFP<sup>+</sup> est inchangée (Fig. 2I). Nous

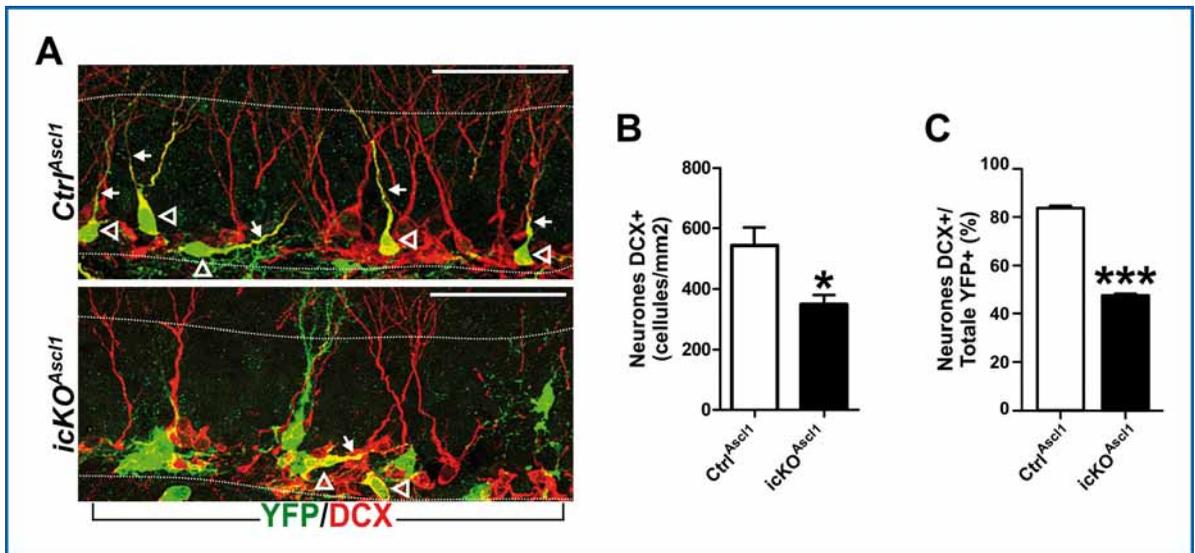
avons donc obtenu une souris génétiquement modifiée dans laquelle le gène COUP-TFI est inactivé que dans les CSN et les progéniteurs du GD de l'hippocampe adulte.

### Diminution de neurones et surproduction d'astrocytes à partir de CSNs/progéniteurs dépourvus de COUP-TFI

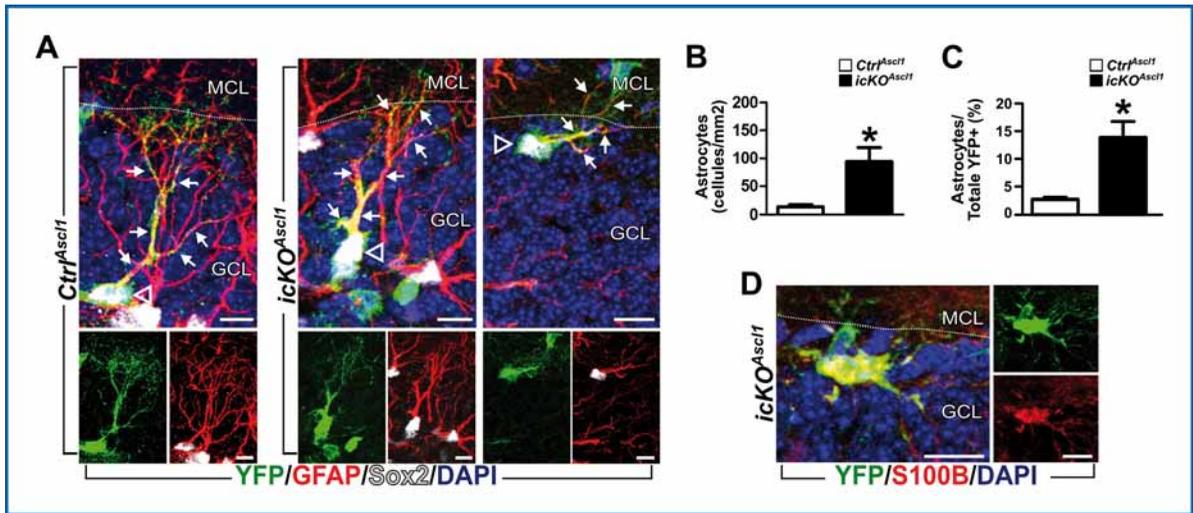
Nous avons ensuite analysé la population totale de cellules YFP<sup>+</sup> exprimant le marqueur neuronal immature DCX dans les deux groupes expérimentaux (Fig. 3).

Nous avons observé une réduction substantielle des neurones DCX<sup>+</sup> nouvellement générés, à la fois en terme de densité cellulaire de cellules double positives pour DCX et YFP (diminution de 36% ; Fig. 3A, B) ou de pourcentage de cellules DCX<sup>+</sup> parmi la population YFP<sup>+</sup> (diminution de 43% ; Fig. 3A, C). Cette neurogenèse réduite provoquée par l'absence de COUP-TFI démontre que la présence du gène est importante pour induire une production de neurones à partir des CSN et/ou progéniteurs.

Parallèlement à la neurogenèse, de nouveaux astrocytes sont normalement générés à partir de cellules souches dans le GD adulte (24). Nous avons donc émis l'hypothèse que la réduction de



**Figure 3** : L'inactivation de COUP-TFI dans la lignée *Ascl1*<sup>+</sup> du GD adulte diminue la neurogenèse. (A) Images en microscopie confocale du GD adulte positif pour DCX (rouge) et YFP (vert) chez les souris *Ctrl<sup>Ascl1</sup>* et *COUP-TFI-icKO<sup>Ascl1</sup>*. Les flèches vides indiquent les corps cellulaires ; les flèches pleines indiquent les processus cellulaires. (B, C) Histogrammes montrant la densité de neurones immatures DCX<sup>+</sup>YFP<sup>+</sup> (B) et la fraction parmi les cellules YFP<sup>+</sup> (C) chez les deux groupes expérimentaux. Barre d'échelle : A, 50µm. Test t de Student \* p < 0,05, \*\*\* p < 0,001.



**Figure 4 :** Les cellules souches neuronales adultes et les progéniteurs de l'hippocampe progéniteurs dépourvus de COUP-TFI augmentent l'astrogliogenèse. **(A)** Images en microscopie confocale montrant des astrocytes triple positif pour GFAP, Sox2 et YFP dans les GD des souris *Ctrl<sup>Ascl1</sup>* (gauche) et *COUP-TFI-icKO<sup>Ascl1</sup>* (milieu, droite). Des canaux séparés sont indiqués ci-dessous. **(B)** Densité des astrocytes en *Ctrl<sup>Ascl1</sup>* (blanc) et *COUP-TFI-icKO<sup>Ascl1</sup>* (noir) GD. **(C)** Pourcentage des astrocytes parmi toutes les cellules YFP + dans le GD témoin et mutant. **(D)** Image en microscopie confocale d'un double astrocyte S100B + YFP + mature dans la couche de cellules granulaires (GCL) des *COUP-TFI-icKO<sup>Ascl1</sup>* GD. Les flèches vides indiquent les corps cellulaires ; les flèches pleines indiquent les processus cellulaires. MCL, couche cellulaire moléculaire, GCL, couche cellulaire granulaire. Barres d'échelle : A, D, 10µm. Les barres d'erreur indiquent SEM. Test t de Student \* p < 0,05.

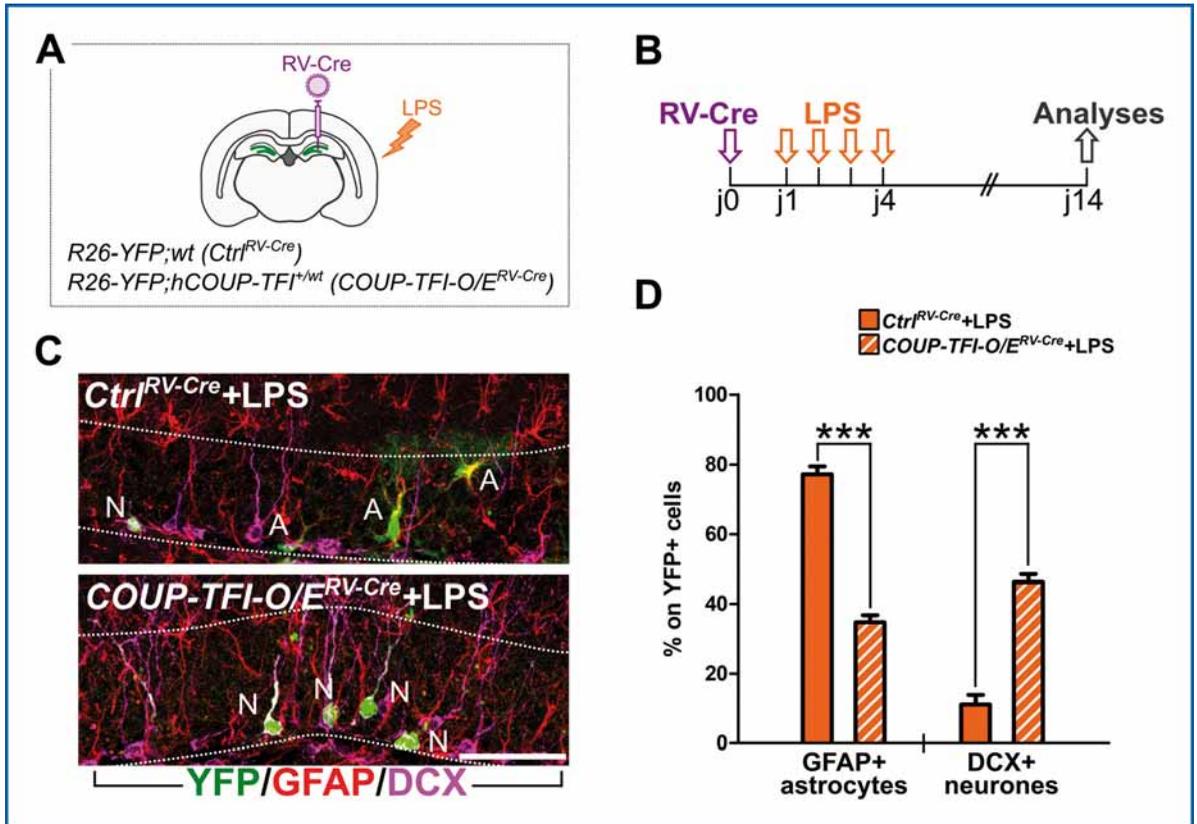
nouveaux neurones chez les souris mutantes pour COUP-TFI pourrait entraîner une augmentation de l'astrogliogenèse dans le GD (Fig. 4).

En effet, nous avons observé que les souris témoins ne montrent que de rares astrocytes matures exprimant GFAP, Sox2 et YFP (Fig. 4A, B), représentant moins de 3% de la population cellulaire YFP+ totale (Fig. 4C). Par contre, l'absence de COUP-TFI multiplie d'un facteur 6 la densité des cellules astrogliales (Fig. 4B) avec une expansion prononcée de la fraction de la population d'astrocytes triple+ parmi toutes les cellules YFP+ (Fig. 4C). Une évaluation morphologique approfondie révèle également que la plupart des astrocytes YFP+ dérivés de la lignée *Ascl1* ont une morphologie polarisée, leur soma étant largement localisé dans la couche cellulaire granuleuse profonde, et avec multiples branches rappelant une morphologie d'astrocytes matures (Fig. 4A-gauche, milieu). Nous avons également observé des astrocytes YFP+ dans la couche de cellules granulaires les plus superficielles (Fig. 4A-droite) (22) exprimant le marqueur S100B caractéristique d'astrocytes matures (Fig. 4D). Ainsi, l'absence de COUP-TFI induit une astrogliogenèse à partir de CSN et de progéniteurs aux dépens de neurones.

### Une surexpression de COUP-TFI dans le modèle de neuroinflammation aiguë récupère la neurogénèse en diminuant l'astrogliogenèse

À la lumière de nos données précédentes montrant une expression diminuée de COUP-TFI dans les CSN suite à un événement d'inflammation aiguë induit par LPS (Fig. 1), nous nous sommes demandés si forcer l'expression de COUP-TFI dans de telles conditions permettrait d'empêcher l'astrogliogenèse et de récupérer la neurogénèse (Fig. 5).

Nous avons donc utilisé une autre souris transgénique qui nécessite une *Cre-recombinase* pour que COUP-TFI et le rapporteur YFP soient exprimés à des hauts niveaux (*lox-stop-lox-hCOUP-TFI* ; 23). Après l'injection d'un virus exprimant la *Cre* dans le GD de ces souris transgéniques et le traitement de LPS pendant 4 jours consécutifs, nous avons évalué dans le GD le nombre de nouveaux neurones et d'astrocytes au sein de la population YFP+ (où la *Cre* avait fonctionné) de souris témoins (*Ctrl<sup>RV-Cre</sup>*) et de souris ayant surexprimé COUP-TFI (*COUP-TFI-O/ERV-Cre*) (Fig. 5A,B). Nos données montrent une récupération remarquable de nouveaux neurones DCX+ et une diminution d'astrocytes GFAP+ dans les



**Figure 5** : Une surexpression de COUP-TFI aiguë récupère la neurogénèse en diminuant l'astrogliogénèse en condition de neuroinflammation. (A,B) Plan expérimental utilisé pour injecter un virus exprimant la Cre dans le GD et après pousser une neuroinflammation *in vivo* avec LPS. (C) Images en microscopie confocale montrant des cellules YFP<sup>+</sup> qui sont nouveaux neurones (lettre N, DCX<sup>+</sup>) ou nouveaux astrocytes (lettre A, GFAP<sup>+</sup>) dans les GD des souris *Ctrl<sup>RV-Cre</sup>* et *COUP-TFI-O/<sup>ERV-Cre</sup>*. (D) Histogrammes montrant la fraction des neurones (DCX<sup>+</sup>) ou astrocytes (GFAP<sup>+</sup>) parmi les cellules YFP<sup>+</sup> chez les deux groupes expérimentaux. Barre d'échelle : C, 50 $\mu$ m. Les barres d'erreur indiquent SEM. Test t de Student \*\*\*  $p < 0,001$ .

animaux présentant une surexpression de COUP-TFI par rapport aux animaux dans lesquels l'expression de COUP-TFI avait baissé (Fig. 5C,D). Ces résultats montrent que l'expression forcée de COUP-TFI dans les CSN adultes hippocampiques est suffisante pour inverser l'équilibre altéré entre neurones et astrocytes en condition de neuroinflammation.

### Discussion

La production et l'intégration de nouveaux neurones dans le GD des mammifères adultes sont essentielles pour le maintien des fonctions hippocampiques (1), en particulier dans la mémoire explicite (la capacité à se souvenir de faits passés et d'un savoir sémantique). On sait depuis longtemps que des lésions bilatérales de l'hippocampe chez l'homme sont responsables d'une amnésie sévère et que la neurogénèse

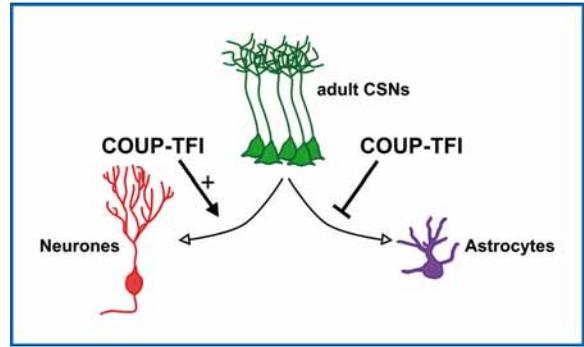
hippocampique altérée peut contribuer de manière dramatique à des troubles cognitifs graves et à de multiples états pathologiques (24). L'existence d'une neurogénèse continue dans une région aussi plastique que l'hippocampe suggère que la production de nouveaux neurones pourrait représenter une forme de plasticité cérébrale supplémentaire à celle synaptique. Il convient de noter que parallèlement aux nouveaux neurones, les CSN adultes produisent également de nouveaux astrocytes (21), dont la fonction n'est pas aussi bien caractérisée que celle de ces neurones (2). Plusieurs études ont montré que les astrocytes locaux pourraient jouer un rôle actif pendant les différentes étapes de la neurogénèse adulte, en modulant par exemple, l'expansion des progéniteurs pour les pousser vers un devenir neuronal (25,26) et en régulant l'intégration

synaptique des neurones adultes, une étape majeure dans la plasticité cérébrale (27).

L'établissement et le maintien d'un bon équilibre entre les nouveaux neurones et les astrocytes sont fondamentaux pour le bon fonctionnement de la neurogenèse adulte de l'hippocampe. En effet, une diminution de la neurogenèse associée à une augmentation de la génération d'astrocytes est une caractéristique typique observée dans des modèles murins de neuroinflammation (5,6). Cependant, alors que des progrès significatifs ont été réalisés dans la compréhension des signaux et l'identification de facteurs régulant l'auto-renouvellement et la différenciation neuronale des CSN adultes hippocampiques (28), peu d'études se sont penchées sur la compréhension des mécanismes régissant la production d'astrocytes pendant la neurogenèse adulte et dans des états de type inflammatoire.

Dans le GD adulte, les nouveaux astrocytes dérivent par auto-renouvellement des CSN ou par différenciation terminale à partir des mêmes, impliquant un épuisement de ces derniers (3, 4). Nos données montrent que le facteur COUP-TFI pousse les CSN vers un destin neurogénique et que sa perte, induite par invalidation génique ou par inflammation aiguë, stimule l'astroglionèse sans déplétion du pool des CSNs. Ceci indique que la diminution de COUP-TFI agit sur l'auto-renouvellement astroglioné des CSNs et non sur leur différenciation terminale. Cette étude montre un rôle majeur pour COUP-TFI dans la modulation du destin neurologique des CSN adultes avant que ces cellules commencent à se différencier. La perte de COUP-TFI déplacera donc l'équilibre vers la production de nouveaux astrocytes aux dépens de nouveaux neurones granulaires, indiquant que normalement COUP-TFI réprime l'astroglionèse et favorise la neurogenèse dans les cellules souches hippocampiques adultes (**Fig. 6**).

En effet, un surdosage de COUP-TFI dans les progéniteurs après inflammation est suffisant de récupérer la déficience neuronale en réprimant la



**Figure 6** : Modèle proposé pendant le choix du destin cellulaire des CSNs/ progéniteurs adultes. COUP-TFI module intrinsèquement le bon rapport entre la neurogenèse et l'astroglionèse dans le cerveau murin l'adulte, en favorisant la neurogenèse et en inhibant l'astroglionèse.

production d'astrocytes. Ceci indique que COUP-TFI répond aux insultes inflammatoires et régule le bon équilibre entre production de neurones et d'astrocytes. Des investigations supplémentaires sont nécessaires pour comprendre les mécanismes précis de l'action COUP-TFI dans les CSN adultes hippocampiques. Pour conclure, cette étude dévoile pour la première fois le rôle d'un régulateur transcriptionnel dans le processus décisionnel consistant à produire un nouveau neurone ou un nouvel astrocyte dans des conditions normales ou pathologiques dans la niche d'hippocampe adulte.

## Matériel et méthodes

### Animaux, administration de Tamoxifène, traitements au LPS

L'analyse de l'expression a été effectuée sur des souris P60 C57BL/6J (n = 3 ; Charles River). Des animaux *COUP-TFI<sup>fl/fl</sup>* (19) ont été croisés avec des souris *Ascl1-CreERT2* (18) et des souris rapporteuses *Rosa26-stop-YFP* [(20) ; *Rosa26-YFP*] pour obtenir des souris *Ascl1-CreERT2 ; COUP-TFI<sup>fl/fl</sup> ; Rosa26-YFP* (c'est-à-dire *COUP-TFI<sup>icKO</sup>Ascl1*). Les souris témoins (*Ctrl<sup>Ascl1</sup>*) ont été obtenues en croisant des souris *Ascl1-CreERT2* avec des souris rapporteuses *Rosa26-YFP*. Le

tamoxifène (TAM, Sigma) a été administré à des animaux âgés de deux mois, une fois par jour pendant 5 jours consécutifs, et leur cerveau a été collecté 10 jours plus tard. Pour forcer l'expression de COUP-TFI après inflammation, *lox-stop-lox-hCOUP-TFI* (23) ont été croisés avec des souris rapporteuses *Rosa26-YFP* pour obtenir des souris pur induire la surexpression de COUP-TFI (*Rosa26-YFP ; lox-stop-lox-hCOUP-TFI*). Le LPS (0,5 mg / kg) ou les solutions salines (0,9%) ont été administrées par voie intrapéritonéale une fois par jour pendant 1 ou 4 jours consécutifs et les cerveaux ont été prélevés le jour suivant ou dix jours plus tard pour le retrovirus.

### Préparation des tissus, immunofluorescence (IF), RT-PCR

Les souris adultes ont été anesthésiées profondément et perfusées trans-cardialement avec une solution saline à 0,9 %, puis du paraformaldéhyde (PFA) à 4% dans un tampon phosphate 0,1 M (pH 7,4). Les cerveaux disséqués ont été traités pour obtenir des sections sérielles coronales flottantes de 30 µm d'épaisseur, utilisées ensuite pour les réactions d'IF. Pour les RT-PCR, les souris adultes ont été anesthésiées et perfusées avec du PBS réfrigéré, les cerveaux ont été retirés et congelés. Les hippocampes ont été disséqués sous un microscope binoculaire à partir de cryosections congelées de 300 µm d'épaisseur. L'ARN de l'hippocampe a été isolé et retranscrit sous forme d'ADNc pour la RT-PCR.

### Analyse au microscope, comptage cellulaire, analyse statistique

Des images représentatives de coupes doubles ou triples immuno-marquées ont été acquises avec un microscope confocal TCS SP5/SPE (Leica) et ensuite analysées sur Fiji. Nous avons considéré au moins trois niveaux différents le long de l'extension DG rostro-caudale. Les comparaisons statistiques [en utilisant les logiciels Microsoft Excel et GraphPad (Prism 5)] ont été réalisées par un test t de Student à deux queues pour échantillons non appariés. La signification a été établie à  $p < 0,05$ . Les numérations cellulaires sont présentées sous forme de moyenne  $\pm$  SEM.

### Remerciements

Je souhaite remercier la Fondation Fyssen pour son soutien financier d'une année de post-doctorat

au sein de l'équipe de M. Studer à l'Institut de Biologie Valrose, à Nice. Je suis très reconnaissante aux collègues scientifiques internationaux : C. Rolando – retrovirus, A. Podlesny-Drabiniok – RT-PCR, J. Johnson – *Ascl1-CreERT2*, S. Srinivas – *Rosa26-lox-stop-lox-YFP*, M. Studer – *COUP-TFI fl/fl*, Wu and M.J. Tsai- *lox-stop-lox-hCOUP-TFI*. Merci à S. De Marchis and I. Crisci de m'avoir donné l'opportunité de poursuivre ce projet. Une partie de cette étude fait partie d'un article publié Cell Reports (DOI:<https://doi.org/10.1016/j.celrep.2018.06.044>).

### Bibliographie

- Kempermann G, Song H, Gage FH (2015) Neurogenesis in the adult hippocampus. *Cold Spring Harb Lab Press* 7 :a018812. doi :10.1101/cshperspect.a018812.
- Bond AM, Ming GL, Song H (2015) Adult Mammalian Neural Stem Cells and Neurogenesis: Five Decades Later. *Cell Stem Cell* 17(4):385–395.
- Bonaguidi MA, et al. (2011) In Vivo Clonal Analysis Reveals Self-Renewing and Multipotent Adult Neural Stem Cell Characteristics. *Cell* 145(7):1142–1155.
- Encinas JM, et al. (2011) Division-Coupled Astrocytic Differentiation and Age-Related Depletion of Neural Stem Cells in the Adult Hippocampus. *Cell Stem Cell* 8(5):566–579.
- Wu MD, et al. (2012) Adult murine hippocampal neurogenesis is inhibited by sustained IL-1beta and not rescued by voluntary running. *Brain Behav Immun* 26(2):292–300.
- Hein AM, et al. (2010) Sustained hippocampal IL-1B overexpression impairs contextual and spatial memory in transgenic mice. *Brain Behav Immun* 24(2):243–253.
- Naka H, Nakamura S, Shimazaki T, Okano H (2008) Requirement for COUP-TFI and II in the temporal specification of neural stem cells in CNS development. *Nat Neurosci* 11(9): 1014–1023.
- Armentano M, Filosa A, Andolfi G, Studer M (2006) COUP-TFI is required for the formation of commissural projections in the forebrain by regulating axonal growth. *Development* 133:4151–4162.
- Flore G, et al. (2016) Gradient COUP-TFI Expression Is Required for Functional Organization of the Hippocampal Septo-Temporal Longitudinal Axis. *Cereb Cortex*:bhv336.

- Parisot J, Flore G, Bertacchi M, Studer M (2017) COUP-TFI mitotically regulates production and migration of dentate granule cells and modulates hippocampal CXCR4 expression. *Development* (May):dev.139949.
- Tomassy GS, et al. (2010) Area-specific temporal control of corticospinal motor neuron differentiation by COUP-TFI. *Proc Natl Acad Sci U S A* 107(8):3576–3581.
- Flore G, et al. (2016) Gradient COUP-TFI Expression Is Required for Functional Organization of the Hippocampal Septo-Temporal Longitudinal Axis. *Cereb Cortex* (January 2016): bhv336.
- Bosch DGM, et al. (2014) NR2F1 mutations cause optic atrophy with intellectual disability. *Am J Hum Genet* 94(2):303–309.
- Chen C-A, et al. (2016) The expanding clinical phenotype of Bosch-Boonstra-Schaaf optic atrophy syndrome : 20 new cases and possible genotype-phenotype correlations. *Genet Med* (October 2015). doi:10.1038/gim.2016.18.
- Hsieh J (2012) Orchestrating transcriptional control of adult neurogenesis. *Genes Dev* 26(10):1010–21.
- Qin L, et al. (2007) Systemic LPS causes chronic neuroinflammation and progressive neurodegeneration. *Glia* 55(5):453–462.
- Sierra A, et al. (2015) Neuronal Hyperactivity Accelerates Depletion of Neural Stem Cells and Impairs Hippocampal Neurogenesis. *Cell Stem Cell* 16(5):488–503.
- Battiste J, et al. (2007) *Ascl1* defines sequentially generated lineage-restricted neuronal and oligodendrocyte precursor cells in the spinal cord. *Development* 134(2):285–93.
- Armentano M, et al. (2007) COUP-TFI regulates the balance of cortical patterning between frontal/motor and sensory areas. *Nat Neurosci* 10(10):1277–1286.
- Srinivas S, et al. (2001) Cre reporter strains produced by targeted insertion of EYFP and ECFP into the ROSA26 locus. *BMC Dev Biol* 1:4.
- Steiner B, et al. (2004) Differential Regulation of Gliogenesis in the Context of Adult Hippocampal Neurogenesis in Mice. *Glia* 46(1): 41–52.
- Emsley JG, Macklis JD (2006) Astroglial heterogeneity closely reflects the neuronal-defined anatomy of the adult murine CNS. *Neuron* *Glia Biol* 2(3):175–86.
- Wu S-P, Lee D-K, Demayo FJ, Tsai SY, Tsai M-J (2010) Generation of ES cells for conditional expression of nuclear receptors and coregulators in vivo. *Mol Endocrinol* 24(6):1297–1304.
- Kang E, Wen Z, Song H, Christian KM, Ming G-L (2016) Adult Neurogenesis and Psychiatric Disorders. *Cold Spring Harb Perspect Biol*:doi: 10.1101/cshperspect.a019026.
- Song H, Stevens CF, Gage FH (2002) Astroglia induce neurogenesis from adult neural stem cells. *Nature* 417(6884):39–44.
- Barkho BZ, et al. (2006) Identification of astrocyte-expressed factors that modulate neural stem/progenitor cell differentiation. *Stem Cells Dev* 15(3):407–21.
- Sultan S, et al. (2015) Synaptic Integration of Adult-Born Hippocampal Neurons Is Locally Controlled by Astrocytes. *Neuron* 88(5):957–972.
- Beckervordersandforth R, Zhang C, Lie DC (2015) Transcription-Factor-Dependent Control of adult hippocampal neurogenesis. *Cold Spring Harb Perspect Biol*. doi:10.1101/cshperspect.a018879.

## Introduction

Once considered limited to the embryonic and perinatal periods, neural stem cells (NSCs) persist in two discrete regions of the adult mammalian brain: the subventricular zone (SVZ) lining the lateral ventricles and the subgranular zone (SGZ) of the hippocampal dentate gyrus (DG) (1). From the SGZ, newborn cells differentiate into glutamatergic projection neurons (i.e. the granule cells) that functionally integrate into pre-existing hippocampal circuitry playing important roles in learning and memory (1). Within the adult DG, NSCs are mostly quiescent, show a typical radial morphology and are referred to as type 1 cells or radial glia-like stem cells. Upon activation, a NSC can divide symmetrically to produce two NSCs, or asymmetrically to self-renew and generate a differentiated progeny (2). In neurogenic asymmetric division, NSCs give rise to rapidly dividing intermediate progenitors (type 2, IPCs), which generate neuroblasts and eventually exit the cell cycle to differentiate into mature GCs (1, 2). Adult DG neurogenesis is an activity-dependent process and its rate is modulated by

several factors, including stress, environmental enrichment and voluntary physical activity (1). Alongside neurogenesis, astrocytes are continuously produced in the adult DG, most probably by NSC asymmetric division or by direct differentiation of NSC cells into astrocytes implying a depletion in the NSC cell pool (3, 4). Interestingly, pathological conditions, such as neuroinflammation, alter the ratio of neuron and astrocyte production in favor of the latter one (5, 6). This highlights the importance of a tight control of neurogenic *versus* astrogliogenic potential, most probably linked to intrinsic regulation of NSC cell behavior. However, the nature of a cell-intrinsic transcriptional program underlying this function is still unknown.

In this study, we found that induction of neuroinflammation alters COUP-TFI expression in adult NSC stem cells together with increased astrocyte production and decreased neurogenesis. *COUP-TFI* (also known as *Nr2f1*) is a strong transcriptional regulator whose functions range from the control of embryonic NSC behavior (7) to the regulation of neuronal migration in the neocortex and developing DG (8–10). Cortical depletion of COUP-TFI during early stages results in abnormal motor skills and spatial memory deficits (11, 12), and haploinsufficiency of COUP-TFI in patients leads to global developmental delay and intellectual disabilities (13, 14). COUP-TFI expression persists in the adult brain, nevertheless its function in adulthood remains largely unknown. To this purpose, we directly assessed COUP-TFI function in adult NSCs and neurogenic progenitors and we found COUP-TFI loss results in decreased hippocampal neurogenesis paralleled by a significant increase in astrogliogenesis, likely due to a switch in NSC from neurogenic to gliogenic commitment.

## Results

### COUP-TFI is downregulated following acute neuroinflammation within the adult DG

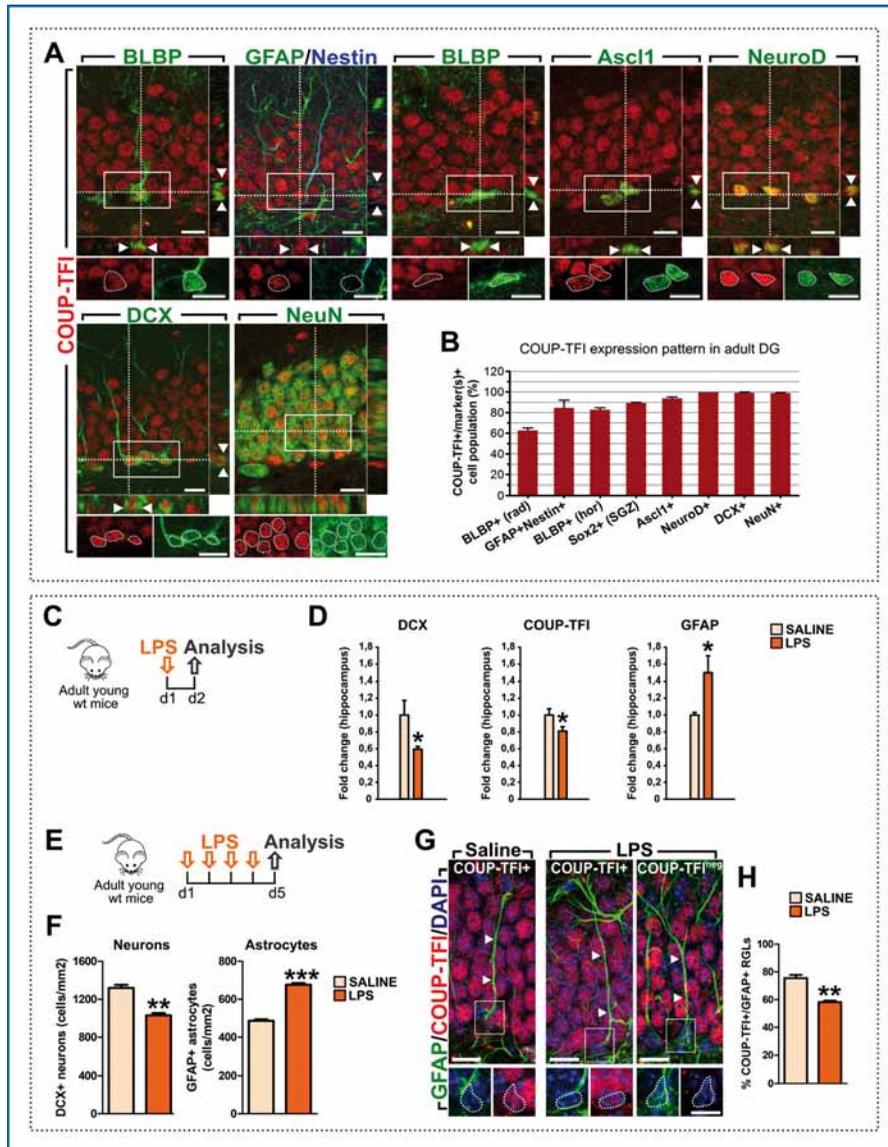
As a first step in addressing COUP-TFI function in adult neurogenesis, we carefully monitored its expression from adult neural stem cells to mature neurons in the adult DG (Fig. 1).

A large number of COUP-TFI-immunopositive (+) cells was found in the granule cell layer and SGZ all along the DG antero-posterior extension. To determine the precise cell types expressing COUP-TFI, we used a series of cell stage-specific markers combined with morphological analysis (15) and we found out that the entire neurogenic lineage (i.e. from activated NSCs up to mature neurons) does express COUP-TFI (Fig. 1A,B).

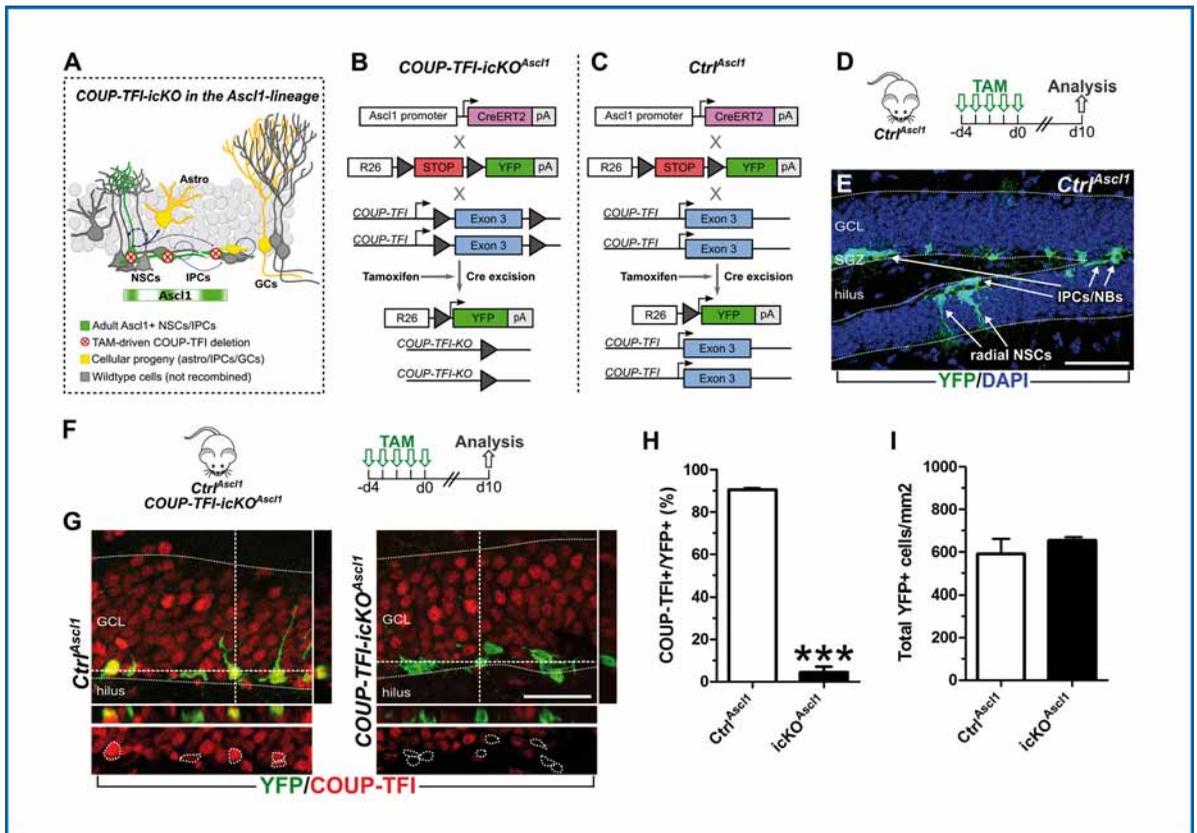
We next asked whether acute neuroinflammation, which normally increases astrocyte production at the expense of new neurons (16, 17), would affect COUP-TFI expression. To this purpose, we acutely administrated the *E. coli*-derived lipopolysaccharide (LPS) to adult mice inducing in this way a cellular/molecular cascade able to initiate an inflammatory response. At day1 post-LPS treatment, the immature neuronal marker doublecortin (DCX) was downregulated, whereas the glial fibrillary acid protein (GFAP) was upregulated in the inflamed hippocampi (Fig. 1C,D), suggesting an altered neurogenesis/astrogliogenesis balance (16, 17). Notably, we found that COUP-TFI was also downregulated (Fig. 1D), suggesting a direct response of this transcriptional regulator to inflammation in the adult hippocampus. To evaluate changes of the hippocampal DG cell populations upon inflammation, we treated adult mice for 4 consecutive days with LPS (d1-4) and analyzed the amount of neurons and astrocytes the day after (d5) (Fig. 1E). We found a net reduction in DCX<sup>+</sup> newborn neurons and an expansion of GFAP<sup>+</sup> astrocytes compared to mice treated with saline solution (Fig. 1F). Moreover, we also observed a decrease of radial GFAP<sup>+</sup> NSCs expressing COUP-TFI in LPS-treated DG (Fig. 1G,H). Taken together, these data indicate increased astrogliogenesis and decreased neurogenesis upon inflammatory insults, and importantly, unravel COUP-TFI as a potential candidate in regulating the balance between DG neurogenesis and astrogliogenesis.

### Efficient COUP-TFI deletion in adult hippocampal NSCs/progenitors

To directly challenge COUP-TFI function in the adult hippocampal niche, COUP-TFI was



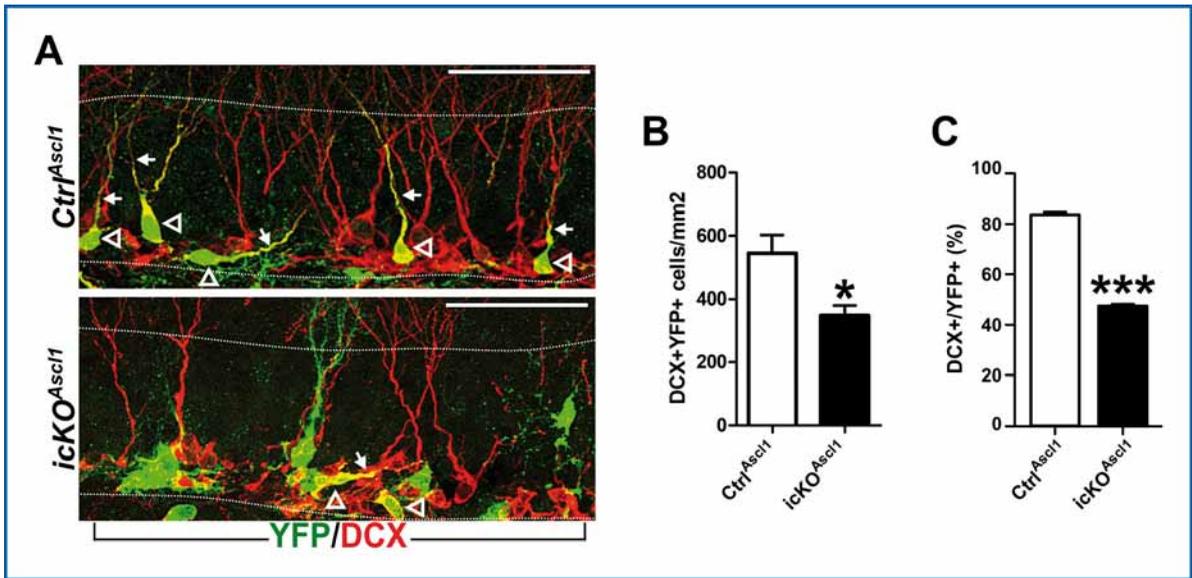
**Figure 1:** COUP-TFI expression correlates with neurogenesis within the hippocampal dentate gyrus (DG) and is downregulated in adult NSCs following neuroinflammation. (A) Confocal images showing COUP-TFI protein labelling (red) in different cell populations of the adult hippocampal neurogenic lineage in 2-month-old mice. Double and triple labeled cells are shown below as single color channels at higher magnifications. (B) Percentage of COUP-TFI+ nuclei among the cell subpopulation expressing the marker(s) listed in the x-axis. (C) Experimental design used to achieve neuroinflammation *in vivo* by injecting adult (2-month-old) wildtype (wt) mice with *E. coli*-derived lipopolysaccharide solution (LPS). (D) Quantitative RT-PCR showing that neuroinflammation decreases the content of neuronal-related gene transcripts, such as doublecortin (DCX) and COUP-TFI, and increases the expression of the astrocytic marker GFAP (n=5 mice/treatment). (E) Experimental design used to achieve neuroinflammation *in vivo*. (F) DCX+ immature neuron (left) and GFAP+ mature astrocyte (right) densities in the DG of LPS-treated mice versus saline-injected controls. (G) Confocal images of radial GFAP+ neural stem cells (NSCs) either positive (+) or negative (neg) for COUP-TFI within the DG of saline and LPS-treated mice. Arrowheads indicate radial cellular process. (H) Percentage of COUP-TFI+ nuclei among GFAP+ NSCs in saline and LPS-treated mice (n=3 mice/treatment). Error bars indicate SEM. Scale bars: A,G, insets, 10 $\mu$ m; Student's *t*-test \**p* < 0.05, \*\**p* < 0.01, \*\*\**p* < 0.001.



**Figure 2:** Efficient COUP-TFI deletion in the *Ascl1*-lineage (i.e., active NSCs and neuronal progenitors) within the adult DG. (A) Schematic illustration showing COUP-TFI deletion (red crossed circles) in *Ascl1*-expressing cells (green) and derived progeny (yellow) in *COUP-TFI-icKO<sup>Ascl1</sup>* DGs. Grey cells represent wildtype surrounding cells within the adult niche microenvironment. (B,C) Genetic recombination model for conditional inactivation of COUP-TFI in the adult hippocampal NSCs and progenitors. (D,E) Confocal image showing that tamoxifen (TAM) administration triggers the recombination of radial NSCs and early neuronal progenitors (IPCs) within the adult DG. (F) Experimental design: TAM is administered daily to control (*Ctrl<sup>Ascl1</sup>*) and *COUP-TFI-icKO<sup>Ascl1</sup>* mice for 5 consecutive days and brains are collected after a chase of 10 days before immunostaining. (G) Confocal images of the DG labeled in green for YFP and in red for COUP-TFI in *Ctrl<sup>Ascl1</sup>* and *COUP-TFI-icKO<sup>Ascl1</sup>* mice. (H) Histogram showing the percentage of COUP-TFI+ cells among YFP+ cells in *Ctrl<sup>Ascl1</sup>* mice (white) and *COUP-TFI-icKO<sup>Ascl1</sup>* (black). NSCs=neural stem cells; IPCs=neural intermediate progenitors; GCs=granule cells (i.e. neurons); Astro=astrocytes; TAM=tamoxifen; R26=Rosa26 promoter; pA=polyA; SGZ, subgranular zone; MCL, molecular cell layer. Scale bars: E,G, 50 $\mu$ m; Error bars indicate SEM. Student's t-test \*\*\* $p < 0.001$ .

inactivated in actively-dividing NSCs and early neuronal progenitors by taking advantage of the inducible *Ascl1-CreERT2* mouse line (18) responding to tamoxifen (TAM). We crossed these mice to the *COUP-TFI<sup>f/f</sup>* mice (19) and to the *Rosa26-YFP* reporter line (20). The resulting progeny was named *COUP-TFI-icKO<sup>Ascl1</sup>* and allowed fate mapping of recombined (i.e. YFP+) *Ascl1*-expressing NSCs/progenitors that underwent COUP-TFI loss of function (Fig. 2A,B).

*Ascl1-CreERT2* mice carrying the *Rosa26-YFP* reporter gene but wild type for COUP-TFI were used as controls (*Ctrl<sup>Ascl1</sup>*) (Fig. 2C). Adult *COUP-TFI-icKO<sup>Ascl1</sup>* and *Ctrl<sup>Ascl1</sup>* mice received TAM for 5 consecutive days and were analyzed 10 days after (Fig. 2D,F) to achieve a mosaic of YFP+ cells within a wildtype microenvironment (Fig. 2E). Most YFP+ cells are also COUP-TFI+ in *Ctrl<sup>Ascl1</sup>* mice, whereas the percentage of double COUP-TFI+YFP+ cells drops to less than



**Figure 3:** COUP-TFI deletion in the *Ascl1*-lineage decreases neurogenesis within the adult dentate gyrus (DG). (A) Confocal images of the DG stained for DCX (red) and YFP (green) in *Ctrl<sup>Ascl1</sup>* and *COUP-TFI-icKO<sup>Ascl1</sup>* mice. Empty arrowheads indicate cell bodies; full arrows indicate cellular processes. (B,C) Double DCX+YFP+ immature neuron density (B) and fraction among YFP+ cells (C) in *Ctrl<sup>Ascl1</sup>* (white) and *COUP-TFI-icKO<sup>Ascl1</sup>* (black) DG. Scale bar: A 50 $\mu$ m. Error bars indicate SEM. Student's t-test \* $p < 0.05$ , \*\*\* $p < 0.001$ .

5% in *COUP-TFI-icKO<sup>Ascl1</sup>* DG (Fig. 2G,H), indicating an efficient genetic deletion of COUP-TFI in adult *Ascl1*-expressing NSCs/progenitors. Notably, cell viability was unaltered by COUP-TFI deletion, as total YFP+ cell density is unchanged (Fig. 2I). We thus obtained a genetically modified mouse in which the COUP-TFI gene is inactivated only in actively dividing NSCs and progenitors of the adult hippocampal DG.

#### Decreased neurogenesis and enhanced astrogliogenesis from adult DG stem cells/progenitors devoid of COUP-TFI

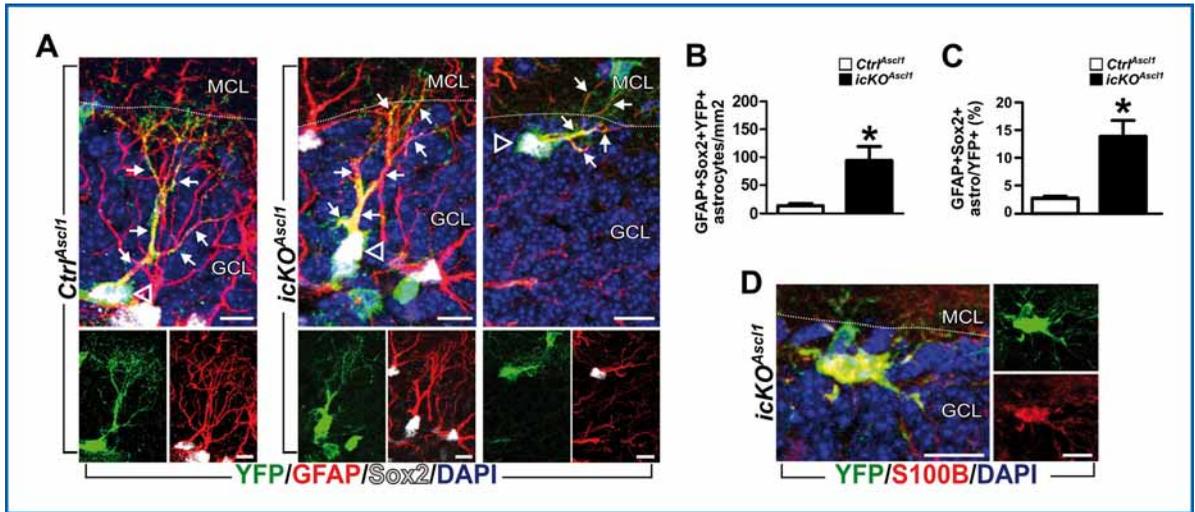
We then analyzed the total YFP+ population expressing the immature neuronal marker DCX and thus representing newborn granule neurons (Fig. 3).

We observed a substantial reduction in newly generated DG neurons, both in terms of double DCX+YFP+ cell density (36% decrease; Fig. 3A,B) and as percentage of DCX+ cells among the YFP+ population (43% decrease; Fig. 3A,C). These data strongly demonstrate impaired neurogenesis upon COUP-TFI loss-of-function from adult NSCs/progenitors.

In parallel to neurogenesis, new astrocytes are continuously generated from adult stem cells in

the adult DG (21). We thus hypothesized that the observed reduction of new neurons in COUP-TFI mutant mice could entail increased DG astrogliogenesis (Fig. 4).

Interestingly, we observed that *Ctrl<sup>Ascl1</sup>* mice show only rare triple GFAP+Sox2+YFP+ mature astrocytes (Fig. 4A,B), accounting for less than 3% of the whole YFP+ cell population (Fig. 4C), thus indicating that the *Ascl1*-lineage is predominantly neurogenic. Notably, a 6-fold increase in the density of these astroglial cells (Fig. 4B) and a drastic expansion of the fraction of triple+ astrocyte population among all YFP+ cells (Fig. 4C) was found upon COUP-TFI deletion in neurogenic NSCs/progenitors. Thorough morphological evaluation also reveals that most *Ascl1*-lineage-derived YFP+ astrocytes have a polarized morphology with their soma largely localized in the deep granule cell layer (Fig. 4A-left,middle) and multiple branches reminiscent of a mature astrocyte bushy morphology. We also observed some YFP+ astrocytes in the most superficial granule cell layer (Fig. 4A-right) (22) and expressing the mature astrocyte marker S100B (Fig. 4D). Thus, COUP-TFI deletion enhances astrogliogenesis from *Ascl1*-expressing NSCs/progenitors.



**Figure 4:** Adult DG neural stem cells/progenitors devoid of COUP-TFI increase astroglialogenesis. (A) Confocal images showing triple GFAP+Sox2+YFP+ astrocytes in the DG of *Ctrl<sup>Ascl1</sup>* (left) and *COUP-TFI-icKO<sup>Ascl1</sup>* (middle, right) mice. Separate channels are shown below. (B) Triple GFAP+Sox2+YFP+ astrocyte density in *Ctrl<sup>Ascl1</sup>* (white) and *COUP-TFI-icKO<sup>Ascl1</sup>* (black) DG. (C) Percentage of GFAP+Sox2+YFP+ astrocytes among all YFP+ cells in control and mutant DG. (D) Confocal image of a mature double S100B+YFP+ astrocyte in *COUP-TFI-icKO<sup>Ascl1</sup>* DG granule cell layer (GCL). Empty arrowheads indicate cell bodies; full arrows indicate cellular processes. MCL, molecular cell layer, GCL, granule cell layer. Scale bars: A,D, 10 $\mu$ m. Error bars indicate SEM. Student's t-test \* $p < 0.05$ .

### Overexpression of COUP-TFI in the acute neuroinflammation model rescues neurogenesis by decreasing astroglialogenesis

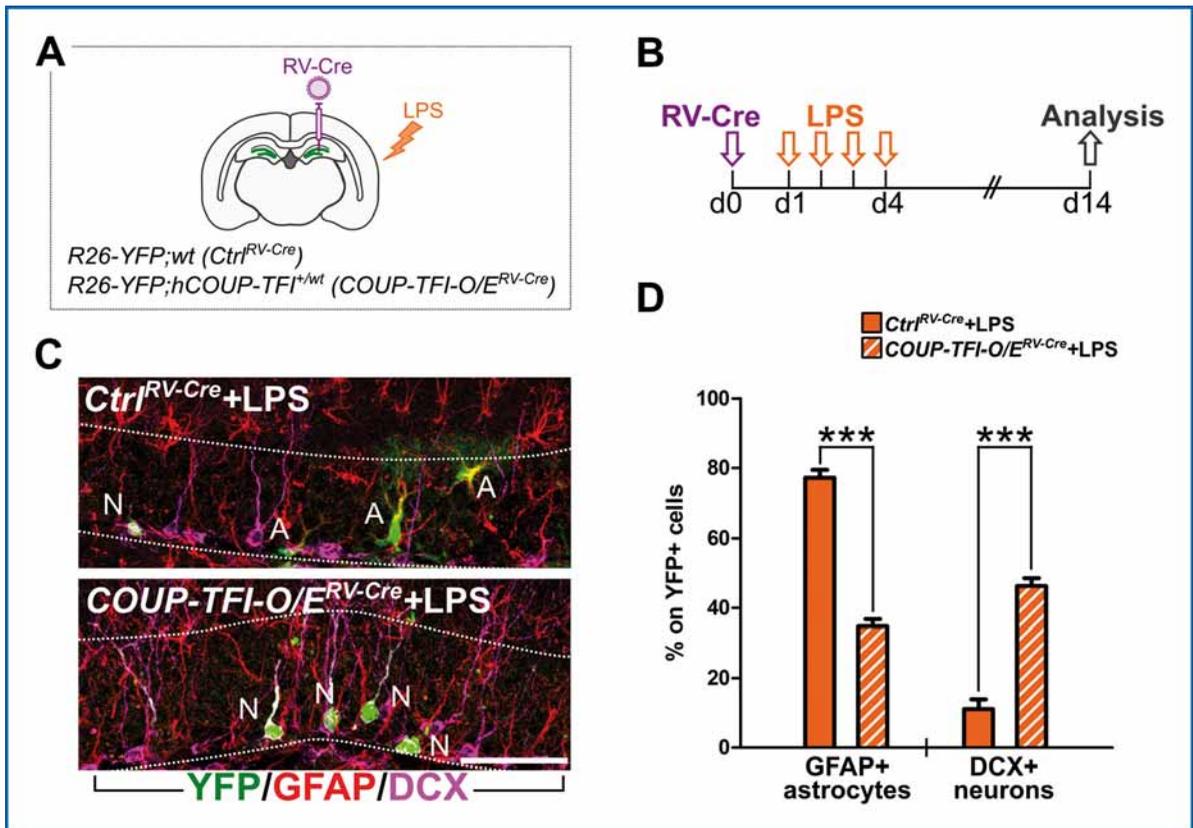
In light of our previous data showing diminished COUP-TFI expression in NSCs following acute LPS-induced inflammation (Fig. 1), we wondered whether forcing high expression of COUP-TFI in such conditions would prevent astroglialogenesis and recover neurogenesis (Fig. 5).

We therefore used another transgenic mouse that requires a *Cre-recombinase* to induce COUP-TFI (23) and YFP at high levels (*Rosa26-YFP;lox-stop-lox-hCOUP-TFI*, i.e. COUP-TFI-O/E). After injecting a *Cre*-expressing virus into the DG of these transgenic mice and treating them with LPS for 4 consecutive days, we evaluated the number of new neurons and astrocytes in the YFP+ population (where *Cre* had worked) of control mice and mice overexpressing COUP-TFI (Fig. 5A,B). Our data show a remarkable recovery of new DCX+ neurons and a decrease in GFAP+ astrocytes in animals with induced COUP-TFI levels compared to animals in which

COUP-TFI expression levels were diminished (Fig. 5C,D). These results show that the forced expression of COUP-TFI in adult hippocampal NSCs is sufficient to invert the altered balance between neurons and astrocytes under neuroinflammation conditions.

### Discussion

The lifelong production and integration of DG granule neurons are important in maintaining hippocampal functions (1), particularly in explicit memory (the ability to remember past facts and semantic knowledge). It has long been known that bilateral lesions of the hippocampus in humans are responsible for severe amnesia and that altered hippocampal neurogenesis may dramatically contribute to severe cognitive disorders and multiple pathological states (24). The existence of continued neurogenesis in a region as plastic as the hippocampus suggests that the production of new neurons could represent a form of brain plasticity in addition to synaptic plasticity. It is worth noting that in parallel to new neurons, adult NSCs also produce new astrocytes (21), whose function is not as well



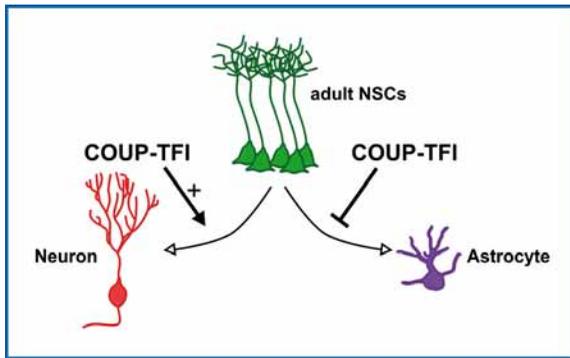
**Figure 5:** Forced COUP-TFI expression rescues altered neurogenesis/astrogliogenesis balance upon neuroinflammation. (A,B) Experimental design to induce COUP-TFI overexpression in DG progenitors through stereotaxic injection of a Cre-expressing retrovirus (RV-Cre; d0) into the DG of *R26-YFP:hCOUP-TFI* mice (COUP-TFI-O/E). Neuroinflammation was then achieved by treating these mice with *E. coli*-derived lipopolysaccharide solution (LPS; d1-d4) and analysis of YFP+ cells was carried out 10 days later (d14). (C) Confocal image of a newborn GFAP+ astrocytes (A) and DCX+ neurons (N) in control (*Ctrl*<sup>RV-Cre</sup>) and COUP-TFI-overexpressing mice (*COUP-TFI-O/E*<sup>RV-Cre</sup>) following neuroinflammation. (D) Percentage of GFAP+ astrocytes (left) or DCX+ neurons (right) among all YFP+ cells in control and mutant DG. Scale bars: C, 50  $\mu$ m. Error bars indicate SEM. Student's t-test \*\*\* $p < 0.001$ .

characterized as that of new neurons (2). Several studies have reported that local astrocytes and astrocyte-derived factors might play active roles during different steps of adult neurogenesis, by modulating progenitor expansion, instructing them to adopt a neuronal fate (25, 26), and regulating synaptic integration of adult-born neurons, a major step in brain plasticity (27).

The establishment and maintenance of a proper ratio between new neurons and astrocytes is fundamental for a correct functioning of the adult neurogenic niche in the hippocampus. Indeed, decreased neurogenesis paralleled by increased generation of astrocytes is a typical feature observed in mouse models of neuroin-

flammation (5, 6). However, while significant progress has been made in understanding extrinsic and intrinsic cues regulating adult NSC self-renewal and neuronal differentiation, and several transcription factors linked to particular steps of neuronal development have been identified in the adult DG (28), the transcriptional program responsible for the astroglial *versus* neuronal fate choice of adult hippocampal NSCs is still largely unknown.

In the adult DG, new astrocytes derive either from NSC self-renewal or through NSC direct terminal differentiation, implying NSCs exhaustion in this latter case (3, 4). Our data showing increased astrogliogenesis without depletion of



**Figure 6:** Proposed model of adult hippocampal neural stem cell (NSC) fate choice. COUP-TFI cell-intrinsically modulates the proper ratio between neurogenesis and astrogliogenesis in adult hippocampal NSC, by promoting neurogenesis and inhibiting astrogliogenesis.

the NSC pool strongly indicate that COUP-TFI loss-of-function enhances NSC astrogliogenic self-renewal, supporting a major role for COUP-TFI in modulating the neural *versus* astroglial fate choice in adult NSCs before cells start to differentiate. Indeed, COUP-TFI loss shifts the balance towards production of new astrocytes at the expense of new granule neurons, indicating that COUP-TFI represses astrogliogenesis and promotes neurogenesis in adult hippocampal NSCs (Fig. 6).

Accordingly, overexpression of COUP-TFI in the progenitors upon inflammation is sufficient to recover the neuronal deficiency by repressing astrogliogenic fate. This indicates that COUP-TFI responds to inflammatory insults and regulates the proper balance between production of neurons and astrocytes. Further investigations are needed to unravel the real mechanistic basis of COUP-TFI action in adult DG NSCs.

To conclude, this study unravels for the first time the role of a transcriptional regulator in the decision-making process of either producing a new neuron or a new astrocyte in normal and

pathological conditions within the adult hippocampal niche.

## Material and Methods

### Animals, tamoxifen administration, LPS treatments

Expression analysis was performed on P60 *C57BL/6J* mice (n=3; Charles River). *COUP-TFI<sup>fl/fl</sup>* animals (19) were bred to *Ascl1-CreERT2* mouse line (18) and *Rosa26-floxed stop-YFP* reporter mice [(20); *Rosa26-YFP*] to obtain *Ascl1-CreERT2;COUP-TFI<sup>fl/fl</sup>;R26-YFP* mice (i.e. *COUP-TFI<sup>icKO</sup>Ascl1*). Control mice (*Ctrl<sup>Ascl1</sup>*) were obtained by crossing *Ascl1-CreERT2* mice with *Rosa26-YFP* reporter mice. For the rescue experiment, *lox-stop-lox-hCOUP-TFI* (23) were crossed with *Rosa26-YFP* to obtain COUP-TFI overexpressing mice (*Rosa26-YFP; lox-stop-lox-hCOUP-TFI*). Two-month-old animals were administered with tamoxifen (TAM, Sigma) once a day for 5 consecutive days and their brains collected 10 days later. LPS (0.5mg/kg) or saline solutions (0.9%) was administered intraperitoneally once a day for 1 or 4 consecutive days and brains were collected the following day for RT-PCR and in situ analysis on wildtype mice or after 10 days for the retrovirus experiment.

### Tissue preparation, immunostainings, RT-PCR

Adult mice were deeply anesthetized and transcardially perfused with 0.9% saline solution, followed by 4% paraformaldehyde (PFA)

in 0.1 M phosphate buffer (PB), pH 7.4. Dissected brains were treated and free-floating 30 $\mu$ m-thick coronal serial sections were used for immunostaining reactions. For transcript quantifications, adult

mice were deeply anesthetized and perfused with ice-cold PBS, and brains were removed and frozen. Hippocampi were dissected under the binocular microscope from frozen 300 $\mu$ m-thick cryosections. RNA from hippocampi was isolated and retro-transcribed as cDNA for RT-PCR.

**“this study unravels for the first time the role of a transcriptional regulator in the decision-making process of either producing a new neuron or a new astrocyte in normal and pathological conditions within the adult hippocampal niche.”**

**Microscope analysis, cell counting, statistical analysis**

Representative images of double or triple immunolabeled sections were acquired with a TCS SP5/SPE confocal microscope (Leica) and multi-stack images were then analyzed on Fiji. At least three different levels along the rostro-caudal DG extension were analyzed. Statistical comparisons [using Microsoft Excel and GraphPad softwares (Prism 5)] were conducted by two-tail unpaired Student's t-test. Significance was established at  $p < 0.05$ . Cell counts are presented as mean $\pm$ SEM.

**Acknowledgements**

I would like to thank the Fyssen Foundation for its financial support of a post-doctoral year in Dr

Studer's team at the Institute of Biology Valrose in Nice. I am also very grateful to international scientific colleagues: C. Rolando for providing the retroviral vectors, A. Podlesny-Drabiniok for the RT-PCR experiments, J. Johnson - *Ascl1-CreERT2* mouse line, S. Srinivas - *Rosa26-lox-stop-lox-YFP* mouse line, M. Studer - *COUP-TFI fl/fl* mouse line, Wu and M.J. Tsai - *lox-stop-lox-hCOUP-TFI* mouse line. S. De Marchis and I. Crisci for giving me the opportunity to pursue the project. Part of this study is included on an article published on Cell Reports (DOI:<https://doi.org/10.1016/j.celrep.2018.06.044>).

# Matières, espaces et territoires des hommes : une approche des réseaux de lieux de l'ouest européen au gravettien ancien

Vincent DELVIGNE

*Chercheur associé, Service de Préhistoire, Université de Liège, 4000 Liège, Belgique et Chercheur associé, UMR 5199 – PACEA, Université de Bordeaux, allée Geoffroy Saint-Hilaire, 33615 Pessac, France*

## Résumé

Chez *Homo sapiens*, la structuration et la conception de l'espace semblent intrinsèquement liées au degré de mobilité des individus et/ou des groupes. Ce constat conduit à ne plus placer le seul site archéologique au cœur des réflexions, mais à l'insérer au sein d'un espace maillé de pleins (zones d'intérêt) et de vides (non-lieux). Fondée sur les données de la pétroarchéologie, cette approche novatrice de restitution des territoires passés sous forme de réseaux de lieux a déjà apporté des résultats fondamentaux en ce qui concerne la seconde moitié du Paléolithique supérieur français. Le projet METH se propose d'étendre chronologiquement et spatialement ce type de modélisation territoriale dans laquelle le cadre régional n'est qu'un élément d'une vision plus globale, en l'appliquant au Gravettien ancien de la vallée de la Meuse (Belgique). Les résultats obtenus permettent de poser l'hypothèse d'un vaste réseau de lieux, qui lie au sien d'un même territoire (au sens géographique du terme), la Belgique et le Bassin parisien, mais dont les mécanismes économiques et sociétaux restent encore à déterminer par le développement d'approches interdisciplinaires.

## Mots clefs

Pétroarchéologie, Gravettien ancien, Europe de l'Ouest, Territoires, Paléogéographie, Réseau de lieux.

## *Materials, spaces and territories of men: an approach of networks of places of the western europe during the ancient gravettian*

## Abstract

For *Homo sapiens*, the structuration and design of space seem intrinsically linked to the degree of mobility of individuals and / or groups. This observation leads to no longer placing the only archaeological site at the heart of the reflections but to insert it within a meshed space of full (areas of interest) and voids (non-places). Based on data from petroarchaeology, this innovative approach for restitution of past territories in the form of networks of places has already brought fundamental results for the second half of the French Upper Paleolithic. The METH project proposes to extend chronologically and spatially this type of territorial modeling in which the regional framework is only one element of a more global vision, applying it to the ancient Gravettian of the Meuse valley (Belgium). The results obtained make it possible to hypothesize a vast network of places, which links to one of the same territory (in the geographical sense of the term), Belgium and the Paris Basin, but whose economic and societal mechanisms are still to be determined by the development of interdisciplinary approaches.

## Keywords

*Petroarchaeology, ancient Gravettian, Western Europe, Territories, Palaeogeography, Network of places.*

## 1. Introduction

**L**a station de l'Hermitage à Huccorgne (Prov. Liège, Belgique) est un site de plein-air découvert à la fin du XIX<sup>e</sup> siècle par M. De Puydt et M. Lohest (1884-1885), puis fouillé à quatre reprises respectivement par F. Tihon de 1886 à 1890 (1895-1896), par J. Destexhe-Jamotte de 1969 à 1971, par P. Haesaerts en 1976 et en 1980, ainsi que par M. Otte et L.G. Straus de 1991 à 1993 (Straus et al., 2000). Il présente une succession de trois industries d'âges bien différenciés, attribuées au Néolithique, au Gravettien et au Moustérien (Haesaerts, 2000). L'essentiel de la série gravettienne, qui fait l'objet de cette note, se compose d'objets lithiques (N = 9277) dont la diagnose technologique a été récemment effectuée (Touzé, 2015)<sup>1</sup> ; la faune, comme bien souvent dans les sites de plein-air en Belgique, est quant à elle très mal conservée (N = 200 ; Gautier, 2000). Ces restes ont permis la réalisation de six dates, dont quatre sont jugées valables, entre 28390 +/- 430 BP et 26300 +/- 350 BP (pour une discussion des dates voir Haesaerts, *op. cit.* et Touzé, *op. cit.*). Au contraire des autres gisements subcontemporains de Belgique, situés en grotte et dont les remplissages présentent bien souvent un mélange d'industries du Paléolithique moyen, de l'Aurignacien, du Gravettien et du Magdalénien (Otte, 1979 ; Pesesse et Flas, 2013), le Gravettien de la station de l'Hermitage témoignerait d'une ou plusieurs occupations courtes dans le temps, mais appartenant toute à un même groupe technoculturel : le Gravettien ancien.

Par son emplacement géographique, en position dominante dans la vallée de la Méhaigne – affluent en rive gauche de la Meuse – à l'orée des vastes plateaux lœssique de la Hesbaye, la station de l'Hermitage se présente comme l'un des sites gravettiens les plus septentrionaux d'Europe de l'ouest. Il s'agit dès lors de s'interroger sur sa place dans le monde du Paléolithique supérieur ancien, en considérant ce lieu dans une

perspective de gestion de l'espace. Si les précédentes études de matières premières, fondées sur des observations à l'œil nu (voir notamment Miller, 1997, 2000, 2001), avaient conclu à une faible diversité de matériaux et à l'absence de circulation des silex sur de longues distances – un résultat qui ne permettait pas d'identifier le jeu des relations inter-espaces en présence à l'aube du Gravettien nord-occidental –, la méthode employée lors de ce travail (*infra*) dresse un portrait plus contrasté et autorise l'obtention de résultats inattendus.

## 2. Matériel et méthode

La pétroarchéologie, c'est à dire la sous-discipline de l'archéologie qui étudie la composition et l'origine des silicites<sup>2</sup> retrouvées sur les sites archéologiques, a deux principaux intérêts en préhistoire : 1) la reconstitution des systèmes techno-économiques, en documentant les premières phases des chaînes opératoires de débitage – c'est à dire l'acquisition et, couplé à la technologie lithique, le mode d'introduction sur les sites – et 2) la mise en évidence des routes d'approvisionnement, des aires d'approvisionnement et plus généralement des territoires préhistoriques.

Toutefois, si l'un des enjeux de la pétroarchéologie est bien la mise en évidence des lieux de collectes où les hommes sont venus prélever des matières premières lithiques, la simple reconnaissance de l'origine stratigraphique et diagénétique d'une silicite (c'est à dire son gîte primaire) n'est pas suffisante dans le cadre d'une pétroarchéologie moderne (Turq, 2005). Face à ce constat, et en se fondant sur différents travaux ayant trait à l'altération des silex (– et notamment les patines, les lustrés, les modifications

<sup>1</sup> Rappelons que l'essentiel des objets découverts par G. Destexhe-Jamotte a été perdu et que la collection réunie par F. Tihon est partielle. Les pièces étudiées dans le cadre de ce travail ne constituent donc qu'un échantillon, certes important, de l'industrie lithique de la station de l'Hermitage.

<sup>2</sup> Le terme de *silicite*, récemment introduit par le professeur A. Prichystal (2010) en Europe orientale et centrale, désigne l'ensemble des roches ayant subi une silicification d'origine chimique, biochimique ou diagénétique. Il permet de s'affranchir du terme *silex*, dont le sens est sujet à controverse et à des incompréhensions tantôt qu'il est employé par les géologues, les pétrographes, les sédimentologues ou les archéologues. Dans la suite de ce travail, nous emploierons le terme *silicite* pour désigner l'ensemble des roches sédimentaires siliceuses, le terme de *silex sensu stricto* pour désigner les roches constituées par épigénie siliceuse et portant un cortex, et le terme de *silex* au sens archéologique pour désigner les objets lithiques travaillés par l'homme.

minéralogiques liées aux variations de températures et aux changements de lieux de résidence (Hurst et Kelly, 1961 ; Rottländer, 1975 ; Vilas-Boas, 1975 ; Aubry, 1975 ; Thiry, 1981 ; pour ne citer que les principaux), P. Fernandes et J.-P. Raynal ont développé au cours des années 2000 le concept de « chaîne évolutive des silex » (Fernandes et Raynal, 2006 ; Thiry et al., 2014). Cet ajout d'une composante altérologique aux méthodes classiques de diagnose des silicites (Masson, 1981 ; Séronie-Vivien et Séronie-Vivien, 1987) permet de définir les différents dérivés gîtologiques d'un même type génétique ; dérivés qui correspondent à autant d'étapes dans la vie des silicites et permettent d'identifier les formations de prélèvement des matières premières lithiques, qui parfois sont très éloignées des gîtes primaires (Fernandes, 2012 ; Delvigne, 2016).

Notre travail se fonde donc sur l'analyse pétrographique fine intégrant le concept de « chaîne évolutive des silex » de l'ensemble du matériel lithique de la station de l'Hermitage, soutenue par l'étude inédite de différentes lithothèques de Belgique (Préhistomuséum de Ramioul, Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique, Université de Namur) augmentée de la réalisation de prospections ciblées dans un espace d'une vingtaine de kilomètres autour du site. Chaque silex est décrit dans une base de données contenant 160 champs et divisée en trois formulaires : pétrographique, altérologique, taphonomique. Cette démarche analytique, qui allie travail de terrain et observations à différentes échelles, permet de préciser l'origine des artefacts présents sur le site et vient discuter de l'homogénéité du dépôt archéologique. Dans le cadre de cet article nous appuierons principalement sur le premier point, cherchant à identifier les conséquences paléogéographiques induites par notre démarche.

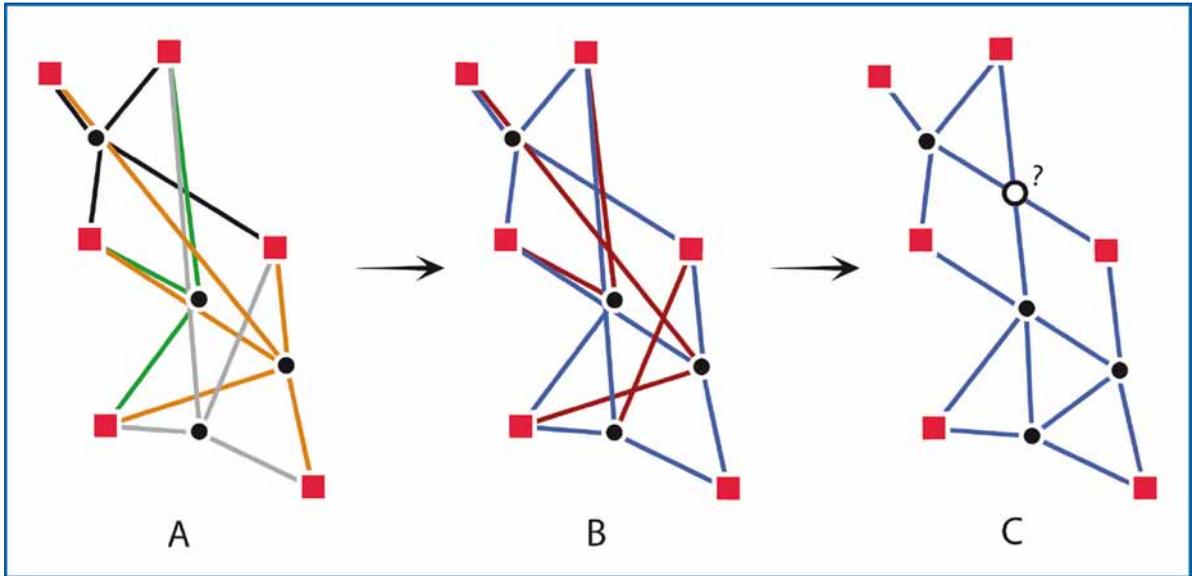
La précision des analyses pétrographiques est d'autant plus importante en préhistoire que nous avons montré dans nos travaux précédents (Delvigne et al., 2014 ; Delvigne, 2016) que seuls la diversité, la quantité et le type d'apport de matériaux issus d'espaces géographiques cohérents permettent de poser l'hypothèse d'une acquisition directe ou indirecte des matériaux, et à réfléchir sur l'extension des territoires passés. Pour autant, la simple assimilation du litho-es-

pace<sup>3</sup> d'un seul site à l'espace géographique exploité et/ou au territoire d'un groupe donné n'est pas suffisante, puisqu'elle ne considère, ni les mécanismes sous-jacents relatifs à la présence des matières sur les sites, ni les indices extérieurs au site. Dès lors l'analyse reste sito-centrée, ce qui d'un point de vue de la gestion de l'espace et de l'étude des territoires est paradoxal, puisque les travaux de la géographie sociale ont bien montré que c'est l'ensemble des interconnexions entre lieux qui est porteur de sens dans un espace donné et permet la territorialisation (Bonnemaison, 1981 ; Collignon, 1996 ; Di Meo, 1998). Les représentations graphiques des territoires passés telles qu'on les rencontre dans la littérature scientifique sont faites sous la forme d'aplats couvrant de vastes étendues. Or cette structuration de l'espace diffère totalement de celle des peuples nomades actuels et subactuels, peu importe le système économique, puisqu'aux lieux nommés correspondant à des points d'intérêt reconnus au sein du territoire, répondent des itinéraires qui ne possèdent eux aucun statut. Les vides situés en dehors des itinéraires réguliers ou des lieux identifiés sont des parties qui ne sont pas parcourues et qui sont comme en dehors du territoire. Ainsi, afin de reconstituer les territoires passés sous forme de réseaux de lieux (Debarbieux, 2009), nous nous fondons sur trois postulats :

1) La *vérité palethnographique* des éléments étudiés : ce postulat est en fait commun à toute étude archéologique et indique qu'il est possible de traiter dans un même ensemble des objets provenant d'un même niveau ;

2) La *stabilité temporelle des territoires* : puisque le territoire est avant tout une construction sociétale, sa structuration ne varie pas de façon significative tant que le système culturel qui le gouverne perdure ; l'absence de stricte contemporanéité entre les sites n'est donc pas gênante tant que nous réfléchissons sur des entités culturelles cohérentes (ici celles des techno-cultures préhistoriques) ;

<sup>3</sup> Considérant un niveau archéologique donné et pour lequel la mise en place des dépôts est bien connue, nous nommons litho-espace, l'espace géographique défini par l'étendue maximale esquissée par l'origine des matières premières retrouvées dans ce niveau.



**Figure 1** : Simplification du réseau. A : Chaque site (rond) présente un ensemble de faisceaux le reliant à différents gîtes ; B : En bleu, les liens conservés dans le modèle définitif, en rouge, les liens supprimés d'après les trois postulats (contemporanéité, représentativité, simplification) ; C : Mise en réseau des lieux (gîtes et sites).

3) La *simplification structurale du réseau* : c'est-à-dire que la récurrence et le croisement des itinéraires autorisent l'inscription de deux lieux distincts dans un même réseau (**Figure 1**).

En se fondant sur les résultats que nous avons obtenus à la station de l'Hermitage et en les augmentant de ceux des autres disciplines acquis pour ce site et pour les sites subcontemporains du litho-espace tel que nous l'avons identifié (*infra*), nous verrons dans la suite de ce travail qu'il devient possible de mettre en réseau l'espace du Nord-Ouest européen au début du Gravettien.

### 3. Résultats

#### 3.1 Gîtologie

Sur les 9 277 pièces analysées, 9 152 présentent des états de surfaces qui permettent leur comparaison (patine blanche faible à moyenne, arêtes et nervures fraîches, traces de l'action du gel) ; les objets attribuables au Moustérien montrent un état d'altération important (patine blanche totale, arêtes et nervures émoussées, traces de chocs sur les surfaces), alors que ceux réputés néolithiques présentent un bon état de fraîcheur, ainsi qu'une absence de patine et de trace liée à l'action du gel. Les données par effectif et par poids pour chaque type de silicite sont synthétisées dans le tableau 1.

Les silex locaux (< 10 km du site) dominent largement l'assemblage (74,1 % de l'effectif et 67,6 % du poids). Ceux-ci semblent avoir été récoltés dans tous les types de gîtes, illustrant notamment la fréquentation de la vallée de la Méhaigne depuis les altérites et colluvions de la région de Braives (type 01 ; Planche 1.1) jusqu'aux terrains jurassiques des Ardennes, situés immédiatement au sud du site, comme le montrent les types 03 et 05 (Planche 1.3). Parmi la variété de silex dit « de Hesbaye » et en plus des types 01 et 02, nous avons reconnu toujours en petite proportion différents silex marins (types 08, 10, 16, 17 et 21). Ils correspondent à des variations faciologiques des silex campaniens de la formation de Gulpen fondées sur le nombre, la répartition et la diversité des *allochems* - notamment les foraminifères planctoniques (cf. *Heterohelix*, Globigérinidés, *Lenticulina*...), le rapport fraction détritique / biogénique et le taux de fragmentation des spicules de spongiaires. Ces cinq types témoignent de collectes préférentiellement réalisées à proximité des gîtes primaires (position subprimaire, altéritique ou colluviale).

La présence de silex semi-locaux (entre 10 et 100 km du site), dont la proportion est inférieure à 5,0 % de l'effectif et 7,0 % du poids, témoigne de la fréquentation du reste de la

Type ( $\Delta = 27$ )	Origine stratigraphique primaire	Origine géographique primaire	Domaine	SubP	Alt./col.	All.	All. Anc.	Ind.	Effectif	% Eff	poids	% poids
Type 01	Campanien ( <i>Gulpen</i> )	Vallée de la Mehaigne	Local	X	X	X	X		6743	73,7	13486,2	67,4
Type 02	Campanien ( <i>Gulpen</i> )	Vallée de la Gette	Semi-Local	X	X	X			219	2,3	1118,2	5,8
Type 03	Dinantien s.l.	inconnue	Local ?		?		X		7	> 0,1	10	> 0,1
Type 05	Dinantien ( <i>Lives</i> )	Vallée de la Mehaigne	Local			X			2	> 0,1	1,3	> 0,1
Type 06	Maastrichtien ( <i>Ciply-Malogne</i> )	nord Bassin de Mons	Lointain		X	X			702	7,7	2381,51	11,9
Type 07	Oxfordien moyen ?	Lorraine s.l. (Fr.) ?	Lointain		X				357	3,9	336,4	1,7
Type 08	Campanien ( <i>Gulpen</i> ) ?	Hesbaye s.l.	Semi-Local ?		?	?		X	2	> 0,1	0,2	> 0,1
Type 09	Eocène	Brabant ?	Semi-Local ?		X	X			205	2,2	259,9	1,3
Type 10	Campanien ( <i>Gulpen</i> ) ?	Hesbaye s.l.	Semi-Local ?		X				3	> 0,1	4,2	> 0,1
Type 11	Cambrien (Mousty)	Vallées du Dyle et du Thyle	Semi-Local ?					X	4	> 0,1	3	> 0,1
Type 12	Maastrichtien ?	Nord est Hesbaye ?	Semi-Local ?	?	?			X	4	> 0,1	7,4	> 0,1
Type 13	Campanien ( <i>Obourg-Nouvelles</i> )	nord Bassin de Mons	Lointain		X				79	0,9	267,5	1,3
Type 15	Oxfordien moyen ?	Val de Meuse (Meuse, Fr.)	Lointain		X				89	1	32,3	0,2
Type 16	Campanien ( <i>Gulpen</i> )	Hesbaye s.l.	Local ?	?	?			X	1	> 0,1	0,3	> 0,1
Type 17	Campanien ( <i>Gulpen</i> ) ?	Hesbaye s.l.	Local ?		X				4	> 0,1	16	> 0,1
Type 18	Maastrichtien	nord Hesbaye	Semi-Local ?		X				2	> 0,1	19,2	> 0,1
Type 19	Maastrichtien	inconnue	Inconnu		?			X	2	> 0,1	55,4	0,3
Type 20	Bartoniens	Tardenois (Aisne et Marne, Fr.)	Lointain		?			X	8	> 0,1	29,7	0,1
Type 21	Campanien ( <i>Gulpen</i> ) ?	Hesbaye s.l.	Local ?		?			X	2	> 0,1	7,9	> 0,1
Type 23	Maastrichtien	inconnue	Inconnu		X				5	> 0,1	94,8	0,5
Type 24	Maastrichtien	nord Hesbaye	Semi-Local ?					X	2	> 0,1	20,4	0,1
Type 25.1	Maastrichtien ( <i>Ciply-Malogne</i> ) ?	nord Bassin de Mons	Lointain		?	?		X	7	> 0,1	38,6	0,2
Type 25.2	Maastrichtien	inconnue	Inconnu		?	?		X	5	> 0,1	32,2	0,2
Type 27	Turonien ( <i>Saint-Denis</i> )	nord Bassin de Mons	Lointain		?			X	1	> 0,1	113,8	0,6
Type 28	inconnue	inconnue	Inconnu					X	2	> 0,1	7,7	> 0,1
Type 29	Maastrichtien ( <i>Ciply-Malogne</i> )	nord Bassin de Mons	Lointain	?	?			X	1	> 0,1	11,6	> 0,1
Type 30	inconnue	inconnue	Inconnu					X	1	> 0,1	0,2	> 0,1
Indéterminé	non renseignée	non renseignée	non renseigné						656	7,1	1058,4	5,3
<b>Autres Roches</b>												
Grès	non renseignée	non renseignée	non renseigné			X			15	0,2	176,5	0,9
Quartz	non renseignée	non renseignée	non renseigné			X			7	> 0,1	339	1,7
Schiste	non renseignée	non renseignée	non renseigné					X	5	> 0,1	3,8	> 0,1
Spongiaire	non renseignée	non renseignée	non renseigné		X				10	0,1	42,2	0,2
<b>Total</b>									<b>9152</b>	<b>100</b>	<b>20006,11</b>	<b>100</b>

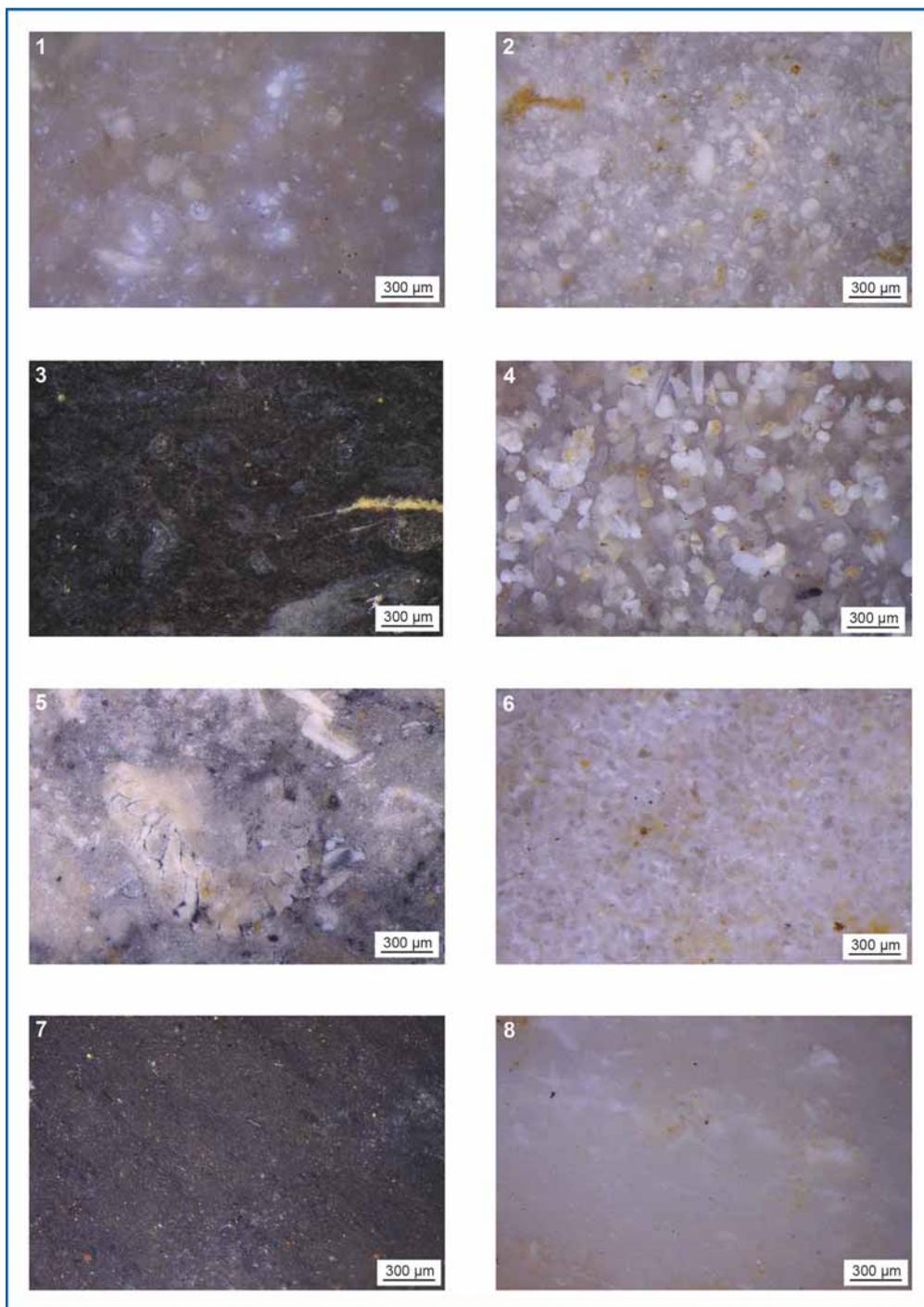
**Tableau 1** : Station de l'Hermitage – Poids, effectif et types de gîte de collecte des différents types de silicite.

Hesbaye, à l'instar de la vallée de la Jette (type 02, Planche 1.2) et notamment des terrains d'argiles à silex et de colluvions qui couvrent ses flancs à hauteur d'Orp. Il en va de même pour l'essentiel des silex maastrichtiens (types 12, 18 et 24), qui proviennent vraisemblablement du nord-est du Bassin de Liège, à la limite entre Hesbaye et Campine. Une fréquentation des terrains plus occidentaux (Brabant) est quant à elle attestée par les grès éocènes (type 09 ; Planche 1.6), dont la lithoclaste naturelle ne présente pas de trace de transport, ainsi que par de rares phtanites (Type 11 ; Planche 1.7) provenant probablement des vallées du Dyle et du Thyle.

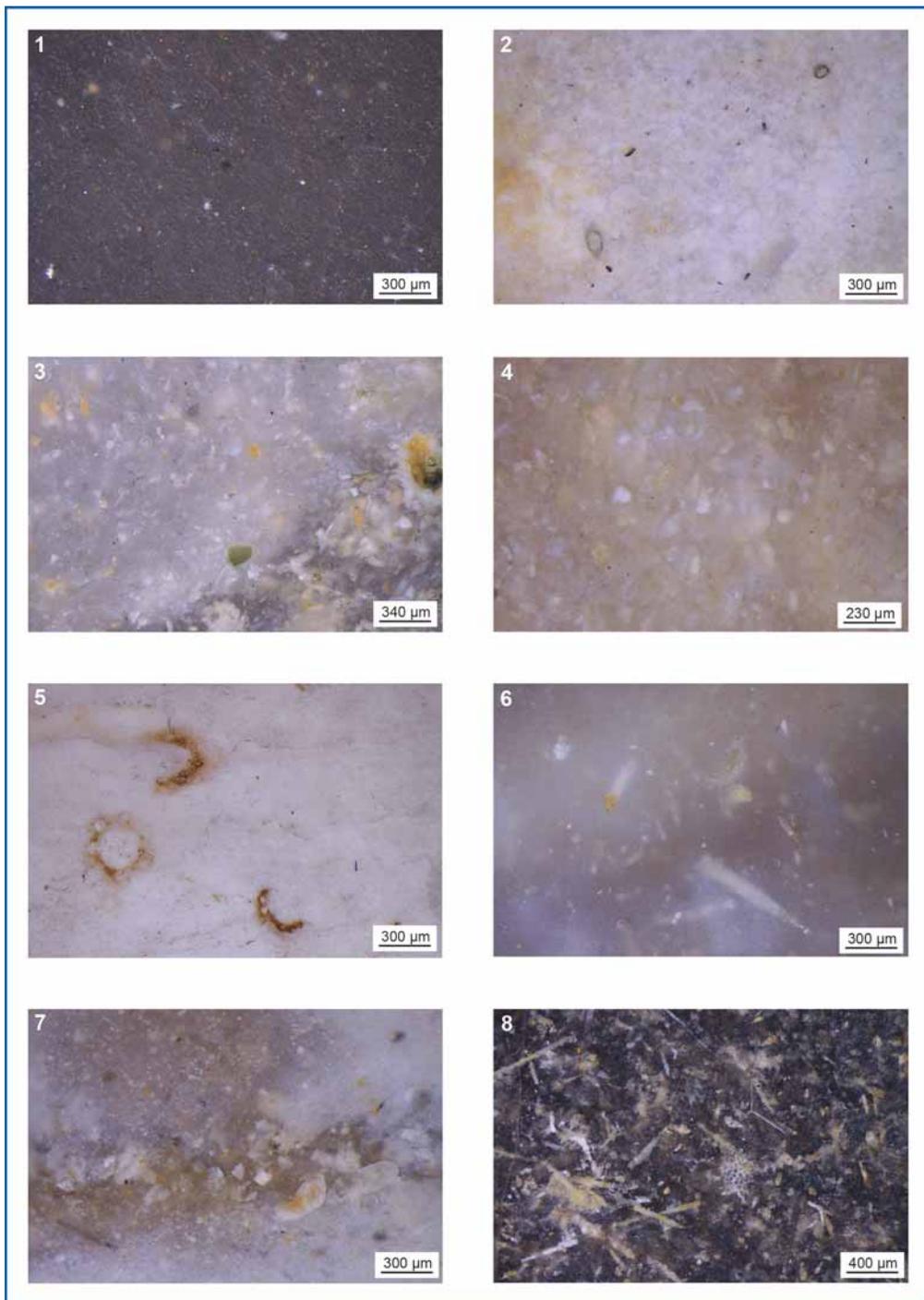
Enfin, les silicites lointaines (> 100 km du site), préférentiellement collectées à proximité des gîtes primaires à l'exception de celle du Maastrichtien du Bassin de Mons ramassées à part égale dans les colluvions et les alluvions, témoignent d'une fréquentation de deux espaces bien distincts. Le premier correspond au nord du Bassin de Mons (à hauteur de 8,6 % de l'effectif et 14,0 % du poids), comme l'illustrent les différents types de silex maastrichtiens de la formation de Ciply-Malogne (Types 06, 25.1 et 29 ; planche 1.4), du Turonien de la formation de Saint-Denis (Type 27 ; planche 2.8)

et du Campanien de la formation d'Obourg-Nouvelle (Type 13 ; planche 2.1). Le second est un espace méridional et encore inédit pour les sites du Paléolithique belge : le Bassin parisien (4,9 % de l'effectif et 2,1 % de la masse) et plus particulièrement sa frange est-centre-est, comme en témoignent les silex marins à *incertae sedis* de l'Oxfordien moyen de la vallée de la Meuse (Type 15 et probablement type 07 ; planche 2.2 et 1.5) et les silex lacustres bartoniens des vallées de l'Aisne et de l'Oise (Type 20 ; planche 2.5).

Si les études précédentes (Miller, 1997, 2000, 2001 ; Touzé, 2015) avaient bien identifié la dominante locale des géorressources exploitées à l'Hermitage – avec la présence de silex de Hesbaye dit « noirs ou gris » et des grès bruxelliens –, la diversité identifiée ( $\Delta = 27$ ) dans le cadre de ce travail n'avait pas été perçue. Il en va de même des silicites d'origine lointaine, notamment du Bassin parisien qui, si elles avaient été suspectées (cf. « silex noirs d'Obourg » dans Miller, 2000 et Touzé, 2015), n'avaient jamais été réellement attestées. Remarquons d'ailleurs que l'essentiel des silex de couleur noire de la station de l'Hermitage, ne sont pas des silex dits « d'Obourg », mais des silex de l'Oxfordien.



**Planche 1** : Station de l'Hermitage - Microfaciès siliceux : 1. Type 01 - Campanien (formation de Gulpen), vallée de la Méhaigne ; 2. Type 02 - Campanien (formation de Gulpen), vallée de la Jette ; 3. Type 05 - Dinantien (formation de Lives), vallée de la Méhaigne ; 4. Type 06 - Maastrichtien (formation de Ciplu - Malogne), nord du Bassin de Mons ; 5. Type 07 - Oxfordien moyen ?, Lorraine (Fr.) ? ; 6. Type 09 - Eocène, Brabant wallon ; 7. Type 11 - Cambrien (formation de Mousty), vallée du Dyle et du Thyle ; 8. Type 12 - Maastrichtien, nord-est de la Hesbaye.



**Planche 2** : Station de l'Hermitage - Microfaciès siliceux : 1. Type 13 - Campanien (formation d'Obourg - Nouvelles), nord du Bassin de Mons ; 2. Type 15 - Oxfordien moyen, Vallée de la Meuse (Fr.) ; 3. Type 17 - Campanien (formation de Gulpen) ?, Hesbaye ; 4. Type 18 - Maastrichtien, Nord Hesbaye ; 5. Type 20 - Bartonien, Tardenois (Fr.) ; 6. Type 23 - Maastrichtien, origine inconnue ; 7. Type 25.2 - Maastrichtien, origine inconnue ; 8. Type 27 - Turonien (formation de Saint Denis), nord du Bassin de Mons.

Type	Bloc	Matrice	Support	Outil	Indet.	Emport
Type 01	X	laminaire et lamellaire				outils (et nucléus ?)
Type 02	X	laminaire et lamellaire				outils (et nucléus ?)
Type 03					X	
Type 05					X	
Type 06	?	laminaire et lamellaire				outils (et nucléus ?)
Type 07		laminaire et lamellaire				burin (et nucléus ?)
Type 08					X	
Type 09		laminaire et lamellaire				
Type 10					X	
Type 11		lamellaire ?		armature ?		
Type 12					X	
Type 13		laminaire et lamellaire	?	burin		nucléus
Type 15		lamellaire	lame			outils
Type 16					X	
Type 17		indet				supports
Type 18					X	
Type 19				lame retouchée		
Type 20			lame			burin
Type 21			lame			
Type 23		laminaire ?	lame	burin		
Type 24			lame			
Type 25.1		laminaire ?	lame ?	burin		nucléus à lames
Type 25.2			lame et lamelle	burin et armature		
Type 27		laminaire ?	gros éclat			nucléus à lames
Type 28				burin		
Type 29					X	
Type 30					X	
Grès	X					
Quartz	X					
Schiste	?					

**Tableau 2** : Station de l'Hermitage – Mode d'introduction des différents types de silicite.

### 3.2 Technologie

La mise en relation des observations technologiques et lithologiques permet d'approcher la gestion des géoressources d'un gisement (Geneste, 1985) ; les modes d'introduction et d'emport pour la station de l'Hermitage<sup>4</sup>, type par type, sont détaillés dans le tableau 2.

Si nous observons que les types locaux – notamment le type 01 – ont été apportés sous la forme de blocs et/ou de matrices à lames et

lamelles prêtes à être débités, nous remarquons également que les silex semi-locaux ont été introduits sous forme de produits laminaires prédébités et de matrices (laminaires et/ou lamellaires) en vue de la production de supports bruts. Notons par ailleurs qu'au moins un bloc entier du type 02 a vraisemblablement été apporté tel quel sur le site. Chose peut-être plus surprenante, les silicites lointaines ont elles aussi été introduites sous forme de matrices de débitage lamellaire, comme en témoigne les nucléus encore présents sur le site. Au vu du nombre d'éléments produits, notons d'ailleurs qu'une partie des nucléus et des outils (notamment les burins) réalisés dans ces matériaux ont été emportés en dehors du site (ou du moins de la zone fouillée).

Il apparaît donc à la lumière des résultats de l'étude pétroarchéologique que la collecte de

<sup>4</sup> Rappelons que la série lithique de la station de l'Hermitage a été amputée de l'extrême majorité des 16 000 objets issus des fouilles de J. Destexhe-Jamotte. L'interprétation faite ici est donc nécessairement partielle puisque des éléments aujourd'hui virtuellement manquants dans la reconstitution des chaînes opératoires, peuvent avoir été présents dans la dite collection.

matières premières lithiques par le(s) groupe(s) humain(s) ayant occupé la station de l'Hermitage a pris place dans toute la Hesbaye, ainsi que dans des domaines plus occidentaux, vers le nord du Bassin de Mons<sup>5</sup>, et méridionaux, vers le Bassin parisien. Pour autant, la gestion des géoressources ne semble pas répondre à des critères fondés sur la distance d'approvisionnement, que ce soit en termes de quantités effective ou pondérale (silicites locales > silicites lointaines > silicites semi-locales > silicites d'origine inconnue) ou en termes de modalités d'introduction et de traitement.

## 4. Discussion

### 4.1. Implications archéologiques

Outre la fréquentation de toute la Hesbaye illustrée par la diversité génétique et géologique de types apportés sous des formes variées sur le site, nous avons donc constaté l'existence de matériaux provenant de deux espaces bien distincts ; matériaux pour lesquels il convient de s'interroger sur les raisons de leur présence sur le site.

La station de l'Hermitage est considérée comme une occupation liée à des activités cynégétiques en relation avec des habitats sis dans la moyenne vallée de la Meuse (Strauss *et al.*, 2000)<sup>6</sup>. Or, la fréquentation de la butte d'Huccorgne semble avoir été récurrente pendant tout le Gravettien ancien, avec de multiples passages, comme l'illustre, par exemple, la reprise d'un nucléus géolifracé (Martinez et Guilbaud, 2000). Ainsi, loin d'une occupation brève et ponctuelle, ce caractère continu de l'occupation durant le Gravettien ancien illustre bien l'importance prise par le lieu « station de l'Hermitage » dans la structuration spatiale du territoire.

L'apport de matériaux issus d'espaces distincts (Bassin de Mons et Bassin parisien) pourrait correspondre 1) à la réunion d'individus pro-

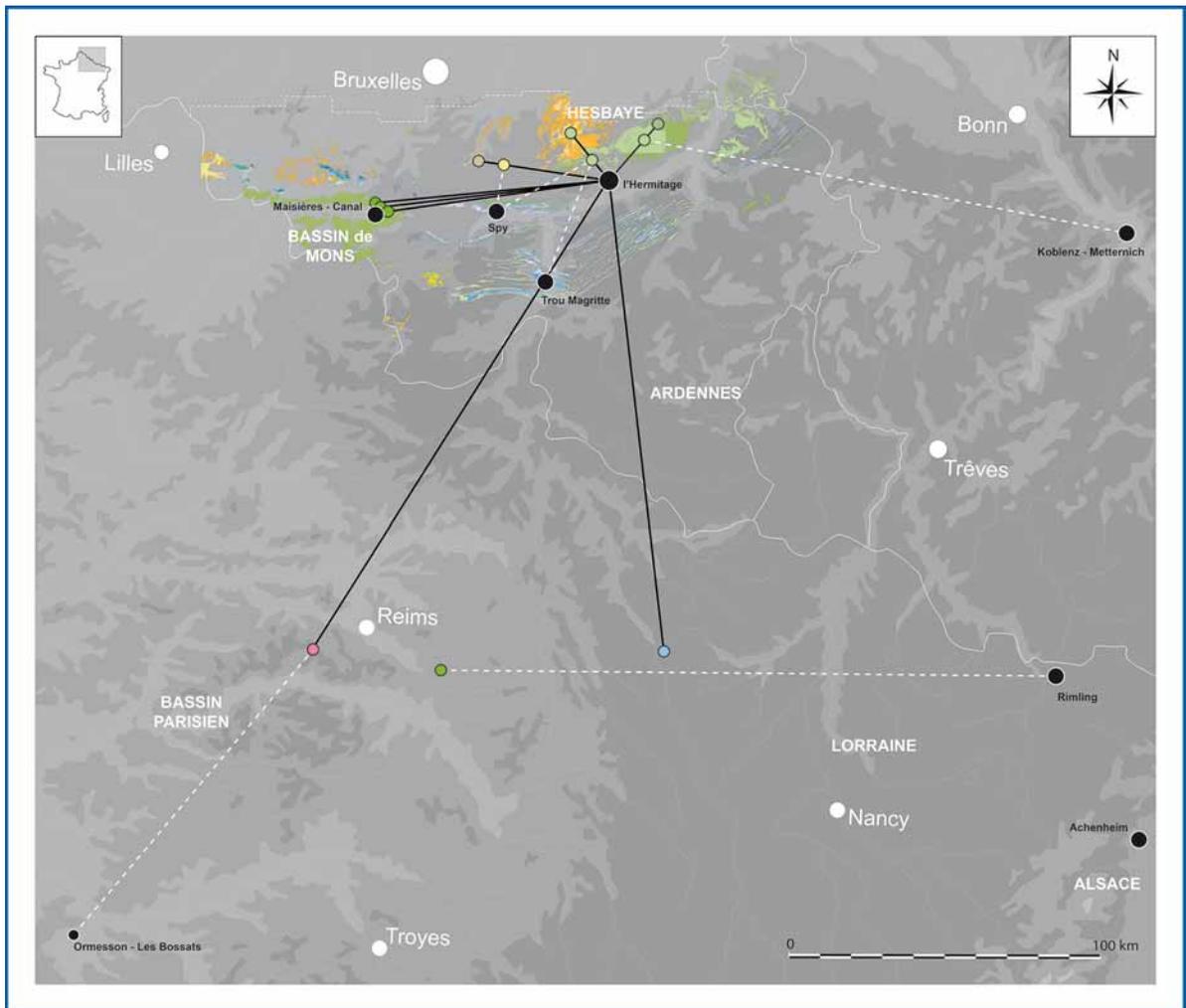
venant de deux espaces distincts, comme le laisse penser la similarité des modes d'introduction et des objectifs du débitage qu'importe l'origine des matériaux : chaque groupe vient avec son bagage lithique et s'approvisionne en grande partie autour du site – un tel comportement est connu dans le Gravettien ancien de la Vigne brun (Loire, France) (Pesesse, 2013) – ou 2) à des temporalités différentes, à l'instar de ce que nous avons pu observer pour les niveaux gravettiens récents du Blot (Haute-Loire, France) (Delvigne *et al.*, sous presse) ou épipaléolithiques du Cuze de Neussargue (Cantal, France) (Langlais *et al.*, sous presse), où les zones d'approvisionnement varient au fur et à mesure du temps. Cette hypothèse pourrait être appuyée par la projection en coupe des diverses matières premières, mais la vision tronquée du site (perte des collections, fouille partielle du gisement) questionne d'emblée la représentativité de l'échantillonnage.

### 4.2. La place du site d'Huccorgne dans le Gravettien ancien du Nord-Ouest européen : perspectives paléogéographiques

Si la mise en relation de l'Hermitage avec les sites gravettiens anciens du Bassin versant de la Meuse (Trou Magritte à Walzin, Bèche-aux-Roches à Spy) semble très plausible, comme le montre la présence de silex dits « gris et noir de la Hesbaye » dans les séries de ces gisements (Miller, 2001) et l'origine méridionale de certains silex d'Huccorgne, il convient de s'interroger sur les relations Hesbaye / Bassin de Mons. En effet, le seul site Gravettien ancien reconnu dans cet espace géographique est le site de Maisières-Canal « Champ de Fouilles », qui développe un faciès lithique bien particulier et présente des dates parmi les plus anciennes du Gravettien occidental (aux environs de 28 ka BP ; Haesaerts et de Heinzelin, 1979 ; Touzé *et al.* 2015). Rappelons également que l'assemblage Gravettien de la Bèche-aux-Roches à Spy, dans la vallée de la Sambre, contient des éléments typiques du Gravettien ancien à pointe pédonculée et du Maisérien (*cf.* pointe de Maisières) (Pesesse et Flas, 2013) et qu'elle se situe à mi-distance entre le Bassin de Mons et la vallée de la Méhaigne. Ainsi, doit-on considérer qu'il manque (au moins) un site de la seconde partie du Gravettien ancien dans le Bassin de Mons, ou que les matériaux provenant de cet espace géographique traduisent une occupation ancienne de la station de

<sup>5</sup> À l'exception d'un fragment de lame en silex campanien de la formation de Spiennes dans le niveau supérieur attribué au Néolithique moyen, nous n'avons reconnu aucune silicite provenant du sud du Bassin.

<sup>6</sup> Les occupations du Gravettien ancien ne sont documentées que ponctuellement dans les grottes belges puisque ces longues séquences présentent d'importants mélanges de plusieurs cultures (p. ex. Bèche-aux-Roches à Spy voir Pesesse et Flass, 2013)



**Figure 2 :** Station de l’Hermitage – Litho-espace : Les points noirs représentent les sites archéologiques, les points de couleur représentent les gîtes de matières premières. Les tracés pleins noirs illustrent les relations avérées entre lieux montrés lors de ce travail, les tracés tiretés blancs illustrent les relations avérées entre lieux d’après la littérature (d’après Miller, 2001 ; Moreau et al. 2016 ; Touzé et al. 2016).

l’Hermitage – à relier au Maisérien – non localisée (ou fouillée) et dont les indices lithiques seraient manquants<sup>7</sup> ?

Concernant le Bassin parisien, il existe un complexe de gisements gravettiens anciens dans la vallée du Loing, dont le site d’Ormesson – Les

Bossats (Seine-et-Marne, France) qui, récemment fouillé, présente des dates proches de celles obtenues à l’Hermitage (Lacarrière et al., 2014), ainsi que des convergences tant techniques (Touzé, com. pers.) que lithologiques (exploitation de silex lacustres du Bassin parisien, dont l’origine reste à préciser). Couplées à l’origine des matériaux retrouvés à l’Hermitage, ces observations permettent de poser l’hypothèse d’une communauté d’idées, reliée par des éléments physiques, dans un espace liant plaines belges, massifs ardennais et Bassin parisien. Bien que probablement plus ancienne et à rapprocher de l’industrie de Maisières-Canal, la présence d’une pointe

<sup>7</sup> Rappelons que deux dates aux alentours de 28 ka BP (28 170 +/- 430 BP et 28 390 +/- 430 BP) ont été obtenues à Huccorgne, mais qu’elles sont généralement écartées, car provenant d’un niveau correspondant à une coulée de débris (Touzé, 2015) et ne sont pas en accord avec la stratigraphie du gisement (P. Haesaerts, com. pers.).

pédonculée découverte à Rimling (Moselle, France) ainsi que la récente mise en évidence de pointes de Maisières au Cirque de la Patrie (Seine-et-Marne, France) et à Melun – Montaigu (Seine-et-Marne, France) (Touzé et *al.*, 2016) viennent appuyer la réalité de ces liens forts qui parcourent le Nord-Ouest de l'Europe dès l'aube du Gravettien (**Figure 2**).

On le voit bien, l'étude de l'origine des matières premières de la station de l'Hermitage à Huccorgne ouvre d'importantes perspectives paléogéographiques. Toutefois, pour aller plus avant, il s'agira de multiplier les analyses pétrographiques fines sur d'autres sites du Gravettien ancien du Nord-Ouest de l'Europe. Par exemple, quid des sites de l'Allemagne occidentale (Rhens, Koblenz-Metternich, Geissenklösterle, Brillenhöle...) pour lesquels, au moins en Rhénanie-Palatinat, une circulation de matières premières lithiques depuis les terrains crétacés de Belgique est suspectée, mais non prouvée (Moreau et *al.*, 2016). Pareillement, il s'agira de se questionner sur la chronologie fine des premières phases du Gravettien en Belgique, d'en mieux cerner les mécanismes, et de repositionner la station de l'Hermitage dans cette histoire évolutive.

## 5. Conclusion

Suspectée par des éléments de parure en coquillages à Spy, Goyet et Maisières (Otte, 1979 ; Moreau, 2003) et par la similarité des procédés techniques mis en œuvre (Touzé et *al.*, 2015 ; Touzé, thèse en cours), l'existence de liens entre Bassin parisien et Belgique orientale est maintenant montrée par la circulation de matériaux lithiques. Celle-ci permet de considérer la vallée de la Meuse comme axe de circulation majeure, autorisant la traversée du massif ardennais. En restituant sa véritable valeur géographique à la station de l'Hermitage – c'est-à-dire celle d'un lieu – puis en la mettant en relation avec les autres sites subcontemporains du Nord-Ouest européen et avec les gîtes de matières premières exploités, il devient possible de poser l'hypothèse d'un vaste réseau de lieux, qui lie au sein d'un même territoire (au sens géographique

du terme), la Belgique et le Bassin parisien, mais dont les mécanismes économiques et sociétaux restent encore à déterminer par le développement d'approches interdisciplinaires.

## Remerciements

Ce travail a été effectué dans le cadre d'une bourse d'étude de la fondation Fyssen sous la direction de P. Noiret. Nous remercions l'ensemble des membres du Service de Préhistoire de l'Université de Liège et du Tracéolab, incarné en la personne de sa directrice V. Rots, pour l'accès au matériel d'ob-

servation. Nous exprimons également toute notre gratitude à C. Jungels et au personnel du Préhistomuséum ainsi qu'à I. Jadin, M. De Ceu-

kelaire, M. Otte et J.-L. Schütz pour l'accès aux collections archéologiques et géologiques intéressant notre problématique. Enfin, un remerciement particulier à J.-Ph. Collin, L. Moreau et O. Touzé pour leurs conseils et pour avoir suivi ce travail avec intérêt.

## Bibliographie

- Aubry, M.P. (1975). Recherches sur la nanopétrographie des roches siliceuses. *Bulletin Trimestriel de la Société Géologique de Normandie*, 62 (2), p. 7-34.
- Bonnemaïson, J. (1981). Voyage autour du territoire. *Espace géographique*, 10 (4), 249-262.
- Collignon, B. (1996). *Les Inuits. Ce qu'ils savent du territoire*. Paris, L'Harmattan (Ed.), 254 p.
- De Puydt, M., Lohest, M. (1884-1885). De la présence de silex taillés dans les alluvions de la Méhaigne. *Annales de la société géologique de Belgique*, 12 (2), 129-131.
- Debarbieux, B. (2009). Territoire-Territorialité-Territorialisation : aujourd'hui encore, et bien moins que demain... In : Vanier M. (Dir.), *Territoires, territorialité, territorialisation. Controverses et perspectives*. Actes des entretiens de la cité des Territoires (Grenoble, 7 et 8 juin 2007). Rennes : Presses universitaires de Rennes (Ed.), pp. 19-30.
- Delvigne, V. (2016). *Géoressources et expressions technoculturelles dans le sud du Massif*

**“ l'étude de l'origine des matières premières de la station de l'Hermitage à Huccorgne ouvre d'importantes perspectives paléogéographiques. ”**

central au Paléolithique supérieur : des déterminismes et des choix. Thèse de doctorat, Université de Bordeaux, 1287 p.

- Delvigne, V., Fernandes, P., Piboule, M., Lafarge, A., Geneste, J.-M., Moncel, M.-H., Raynal, J.-P. (2014). Ressources en silex au Paléolithique supérieur dans le Massif central : réseaux locaux et approvisionnements lointains revisités. In : M. Otte et F. Le Brun Ricalens (Dir.), *Modes de contacts et de déplacements au Paléolithique eurasiatique*, Actes du colloque international de la commission 8 de l'UISPP (Liège, 28-31 mai 2012). Liège : Eraul (Ed.) et Luxembourg : Musée National d'Histoire et d'Art (Ed.), pp. 403-435.

- Delvigne, V., Fernandes, P., Bindon, P., Bracco, J.-P., Klaric, L., Lafarge, A., Langlais, M., Piboule, M., Raynal, J.-P. (sous presse). Georesources and techno-cultural expressions in the south of the French Massif Central during the Upper Palaeolithic : determinism and choices. In : H. Collet, F. Bostyn et A. Hauzeur (Dir.), *Acts of the 7th international conference of the UISPP Commission on Flint Mining in Pre- and Protohistoric times* (Mons and Spienne, september 2016). Namur : SPW (Ed.).

- Di Meo, G. (1998). *Géographie sociale et territoires*. Paris : Nathan (Ed.), 320 p.

- Fernandes, P. (2012). *Itinéraires et transformations du silex : une pétroarchéologie refondée, application au Paléolithique moyen*. Thèse de doctorat, Université de Bordeaux 1, 2 volumes, 623 p.

- Fernandes, P., Raynal, J.-P. (2006). Pétroarchéologie du silex : un retour aux sources. *Comptes rendus Palevol*, 5, 829-837.

- Gautier, A. (2000). The faunal remains of the gravettian open air site at Huccorgne-l'Hermitage (Liège Province, Belgium). In : L.G. Straus, M. Otte, P. Haesaert (Dir.), *La station de l'Hermitage à Huccorgne : un habitat à la frontière septentrionale du monde gravettien*. Liège : Eraul (Ed.), pp. 139-143.

- Geneste, J.-M. (1985). *Analyse lithique d'industries moustériennes du Périgord : une approche technologique du comportement des groupes humains au Paléolithique moyen*. Thèse de 3<sup>e</sup> Cycle, Université de Bordeaux-1, 567 p.

- Haesaerts, P. (2000). Stratigraphie de la station préhistorique de l'Hermitage à Huccorgne. In : L.G. Straus, M. Otte, P. Haesaert

(Dir.), *La station de l'Hermitage à Huccorgne : un habitat à la frontière septentrionale du monde gravettien*. Liège : Eraul (Ed.), pp. 15-34.

- Haesaerts, P., de Heinzelin, J. (1979). *Le site paléolithique de Maisières-Canal*. Brugge : De Tempel (Ed.) 119 p. (Dissertationes Archaeologicae Gandenses, 19).

- Hurst, V.J. et Kelly, A.R. (1961). Patination of cultural flints. *Science*, 134, 251-256.

- Lacarrière, J., Bodu, P., Julien, M.-A., Dumarçay, G., Goutas, N., Lejay, M., Peschaux, C., Naton, H.-G., Théry-Parisot, I., Vasiliu, L., (2014) - Les Bossats (Ormesson, Paris basin, France) : A new early Gravettian bison processing camp. *Quaternary international*, 359/360, 520-534.

- Langlais, M., Delvigne, V., Gibaud, A., Jacquier, J., Perrin, T., Fernandes, P., Delpuech, A. (sous presse). La séquence stratigraphique du Cuze de Sainte-Anastasia (Cantal) : nouvelle approche des industries lithiques du Paléolithique final au Mésolithique. *Bulletin de la Société préhistorique française*.

- Martinez, A. Guilbaud, M. (2000). A refitted gravettian blade core from Huccorgne : aspects of a lithic operatory chain. In : L.G. Straus, M. Otte, P. Haesaert (Dir.), *La station de l'Hermitage à Huccorgne : un habitat à la frontière septentrionale du monde gravettien*. Liège : Eraul (Ed.), pp. 145-155.

- Masson, A. (1981). *Pétroarchéologie des roches siliceuses, intérêt en Préhistoire*. Thèse de doctorat, Université de Lyon, 101 p.

- Miller, R. (1997) - Variability in Lithic Assemblages across Space : Differential Responses to Raw Material Context. *Notae Praehistoricae*, 17, 53-62.

- Miller, R. (2000). Huccorgne and Maisières-Canal : a comparison of the raw material, technology, and typology from two open-air gravettian sites in Belgium. In : L.G. Straus, M. Otte, P. Haesaert (Dir.), *La station de l'Hermitage à Huccorgne : un habitat à la frontière septentrionale du monde gravettien*. Liège : Eraul (Ed.), pp. 121-138.

- Miller, R. (2001). Lithic Resource management during the Belgian Upper Palaeolithic. Effects of variable raw material context on lithic economy. Liège : Eraul (Ed.), 220 p.

- Moreau, L. (2003). Les éléments de parure au Paléolithique supérieur en Belgique. *L'Anthropologie*, 107, 603-614.
- Moreau, L., Brandl, M., Filzmoser, P., Hauzenberger, C., Goemaere, E., Jadin, I., Collet, H., Hauzeur, A., Schmitz, R.W. (2016). Geochemical Sourcing of Flint Artifacts from Western Belgium and the German Rhineland: Testing Hypotheses on Gravettian Period Mobility and Raw Material Economy. *Geoarchaeology: An International Journal*, 31, 229-243.
- Otte, M. (1979) – *Le Paléolithique supérieur ancien en Belgique*. Bruxelles : Musée royal d'Art et d'Histoire (Ed.), 684 p. (Monographie d'archéologie nationale, 5).
- Pesesse, D. (2013). *Les premières sociétés gravetiennes. Analyses comparées de systèmes techniques lithiques*. Paris : CTHS (Ed.), 285 p.
- Pesesse, D. et Flas, D., (2013). Which Gravettians at spy? *In*: H. Rougier et P. Semal (Dir.), *Spy Cave: 125 years of multidisciplinary research at the Betsche-aux-Roches (Jemeppe-sur-Sambre, Province of Namur, Belgium)*. Brussels : Nespos Society (Ed.), pp. 257-268 (*Anthropologica et Praehistorica*, 123).
- Prichystal, A. (2010). Classification of lithic raw materials used for prehistoric chipped artefacts in general and siliceous sediments (silicites) in particular : the czech proposal. *Archeometriai Muhely*, 2010 (3), 177-182.
- Rottländer R. (1975). The formation of patina on flint. *Archaeometry*, 17 (1), 106-110.
- Séronie-Vivien, M. et Séronie-Vivien, M.R. (1987). *Les silex du Mésozoïque nord-aquitain. Approche géologique de l'étude des silex pour servir à la recherche préhistorique*. Bordeaux : Société Linéenne de Bordeaux (Ed.), 136 p. (Supplément au tome 15 du Bulletin de la Société linéenne de Bordeaux).
- Straus, L.G., Otte, M., Haesaerts, P. (2000). *La station de l'Hermitage à Huccorgne : un habitat à la frontière septentrionale du monde gravettien*. Liège : Eraul (Ed.), 229 p.
- Thiry, M. (1981). *Sédimentation continentale et altérations associées : Calcifications, ferruginisations et silicifications. Les argiles plastiques du Sparnacien du Bassin de Paris*. Thèse d'état, Université de Strasbourg, 173 p.
- Thiry, M., Fernandes, P., Milnes, A., Raynal, J.-P. (2014). Driving forces for the weathering and alteration of silica in the regolith : implications for studies of prehistoric flint tools. *Earth Science Reviews*, 136, 141-154.
- Tihon, F. (1895-1896). L'atelier préhistorique de l'Hermitage à Huccorgne. *Bulletin de la Société d'Anthropologie de Bruxelles*, 14, 287-292.
- Touze, O. (2015). La station de l'Hermitage (Huccorgne, Prov. de Liège, BE) : éléments de technologie lithique sur le Gravettien ancien de Belgique *Notae Praehistorica*, 35, 35-54.
- Touze, O., Flas, D., Pesesse, D. (2015). Technical diversity within the tanged-tool Gravettian : New results from Belgium. *Quaternary international*, 1-19.
- TOUZE, O., Coppe, J., Schmit, S. (2016). Nouvel indice d'une occupation de l'Est de la France au Paléolithique supérieur ancien : découverte d'une pointe pédonculée à Rimling « Kohlhecke », Moselle. *Notae Praehistorica*, 36, 149-165.
- TURQ, A. (2005). Réflexions méthodologiques sur les études de matières premières lithiques. *Paléo*, 17, 111-132.
- Vilas Boas, G. (1975). *L'altération des accidents siliceux, silex et chailles dans les formations paléogènes du Bassin de Paris*. Thèse de 3<sup>e</sup> Cycle, Université de Strasbourg, 110 p.

## 1. Introduction

The *Station de l'Hermitage* in Huccorgne (Prov. Liège, Belgium) is an open-air site discovered at the end of the 19th century by De Puydt and Lohest (1884-1885), then searched four times respectively by F. Tihon from 1886 to 1890 (1895-1896), by J. Destexhe-Jamotte from 1969 to 1971, by P. Haesaerts in 1976 and 1980, and by M. Otte and LG Straus from 1991 to 1993 (Straus et al., 2000). It presents a succession of three industries of well differentiated ages, attributed to the Neolithic, the Gravettian and the Mousterian (Haesaerts, 2000). The main part of the Gravettian series, which is the subject of this note, is composed of lithic objects (N = 9277) whose technological diagnosis was recently made (Touzé, 2015); fauna, as is often the case in open-air sites in Belgium, is poorly preserved (N = 200, Gautier, 2000). These remains enabled the realization of six dates, whose four are considered valid, between

28390 +/- 430 BP and 26300 +/- 350 BP (for a discussion of the dates see Haesaerts, op cit and Touzé, op cit.). In contrast to other subcontemporary deposits in Belgium, located in cave and whose fills often present a mixture of Middle Paleolithic, Aurignacian, Gravettian and Magdalenian industries (Otte, 1979, Pesesse and Flas, 2013), the Gravettian *Station de l'Hermitage* would testify to one or more occupations short in time, but all belonging to the same technocultural group: the ancient Gravettian.

By its geographical location, in a dominant position in the valley of the Méhaigne – a tributary on the left bank of the Meuse – on the edge of the vast loess plateaux of the Hesbaye, the *Station de l'Hermitage* is one of the most northerly gravettian sites in Western Europe. It is therefore a question of wondering about its place in the world of the early Upper Paleolithic, considering this place in a perspective of landscape management. Previous raw material studies, based on observations with the naked eye (see in particular Miller, 1997, 2000, 2001), found a low diversity of materials and the absence of flint circulation over long distances – a result that did not allow us to identify the inter-space relations at the dawn of the North-West Gravettian – the method used in this work (*infra*) draws a more contrasted overview and allows us to obtain unexpected results.

## 2. Material and Method

Petroarchaeology, that is to say the sub-discipline of archeology which studies the composition and origin of silicites<sup>1</sup> found on archaeological sites, has two main interests: 1) the reconstitution of techno-economic systems, in documenting the first phases of the *chaîne opératoire* – that is to say the acquisition phase and, coupled with the lithic technology, the mode of introduction into the sites – and 2) the highli-

ghting of the supply routes, the supply areas and more generally prehistoric territories.

However, if one of the goal of petroarchaeology is the highlighting of places where humans came to collect lithic raw materials, the simple recognition of the stratigraphic and diagenetic origin of a silicite (that is to say its primary source) is not sufficient in the context of a modern petroarcheologic approach (Turq, 2005). Based on various works related to the alteration of silicites – including patinas, luster, mineralogical changes related to temperature variations and changes of residence (Hurst and Kelly, 1961, Rottländer, 1975, Vilas-Boas, 1975, Aubry, 1975, Thiry, 1981, to name only the main ones), P. Fernandes and J.-P. Raynal developed in the 2000s the concept of “evolutionary chain of flints” (Fernandes and Raynal, 2006, Thiry et al., 2014). This addition of an alterological component to classical silicite diagnose methods (Masson, 1981, Séronie-Vivien and Séronie-Vivien, 1987) makes it possible to define the different geological derivatives of the same genetic type; derivatives that correspond to many stages in the life of silicites and make it possible to identify the formation in which lithic raw materials outcropped; formations that are sometimes far away from primary sources (Fernandes 2012, Delvigne 2016).

Our work is therefore based on the precise petrographic analysis integrating the concept of “evolutionary chain of flints” of all the lithic material of the *Station de l'Hermitage*, supported by the unpublished study of different rock library in Belgium (Prehistomuseum of Ramioul, Royal Belgian Institute of Natural Sciences, University of Namur) increased by the realization of targeted surveys in an area of twenty kilometers radius around the site. Each flint is described in a database containing 160 fields and divided into three forms: 1) petrographic, 2) alterologic and 3) taphonomic. This analytical approach, which combines field work and observations at different scales, makes it possible to specify the origin of the artefacts present on the site and comes to discuss the homogeneity of the archaeological deposit. In the context of this article, we will mainly support the first point, seeking to identify the paleogeographic consequences induced by our approach.

The accuracy of petrographic analyses is all the more important in prehistory, as we have shown

<sup>1</sup> The term “silicite”, recently introduced by Professor A. Prichystal (2010) in Eastern and Central Europe, refers to all silicified rocks of chemical, biochemical or diagenetic origin. It allows to free of the term “flint”, whose meaning is controversial and misunderstandings sometimes used by geologists, petrographers, sedimentologists or archaeologists. In the rest of this work, we will use the term “silicite” to designate all the siliceous sedimentary rocks, the term “flint *sensu stricto*” to designate the rocks constituted by siliceous epigenesis and bearing a cortex, and the term “flint” in the archaeological sense for designate lithic objects knapped by humans.

in our previous work (Delvigne et al., 2014, Delvigne, 2016) that only the diversity, the quantity and the type of introduction of materials from coherent geographical spaces (i.e. geotops) make it possible to hypothesize on a direct or indirect acquisition of materials, and thus to reflect on the extension of past territories. However, the simple assimilation of the litho-space<sup>2</sup> of a single site to the exploited geographical space and / or the territory of a given group is not sufficient, since it does not consider, nor the underlying mechanisms relating to the presence of the materials on the sites, nor the indices outside the site. The analysis therefore remains site-centered, which from a point of view of the management of landscape and the study of territories is paradoxical, since the work of social and cultural geography has shown that it is the set of interconnections between places that carries meaning in a given geographical space and allows territorialization (Bonnemaison, 1981, Collignon, 1996, Di Meo, 1998).

The graphic representations of past territories as they are found in the scientific literature are made in the form of flat areas covering vast areas. However, this structuring of space differs totally from that of current and sub-current nomadic peoples, regardless of the economic system, since the named places corresponding to recognized points of interest within the territory, respond to itineraries that do not possess any status. Voids located outside regular routes or identified places are parts that are not traveled and are outside the territory. Thus, in order to reconstitute the past territories in the form of networks of places (Debarbieux, 2009), we are based on three postulates:

1) The *palaethnographic truth* of the studied artifacts: this postulate is in fact common to any archaeological study and indicates that it is possible to treat objects from the same level in a single set;

2) The *temporal stability of the territories*: since the territory is above all a social building, its structure does not vary significantly as long as

the cultural system that governs it persists; the absence of strict contemporaneity between sites is therefore not a problem as long as we reflect on coherent cultural entities (here those of prehistoric techno-cultures);

3) The *structural simplification of the network*: that is to say that the recurrence and the crossing of the routes allow the inscription of two distinct places in a same network (**Figure 1**).

Based on the results we obtained at *Station de l'Hermitage* and by increasing them from those of the other disciplines acquired for this site and for the subcontemporary sites of the litho-space as we have identified it (*infra*), we will see in the rest of this work that it becomes possible to network the North-Western Europe at the beginning of the Gravettian.

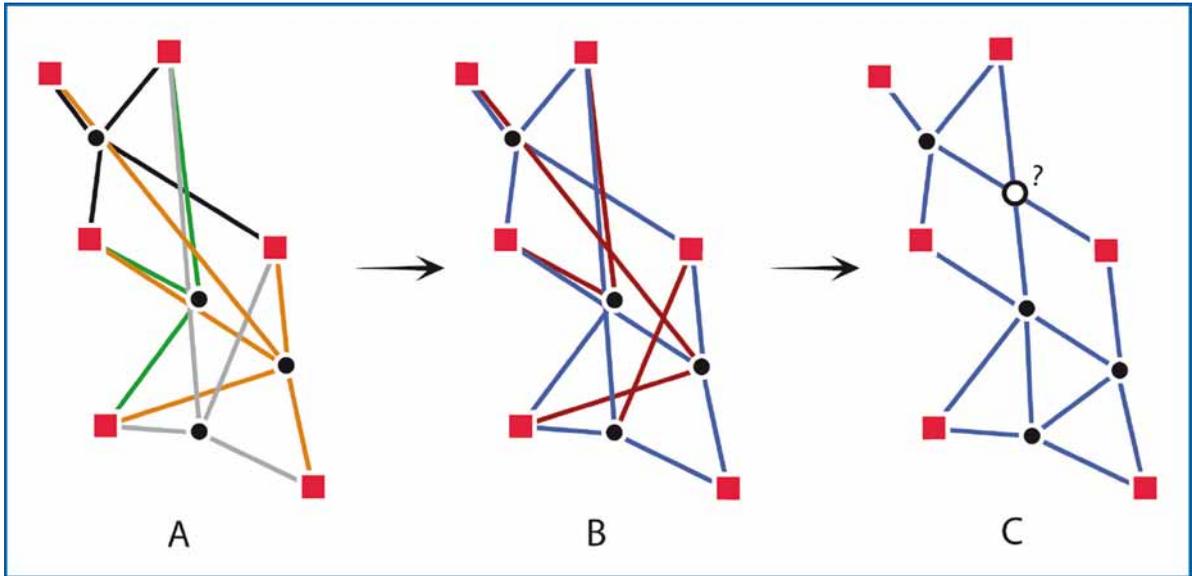
### 3. Results

#### 3.1 Geology

Of the 9 277 pieces analysed, 9 152 present surface conditions that allow their comparison (low to medium white patina, fresh edges and arris, action of the gel). Objects attributable to the Mousterian show a significant degree of alteration (total white patina, blunt edges and arris, traces of transportation on the surfaces), whereas those deemed neolithic seem fresh (absence of patina and absence of trace linked to the action of the gel). The data by number and weight for each type of silicite are summarized in Table 1.

Local silicites (< 10 km radius from the site) largely dominate the assemblage (74.1% of the total number and 67.6% of the total weight). These seem to have been collected in all types of deposits, illustrating the frequentation of all the Méhaigne valley from the alterites and colluviums of Braives (type 01, Plate 1.1) to the Jurassic lands of the Ardennes, located immediately south of the site, as shown by types 03 and 05 (Plate 1.3). Among the variety of flint known as "*Silex de Hesbaye*" and in addition to types 01 and 02, we have recognized in small proportion different marine flints (types 08, 10, 16, 17 and 21). They correspond to faciological variations of the Campanian flints of the Gulpen Formation. These variations are based on the number, distribution and diversity of allochems - notably planktonic foraminifera (see *Heterohelix*, *Globigerinidae*, *Lenticulina*...), the detrital and

<sup>2</sup> Considering a given archaeological level for which the mechanisms dictating the establishment of deposits is well known, we call litho-space, the geographical space defined by the maximum extent sketched by the origin of the raw materials found in this level.



**Figure 1:** Simplification of the network. A: Each site (round) has a set of lines connecting it to different lodgings; B: In blue, the links preserved in the definitive model, in red, the links removed according to the three postulates (contemporaneity, representativeness, simplification); C: Networking of places (gites and sites).

biogenic fraction ratio and the fragmentation rate of spicules. These five types show collections preferentially near the primary deposits (subprimary, alteritic or colluvial position).

Presence of semi-local flints (between 10 and 100 km radius from the site), whose proportion is less than 5.0% of the total number and 7.0% of the total weight, testifies the visit of the rest of

Type (Δ = 27)	Primary stratigraphic origin	Primary geographic origin	Origin	SubP	Alt./col.	All.	Anc. All.	Ind.	Number	% Number	Weight	% weight
Type 01	Campanian (Gulpen)	Mehaigne Valley	Local	X	X	X	X		6743	73,7	13486,2	67,4
Type 02	Campanian (Gulpen)	Gette Valley	Semi-Local	X	X	X			219	2,3	1118,2	5,8
Type 03	Dinantian s.l.	unknown	Local ?		?		X		7	> 0,1	10	> 0,1
Type 05	Dinantian (Lives)	Mehaigne Valley	Local			X			2	> 0,1	1,3	> 0,1
Type 06	Danian (Ciply)	North of the Mons Basin	Distant		X	X			702	7,7	2381,51	11,9
Type 07	Middle Oxfordian ?	Lorraine s.l. (Fr.) ?	Distant		X				357	3,9	336,4	1,7
Type 08	Campanian (Gulpen) ?	Hesbaye s.l.	Semi-Local ?		?	?		X	2	> 0,1	0,2	> 0,1
Type 09	Eocene	Brabant ?	Semi-Local ?		X	X			205	2,2	259,9	1,3
Type 10	Campanian (Gulpen) ?	Hesbaye s.l.	Semi-Local ?		X				3	> 0,1	4,2	> 0,1
Type 11	Cambrian (Mousty)	Dyle and Thyle Valley	Semi-Local ?					X	4	> 0,1	3	> 0,1
Type 12	Maastrichtian ?	North-east of the Hesbaye ?	Semi-Local ?	?	?			X	4	> 0,1	7,4	> 0,1
Type 13	Campanian (Obourg-Nouvelles)	North of the Mons Basin	Distant		X				79	0,9	267,5	1,3
Type 15	Middle Oxfordian ?	Meuse Valley (Meuse, Fr.)	Distant		X				89	1	32,3	0,2
Type 16	Campanian (Gulpen)	Hesbaye s.l.	Local ?	?	?			X	1	> 0,1	0,3	> 0,1
Type 17	Campanian (Gulpen) ?	Hesbaye s.l.	Local ?		X				4	> 0,1	16	> 0,1
Type 18	Maastrichtian	North of the Hesbaye	Semi-Local ?		X				2	> 0,1	19,2	> 0,1
Type 19	Maastrichtian	unknown	Unknown		?			X	2	> 0,1	55,4	0,3
Type 20	Bartonian	Tardenois (Aisne and Marne, Fr.)	Distant		?			X	8	> 0,1	29,7	0,1
Type 21	Campanian (Gulpen) ?	Hesbaye s.l.	Local ?		?			X	2	> 0,1	7,9	> 0,1
Type 23	Maastrichtian	unknown	Unknown		X				5	> 0,1	94,8	0,5
Type 24	Maastrichtian	North of the Hesbaye	Semi-Local ?					X	2	> 0,1	20,4	0,1
Type 25.1	Danian (Ciply) ?	North of the Mons Basin	Distant		?	?		X	7	> 0,1	38,6	0,2
Type 25.2	Maastrichtian	unknown	Unknown		?	?		X	5	> 0,1	32,2	0,2
Type 27	Turonian (Saint-Denis)	North of the Mons Basin	Distant		?			X	1	> 0,1	113,8	0,6
Type 28	unknown	unknown	Unknown					X	2	> 0,1	7,7	> 0,1
Type 29	Danian (Ciply)	North of the Mons Basin	Distant	?	?			X	1	> 0,1	11,6	> 0,1
Type 30	unknown	unknown	Unknown					X	1	> 0,1	0,2	> 0,1
Indeterminate	not specified	not specified	not specified						656	7,1	1058,4	5,3
Autres Roches												
Sandstone	not specified	not specified	not specified			X			15	0,2	176,5	0,9
Quartz	not specified	not specified	not specified			X			7	> 0,1	339	1,7
Schist	not specified	not specified	not specified					X	5	> 0,1	3,8	> 0,1
Sponge	not specified	not specified	not specified		X				10	0,1	42,2	0,2
Total									9152	100	20006,11	100

**Table 1:** Station de l'Hermitage – Weight, number and sources of the different types of silicite.

Hesbaye, like the Jette valley (type 02, Plate 1.2) and in particular clay with flints and colluvium soils that cover its flanks at Orp. It is the same for most of the Maastrichtian flints (types 12, 18 and 24), which probably come from the north-east of the Liège Basin, on the border between Hesbaye and Campine. Occupation of the western part of the country (Brabant) is attested by Eocene sandstone (type 09, Plate 1.6), whose natural lithoclase shows no signs of transport, and rare Phtanites (Type 11, Plate 1.7) probably from the valleys of Dyle and Thyle.

Finally, distant silicites (> 100 km radius from the site), preferentially collected near the primary sources with the exception of that of the Maastrichtian of the Mons Basin collected in equal parts in the colluvium and alluvium formations, show an origin in two distinct geographical spaces. The first corresponds to the north of the Mons Basin (8.6% of the total number and 14.0% of the total weight), as illustrated by the different types of Maastrichtian flints of the Ciply-Malogne formation (Types 06, 25.1 and 29, plate 1.4), the Turonian of the formation of Saint-Denis (Type 27, plate 2.8) and the Campanian of the formation of Obourg-Nouvelle (Type 13, plate 2.1). The second is a southern space still unpublished for sites of the Belgian Palaeolithic: the Paris Basin (4.9% of the total number and 2.1% of the total weight), and more particularly its center and east fringes, as testify the marine flints at *incertae sedis* of the middle Oxfordian of the Meuse valley (Type 15 and probably type 07, plate 2.2 and 1.5) and the Bartonian lacustrine flints of the Aisne and Oise valleys (Type 20 board 2.5).

If the previous studies (Miller, 1997, 2000, 2001, Touzé, 2015) had identified the local dominant georesources exploited at the Hermitage – with the presence of so called “black or gray” Hesbaye flint and Brussels sandstone –, the diversity identified ( $\Delta = 27$ ) in this work was not perceived. It is the same for silicites of distant origins, notably from the Paris Basin, that had been suspected (see “Obourg black flints” in Miller, 2000 and Touzé, 2015), but never really been attested. Note also that most of the black flints of the *Station de l’Hermitage* are not so-called “Obourg black flints”, but flints from the Oxfordian.

### 3.2 Lithic Technology

The linking of techno-typological and lithological observations makes it possible to approach

the management of the georesources of a particular site (Geneste, 1985); the methods of introduction and export for the *Station de l’Hermitage*<sup>3</sup>, raw material type by raw material type, are detailed in Table 2.

If we observe that the local types – in particular the type 01 – were brought in the form of blocks and / or blades and bladelets cores ready to be knapped, we also notice that the semi-local flints were introduced in the form of blade products and cores (for blades and bladelets production). Note also that at least one whole block of type 02 was probably brought on the site. Perhaps more surprisingly, distant silicites have also been introduced in the form of blades and bladelets cores, as evidenced by the still existing cores on the site. In view of the number of elements produced, note that some of the cores and tools (particularly *burins*) made in these distant raw materials were taken away from the site (or at least from the excavated area).

It therefore appears from the results of the petroarchaeological study that the collection of lithic raw materials by the human group (s) that occupied the *Station de l’Hermitage* took place throughout the Hesbaye, as well as than in more western, north of the Bassin de Mons<sup>4</sup>, and southern areas, towards the Paris Basin. However, the management of georesources does not seem to meet criteria based on the supply distance, either in terms of quantity or weight (local silicites > distant silicites > semi-local silicites > silicites of unknown origin) or in terms of introduction mode and treatment modalities.

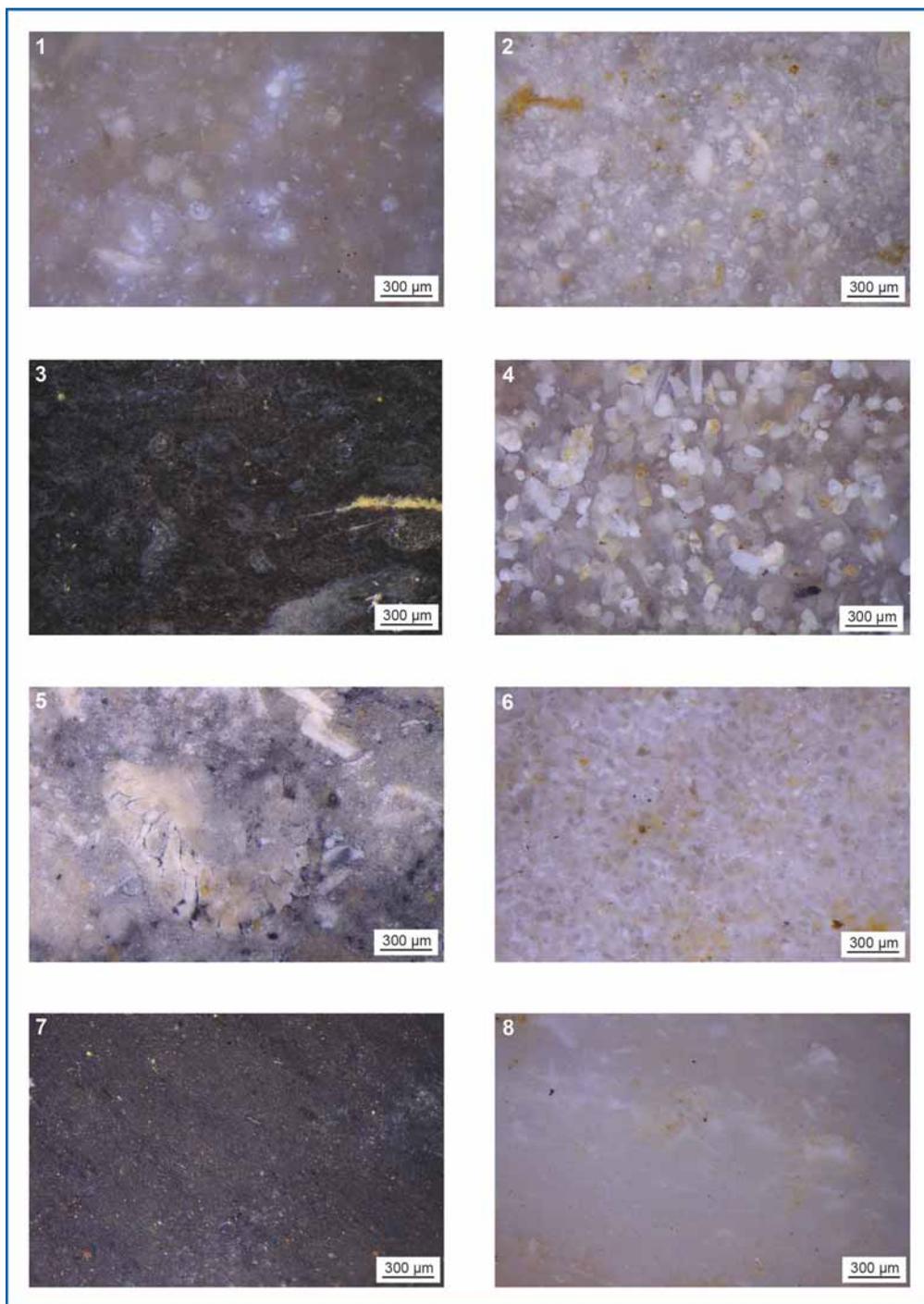
## 4. Discussion

### 4.1. Archaeological Implications

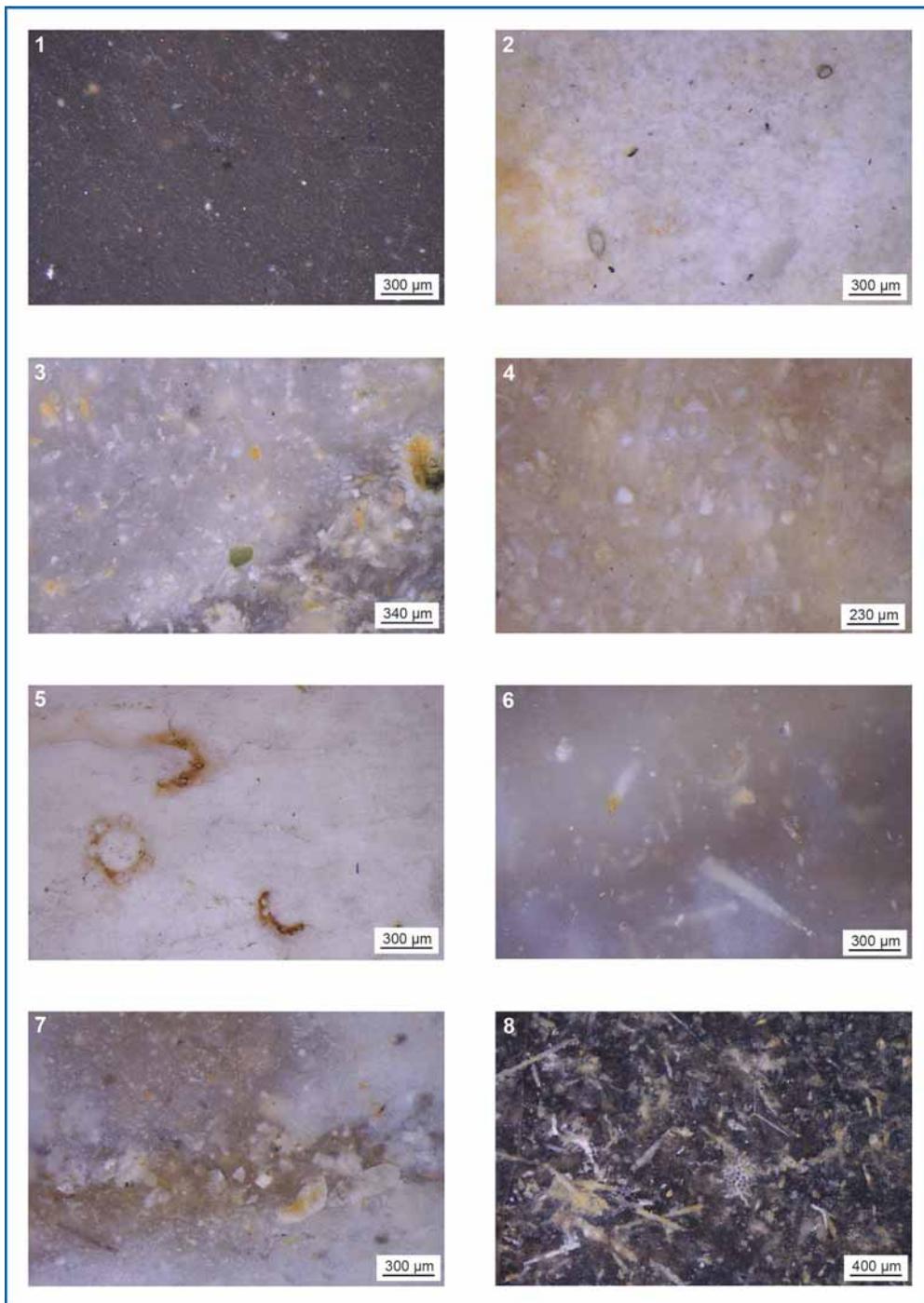
In addition to the use of all the Hesbaye illustrated by the genetic and geological diversity of types brought in various forms on the site, we

<sup>3</sup> Let’s remember that the lithic series of the Station de l’Hermitage has been cut off from the extreme majority of the 16,000 objects from the excavations of J. Destexhe-Jamotte. The interpretation made here is therefore necessarily partial since elements that are today virtually missing in the reconstruction of the operating chains may have been present in the collection.

<sup>4</sup> With the exception of one Campanian flint fragment from the Spiennes formation in the upper level attributed to the Middle Neolithic, we did not recognize any silicites from the southern part of the Mons basin.



**Plate 1:** *Station de l'Hermitage* - Microfacies of silicites: 1. Type 01 - Campanian (Gulpen Formation), Méhaigne Valley; 2. Type 02 - Campanian (Gulpen Formation), Jette Valley; 3. Type 05 - Dinantian (Lives Formation), Méhaigne Valley; 4. Type 06 - Maastrichtian (Ciply - Malogne Formation), north of the Mons Basin; 5. Type 07 - middle Oxfordian?, Lorraine (Fr.)?; 6. Type 09 - Eocene, Brabant wallon; 7. Type 11 - Cambrian (Mousty Formation), Dyle and Thyle Valley; 8. Type 12 - Maastrichtian, North-east of the Hesbaye.



**Plate 2:** *Station de l'Hermitage* - Microfacies of silicites: 1. Type 13 - Campanian (Obourg - Nouvelles Formation), North of the Mons Basin; 2. Type 15 - Middle Oxfordian, Meuse Valley (Fr.); 3. Type 17 - Campanian (Gulpen Formation)?, Hesbaye; 4. Type 18 - Maastrichtian, North of the Hesbaye; 5. Type 20 - Bartonian, Tardenois (Fr.); 6. Type 23 - Maastrichtian, unknown origin; 7. Type 25.2 - Maastrichtian, unknown origin; 8. Type 27 - Turonian (Saint Denis Formation), Nord of the Mons Basin.

Type	Block	Core	Raw products	Tools	Indet.	Export
Type 01	X	Blades and bladelets				Tools (and cores ?)
Type 02	X	Blades and bladelets				Tools (and cores ?)
Type 03					X	
Type 05					X	
Type 06	?	Blades and bladelets				Tools (and cores ?)
Type 07		Blades and bladelets				Tools (and cores ?)
Type 08					X	
Type 09		Blades and bladelets				
Type 10					X	
Type 11		Bladelets ?		Armatures ?		
Type 12					X	
Type 13		Blades and bladelets	?	Burin		Cores
Type 15		Bladelets	Blades			Tools (and cores ?)
Type 16					X	
Type 17		Indeterminate				Raw products
Type 18					X	
Type 19				Retouched Blades		
Type 20			Blades			Burins
Type 21			Blades			
Type 23		Blades ?	Blades	Burin		
Type 24			Blades			
Type 25.1		Blades ?	Blades ?	Burin		Blades cores
Type 25.2			Blades and Bladelets	burin and armatures		
Type 27		Blades ?	Flakes			Blades cores
Type 28				Burin		
Type 29					X	
Type 30					X	
Sandstone	X					
Quartz	X					
Schist	?					

**Table 2:** *Station de l'Hermitage* – Introduction mode of the different types of silicite.

have thus noted the existence of materials coming from two distinct areas; materials for which it is necessary to question the reasons for their presence on the site.

The *Station de l'Hermitage* is considered as an occupation linked to hunting activities in relation to habitats located in the middle valley of the Meuse (Strauss et al., 2000)<sup>5</sup>. However, the frequentation of Huccorgne's hill seems to have been recurrent throughout the ancient Gravettian, with multiple passages, as illustrated, for example, by the knapping of a frozen core already knapped by previous humans (Martinez and Guilbaud,

2000). Far from a brief and punctual occupation, this continuous character of the occupation during a long part of the ancient Gravettian illustrates the importance taken by the place “*Station de l'Hermitage*” in the spatial structuring of the territory.

The introduction of materials from distinct geographical spaces (Mons and Paris Basins) could correspond to 1) the meeting of individuals coming from two distinct areas, as suggested by the similarity of the modes of introduction and the objectives of the *débitage* whatever the origin of the materials: each group comes with its lithic gears and gets its supplies largely around the site – such behaviour is known in the ancient Gravettian of *La Vigne brun* (Loire, France) (Pesesse, 2013) – or 2) at different temporalities, as we have observed for the recent Gravettian levels of *Le Blot* rockshelter (Haute-Loire, France) (Delvigne et al., in press) or Epipaleolithic levels of *Le Cuze de Neussargue* (Cantal,

<sup>5</sup> The occupations of the ancient Gravettian are only occasionally documented in the Belgian caves since these long sequences present important mixtures of several cultures (eg Bèche-aux-Roches at Spy see Pesesse and Flass, 2013).

France) (Langlais et al., In press), where supply areas vary over time. This hypothesis could be supported by the spatial distribution of the various raw materials, but the truncated vision of the site (loss of collections, partial excavation of the deposit) immediately questions the representativeness of the sampling.

#### 4.2. Huccorgne's site in the ancient Gravettian of North-West Europe world: paleogeographic perspectives

If the connection between the *Station de l'Hermitage* and the ancient Gravettian sites of the Meuse catchment area (*Trou Magritte* at Walzin, *Bèche-aux-Roches* at Spy) seems very plausible, as shown by the presence of flint so called "gray and black" of the Hesbaye in these series (Miller, 2001) and the southern origin of some flints of *Station de l'Hermitage*, it is necessary to wonder about the Hesbaye / Mons Basin relations. Indeed, the only ancient Gravettian site recognized in this geographical space is the *Maisières-Canal* site "*Champ de Fouilles*", which develops a very particular lithic facies and has some of the oldest dates of western Europe Gravettian (around 28 ka BP, Haesaerts and Heinzelin, 1979, Touzé et al., 2015). It should also be remembered that the Gravettian assemblage of the *Bèche-aux-Roches* in Spy, in the Sambre valley, contains typical elements of the ancient Gravettian with pedunculate points and Maisérien (see *Maisières* point) (Pesesse et Flas, 2013) and that it is located halfway between the Basin of Mons and the valley of the Méhaigne. Thus, should we consider that it lacks (at least) one site of the second part of the ancient Gravettian in the Mons Basin, or that the materials from this geographical area reflect an ancient occupation of the *Station de l'Hermitage* - to link to Maisérien - not localized (or excavated) and whose lithic indices would be missing<sup>6</sup>?

**“ the study of the origin of raw materials at the *Station de l'Hermitage* in Huccorgne opens important palaeogeographic perspectives. ”**

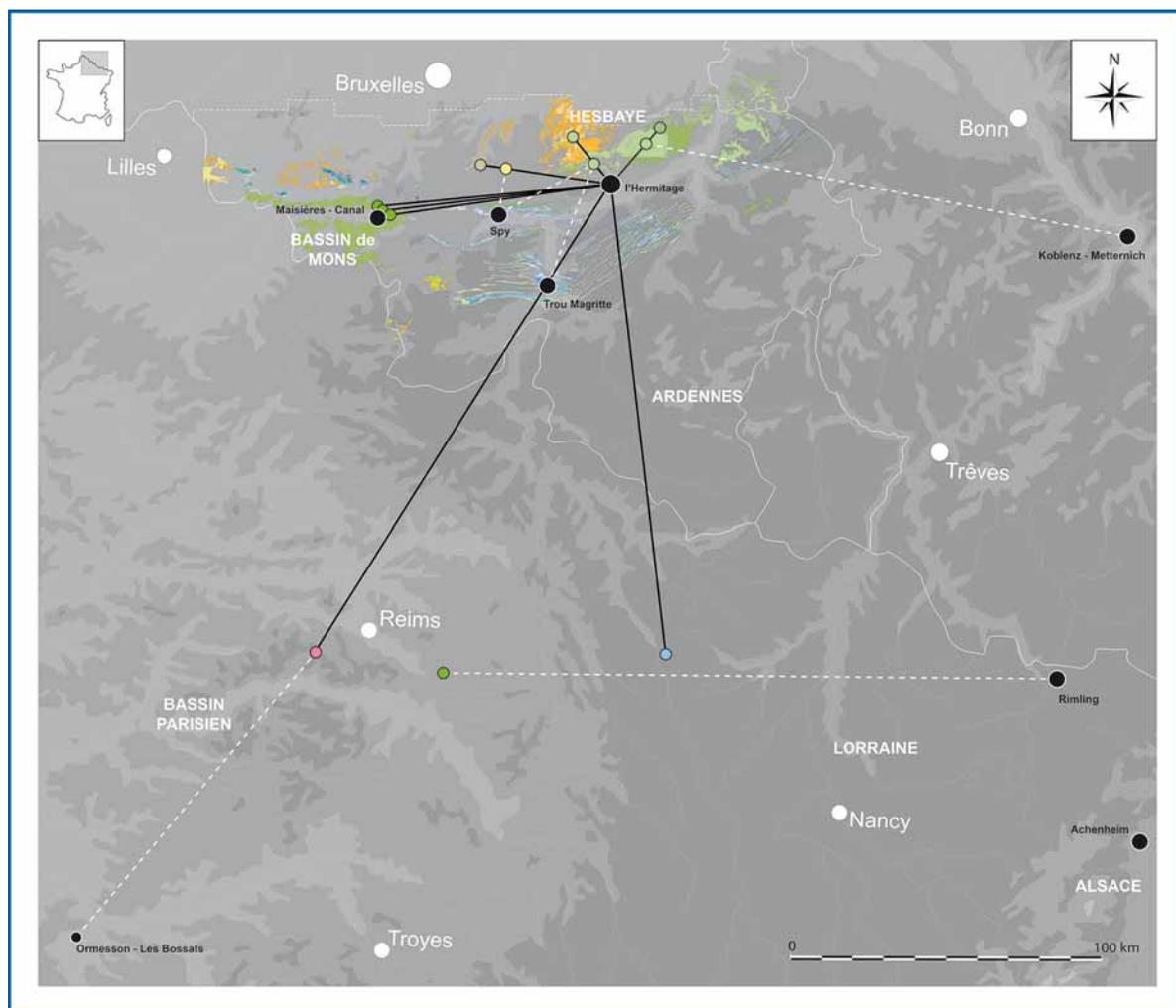
<sup>6</sup> Remember that two dates around 28 ka BP (28,170 +/- 430 BP and 28,390 +/- 430 BP) were obtained at *Station de l'Hermitage*. They are generally discarded because they come from a level corresponding to a debris flow (Touzé, 2015) and are not in agreement with the stratigraphy of the deposit (P. Haesaerts, com. pers.)

Concerning the Paris Basin, there is a complex of ancient Gravettian sites in the Loing Valley, including the site of Ormesson - Les Bossats (Seine-et-Marne, France) which, recently excavated, has dates close to those obtained at the *Station de l'Hermitage* (Lacarrière et al., 2014), as well as convergences both technical (Touzé, com. pers.) and lithological (exploitation of lacustrine flint of the Paris Basin, whose origin remains to be specified). Coupled with the origin of the raw materials found at the *Station de l'Hermitage*, these observations make it possible to hypothesize a community of ideas, connected by physical elements, in a geographical space linking the Belgian plains, the Ardennes massif and the Paris Basin. Although probably older and closer to the *Maisières-Canal* industry, the presence of a pedunculate point discovered in Rimling (Moselle, France) as well as the recent highlighting of *Maisières* points at *Cirque de la Patrie* (Seine-et-Marne, France) and Melun-Montaignu (Seine-et-Marne, France) (Touzé et al., 2016) support the reality of these strong links that cross the north-west of Europe from the dawn of Gravettian period (**Figure 2**).

As can be seen, the study of the origin of raw materials at the *Station de l'Hermitage* in Huccorgne opens important palaeogeographic perspectives. However, to go further, we have to multiply the precise petrographic analyses on other sites of the ancient Gravettian of North-West of Europe. For example, what about the sites of western Germany (Rhens, Koblenz-Metternich, Geissenklösterle, Brillenhöle...) for which, at least in Rhineland-Palatinate, a circulation of lithic raw materials from the Cretaceous formations of Belgium is suspected, but not proven (Moreau et al., 2016)? Similarly, it will be necessary to question the chronology of the early phases of the Gravettian in Belgium, to better understand its mechanisms, and to reposition the *Station de l'Hermitage* in this evolutionary history.

## 5. Conclusion

Suspected by elements of shell adornment at Spy, Goyet and *Maisières* (Otte, 1979, Moreau, 2003) and by the similarity of the lithic technical



**Figure 2:** Hermitage Station – Litho-space: The black dots represent the archaeological sites, the color dots represent the deposits of raw materials. The black lines illustrate the proven relationships between places shown in this work, the white dashed lines illustrate the relationships between places according to the literature (after Miller, 2001, Moreau et al 2016, Touzé et al.).

processes (Touzé et al., 2015; Touzé, thesis in progress), the existence of links between the Paris Basin and eastern Belgium is now shown by the circulation of lithic raw materials. It allows to consider the valley of the Meuse as major axis of circulation, allowing the crossing of the Ardennes massif. By restoring its true geographical value to the *Station de l'Hermitage* – that is to say that of a place – and then putting it in relation with the other subcontemporary sites of North-West Europe and with the sources of raw materials exploited, it is possible to hypothesize a vast network of places, which links Belgium and the Paris Basin within the same territory (in the

geographical sense of the term), but whose economic and social mechanisms remain to be determined through the development of interdisciplinary approaches.

### Acknowledgments

This work was done as part of a scholarship from the Fyssen Foundation under the direction of P. Noiret. We thank all the members of the *Service de préhistoire* of the University of Liège and of the Tracéolab, represented in the person of its director V. Rots, for the access to the observation equipment. We also express our gratitude to C. Jungels and the staff of the Prehistomuseum

as well as to I. Jadin, M. De Ceukelaire, M. Otte and J.-L. Schütz for access to archaeological and geological collections that interested our studies.

Finally, a special thanks to J.-Ph. Collin, L. Moreau and O. Touzé for their advice and for having followed this work with interest.

# Archéozoologie, géochimie et concepts de domestication en Mésoamérique

Aurélie MANIN

*Postdoctorante, Marie Skłodowska-Curie Fellow. University of York, Department of Archaeology, BioArCh.*

## Résumé

La domestication des animaux en Amérique, et en particulier en Mésoamérique, a été réduite à un tout petit nombre d'espèces, négligeant ainsi l'importance d'autres pratiques telles que le *garden-hunting* et le *pet-keeping*. Dans cet article, je passe en revue les principaux témoignages historiques et ethnographiques des différentes formes de gestion des animaux et les limitations de leur transposition au registre archéologique. Les isotopes stables du carbone et de l'azote ont été perçus comme une manière efficace d'identifier la gestion des animaux en Mésoamérique. Après une brève description de la méthode, je présente quelques exemples issus de la littérature où la gestion des artiodactyles, des léporidés, des dindons ou des chiens ont été déduites à partir de l'analyse des isotopes stables. Cette revue confirme le fort potentiel de cette approche dans la compréhension des différentes formes de gestion des animaux en Mésoamérique.

## Mots-clés

Artiodactyles, Dindon, Chien, Léporidés, Garden-hunting, Pet-keeping, Élevage, Gestion animale.

# Zooarchaeology, geochemistry, and concepts of domestication in Mesoamerica

## Abstract

The domestication of animals in America, and in particular in Mesoamerica, was limited to a small number of species, dismissing the role of other practices such as garden hunting and pet-keeping. In this paper, I review the main ethnographic and historic evidence for the different forms of animal management and the caveats for their transposition to the archaeological record. Stable isotopes of carbon and nitrogen have been suggested as an accurate way to identify animal management in Mesoamerica. After a brief description of the method, I present some examples from the literature where artiodactyls, leporids, turkey or dog management were inferred from stable isotope analyses. This review confirms the high potential of this approach to understanding the different forms of animal management in Mesoamerica.

## Keywords

Artiodactyls, Turkey, Dog, Leporids, Garden hunting, Pet-keeping, Husbandry, Animal management.

## Introduction

**E**n tempérant les effets des aléas climatiques et en agissant sur la conservation des ressources naturelles, la domestication animale est généralement considérée comme une étape significative de l'évolution humaine permettant l'accroissement des sociétés (Alvard et Kuznar 2001 ; Zeder et al. 2006). Ce processus dynamique se base sur une relation mutuelle durable entre les groupes culturels et leur environnement, avec souvent pour résultat le façonnage des animaux domestiques que l'on connaît aujourd'hui (Vigne 2011 ; Zeder 2015).

Peu d'animaux ont été domestiqués dans l'Amérique pré-contact : deux camélidés (le lama, *Llama glama*, et l'alpaga, *Vicugna pacos*) et le cochon d'Inde (*Cavia porcellus*) dans la région andine, le canard de Barbarie (*Cairina moschata*) en Amérique du Sud et Amérique Centrale et le dindon (*Meleagris gallopavo*) en Amérique du Nord. Le chien est également présent dans les sites archéologiques pré-contact, mais sa domestication en Eurasie précède son introduction sur le continent américain (Leonard et al. 2002). Avec seulement trois mammifères et deux oiseaux localement domestiqués, le continent américain présente donc un certain déficit en animaux domestiques, mais aussi une dispersion limitée entre les différentes régions, ce qui contraste fortement avec la situation observée en Eurasie (Diamond 2002).

Néanmoins, il semble que dans les cultures américaines la définition même de domestication mérite plus ample discussion. L'étude éco-anthropologique de la perception du paysage dans différents groupes culturels non pastoraux montre une diversité de conception. Notamment, la distinction faite à l'heure actuelle entre animaux domestiques et animaux sauvages apparaît comme le produit d'une perception occidentale née dans l'Empire Romain, au tout début de notre ère (Descola 2004). Mais qu'est-ce que serait un animal « sauvage » pour une culture qui n'identifie pas d'espaces proprement sauvages ?

Cet article a pour objectif de préciser la définition d'animal domestique en Mésoamérique, en mettant en évidence les différents aspects des interactions Homme-animal telles qu'on peut les identifier grâce aux sources historiques et ethnographiques. Parmi les différentes façons de

transférer ces concepts au corpus archéozoologique (profil d'âge et de sexe, paléopathologies, paléodiète, structure génétique des populations), je synthétise ici des analyses isotopiques du carbone et de l'azote issues du collagène osseux afin d'illustrer différents degrés de la gestion des animaux en Mésoamérique.

## Qu'est-ce que la domestication animale en Mésoamérique ?

Si l'on s'en tient à la définition communément admise d'animal domestique (soit ceux dont la reproduction est entièrement contrôlée par l'Homme), seuls deux d'entre eux étaient présent en Mésoamérique avant la conquête espagnole : le chien et le dindon. Il semble toutefois qu'aucune société mésoaméricaine n'ait développé une stratégie de subsistance principalement basée sur ces deux taxons. Au contraire, on observe l'exploitation d'un large panel d'animaux « sauvage » utilisés dans des contextes domestiques, funéraires ou rituels (p. ex. Götz 2008 ; Manin et Lefèvre 2016 ; Sugiyama et al. 2017). Ces observations amènent à considérer plus en détail les différentes manières de percevoir les animaux, d'où il semble que les groupes natifs d'Amérique ne se soient pas limités à une dichotomie entre domestique et sauvage.

### Le garden hunting ou la culture des animaux « sauvages »

Les observations ethnographiques réalisées sur des populations indigènes mésoaméricaines permettent une distinction entre la sphère domestique et la sphère sauvage, le *monte*. Mais plus qu'un contraste entre un paysage agricole et un espace sauvage, la sphère domestique et le *monte* diffèrent dans la manière dont sont traités les animaux. En effet, d'après les observations ethnographiques et historiques, les animaux du *monte* sont sous la protection du gardien des animaux (Olivier 2015). Afin d'obtenir l'autorisation de les tuer, les chasseurs, exclusivement des hommes, doivent se plier à une série de rituels. Ces règles ont été décrites comme une manière d'assurer la conservation des ressources naturelles et la régénération du gibier (Alvard et Kuznar 2001).

En revanche, il semble que tous les individus (y compris les femmes et les enfants) sont autorisés à chasser les animaux de l'espace domestique, en particulier s'il s'agit de protéger les cultures (Hémond 1996 ; Katz 2006), l'anthropisation de

l'environnement favorisant le développement des espèces commensales (Linares 1976 ; Szuter 1991). Dans la région maya, certains groupes vont jusqu'à cultiver des parcelles spécialement destinées à attirer ces espèces commensales et en faciliter la chasse (Santos-Fita et al. 2013). Ce type de pratique a été considéré comme la phase initiale de la domestication de certaines espèces, suivant le chemin dénommé « commensal » (Zeder 2012). Cette gestion faiblement contrainte peut aussi avoir persisté telle quelle dans une activité parfois comparée à l'élevage, le *garden hunting* ou chasse de jardin (Linares 1976), qui associe les travaux agricoles et la « collecte » d'animaux dans un système technique comparé aux activités agro-pastorales reconnues dans l'Ancien Monde.

### **Animaux captifs et pet-keeping**

Lorsqu'ils pénètrent dans la capitale de l'Empire Aztèque en 1519, les espagnols découvrent avec surprise plusieurs collections d'animaux captifs (Nicholson 1955). Différentes observations ethnographiques du tout début de la période coloniale mentionnent également la présence d'animaux apprivoisés, en particulier des oiseaux, dans les villages mésoaméricains. Plutôt que de maintenir une population sous contrôle pour en assurer la reproduction (l'élevage), les animaux sont dans ce cas-là des individus isolés retirés de leur environnement, souvent lorsqu'ils sont encore jeunes. Cette pratique est bien connue dans la forêt amazonienne où elle est décrite sous le nom de *pet-keeping*. Pour des sociétés qui ne pratiquent pas d'autre forme de gestion animale, cette activité constituerait un corolaire à la chasse (Erikson 1987). Toutefois, alors que les animaux apprivoisés de la forêt amazonienne sont étroitement intégrés à la famille de leur gardien, les témoignages dont on dispose pour les animaux captifs mésoaméricains sont souvent plus institutionnalisés, soulignant la dimension politique de cette pratique (p. ex. Sugiyama et al. 2015).

### **Transposition au registre archéologique**

Les observations ethnographiques et ethnohistoriques énoncées précédemment montrent ainsi la richesse des relations Homme-animal en Mésoamérique, qui s'exprime dans une diversité d'activités. Chacune de ces activités reflète différents aspects de l'organisation sociale dont l'identification dans le registre archéologique est

essentielle pour accroître notre compréhension des économies passées. Cette transposition recèle toutefois plusieurs points à prendre en compte. Alors que la retranscription des pratiques d'acquisition est souvent proposée à partir de la liste taxinomique des animaux retrouvés dans un site, la même espèce peut être ciblée à la fois par la chasse ou le *garden hunting* (par exemple le cerf à queue blanche, Manin et Lefèvre 2016). Certains auteurs ont réussi à identifier les vestiges de cages ou de pathologies en accord avec un maintien en captivité (Sugiyama et al. 2013 ; López Luján et al. 2012), mais ces découvertes sont exceptionnelles et ne reflètent probablement pas l'étendue réelle de ces pratiques. Au cours des dernières décennies, l'étude des relations Homme-animal a également été enrichie par l'analyse des isotopes stables (White 2004). Dans cet article, je synthétise les principaux concepts de l'utilisation des isotopes stables du carbone (C) et de l'azote (N) pour l'identification de l'élevage, du *garden hunting* et des animaux « sauvages » captifs dans le registre archéologique et en propose une application concrète à partir de données publiées issues de 21 sites mésoaméricains (**Figure 1**).

### **Isotopes stables du carbone et de l'azote et gestion des animaux en Mésoamérique**

Les rapports isotopiques du carbone ( $\delta^{13}\text{C}$ ) et de l'azote ( $\delta^{15}\text{N}$ ) des tissus animaux étant le reflet de ceux des aliments qu'ils ont consommés (DeNiro et Epstein 1981 ; DeNiro et Epstein 1978), ces marqueurs ont souvent été utilisés pour reconstituer l'alimentation des animaux fossiles.

Chez les herbivores terrestres, les rapports isotopiques du carbone reflètent principalement le type de plantes consommées ( $\text{C}_3$ , CAM et  $\text{C}_4$ ), qui se distinguent par le type de photosynthèse pratiquée. Alors que les plantes de type  $\text{C}_3$  (ici les arbres et les buissons) présentent les valeurs de  $\delta^{13}\text{C}$  les plus basses (environ -27 ‰, Kohn 2010), les plantes de type  $\text{C}_4$  (maïs, amarante et autres graminées sauvages tropicales) et CAM (cactacées et agave) présentent des valeurs plus élevées (environ -13,5 ‰, Warinner et al. 2013). De plus, le couvert forestier induit une diminution en  $^{13}\text{C}$  dû à l'effet de canopée : les mêmes plantes poussant dans un environnement ouvert tendront à avoir des valeurs de  $\delta^{13}\text{C}$  plus élevées (jusqu'à 2,5 ‰ de plus, van der Merwe et Medina 1991).



**Figure 1 – Localisation des sites mésoaméricains comparés dans cette étude.** 1 : Vista Hermosa ; 2 : Malpaís Prieto ; 3 : El Tropol ; 4 : Xochicalco ; 5 : Ixtapaluca ; 6 : Tlaltenco ; 7 : Teotihuacan ; 8 : Santa Ana Teloxtoc ; 9 : Dzibilchaltun ; 10 : Champoton ; 11 : Calakmul ; 12 : Cuello ; 13 : Colha ; 14 : El Mirador ; 15 : Lamanai ; 16 : La Joyanca ; 17 : Tikal ; 18 : Pacibtun ; 19 : Tipu ; 20 : Lagartero ; 21 : Copan (données tirées de Gerry 1997 ; Jacome 2012 ; Manin et al. 2018 ; Morales Puente et al. 2012 ; Somerville et al. 2017 ; Sugiyama et al. 2015 ; Thornton et al. 2016 ; van der Merwe et al. 2000 ; White and Schwarcz 1989 ; White et al. 1993 ; White et al. 2001 ; White et al. 2004).

C'est pourquoi les animaux se nourrissant sous couvert forestier tendront vers des valeurs plus basses que les animaux se nourrissant dans les espaces perturbés et ouverts. Finalement, la culture principale des populations mésoaméricaines est le maïs, une céréale tropicale de type  $C_4$  dont les valeurs sont particulièrement haute (environ -9 ‰, Tieszen et Fagre 1993). Puisqu'il s'agit de la principale ressource disponible dans l'environnement humain, on peut s'attendre à ce que l'alimentation des animaux captifs soit elle aussi largement centrée sur le maïs, que ce soit en le consommant tel quel ou à travers les déchets de l'activité humaine. Les animaux captifs devraient alors présenter les valeurs de  $\delta^{13}C$  les plus élevées. Ces rapports isotopiques se transmettant le long de la chaîne alimentaire avec un taux de fractionnement négligeable, les animaux carnivores conserveront dans leurs

tissus la signature «  $C_3$  » ou «  $C_4/CAM$  » des herbivores consommés.

Des expérimentations de nourrissage contrôlé ont montré que le  $\delta^{13}C$  du collagène osseux reflétait principalement la composition des protéines ingérées avec une augmentation d'environ 5 ‰ (Kellner et Schoeninger 2007). En se basant sur la moyenne et l'écart type des valeurs de  $\delta^{13}C$  des plantes de type  $C_3$  et  $C_4/CAM$  de Mésoamérique<sup>1</sup> (Warinner et al. 2013), les individus nourris de protéines d'origine  $C_3$  devraient présenter des valeurs de  $\delta^{13}C$  de  $-21,1 \text{ ‰} \pm 2,13$  tandis que les individus nourris exclusivement de protéines d'origine  $C_4$  ou CAM devraient présenter des

<sup>1</sup> Afin de refléter les valeurs de  $\delta^{13}C$  atmosphériques pré-industrielles, les valeurs modernes ont été corrigées de 1,5 ‰.

valeurs de  $\delta^{13}\text{C}$  de  $-7,0 \text{ ‰} \pm 2,26$ . Les valeurs intermédiaires ( $-19,0 \text{ ‰}$  à  $-9,2 \text{ ‰}$ ) représenteraient alors des individus avec un comportement alimentaire mixte.

Les valeurs isotopiques de l'azote des plantes, d'autre part, sont fortement influencées par la composition des sols, la température et les précipitations. Les pratiques agricoles, l'amendement des sols en particulier, peuvent aussi augmenter significativement les valeurs de  $\delta^{15}\text{N}$  des plantes (Szpak 2014). Les valeurs de  $\delta^{15}\text{N}$  des tissus animaux sont influencées principalement par le niveau trophique du consommateur puisqu'on observe un enrichissement régulier en  $^{15}\text{N}$  entre les différents niveaux de la chaîne alimentaire. Les animaux se nourrissant de plantes cultivées tendraient donc à présenter des valeurs de  $\delta^{15}\text{N}$  plus élevées que les animaux sauvages du même niveau trophique. Néanmoins ces valeurs peuvent aussi augmenter en réponse au confinement, aux stress alimentaires ou à la malnutrition, ce qui en fait un paramètre plus difficile à contrôler que les rapports isotopiques du carbone.

Ainsi, d'après la distribution des valeurs de  $\delta^{13}\text{C}$  dans l'environnement mésoaméricain, on peut espérer à prédire le degré de commensalisme et de proximité à l'Homme pour les différentes espèces terrestres. Les rapports isotopiques de l'azote pourraient également fournir une vision complémentaire, bien qu'ils soient à considérer avec prudence.

### Test de ce modèle sur les échantillons archéologiques mésoaméricains

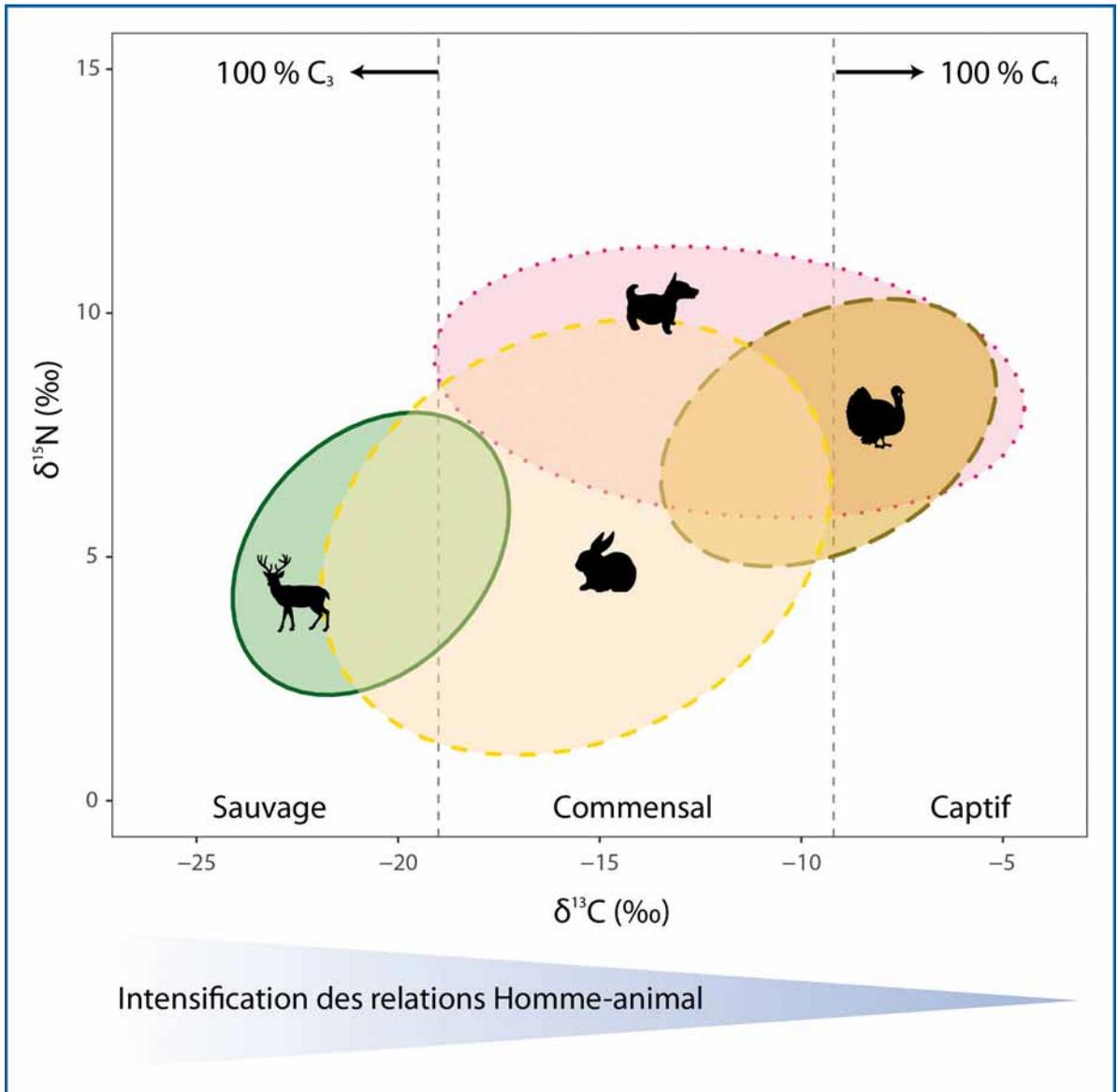
Ce modèle a été testé sur une large base de références bibliographiques regroupant un total de 362 individus issus de différentes espèces terrestres, retrouvées dans 21 sites archéologiques mésoaméricains s'étendant du Préclassique Ancien - Moyen (1000 - 600 av J.C.) au Postclassique Récent (1350-1521 apr J.C.). Les principaux résultats de ce test sont présentés ici.

La répartition générale des données montre une corrélation modérée mais significativement positive entre les rapports isotopiques du carbone et de l'azote ( $r = 0,41$ ;  $p > 0,001$ ), les animaux ayant des valeurs élevées de  $\delta^{13}\text{C}$  présentant également des valeurs élevées de  $\delta^{15}\text{N}$ . Cette corrélation est plus faible mais également présente entre les plantes sauvages de type  $\text{C}_3$  et les plantes domestiques de type  $\text{C}_4/\text{CAM}$  ( $r = 0,41$ ;  $p < 0,001$ ; données issues de Warinner et al. 2013). Ainsi l'augmentation des valeurs de  $\delta^{15}\text{N}$  chez les animaux pourrait représenter une transition d'une alimentation basées sur les plantes sauvages de type  $\text{C}_3$  vers des plantes domestiques de type  $\text{C}_4/\text{CAM}$ . Cette tendance est particulièrement visible parmi les carnivores (félidés, aigles et probables loups) et les dindons, moins marquée mais toujours présente chez les herbivores strictes (léporidés et artiodactyles) et absente chez les chiens et les dindons ocellés. Cette hétérogénéité souligne la complexité de l'utilisation des rapports isotopiques de l'azote pour comprendre la gestion des animaux en Mésoamérique.

De grandes tendances dans la distribution des valeurs de  $\delta^{13}\text{C}$  peuvent être observées entre les différents groupes d'animaux. Les artiodactyles (cerf à queue blanche, mazama et pécar) présentent une alimentation typique des animaux sauvages tandis que les léporidés sont certainement commensaux et les valeurs isotopiques des dindons témoignent de l'alimentation mixte d'animaux commensaux à captifs (Figure 2).

Certains individus se retrouvent toutefois clairement en dehors de ces tendances. Dans la région maya, des cerfs et des pécaris présentent des valeurs de  $\delta^{13}\text{C}$  excédant  $-15 \text{ ‰}$ , ce qui indique la consommation régulière de maïs. En se basant sur la présence de ces animaux dans des dépôts cérémoniels, White (2004) émet l'hypothèse qu'ils aient été apprivoisés pour prendre part à des rituels spécifiques. Ils pourraient aussi représenter des animaux fréquentant très

**“Les artiodactyles (cerf à queue blanche, mazama et pécar) présentent une alimentation typique des animaux sauvages tandis que les léporidés sont certainement commensaux et les valeurs isotopiques des dindons témoignent de l'alimentation mixte d'animaux commensaux à captifs”**



**Figure 2 – Distribution des rapports isotopiques du carbone et de l'azote parmi les artiodactyles, les léporidés, les dindons et les chiens. Les ellipses représentent un intervalle de confiance de 0,95.**

régulièrement les champs de maïs et ciblés par le *garden hunting*. Le dindon (*Meleagris gallopavo*) est généralement perçu comme un animal contrôlé par les pratiques d'élevage, et de fait la plupart des individus présentent une alimentation riche en plantes  $C_4$ /CAM. Certains individus font état de valeurs de  $\delta^{13}C$  moins élevées et cohérentes avec une alimentation mixte, en particulier dans le centre du Mexique. Cette tendance démontre l'existence de divers

degrés de gestion depuis les animaux élevés très extensivement jusqu'aux élevages intensifs (Manin et al. 2018). Le dindon ocellé est un parent proche seulement présent dans la péninsule du Yucatán. Ces oiseaux présentent des valeurs variant d'une alimentation de type  $C_3$  à mixte, suggérant que certains d'entre eux auraient fréquenté les champs cultivés et été la cible du *garden hunting* (Thornton, Emery et Speller 2016).

Les chiens font état d'une variation particulièrement importante, avec des individus allant d'une signature typiquement  $C_3$  à typiquement  $C_4$ /CAM. Cette variabilité a été attribuée à un continuum entre des animaux se nourrissant de manière opportuniste et libre et des animaux strictement contraint. White (2004) met particulièrement l'accent sur l'association récurrente des animaux présentant une alimentation de type  $C_4$ /CAM aux contextes cérémoniels. La compilation de données de différentes régions du Mexique, néanmoins, suggère que les chiens de la région Maya présentent plus de variabilité que les chiens du centre et de l'Ouest du Mexique. Ces derniers font état de valeurs de  $\delta^{13}C$  plus élevées, en accord avec la consommation de déchets de cuisine probablement riches en maïs.

Enfin, l'analyse de carnivores théoriquement sauvages (puma, loups et aigles royaux) indique une variabilité similaire, avec un gradient de valeurs caractérisant à la fois des animaux sauvages et captifs. Dans ce cas, les valeurs particulièrement élevées de  $\delta^{13}C$  auraient été atteintes à travers la consommation d'animaux déjà enrichis en  $^{13}C$ . La présence d'os de léporidés dans la cavité stomacale de plusieurs de ces carnivores retrouvés à Teotihuacan confirme cette hypothèse (Sugiyama et al. 2015).

## Conclusion

Les données présentées dans cette revue mettent en évidence la diversité des comportements alimentaires exprimés par les animaux en Mésoamérique. Le grand nombre d'individus comparés ici permet d'identifier des tendances à rapprocher de l'écologie et de l'éthologie des différentes espèces. Les hauts niveaux de  $\delta^{13}C$  correspondent certainement à une gestion anthropique tandis que les niveaux les plus bas de  $\delta^{13}C$  sont typiques des animaux sauvages ou d'élevage très extensif. La plupart des taxons examinés ici montrent toutefois des variations qui suggèrent différents degrés d'intervention humaine. Cette observation souligne la diversité des pratiques anthropiques et la définition complexe de la gestion des animaux en Mésoamérique. D'une manière générale, les résultats synthétisés dans cet article montrent la nécessité de poursuivre et d'étendre l'analyse des isotopes stables des os animaux afin de mieux comprendre les nuances de la relation Homme-animale au cours du temps.

## Remerciements

Ce projet a été financé par une subvention postdoctorale de la Fondation Fyssen et accueilli par l'équipe BioArCh, au sein du département d'Archéologie de l'université de York, entre novembre 2016 et août 2017. Je remercie Camilla Speller, Michelle Alexander et tous les membres de BioArCh pour leur soutien et les discussions fructueuses sur la domestication et les isotopes stables. Un grand merci également à Eleanor Green pour la révision de la version anglaise de cet article.

## Bibliography

- Alvard, Michel S., Lawrence Kuznar. 2001. "Deferred harvest: the transition from hunting to animal husbandry." *American Anthropologist* 103 (2) : 295-311.
- Corona-Manrique, Eduardo. 2013. "Birds of the pre-Hispanic domestic spheres of Central Mexico." In *The Archaeology of Mesoamerican Animals*, edited by Christopher M. Götz and Kitty F. Emery, 81-94. Atlanta: Lockwood Press.
- DeNiro, Michael J., Samuel Epstein. 1978. "Influence of diet on the distribution of Carbon isotopes in animals." *Geochimica et Cosmochimica Acta* 42: 495-506.
- DeNiro, Michael J., Samuel Epstein. 1981. "Influence of diet on the distribution of Nitrogen isotopes in animals." *Geochimica et Cosmochimica Acta* 45 (3): 341-51.
- Descola, Philippe. 2004. "Le sauvage et le domestique." *Communications* 76: 17-39.
- Diamond, Jared. 2002. "Evolution, consequences and future of plant and animal domestication." *Nature* 418: 700-707.
- Erikson, Philippe. 1987. "De l'appropriation à l'approvisionnement: chasse, alliance et familiarisation en Amazonie amérindienne." *Technique & Culture* 9.
- Gerry, John P. 1997. "Bone isotope ratios and their bearing on elite privilege among the Classic Maya." *Geoarchaeology: An International Journal* 12 (1) : 41-69.
- Götz, Christopher M. 2008. "Coastal and inland patterns of faunal exploitation in the Prehispanic Northern Maya Lowlands." *Quaternary International* 191 (1): 154-69.
- Hémond, Aline. 1996. "Pratiques cynégétiques et nouveaux discours écologiques chez les Nahuas du Balsas (Mexique)." *Journal*

*D'agriculture Traditionnelle et de Botanique Appliquée*, 269-88.

- Jacome H., Carlos A. 2012. "El Tropol, un sitio arqueológico del Clásico en el Occidente mesoamericano." *Thèse de Doctorat en Anthropologie, Département d'Anthropologie, Faculté Des Arts et Sciences*. Université de Montréal.

- Katz, Esther. 2006. "Statut de la chasse et consommation du petit gibier chez les paysans mixtèques du Mexique. approche diachronique." In *La Chasse. Pratiques Sociales et Symboliques*, edited by Isabelle Sidera, Emmanuelle Vila, and Philippe Erikson, 181-92. Paris: De Brocard.

- Kellner, Corinna M, Margaret Schoeninger. 2007. "A simple Carbon isotope model for reconstructing prehistoric human diet." *American Journal of Physical Anthropology* 133: 1112-27.

- Kohn, M. J. 2010. "Carbon isotope compositions of terrestrial C<sub>3</sub> plants as indicators of (paleo)ecology and (paleo)climate." *Proceedings of the National Academy of Sciences* 107 (46): 19691-95.

- Leonard, Jennifer A., Robert A. Wayne, Jane Wheeler, Raúl Valadez Azúa, Sonia Guillén, Carles Vilá. 2002. "Ancient DNA evidence for Old World origin of New World dogs." *Science* 298: 1613-16.

- Linares, Olga F. 1976. "'Garden Hunting' in the American Tropics." *Human Ecology* 4 (4): 331-49.

- López Luján, Leonardo, Ximena Chávez Balcera, Belem Zuñiga-Arellano, Alejandra Aguirre Molina, Norma Valentín. 2012. "Un portal al inframundo. Ofrendas de animales sepultadas al pie del Templo Mayor de Tenochtitlan." *Estudios de Cultura Náhuatl* 44: 9-40.

- Manin, Aurélie, Eduardo Corona-Manrique, Michelle Alexander, Abigail Craig, Erin Kennedy Thornton, Dongya Y Yang, Michael Richards, Camilla F Speller. 2018. "Diversity of Management Strategies in Mesoamerican Turkeys: Archaeological, Isotopic and Genetic Evidence." *Royal Society Open Science* 4: 171613.

- Manin, Aurélie, Christine Lefèvre. 2016. "The use of animals in Northern Mesoamerica, between the Classic and the Conquest (200-1521 AD). An attempt at regional synthesis on Central Mexico." *Anthropozoologica* 51 (2): 127-47.

- Morales Puente, Pedro, Edith Cienfuegos Alvarado, Linda R Manzanilla Naim, Francisco

Javier Otero Trujano. 2012. "Estudio de la paleodieta empleando isótopos estables de los elementos Carbono, Oxígeno y Nitrógeno en restos humanos y fauna encontrados en el barrio de Teopancazco, Teotihuacan." In *Estudios Arqueométricos Del Centro de Barrio de Teopancazco En Teotihuacan*, edited by Linda R Manzanilla Naim, 347-423. México: Coordinación de la Investigación Científica, Coordinación de Humanidades, Universidad Autónoma de México.

- Nicholson, H B. 1955. "Montezuma's Zoo." *Pacific Discovery* 8: 3-17.

- Olivier, Guilhem. 2015. *Caceria, sacrificio y poder en Mesoamérica. Tras las huellas de Mixcoatl, "Serpiente de Nube."* Mexico D.F.: Fondo de Cultura Económica, Universidad Nacional Autónoma de México, Fideicomiso Felipe Teixidor y Montserrat Alfau de Teixidor, Centre d'Etudes Mexicaines et Centraméricaines.

- Santos-Fita, Didac, Eduardo J. Naranjo Piñera, Eduardo Bello Baltazar, Erin I. Estrada Lugo, Ramon Mariaca Méndez. 2013. "La milpa comedero-trampa como una estrategia de caceria tradicional Maya." *Estudios de Cultura Maya* 42: 87-118.

- Somerville, Andrew D., Nawa Sugiyama, Linda R. Manzanilla, Margaret J. Schoeninger. 2017. "Leporid management and specialized food production at Teotihuacan: stable isotope data from cottontail and jackrabbit bone collagen." *Journal of Archaeological and Anthropological Science* 9 (1): 83-97.

- Sugiyama, Nawa, Andrew D. Somerville, Margaret J. Schoeninger. 2015. "Stable isotopes and zooarchaeology at Teotihuacan, Mexico reveal earliest evidence of wild carnivore management in Mesoamerica." *PLOS ONE* 10 (9).

- Sugiyama, Nawa, Raúl Valadez Azúa, Gilberto Pérez Roldán, Bernardo Rodríguez Galicia, Fabiola Torres. 2013. "Animal management, preparation and sacrifice: reconstructing Burial 6 at the Moon Pyramid, Teotihuacan, México." *Anthropozoologica* 48 (2): 467-85.

- Sugiyama, Nawa, Raúl Valadez Azúa, Bernardo Rodríguez Galicia. 2017. "Faunal acquisition, maintenance and consumption: how the Teotihuacanos got their meat." *Journal of Archaeological and Anthropological Science* 9 (1): 61-81.

- Szpak, Paul. 2014. "Complexities of Nitrogen isotope biogeochemistry in plant-soil

systems: implications for the study of ancient agricultural and animal management practices.” *Frontiers in Plant Science* 5 (June): 1-19.

- Szuter, Christine R. 1991. “Hunting by Hohokam desert farmers.” *Kiva* 56 (3): 277-91.

- Thornton, Erin Kennedy, Kitty F. Emery, Camilla F. Speller. 2016. “Ancient Maya turkey husbandry: testing theories through stable isotopes analysis.” *Journal of Archaeological Science: Reports* 10: 584-595.

- Tieszen, Larry L., Tim Fagre. 1993. “Carbon isotopic variability in modern and archaeological maize.” *Journal of Archaeological Science* 20: 25-40.

- Van der Merwe, Nikolaas J., Ernesto Medina. 1991. “The canopy effect, Carbon isotope ratios and foodwebs in Amazonia.” *Journal of Archaeological Science* 18: 249-59.

- Van der Merwe, Nikolaas J., Robert H. Tykot, Norman Hammond, Kim Oakberg. 2000. “Diet and animal husbandry in the Preclassic Maya at Cuello, Belize: isotopic and zooarchaeological Evidence.” In *Biogeochemical Approaches to Paleodietary Analysis*, edited by Stanley H. Ambrose and Katzenberg, 23-38. New York : Kluwer Academic Plenum Publishers.

- Vigne, Jean-Denis. 2011. “The origins of animal domestication and husbandry: a major change in the history of humanity and the biosphere.” *Comptes Rendus Biologies* 334: 171-81.

- Warinner, Christina, Nelly Robles Garcia, Noreen Tuross. 2013. “Maize, beans and the floral isotopic diversity of Highland Oaxaca, Mexico.” *Journal of Archaeological Science* 40 (2): 868-73.

- White, Christine D. 2004. “Stable isotopes and the human-animal interface in Maya biosocial and environmental systems.” *Archaeofauna* 13: 183-98.

- White, Christine D., Mary E.D. Pohl, Henry P. Schwarcz, Fred J. Longstaffe. 2001. “Isotopic evidence for Maya patterns of deer and dog use at Preclassic Colha.” *Journal of Archaeological Science* 28 (1): 89-107.

- White, Christine D., Henry P. Schwarcz. 1989. “Ancient Maya Diet: as inferred from isotopic and elemental analysis of human bone.” *Journal of Archaeological Science* 16 (5): 451-74.

- White, Christine D., Paul F. Healy, Henry P. Schwarcz. 1993. “Intensive agriculture, social

status and Maya diet at Pacbitun, Belize.” *Journal of Anthropological Research* 49 (4): 347-75.

- White, Christine D., Henry P. Schwarcz, Mary D. Pohl, Fred J. Longstaffe. 2004. “Feast, Field and Forest.” In *Mayan Zooarchaeology: New Directions in Method and Theory*, edited by Kitty F. Emery et al., 141-58. Costen Institute of Archaeology Press.

- Zeder, Melinda A. 2012. “Pathways to animal domestication.” In *Biodiversity in Agriculture: Domestication, Evolution, and Sustainability*, edited by Paul Gepts, Thomas R. Famula, Robert L. Bettinger, Stephen B. Brush, Ardeshir B. Damania, Patrick E. McGuire, Calvin O. Qualset, 227-59. Cambridge University Press.

- Zeder, Melinda A. 2015. “Core Questions in Domestication Research.” *Proceedings of the National Academy of Sciences* 112 (11): 3191-98.

- Zeder, Melinda A., Eve Emshwiller, Bruce D. Smith, Daniel G. Bradley. 2006. “Documenting Domestication: The Intersection of Genetics and Archaeology.” *Trends in Genetics* 22 (3): 139-55.

## Introduction

The domestication of animals is often seen as significant step in human evolution and cultural construction, as it would have acted as a buffer against harsh environmental conditions and a method for resource conservation, enabling the growth of societies (Alvard and Kuznar 2001; Zeder et al. 2006). Domestication is a dynamic process based on long-term mutualistic relationships between cultural groups and their environment, often resulting in the modern domestic animals (Vigne 2011; Zeder 2015).

It is commonly accepted that few animals were domesticated in pre-contact America: two camelids (the llama, *Llama glama*, and the alpaca, *Vicugna pacos*) and the Guinea pig (*Cavia porcellus*) in the Andean region, the Muscovy duck (*Cairina moschata*) in South and Central America, and the turkey (*Meleagris gallopavo*) in North America. The dog is also present in pre-contact archaeological contexts, but it is thought that domestic dogs were introduced from Eurasia (Leonard et al. 2002). With only three locally domesticated mammals and two domestic birds, the American continent shows a deficit in animal domestication with limited dispersion between

regions, a stark contrast of the situation observed in Eurasia (Diamond 2002).

However, the mere definition of domesticated in American cultures warrants discussion. Ethnographical and ecological investigations, focusing on landscape perception for different non-pastoral cultural groups, gives us an insight of the multiplicity of behaviours that might have existed. In particular, the opposition we use today between domestic and wild animals is the product of an Occidental perception born in the Roman Empire, at the beginning of our era (Descola 2004). But what is a “wild” animal for a culture that does not identify wilderness?

This paper aims to clarify the definition of domestic animals in Mesoamerica, highlighting the different aspects of human-animal interactions according to historic and ethnographic data. There are many different ways of transferring these concepts to the archaeozoological record (sex and age distribution, paleopathology, palaeodiet, population genetic structure). Here I use published analyses of carbon and nitrogen stable isotope values from bone collagen to illustrate varying degrees of animal management in Mesoamerica.

### Questioning animal domestication in Mesoamerica

Following the common definition of domestication (i.e., animals whose reproduction is fully controlled by humans), only two domesticated were present in Mesoamerica until the Spanish conquest: the dog and the turkey. However, no Mesoamerican society employs a subsistence strategy based solely on these two species, instead they also involve a range of ‘wild’ animals used for domestic, funerary or ritual purposes (e.g. Götz 2008; Manin and Lefèvre 2016; Sugiyama et al. 2017). These observations lead us to consider the different ways animals were perceived and it seems likely Native American groups were not limited to a domestic / wild dichotomy.

#### Garden hunting or the cultivation of ‘wild’ animals

Ethnographic observations of indigenous Mesoamerican populations enable a distinction between a domestic sphere and a wilder one, the *monte*. This is more than a spatial difference between a cultivated landscape and a wild one; animals in the domestic sphere are treated differently to those in the *monte*. Indeed, according to ethnographic and historic observations, animals

in the *monte* are under the protection of an animal guardian (Olivier 2015). Before killing any of the *monte* animals, hunters, exclusively males, must ask the animal guardian for permission by performing a series of rituals. These rites have been seen as a form of resource conservation to ensure game regeneration (Alvard and Kuznar 2001).

On the contrary, any individual (including women and children) in the community is permitted to hunt animals in the domestic area, especially to protect the crops (Hémond 1996; Katz 2006). Indeed, the proportion of commensal species is increased by the anthropic modification of the landscape (Linares 1976; Szuter 1991). In the Maya region, some groups deliberately take advantage of this commensal nature by cultivating specific fields in order to attract them and make an easy catch (Santos-Fita et al. 2013). The adoption of such methods has been considered as an initiation for the domestication of some species, following the so-called commensal pathway (Zeder 2012). This loosely constrained management may have also persisted in an activity sometimes compared to husbandry: garden hunting (Linares 1976). Here, agricultural works and the “harvest” of animals are associated in a technical system comparable to other agro-pastoral activities recognised in the Old World.

#### Captive animals and pet-keeping

When they enter the capital of the Aztec Empire in 1519, the Spanish discovered with astonishment several collections of captive animals (Nicholson 1955). Numerous ethnographic records also mention the presence of tamed animals, birds in particular, in early colonial Mesoamerican villages (Corona-Manrique 2013). Rather than maintaining a population under control to ensure its reproduction (husbandry), captive animals are isolated individuals that are removed from their natural environment, often when still young. This practice is well known in the Amazonian forest, and described as pet-keeping. In societies that do not present other forms of animal management, this activity would be a corollary to hunting (Erikson 1987). However, while Amazonian pets are tightly integrated within their keeper’s family, the testimonies we have for captive animals in Mesoamerica are often more institutionalised suggesting also a strong political dimension to pet-keeping (e.g. Sugiyama et al. 2015).

### Transposition to the archaeological record

Ethnographic and historic records thus show certain richness in human-animal relationships in Mesoamerica, expressing a diversity of activities. These activities reflect different aspects of social organisation whose identification in the archaeological record would be essential to strengthen our understanding of past economies. However, there are several caveats to this transposition. While animal acquisition is analysed through the taxonomic list of animal remains discovered at a site, the same species can be targeted either by hunting or garden hunting (e.g. the white-tailed deer, Manin and Lefèvre 2016). Some authors have successfully identified pens or specific pathologies consistent with captivity (Sugiyama et al. 2013; López Luján et al. 2012), but these discoveries are exceptional and might hide the real extent of these practices. In

recent decades, stable isotope analysis has proved to be a valuable way to understand human-animal relationships (White 2004). Hereafter, I present the main concepts underlying the use of carbon (C) and nitrogen (N) stable isotopes in the identification of animal management. Then, I review the identification of husbandry, garden-hunting and captive “wild” animals in the archaeological record using a set of published data from 21 Mesoamerican sites (**Figure 1**).

### Stable isotopes of carbon and nitrogen, and animal management in Mesoamerica

Because the carbon ( $\delta^{13}\text{C}$ ) and nitrogen ( $\delta^{15}\text{N}$ ) isotopic ratios of animal tissues reflect those of the food those animals consumed (DeNiro and Epstein 1981; DeNiro and Epstein 1978), these proxies have often been used for palaeodietary reconstruction.



**Figure 1 – Location of the Mesoamerican sites compared in this study.** 1: Vista Hermosa; 2: Malpais Prieto; 3: El Tropol; 4: Xochicalco; 5: Ixtapaluca; 6: Tlaltenco; 7: Teotihuacan; 8: Santa Ana Teloxtoc; 9: Dzibilchaltun; 10: Champoton; 11: Calakmul; 12: Cuello; 13: Colha; 14: El Mirador; 15: Lamanai; 16: La Joyanca; 17: Tikal; 18: Pacibtun; 19: Tipu; 20: Lagartero; 21: Copan (data from Gerry 1997; Jacome 2012; Manin et al. 2017; Morales Puente et al. 2012; Somerville et al. 2017; Sugiyama et al. 2015; Thornton et al. 2016; van der Merwe et al. 2000; White and Schwarcz 1989; White et al. 1993; White et al. 2001; White et al. 2004).

In terrestrial herbivores, carbon isotope ratios primarily reflect the type of plants that were consumed ( $C_3$ , CAM and  $C_4$ ), based on differences in photosynthetic pathways. While  $C_3$  plants (typically trees and shrubs) have the lowest  $\delta^{13}C$  values (ca. -27 ‰, Kohn 2010),  $C_4$  (maize, amaranth, and other tropical wild grass) and CAM (cacti, agave) plants display higher values (ca. -13.5 ‰, Warinner et al. 2013). Moreover, forest cover induces depletion in  $^{13}C$  due to the canopy effect; the same plants in open environments will tend to have higher values (up to 2.5 ‰ higher, van der Merwe and Medina 1991). Therefore animals eating in forests will have the lowest  $\delta^{13}C$  values, while animals eating in disturbed open environments will tend to have higher  $\delta^{13}C$  values. Finally, the main crop cultivated by the Mesoamerican populations is maize, a  $C_4$  tropical grass with particularly high values of  $\delta^{13}C$  (ca. -9 ‰, Tieszen and Fagre 1993). As the primary food resource for humans, the diet of captive animals is also thought to have been mainly comprised of maize, whether through direct feeding or via scavenging human food waste. Therefore captive animals would present the highest  $\delta^{13}C$  values. These isotopic ratios are transmitted along the food chain without significant fractionation: thus, carnivorous animals will fix in their tissues the “ $C_3$ ” or “ $C_4$ /CAM” signature of the herbivores they consumed.

Experimental feeding of animals has shown that  $\delta^{13}C$  of bone collagen mostly reflects the composition of the proteins ingested with an offset of ca. 5 ‰ (Kellner and Schoeninger 2007). According to the mean and standard deviation of  $\delta^{13}C$  in  $C_3$  and  $C_4$ /CAM plants from Mesoamerica<sup>2</sup> (Warinner et al. 2013), individuals only fed on  $C_3$  proteins are expected to display  $\delta^{13}C$  values of  $-21.1 \text{ ‰} \pm 2.13$  while individuals exclusively fed on  $C_4$  or CAM proteins are ought to present  $\delta^{13}C$  values of  $-7.0 \text{ ‰} \pm 2.26$ . Intermediate values ( $-19.0 \text{ ‰}$  to  $-9.2 \text{ ‰}$ ) are expected in animals with a mixed feeding ecology.

On the other side, nitrogen isotope ratios in plants are strongly influenced by soil composition, as well as precipitations and temperature. Agricultural practices, and soil manuring in par-

ticular, can significantly increase the plants  $\delta^{15}N$  values (Szpak 2014). Levels of  $\delta^{15}N$  in animal tissues are primarily influenced by the trophic level of the consumers’ food as they become regularly enriched in  $^{15}N$  each step up the food chain. Thus, animals fed on cultivated crops would tend to display higher  $\delta^{15}N$  values than wild animals from the same trophic level. However, nitrogen isotopic ratios in animal tissues can also increase with confinement, dietary stress and malnutrition, making it a parameter more difficult to assess than carbon isotopic ratios.

Therefore, according to the distribution of  $\delta^{13}C$  values in the Mesoamerican environment, we are able to predict the degree of commensalism and human intervention in different terrestrial species. Nitrogen isotopic ratios would provide a complementary vision, albeit  $\delta^{15}N$  values must be considered with care.

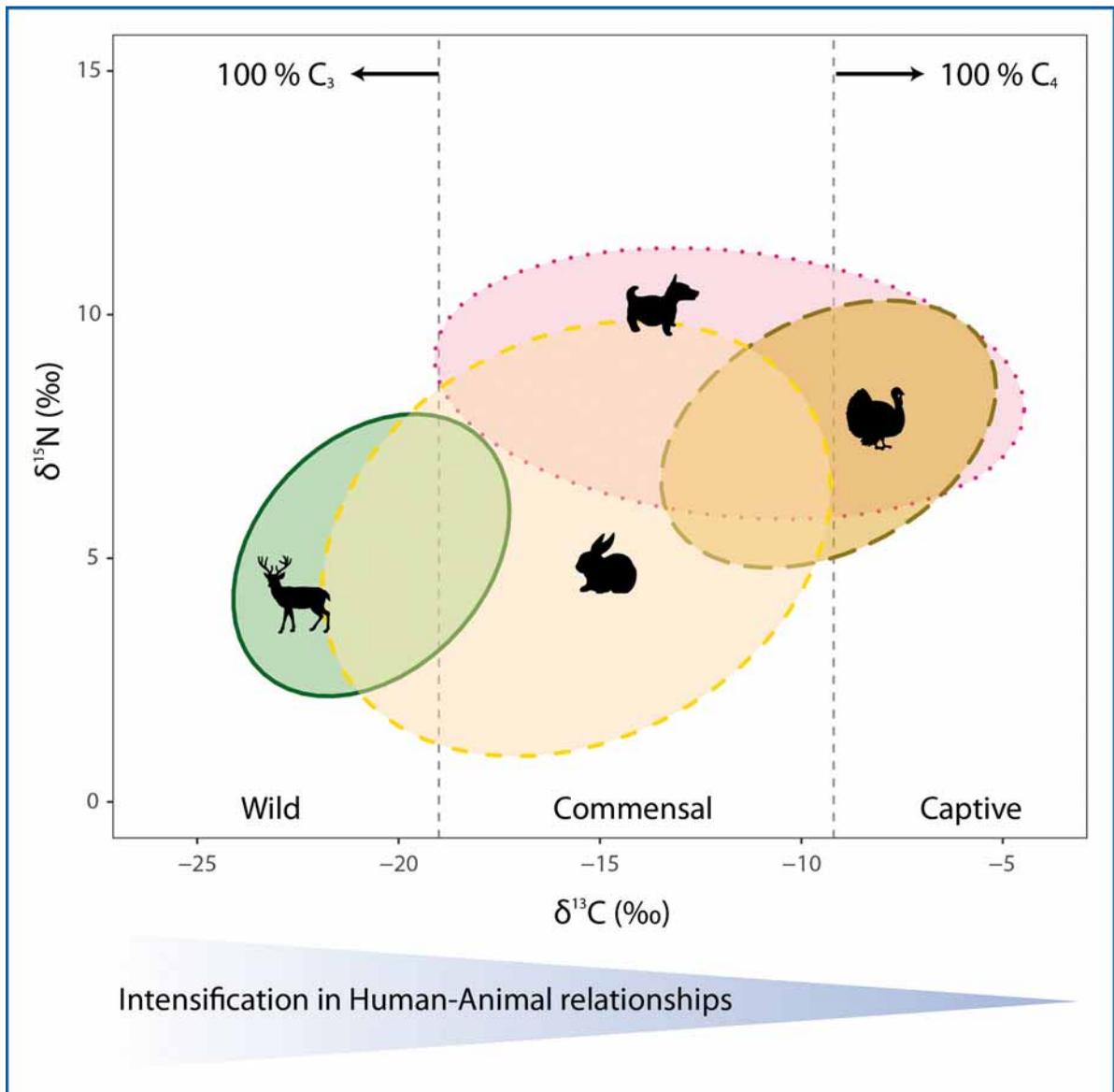
### Testing the model against Mesoamerican archaeological samples

Using an extensive literature encompassing a total of 362 individuals from various terrestrial species found in 21 different Mesoamerican sites ranging from the Early-Middle Preclassic (1000 – 600 BCE) to the Late Postclassic (1350 – 1521 CE), I tested the reliability of this model. Here, I present the main results of this assessment.

The overall repartition of the data shows a moderate but significant positive correlation between carbon and nitrogen isotopic ratios ( $r = 0.50$ ,  $p < 0.001$ ), animals with higher  $\delta^{13}C$  also presenting higher  $\delta^{15}N$  values. This correlation is weakest, but still notable, between modern wild  $C_3$  plants and domestic CAM/ $C_4$  plants ( $r = 0.41$ ,  $p < 0.001$ ; data from Warinner et al. 2013). Thus, the increase of  $\delta^{15}N$  in animals could represent a shift from a diet based on  $C_3$  wild plants to domestic  $C_4$ /CAM plants. This trend is particularly visible among carnivores (felids, eagles and probable wolves) and turkeys, less prominent among obligate herbivores (leporids and artiodactyls), and not consistent among dogs and ocellated turkeys. This heterogeneity underlines the complexity of using nitrogen ratios to understand the management of animals in Mesoamerica.

Different trends in the distribution of  $\delta^{13}C$  values can be observed depending on the group of animals. In particular, the artiodactyls (white-

<sup>2</sup> Modern values of  $\delta^{13}C$  have been corrected of 1.5 ‰ to reflect the pre-industrial values of atmospheric  $\delta^{13}C$ .



**Figure 2 – Distribution of carbon and nitrogen isotopic ratios among artiodactyl, leporid, turkey and dog. Ellipses represent 0.95 confidence interval.**

tailed deer, mazama and peccaries) display a typical wild diet, while the leporids are clearly commensal animals and the turkey isotopic values suggest a mixed diet of commensal to captive feeding (Figure 2).

However, some individuals are clearly over the limits of the main distribution. In the Maya region some deer and peccary present values of  $\delta^{13}\text{C}$  exceeding -15 ‰ which indicates the regular consumption of maize. Relying on the presence of

deer and peccary in ceremonial deposits, White (2004) hypothesized that these animals may have been tamed to partake in specific rituals. Alternatively, they could also represent animals which were the targets for garden hunting as they would frequent the maize fields to feed.

The wild turkey (*Meleagris gallopavo*) is often seen as an animal controlled by husbandry practise, and indeed, most of the individuals display a diet strongly comprised of  $\text{C}_4/\text{CAM}$  plants. Some

turkey individuals present lower  $\delta^{13}\text{C}$  values consistent with a more mixed diet, in particular in central Mexico. This demonstrates a diverse range of management practices, from free range or garden-hunted birds to intensively reared ones (Manin et al. 2018). The ocellated turkey (*Meleagris ocellata*) is a close

relative, only present in the Yucatán peninsula. These birds present values consistent with a  $\text{C}_3$  to mixed diet, indicating that many of them would have grazed in the cultivated fields and became the targets of garden hunting (Thornton, Emery, and Speller 2016).

The dogs present a particularly wide variability in  $\delta^{13}\text{C}$  values, with individuals ranging from a  $\text{C}_3$ -based diet to a  $\text{C}_4/\text{CAM}$ -based diet. This variability has been attributed to a continuum between scavenging animals and penned ones. White (2004) in particular, emphasizes the relationship between dog provisioning and ritual activities, underlining the recurrent association between  $\text{C}_4/\text{CAM}$ -fed dogs and ceremonial contexts. However, the compilation of data from different parts of Mesoamerica suggests that the dogs from the Maya area show more variability in their feeding patterns than the dogs in Central and Western Mexico. Dogs from Central and Western Mexico display higher  $\delta^{13}\text{C}$  values consistent with the consumption of human food scraps, probably rich in maize. Finally, the analysis of theoretically wild carnivores (puma, wolf and golden eagles) indicates a similar variability, showing a gradient of values which characterize both wild and captive animals. In these cases, the high levels of  $\delta^{13}\text{C}$  would have been reached by

the consumption of animals already enriched in  $^{13}\text{C}$ . The presence of leporid bones in the stomach cavity of several carnivores from Teotihuacan confirms this assumption (Sugiyama et al. 2015).

**“the artiodactyls (white-tailed deer, mazama and peccaries) display a typical wild diet, while the leporids are clearly commensal animals and the turkey isotopic values suggest a mixed diet of commensal to captive feeding”**

### Conclusion

The data presented in this review reveal the diversity of feeding practices expressed by

animals in Mesoamerica. The large number of individuals compared here allows the identification of trends related to the ecology and ethology of the different species. High levels of  $\delta^{13}\text{C}$  are certainly associated with human management while low levels of  $\delta^{13}\text{C}$  are typical of free-range or wild animals. However, most of the taxa examined here show inter-individual variations consistent with varying degrees of human intervention. This observation highlights the diversity of human practices and the complex definition of animal management in Mesoamerica. The findings summarised in this paper call for an increased use of stable isotope analyses on animal bones to strengthen our understanding of past human-animal relationship.

### Acknowledgments

This project has been funded by a postdoctoral subvention of the Fyssen Foundation and hosted by the BioArCh team, department of Archaeology, University of York, between November 2016 and August 2017. I am grateful to Camilla Speller, Michelle Alexander and all the BioArCh team for supporting this project and for engaging discussions on animal domestication and stable isotopes. Thanks to Eleanor Green for reviewing the English version of this paper.

# **Alimentation, mobilité, modes de vie des groupes humains au cours de la Préhistoire récente : approche anthropologique et multi-proxy**

**Alessandra VARALLI**

*Chercheuse post-doctorante au Laboratoire d'archéologie préhistorique et anthropologie, Département F.-A. Forel des Sciences de l'environnement et de l'eau, Université de Genève, Suisse*

## **Résumé**

Les études archéologiques montrent de plus en plus que l'âge du Bronze en Europe a été une période très dynamique, mais plusieurs aspects concernant les comportements humains restent à éclaircir, comme la diffusion des nouvelles pratiques agricoles, les changements dans la gestion des ressources locales ainsi que l'apparition de nouveaux réseaux d'échanges. Cette recherche, à travers une approche multi-proxy et multi-isotopique se propose d'étudier les modifications des habitudes alimentaires et la mobilité des individus en Suisse occidentale, une région au carrefour de l'Europe. Les dents et les os humains ont été analysés en association avec des restes d'animaux terrestres et aquatiques ainsi que des plantes cultivées. Au niveau des stratégies agricoles, les analyses isotopiques réalisées sur les restes carpologiques semblent suggérer une augmentation de la fertilisation du sol au cours de l'âge du Bronze. L'ensemble des résultats des animaux et des humains indiquent une alimentation à base de ressources terrestres pour les communautés considérées, néanmoins, on peut identifier un changement de choix alimentaires chez les individus du Bronze Final indiquant la consommation de nouvelles céréales, comme le millet, par rapport aux périodes précédentes. Au sujet de la mobilité, les analyses du soufre témoignent de l'absence de mobilité relative à l'exception de quelques individus isolés.

## **Mots-Clés**

Suisse occidentale, âge du Bronze, comportements alimentaires, stratégies de subsistance, pratiques agricoles, dynamiques de peuplement

# **Food and society. An anthropological and multi-proxy approach to reconstructing lifestyle, diet and mobility in late prehistory**

## **Abstract**

Increasing archaeological evidence suggests that the Bronze Age in Europe was a very dynamic period, but several aspects concerning human behaviour must be clarified, such as the spread of new agricultural practices, changes in the management of local resources as well as the emergence of new networks of exchanges. This research, through a multi-proxy and multi-isotopic approach, aims to study changes in dietary habits and mobility of individuals in Western Switzerland, a region at the crossroads of Europe. Human teeth and bones were analysed in association with terrestrial and aquatic animals and crop remains. Concerning agricultural strategies, isotopic analyses carried out on carpological remains seem to suggest an increase in soil fertilization during the Bronze Age. The animal and human results indicate a diet based on terrestrial resources for all the communities considered, nevertheless, we can identify a change in human food choices during the Final Bronze age due to the consumption of new cereals, such as millet, compared to previous periods. Regarding mobility, sulphur analyses show that the human groups are locals, except for a few isolated individuals.

## **Keywords**

Western Switzerland, Bronze Age, dietary pattern, subsistence strategies, agricultural practices, human mobility

## Introduction et état de l'art

**D**epuis le début du Néolithique (5500 av. J.-C.), les communautés humaines du sud de l'Europe transforment progressivement leur mode de vie suite au processus de sédentarisation, étroitement lié au développement de l'agriculture et aux activités pastorales. Si cette période est relativement bien connue au travers d'études multidisciplinaires, les âges des Métaux, et en particulier l'âge du Bronze (2200-800 av. J.-C.), phase de transition entre ces premiers groupes agropastoraux et les premières sociétés proto-urbaines, ont rarement été considérés dans des études globales prenant en compte plusieurs aspects de la vie de l'homme.

La reconstruction des modes de vie et des pratiques de subsistance des communautés préhistoriques ont toujours représenté un grand challenge car le biais de la conservation des restes archéologiques et organiques (e.g. restes botaniques, zoologiques, humains) constitue une limite pour une investigation approfondie. L'étude des modalités de subsistances des communautés préhistoriques représente un véritable accès privilégié pour la compréhension des dynamiques sociales et économiques qui sont la base des sociétés modernes.

L'âge du Bronze, au cours duquel émerge l'industrie métallurgique, voit le développement de nouvelles formes de vie sociale. C'est seulement à partir de cette période que l'on note une remarquable phase de développement, avec une intensification des relations au niveau local et régional, accompagnée de l'augmentation progressive des réseaux d'échanges au niveau européen (David-Elbiali, 2017). La position stratégique de la Suisse pour les échanges entre l'Europe centrale - région du Danube -, et l'Europe méridionale - implique un mélange entre les traditions locales et les influences venant des sociétés alentours. Cette tendance se reflète à la fois dans les objets de « prestige », ainsi

que dans les outils de différents domaines, en lien direct avec la vie quotidienne, qui nous informent sur les changements des modes de vie, des traditions et des systèmes socio-économiques (David-Elbiali et al., 2006). En effet, dans ce contexte, un pays au carrefour entre le nord et le sud des Alpes, comme la Suisse, constitue un observatoire exceptionnel pour la reconstruction des régimes alimentaires, des pratiques de subsistance et des phénomènes de mobilité des communautés de l'âge du Bronze. Une vraie révolution s'enregistre au niveau des stratégies économiques étant donné que les activités anthropiques commencent à impacter fortement l'environnement. Même si l'essentiel des communautés montrent une économie de subsistance autosuffisante et autarcique reposant sur l'agriculture, l'élevage et la récolte de plantes sauvages, à partir de cette période, de nouveaux végétaux commencent à être cultivés et de nouvelles techniques de production se mettent en place (e.g. Castella et al., 2012). En effet,

on observe une activité agricole de plus en plus intense et « rationalisée ».

**“L'étude des modalités de subsistances des communautés préhistoriques représente un véritable accès privilégié pour la compréhension des dynamiques sociales et économiques qui sont la base des sociétés modernes.”**

La variabilité qui apparaît à l'issue des premières études biochimiques sur l'âge du Bronze

dans le sud de l'Europe (e.g. Tafuri et al., 2009 ; Varalli, 2015) et la question de la culture et la consommation de nouveaux items végétaux, à partir du Bronze moyen (plantes C<sub>4</sub>, type millet) dans ces régions, sont à l'origine de cette recherche. La conservation exceptionnelle des restes ostéologiques humains et animaux et des artefacts botaniques de la Suisse occidentale et des pays limitrophes permet la mise en place d'un corpus d'étude pertinent. De plus, les cantons de Vaud et Valais sont bien documentés d'un point de vue archéologique et anthropologique pour les périodes considérées, ce qui est un véritable atout pour répondre à ces problématiques. À travers ces nouvelles études nous apportons une contribution non négligeable à la compréhension des dynamiques de diffusion des nouvelles pratiques alimentaires et des traditions agricoles dans le but de clarifier les phénomènes de mobilités des individus pendant cette phase de tran-

sition entre la préhistoire et les premières sociétés « modernes ».

### Application de l'analyse des isotopes stables

L'analyse des isotopes stables ayant pour but la reconstruction des schémas alimentaires permet d'obtenir plusieurs informations au niveau de l'individu et de la population, mais également sur l'environnement où les communautés ont vécu. On obtient en particulier des renseignements sur l'écosystème et surtout la nature des milieux dans lesquels les individus ont acquis leurs ressources (e.g. terrestre/aquatique ; aride/tempéré ; plaine/sous-bois), la position dans la chaîne alimentaire des sujets analysés, les relations entre l'alimentation et les comportements socio-économiques et enfin sur la mobilité. De plus, cette approche consent d'apprécier la variabilité des comportements alimentaires au sein des groupes humains et de les mettre en relation avec les critères biologiques (âge, sexe, état sanitaire) et archéologiques (structure de la tombe, pratique funéraire, dépôt funéraire) permettant de déceler l'impact des facteurs sociaux et culturels sur les choix alimentaires des groupes humains.

Dans cette étude, multidisciplinaire, afin de considérer toute la chaîne trophique, on a réalisé pour chaque site des analyses des isotopes stables du carbone ( $\delta^{13}\text{C}$ ), de l'azote ( $\delta^{15}\text{N}$ ) et du soufre ( $\delta^{34}\text{S}$ ) des restes végétaux, animaux et humains. L'importance d'échantillonner les restes de nature différente vient d'abord du fait que l'on peut estimer avec précision les valeurs isotopiques des ressources locales qui étaient à disposition et parallèlement la possibilité de saisir la gestion du territoire d'une communauté bien ciblée. Les analyses des **restes végétaux** permettent la reconstruction du climat et l'identification des changements environnementaux pendant la période d'occupation humaine. Cette approche permet d'abord de définir les valeurs des plantes locales à partir desquelles il est possible de comprendre les comportements alimentaires humains et animaux, et surtout d'identifier des pratiques agricoles spécifiques comme l'utilisation du fumier (Bogaard et al., 2013 ; Fraser et al., 2011). Les analyses isotopiques des **animaux** locaux et contemporains de l'occupation humaine permettent de définir la variabilité isotopique locale pour un régime ali-

mentaire connu. Grâce aux espèces sauvages et domestiques, les différentes caractéristiques environnementales (altitude, milieu aride ou tempéré, fermé ou ouvert) sont considérées, mais aussi les pratiques d'élevage, qui peuvent fortement influencer les valeurs isotopiques des animaux domestiques. L'intégration des données isotopiques de la végétation locale avec celles de la faune permet d'évaluer la contribution des cultures aux régimes alimentaires animaux et humains. De plus, à partir des données sur les herbivores, on peut évaluer les valeurs isotopiques du fourrage dont ils se nourrissaient. On peut ainsi considérer que les mesures isotopiques estimées du fourrage des herbivores fournissent un « échantillonnage » de la végétation locale à laquelle par exemple les valeurs des graines des plantes cultivées peuvent être comparées (Fiorentino et al., 2014). Cette comparaison permet d'évaluer, de façon indirecte, des pratiques agricoles comme l'utilisation du fumier ou des systèmes d'irrigation mis en place pour les cultures examinées.

Les analyses sur les **restes anthropologiques** sont effectuées à l'échelle individuelle et populationnelle, afin de réaliser une étude à différents niveaux. En considérant différents tissus (os, dent), il est possible de tracer l'évolution des régimes alimentaires au cours de la vie d'un individu. En effet, les os et les dents ont des modèles de croissance différents (Hillson, 1996 ; Scheuer et Black, 2000), et ils fournissent des informations sur la petite enfance et l'enfance (dents), ainsi que sur la vie adulte (os). En comparant les résultats d'un individu avec les autres sujets de la communauté, on peut discuter des éventuelles relations avec les critères biologiques, archéologiques et chronologiques pour répondre à diverses questions concernant la mobilité et l'alimentation. Du fait de leur grande résistance face aux processus diagénétiques, les ossements et les dents sont des matériaux privilégiés pour les études isotopiques (**Fig. 1**). L'os est constitué d'une phase minérale, l'hydroxyapatite, et d'une phase organique, le collagène, qui sont formées à partir des ressources consommées (aliments, boissons). Le collagène représente la part protéique de l'alimentation et sa composition chimique reflète une moyenne des ressources ingérées au cours des dernières années de la vie d'un sujet (Hedges et al., 2007). Il est à noter que l'os se renouvelle en perma-

nence avec un taux différent selon l'âge, le sexe et l'état de santé. Selon la chaîne trophique, les ressources nutritives qui sont à la base de la chaîne alimentaire (e.g. végétaux) conditionnent les teneurs isotopiques de l'ensemble des maillons qui leurs succèdent. Entre deux maillons consécutifs de la chaîne trophique s'opère un enrichissement en isotope lourd ( $^{13}\text{C}$ ,  $^{15}\text{N}$ ,  $^{34}\text{S}$ ) estimé entre 0 et 1 pour le carbone, entre 3 et 5 pour l'azote et inférieur à 1 pour le soufre (DeNiro et Epstein, 1981 ; Minagawa et Wada, 1984 ; Nehlich, 2015 ; Schoeninger et DeNiro, 1984).

Les dents, quant à elles, ne se modifient pas une fois formées et les informations fournies seront relatives à la période de formation et de développement de celle-ci, en enregistrant donc des moments précis de la petite enfance et de l'enfance. Les analyses réalisées ont porté sur la couronne des deuxièmes molaires. Les analyses ont été effectuées sur l'émail, composé presque uniquement de matière minérale, qui est utilisé dans le cadre d'analyses portant sur les carbonates de la bioapatite et sur la dentine, qui est utilisée dans le cadre des analyses portant sur le collagène. En intégrant les résultats du collagène des os et de la dent, on peut donc élaborer un cadre détaillé sur plusieurs périodes de la vie de l'individu analysé.

L'analyse des ratios isotopiques du carbone ( $\delta^{13}\text{C}$ ) permet de discerner l'environnement dans lequel l'homme se procure ses ressources alimentaires (e.g. terrestre *vs* marin) et en particulier le type de végétaux consommés, de type  $\text{C}_3$ , typiques d'un environnement tempéré (orge, blé), ou de type  $\text{C}_4$ , typiques d'un environnement plutôt chaud et ouvert (millet, sorgho). L'analyse des ratios isotopiques de l'azote ( $\delta^{15}\text{N}$ ) révèle le niveau trophique au sein d'une chaîne alimentaire. En effet, les végétaux, se trouvant à la base de cette chaîne, présentent des  $\delta^{15}\text{N}$  plus faibles. Par conséquent, le  $\delta^{15}\text{N}$  des prédateurs est plus élevé que celui de leurs proies (DeNiro et Epstein, 1981 ; Schoeninger et DeNiro, 1984). Enfin, les études relatives aux ratios isotopiques du soufre ( $\delta^{34}\text{S}$ ) apportent des informations sur l'origine des ressources alimentaires consommées – si celles-ci proviennent d'un écosystème terrestre, marin ou d'eau douce – et peuvent témoigner de la mobilité des individus (Nehlich et al., 2010 ; Vika, 2009).

## Les sites archéologiques

Le site de **Collombey-Muraz, Barmaz (Valais)** se situe dans le Chablais valaisan, à environ 15 km de l'extrémité orientale du lac Léman. Le site est composé par les cimetières de Barmaz I et II et par les niveaux d'occupation de la colline du Refuge. La nécropole du Bronze ancien de Barmaz I (2200-1550 av. J.-C.), d'où proviennent les individus analysés, se compose de 15 sépultures individuelles en pleine terre (**Fig. 1**). Les analyses anthropologiques ont permis d'identifier 12 adultes des deux sexes ainsi que 2 enfants et 1 individu indéterminé. Le mobilier funéraire n'est présent que dans 7 sépultures et n'est pas particulièrement riche (e.g. épingles, des anneaux spiralées, des perles, un pendentif à double spirale, un poignard et une hache) ; aucune distinction sociale est évidente (Honegger, 1995).

Le cimetière de **Vufflens-la-Ville, En Sancy (Vaud)** a livré des sépultures du Bronze moyen (1550-1300 av. J.-C.), Bronze final et du 1<sup>er</sup> âge du Fer et se trouve sur une petite colline, dans la vallée de Venoge, à environ 9 km au nord-ouest de Lausanne. Il s'agit d'une terrasse de terre autour d'un monument de pierre, dit tumulus. Les 12 inhumés du Bronze moyen ont été retrouvés dans 6 tombes, constituées par des structures en fosse avec entourages et couvertures de pierres (Mariéthoz et David-Elbiali, 2005). Les sépultures sont individuelles, doubles et collectives et les individus sont de sexes et d'âges différents : l'analyse anthropologique a permis d'identifier 7 adultes, 2 adolescents et 3 enfants. La richesse du mobilier retrouvé, associé principalement aux sépultures féminines et composé de colliers parés de perles d'ambre, de coquillage et de dents perforées, a permis de considérer l'hypothèse que cette petite nécropole soit réservée à une élite locale (Mariéthoz et David-Elbiali, 2005).

Le site de **Tolochenaz (Vaud)**, daté du Bronze final (1050-800 av. J.-C.), se situe au nord du lac Léman, entre la commune de Tolochenaz et celle de Morgé. Ce site est constitué d'une nécropole qui se pose sur deux terrasses, **Le Boiron** découvert au début du XIX<sup>e</sup> siècle et **La Caroline**, dont la découverte la plus récente a été fouillée entre 2009 et 2011. Tolochenaz est un cimetière biritual où l'on distingue deux types de pratiques funéraires : l'inhumation, majoritairement en

cercueils monoxyles, et la crémation. Il contient plus de 40 tombes, dont les individus sont majoritairement adultes (Beeching, 1977). Pour cette étude nous avons considéré 10 individus de La Caroline et 5 de Le Boiron, dont 11 adultes de sexes différents et 4 enfants. Le mobilier associé aux sépultures est principalement représenté par des objets d'ornementation comme des épingles, des bracelets, des bagues, des perles et des rasoirs mais aussi des vases en céramique.

L'étude de la faune et des végétaux étant primordiale pour la reconstruction des régimes alimentaires, nous avons échantillonné, pour les différentes périodes, plusieurs espèces sauvages et domestiques, terrestres et aquatiques : *Ovis aries* et *Capra hircus* (n=8), *Bos taurus* (n=10), *Sus domesticus* (n=10), *Cervus elaphus* (n=2), *Esox lucius* (n=4) des mêmes sites ou de sites voisins. En ce qui concerne les restes végétaux, nous avons considéré différentes espèces de céréales comme l'orge vêtue (*Hordeum vulgare*), le blé amidonnier (*Triticum dicoccum*) et l'engrain (*Triticum monococcum*), les millets (*Panicum miliaceum*, *Setaria italica*), ainsi que des légumineuses comme la fève (*Vicia faba*) provenant du Chensur-Léman (Haute Savoie).

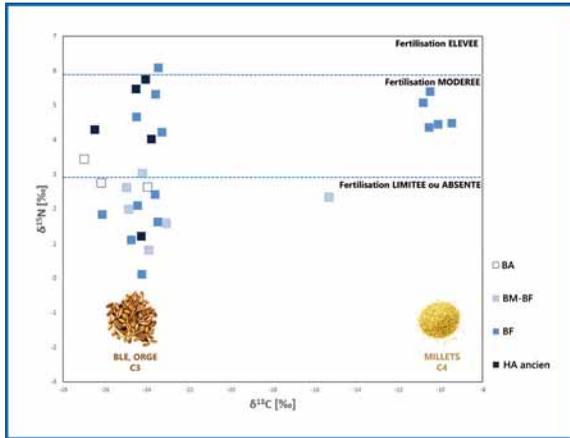
### Gestion du sol et stratégies de subsistance

Les recherches archéobotaniques font de plus en plus référence aux études expérimentales des systèmes agricoles traditionnels car la production agricole contrôlée permet de saisir la gestion



**Figure 1.** Restes humains de l'individu N5 de Collombey, Barmaz. Mandibule avant l'extraction de la deuxième molaire (M2) inférieure droite (fig. A) et portion supérieure de la diaphyse et épiphyse proximale de l'ulna gauche avant le prélèvement du fragment osseux (fig. B).

directe de l'homme sur les cultures. Bien qu'une grande variété de facteurs environnementaux naturels comme le climat, la disponibilité hydrique et la salinité influent sur les valeurs des plantes, sur la base des connaissances obtenues par les études expérimentales, de récentes recherches archéobotaniques ont mis en évidence l'influence des activités anthropiques, comme la fertilisation avec du fumier animal, sur la production agricole depuis le Néolithique (Bogaard et al., 2013). Les changements de ratios isotopiques de l'azote dans les sols et les plantes, permettent de tracer l'impact des activités anthropiques à différentes échelles, temporelles et spatiales. L'utilisation du fumier pour améliorer la fertilité des sols provoque un enrichissement en  $^{15}\text{N}$  des plantes cultivées, proportionnel à la durée et à l'intensité de la fumure. En général, des valeurs de  $\delta^{15}\text{N}$  inférieur à 3 ‰ reflètent l'absence de pratiques de fertilisation, des valeurs comprises entre 3 ‰ et 6 ‰ suggèrent un niveau intermédiaire de fertilité et au-delà de 6 ‰, on considère une utilisation intense et constante de fumiers (Fraser et al., 2011). Sur la base de ces intervalles, les résultats obtenus montrent, pour les phases terminales de l'âge du Bronze, à la fois une plus grande variabilité des valeurs de  $\delta^{15}\text{N}$  et un enrichissement en  $^{15}\text{N}$  par rapport aux périodes précédentes. Cela semble être le résultat d'une intensification de la fertilisation des sols et plus particulièrement pour le Bronze final (Fig. 2). De plus, le fait que tous les échantillons proviennent du même site nous permet de bien tracer le changement du signal isotopique au cours du temps, changement qui reflète principalement les modifications des pratiques agricoles humaines. Il est intéressant de remarquer que les légumineuses semblent également avoir été amendées. Ces plantes qui utilisent l'azote atmosphérique sont moins sensibles aux effets de l'utilisation du fumier et représentées principalement par les fèves (*Vicia faba*) dans cette étude, montrent des valeurs qui témoignent d'une activité humaine assez importante. Un élément supplémentaire pour la compréhension des stratégies agricoles et pastorales vient des valeurs des  $\delta^{15}\text{N}$  des herbivores sauvages et domestiques : à partir de ces données il est possible d'estimer les valeurs des plantes dont ils se sont nourris. Les ratios de  $\delta^{15}\text{N}$  estimés suggèrent que les végétaux consommés ne s'insèrent pas dans les intervalles des cultures



**Figure 2.**  $\delta^{15}\text{N}$  et  $\delta^{13}\text{C}$  des restes végétaux analysés (les valeurs de  $\delta^{15}\text{N}$  des graines sont modifiées et ont été corrigées de  $-1\text{‰}$  pour compenser l'effet de la carbonisation) BA, Bronze ancien ; BM, Bronze moyen ; BF, Bronze final ; Ha, Hallstatt ancien.

amendées. On peut donc envisager deux hypothèses : la première suggère que les animaux aient principalement consommé des plantes sauvages ; la deuxième considère une culture séparée de plantes destinées au fourrage, et dans ce cas ces espèces étaient soumises à un régime de fertilisation moins intense par rapport aux cultures destinées à l'alimentation humaine (Fig. 2).

De plus, les isotopes du carbone des restes végétaux permettent d'estimer les conditions hydriques dans lesquelles les plantes ont poussé (Ferrio et al., 2005 ; Wallace et al., 2013). Il est donc possible d'aborder les questions sur le paléoclimat et de façon plus ou moins direct d'inférer la gestion de l'eau dans les sols et dans les cultures ainsi que les systèmes agricoles du passé. Sur la base des récentes recherches, nous savons que, même les plantes cultivées dans des conditions similaires présentent une certaine variabilité des valeurs de carbone (Wallace et al., 2013). À partir de formules qui prennent en compte les changements environnementaux<sup>1</sup> qui se sont vérifiés tout au long de l'Holocène, nous avons estimé la disponibilité en eau pour les plantes analysées (Ferrio et al., 2005) : en considérant que la qualité (espèces disponibles) et la

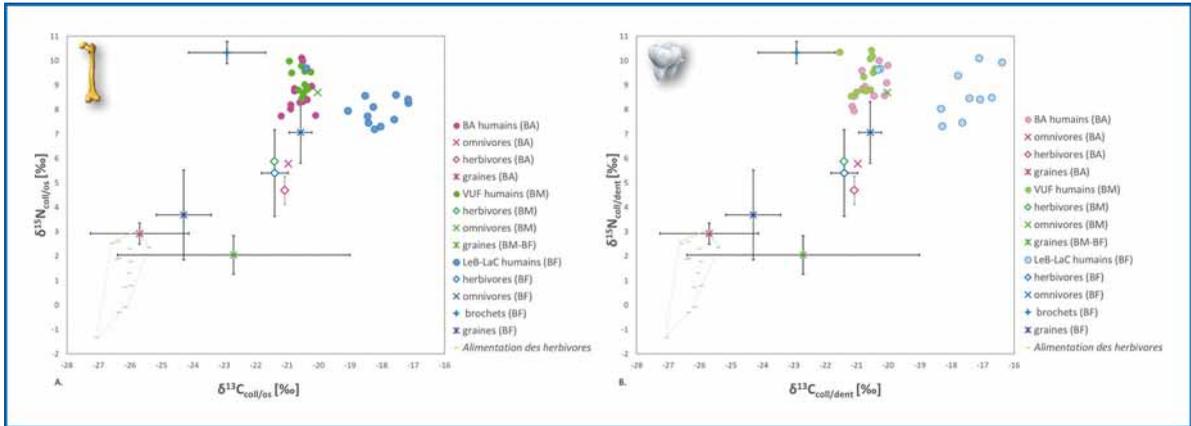
quantité (nombre d'échantillons exploitables) étaient différentes selon les périodes de l'âge du Bronze, nous avons mis en évidence de manière préliminaire que les différentes espèces d'orge, blé et de légumineuse analysées n'ont pas été affectées par des crises hydriques, mais que, au contraire, il y a eu une disponibilité en eau considérable pour les pratiques agricoles sur l'ensemble de la période considérée. Les études archéologiques semblent confirmer cette hypothèse : en effet, dans les sites d'où proviennent les carporestes, des chemins avec petits fossés bordiers et des fossés de parcelles pour canaliser l'eau des champs ont été retrouvés (Chens-sur-Léman, communication personnelle E. Néré). De plus, la localisation des sites à proximité du lac Léman ou de cours d'eau et les conditions environnementales de la région ont certainement favorisé l'action de l'homme pour une production agricole suffisante au besoin des communautés locales.

### Comment les comportements alimentaires des humains ont-ils changé au cours de la Préhistoire récente ?

L'analyse des vestiges fauniques, ainsi que des vestiges botaniques, contribue à la compréhension de la paléoéconomie et du paléoenvironnement. En outre, les données isotopiques des animaux domestiques et sauvages locaux fournissent des informations essentielles sur la contribution de viande et des produits laitiers à l'alimentation humaine. Dans cette étude, les résultats isotopiques des animaux montrent la présence d'une faible variabilité inter et intraspécifique tout au long de l'âge du Bronze. Les résultats obtenus témoignent de l'acquisition de ressources alimentaires originaires d'un milieu tempéré ouvert ou fermé et d'un environnement constitué majoritairement de plantes de type  $\text{C}_3$ . En outre, comme nous l'avons mis en évidence auparavant, le fourrage dont les herbivores domestiques se nourrissaient ou étaient nourris ne semble pas avoir été amendé. Ceci indique que les animaux domestiques ont pu consommer des plantes sauvages, disponibles dans la nature, ou des plantes cultivées non fertilisées (Fig. 3).

En ce qui concerne les humains, les ratios isotopiques du carbone et de l'azote contenus dans le collagène des os des individus du Bronze ancien de **Collombey**, **Barmaz** suggèrent une

<sup>1</sup> Changement de  $\delta^{13}\text{C}_{\text{air}}$  dû au changement de  $\text{CO}_2$  dans l'air au long de la période analysée.



**Figure 3.**  $\delta^{15}\text{N}$  et  $\delta^{13}\text{C}$  de collagène osseux humains (**fig. A**) et  $\delta^{15}\text{N}$  et  $\delta^{13}\text{C}$  de collagène de la dentine des humains (**fig. B**) associés avec les moyennes et les écarts-type de  $\delta^{15}\text{N}$  et  $\delta^{13}\text{C}$  de la faune et de restes végétaux. Sites : Collombey, Barmaz, Bronze ancien (BA), Vufflens-la-Ville, Bronze moyen (VUF) et Tolothenaz Le Boiron et La Caroline, Bronze final (LeB-LaC).

introduction de ressources terrestres, de type  $\text{C}_3$ . En effet, nous observons une alimentation assez homogène au sein de cette communauté, dans laquelle les individus consommaient les mêmes produits ou des produits similaires. Toutefois, la différence des valeurs isotopiques moyennes entre les humains et les animaux suggère que le régime alimentaire de ces individus devait être assez varié, constitué de produits végétaux et animaux (viande ou produits laitiers) (**Fig. 3**). En prenant en compte les données archéologiques et anthropologiques, aucune différenciation n'est remarquée sur la base des critères biologiques, comme l'âge et le sexe, ou funéraires, comme la présence de différentes structures et de mobilier associé aux inhumés. Les valeurs de  $\delta^{15}\text{N}$  et  $\delta^{13}\text{C}$  enregistrées à partir du collagène osseux des individus du Bronze moyen de **Vufflens-la-Ville**, sont similaires à celles obtenues sur les sujets de Collombey, Barmaz. Les intervalles de distribution des ratios isotopiques de carbone et azote sont restreints et ce résultat suggère que l'alimentation au sein de cette communauté ait été très uniforme, basée sur les mêmes ressources terrestres d'origine animale et végétale (**Fig. 3**). De plus, comme déjà observé à Collombey, Barmaz, nous ne distinguons pas de comportements alimentaires différents sur la base des informations archéologiques disponibles et des données anthropologiques relevées.

Au Bronze final, d'après les données de **Tolothenaz Le Boiron et La Caroline**, les

signatures isotopiques de  $\delta^{15}\text{N}$  et  $\delta^{13}\text{C}$  témoignent de plusieurs différences par rapport aux deux sites précédents. On remarque tout d'abord une dispersion des valeurs de carbone et d'azote plus prononcées. En effet, les intervalles de  $\delta^{15}\text{N}$  et  $\delta^{13}\text{C}$  sont plus larges, ce qui suggère une alimentation plus variée au sein de cette communauté, suite à l'introduction de végétaux d'origines différentes, de type  $\text{C}_4$  et  $\text{C}_3$ . De plus, nous observons un enrichissement remarquable en  $^{13}\text{C}$  entre la faune et les humains, ce qui est représentatif d'un apport considérable de ressources enrichies en  $^{13}\text{C}$ , comme les plantes  $\text{C}_4$  telles que le millet et le petit millet. Pour l'azote, la différence entre la faune et les humains suggère un apport réduit en protéines animales et donc une consommation de viande ou de produits dérivés assez limitée (**Fig. 3**).

Les résultats obtenus à travers l'analyse du collagène osseux, qui reflètent les protéines ingérées à la fin de la vie des individus des trois groupes, sont globalement similaires à ceux de la dentine de la couronne des deuxièmes molaires qui reflètent les premières années de la vie (ca. 3-8 ans)<sup>2</sup>. Toutefois, on remarque que pour la plupart des individus, les valeurs d'azote les plus élevées ont été retrouvées dans les dents (**Fig. 3**). Nous considérons que cela puisse être le résultat

<sup>2</sup> Période de formation de la couronne de la dent M2 qui enregistre donc l'apport protéinique concernant cette phase de la vie de l'individu.

d'une plus grande consommation de protéines animales durant la petite enfance, mais il est possible que plusieurs facteurs, notamment physiologiques, aient pu contribuer à cette évidence. Néanmoins, en l'état actuel de nos connaissances, nous ne pouvons pas attribuer cette modification à une cause spécifique<sup>3</sup>.

L'utilisation conjointe des valeurs de  $\delta^{13}\text{C}$  du collagène de la dentine et de la bioapatite de l'email dentaire permet d'avoir une vision plus complète des régimes alimentaires des individus pour les premières années de vie. Les ratios isotopiques obtenus à partir de la bioapatite confirment les résultats de la dentine. De plus, le  $\delta^{13}\text{C}$  de la bioapatite, nous a également permis d'estimer la contribution effective des plantes  $\text{C}_4$  dans l'alimentation : en effet, si à Collombey, Barmaz et Vuflens-la-Ville la consommation de ces plantes était presque négligeable, respectivement estimée à 8 % et 14 %, à Tolochenaz Le Boiron et La Caroline, elle était équivalente à 37 %, ce qui est donc peu en-dessous de la moitié des ressources totales consommées<sup>4</sup>.

Ces résultats soulignent un changement considérable des pratiques alimentaires au sein des communautés locales au cours de l'âge du Bronze, dans une région assez limitée. Si pour les premières phases de l'âge du Bronze les cultures traditionnelles de l'orge, de l'engrain et de l'amidonner (plantes  $\text{C}_3$ ) restent à la base des régimes alimentaires, au Bronze final on observe l'introduction de nouvelles cultures, comme le millet et le petit millet, qui acquièrent immédiatement une importance fondamentale au niveau alimentaire (plantes  $\text{C}_4$ ). Même la consommation de produits d'origine animale change au cours du temps : au Bronze ancien et moyen, la viande et les produits dérivés sont introduits de manière plutôt abondante, tandis qu'au Bronze final, l'in-

troduction de ces ressources semble être moins importante. Il est aussi intéressant de remarquer que les trois communautés ne semblent pas enregistrer la consommation de ressources aquatiques, même si ces sites se situent à proximité de rivières et de lacs. Toutefois, nous ne pouvons pas exclure une introduction occasionnelle de poissons, dont la consommation aurait été si faible qu'elle ne se remarquerait pas au niveau isotopique.

### Local ou d'ailleurs ? À la découverte de la mobilité des individus

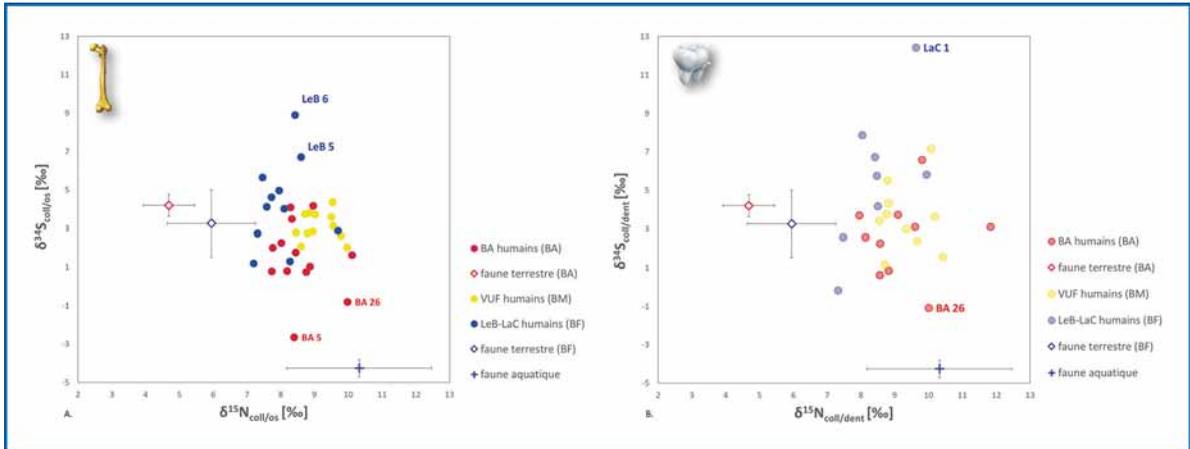
Afin d'évaluer la présence d'éventuels phénomènes de mobilité entre l'enfance et l'âge adulte, des analyses isotopiques du soufre ont été effectuées sur le collagène de la dentine et de l'os. Il est ainsi possible d'estimer l'origine locale ou non d'un individu, et donc son éventuel déplacement au cours de la vie.

Le fractionnement isotopique au cours de la chaîne trophique étant considéré comme négligeable ( $< 1$ ), les valeurs du  $\delta^{34}\text{S}$  du collagène reflètent donc la composition moyenne des isotopes du soufre biodisponible du biome à partir duquel l'animal et les humains ont obtenu leur nourriture. Les végétaux, les animaux et les humains vivant dans le même milieu présenteront donc des valeurs isotopiques similaires (Tanz et Schmidt, 2010).

En observant les signatures isotopiques de  $\delta^{34}\text{S}$  de la faune, nous avons pu identifier un intervalle de référence local. Les valeurs du soufre des humains, associées aux ratios du carbone et de l'azote, permettent de faire plusieurs considérations. Tout d'abord, on remarque qu'en général les dents ont des valeurs plus variées que les os, ceci étant probablement dû aux effets physiologiques de l'assimilation du soufre au cours de l'enfance (**Fig. 4**). Ensuite, on constate que les sujets de Vuflens ont les valeurs les plus homogènes, ce qui reflète probablement deux choses : une moindre mobilité entre la phase infantile et la phase adulte et une alimentation moins variée, facteurs qui sembleraient concorder avec l'hypothèse que cette nécropole soit réservée à une élite locale. De manière générale, les ratios isotopiques du soufre des trois communautés suggèrent que la majorité des individus soient locaux. Les données archéologiques relativement aux parures et aux rituels funé-

<sup>3</sup> Les données archéologiques n'ont pas mis en évidence de distinctions au niveau des structures funéraires, parures ou autres, entre ces individus et le reste du groupe. Nous sommes actuellement dans l'attente de vérification d'une potentielle différence d'origine de ces sujets (analyses du strontium sur les dents), ce qui pourrait expliquer une consommation de ressources différentes entre les deux phases de vie de ces individus.

<sup>4</sup> Pourcentage estimé à partir des équations élaborées par Ambrose et al., 2003, 1997.



**Figure 4.**  $\delta^{15}\text{N}$  et  $\delta^{34}\text{S}$  de collagène osseux humains (fig. A) et  $\delta^{15}\text{N}$  et  $\delta^{34}\text{S}$  de collagène de la dentine des humains (fig. B) associés avec les moyennes et les écarts-type de  $\delta^{15}\text{N}$  et  $\delta^{34}\text{S}$  de la faune. Sites : Collombey, Barmaz, Bronze ancien (BA), Vuflens-la-Ville, Bronze moyen (VUF) et Tolochenaz Le Boiron et La Caroline, Bronze final (LeB-LaC).

raires des trois sites ne suggéreraient pas la présence d'individus non locaux non plus (Mariéthoz, 2005 ; études archéologiques par M. David-Elbiali et al. en cours). Toutefois, seulement 4 individus se sont très probablement déplacés au cours de leur vie, étant donné qu'ils montrent des valeurs de  $\delta^{34}\text{S}$  qui s'éloignent des valeurs locales. Deux sujets du Barmaz, pour lesquels les données des dents et des os sont disponibles, se sont probablement déplacés en rejoignant cette communauté à l'âge adulte. Pour les deux autres individus, un de Le Boiron et l'autre de La Caroline, seules les dents sont disponibles. Il est donc plus difficile de proposer des hypothèses. Les dynamiques de mobilité de ces communautés seront toutefois plus amplement discutées sur la base des données  $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$  de l'émail dentaire à partir d'analyses actuellement en cours.

## Conclusion

Cette recherche souligne l'importance et l'efficacité d'un travail multidisciplinaire pour comprendre la complexité des changements des comportements humains au cours du temps. Les résultats obtenus éclaircissent plusieurs aspects de la vie de l'homme.

En ce qui concerne l'environnement, les analyses isotopiques réalisées sur toute la chaîne trophique suggèrent l'installation de groupes humains dans des milieux ouverts avec un climat tempéré. L'impact des activités anthropiques se

manifeste surtout à partir du Bronze moyen avec l'utilisation de la fertilisation de plus en plus marquée vers la fin de l'âge du Bronze. De plus, on constate que les pratiques agricoles sont favorisées par une disponibilité en eau, qu'elle soit directement ou indirectement gérée par l'homme. La combinaison d'informations issues de disciplines différentes permet d'élaborer un cadre global sur les relations hommes-milieux et, par conséquent, de reconstruire la modification du paysage.

Les choix alimentaires des communautés semblent montrer l'absence de relations avec les données biologiques, comme l'âge et le sexe, ou les données archéologiques, qui pourraient indiquer la présence de groupes familiaux ou élitaires. La comparaison entre les données des dents et des os semble témoigner d'une consommation plus importante de produits animaux dans l'enfance, toutefois, des recherches supplémentaires seront nécessaires pour confirmer ce résultat. De plus, on constate qu'un changement de l'alimentation se manifeste à partir du Bronze final, dont les raisons restent actuellement peu claires. Il s'agirait de la combinaison de plusieurs facteurs comme l'introduction de nouvelles pratiques agricoles suite **aux nouveaux contacts sociaux et économiques** avec des sociétés de l'Europe orientale, **l'intensification des activités anthropiques**, parmi lesquelles la déforestation et l'utilisation du sol dans ses différentes articulations – la sylviculture, l'agriculture et le

pastoralisme – et enfin, l'influence des **variations climatiques**, marquées par d'importants signaux de crise d'aridité à la transition entre l'âge du Bronze et l'âge du Fer. C'est l'ensemble de ces événements, qui peut donc avoir conduit à la recherche, d'une part, de stratégies alternatives pour une production efficace et rapide afin de satisfaire des exigences accrues, et d'autre part, à la diffusion de nouvelles espèces. Il est intéressant de souligner qu'il s'agit d'un phénomène d'ordre plutôt global, étant donné qu'on le remarque dans plusieurs pays du sud de l'Europe, comme la France, l'Italie et la Croatie (Varalli, 2015).

Enfin, en ce qui concerne la mobilité, les analyses du soufre ont mis en évidence une origine majoritairement locale des individus étudiés, même si quelques exceptions ont été identifiées et dans ce cas, le déplacement se constate plus particulièrement dans la phase adulte. Des analyses supplémentaires du strontium, actuellement en cours, permettront de mieux comprendre ces dynamiques qui semblent également être confirmées par les investigations archéologiques.

### Remerciements

Je souhaite remercier la Fondation Fyssen pour le financement de mon post-doctorat, ainsi que Marie Besse de m'avoir accueillie dans le Laboratoire d'archéologie préhistorique et anthropologie de Université de Genève. Je remercie Gwenaëlle Goude (CNRS, Univ. d'Aix-Marseille) pour sa collaboration dans le projet et également pour son accueil au sein du laboratoire de biochimie du Laboratoire Méditerranéen de Préhistoire Europe Afrique (LAMPEA, UMR5579) à Aix-en-Provence. Je remercie J. Desideri et M. Gios (Univ. de Genève) pour leur support à la bonne conduite de mes travaux. Je tiens à remercier M. David-Elbiali (Univ. de Genève) pour son importante contribution au niveau archéologique, et ensuite, A. Gallay (Archeodunum), M.E. Néré (INRAP), A. Marguet (UMR 6249 Laboratoire chrono-environnement), M. Honegger (Univ. de Neuchâtel), F. Mariéthoz (ARIA, Investigations Archéologiques SA), J. Studer (MUSEUM de Genève), M. Cabanis (INRAP), L. Martin, J. Debard, D. Rosselet-Christ et A. Bystritzky-Papilloud (Univ. de Genève), L. Pernet, J. Bullinger, G. Keller (Musée cantonal d'archéologie et d'his-

toire de Lausanne), C. Brunetti et E. Evequoz (Office des recherches archéologiques du Valais, Département des transports, de l'équipement et de l'environnement) pour m'avoir accordé l'accès aux collections anthropologiques, fauniques et botaniques et leur collaboration. Enfin, en ce qui concerne le financement des analyses isotopiques, je tiens à remercier le LAMPEA (Gwenaëlle Goude), la Fondation Schmidheiny et la Fondation Boninchi pour leurs contributions respectives.

### Bibliographie

- Ambrose, S.H., Buikstra, J., Krueger, H.W., 2003. Status and gender differences in diet at Mound 72, Cahokia, revealed by isotopic analysis of bone. *J. Anthropol. Archaeol.* 22, 217–226.
- Ambrose, S.H., Butler, B.M., Hanson, D.B., Hunter-Anderson, R.L., Krueger, H.W., 1997. Stable isotopic analysis of human diet in the Marianas Archipelago, Western Pacific. *Am. J. Phys. Anthropol.* 104, 343–361.
- Beeching, A., 1977. Le Boiron : une nécropole du Bronze final près de Morges (Vaud-Suisse). *Cah. d'archéologie Rom.* 11.
- Bogaard, A., Fraser, R., Heaton, T.H.E., Wallace, M., Vaiglova, P., Charles, M., Jones, G., Evershed, R.P., Styring, A.K., Andersen, N.H., Arbogast, R.-M., Bartosiewicz, L., Gardeisen, A., Kanstrup, M., Maier, U., Marinova, E., Ninov, L., Schäfer, M., Stephan, E., 2013. Crop manuring and intensive land management by Europe's first farmers. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 110, 12589–94.
- Castella, D., Buard, J.-F., David-Elbiali, M., Jacquat, C., Northover, P.J., Olive, C., 2012. L'habitat de l'âge du Bronze moyen de Payerne « En Planeise » (canton de Vaud, Suisse). *Cah. d'archéologie Rom.* 133, 237–245.
- David-Elbiali, M., 2017. Le passage des Alpes : voyages et échanges entre l'Italie et la Suisse (2200–700 av. J.-C.), in : Lehoerff, A., Talon, M. (Eds.), *Movement, Exchange and Identity in Europe in the 2nd and 1st Millennia BC*. Oxbow Books, Oxford, pp. 290–304.
- David-Elbiali, M., Kramar, C., Studer, J., 2006. L'Age du Bronze, in : Gallay, A. (Ed.), *Des Alpes Au Léman. Images de La Préhistoire*. Info-lio éditions, Gollion, pp. 191–261.
- DeNiro, M.J., Epstein, S., 1981. Influence of diet on the distribution of nitrogen isotopes in

animals. *Geochim. Cosmochim. Acta* 45, 341–351.

- Ferrio, J.P., Araus, J.L., Buxó, R., Voltas, J., Bort, J., 2005. Water management practices and climate in ancient agriculture : Inferences from the stable isotope composition of archaeobotanical remains. *Veg. Hist. Archaeobot.* 14, 510–517.

- Fiorentino, G., Ferrio, J.P., Bogaard, A., Araus, J.L., Riehl, S., 2014. Stable isotopes in archaeobotanical research. *Veg. Hist. Archaeobot.* 24, 215–227.

- Fraser, R., Bogaard, A., Heaton, T., Charles, M., Jones, G., Christensen, B.T., Halstead, P., Merbach, I., Poulton, P.R., Sparkes, D., Styring, A.K., 2011. Manuring and stable nitrogen isotope ratios in cereals and pulses : towards a new archaeobotanical approach to the inference of land use and dietary practices. *J. Archaeol. Sci.* 38, 2790–2804.

- Hedges, R.E.M., Clement, J.G., Thomas, C.D.L., O'Connell, T.C., 2007. Collagen turnover in the adult femoral mid-shaft : modeled from anthropogenic radiocarbon tracer measurements. *Am. J. Phys. Anthropol.* 133, 808–16.

- Hillson, S., 1996. *Dental anthropology*, Cambridge University Press.

- Honegger, M., 1995. Données récentes sur les nécropoles du Néolithique moyen I et du Bronze ancien de Barmaz I (Collombey-Muraz, Valais), in : *Aspects Culturels et religieux : témoignages et évolution de la préhistoire à l'an mil. Actes Du 7e Colloque International Sur Les Alpes Dans l'Antiquité (Châtillon, Vallée d'Aoste, 11-13 Mars 1994)*. pp. 53–66.

- Mariéthoz, F., David-Elbiali, M., 2005. Enquête autour d'un tumulus de l'âge du Bronze : Vufflens-la-Ville, En Sancy (VD, Suisse). *Cah. d'archéologie Rom.* 100.

- Minagawa, M., Wada, E., 1984. Stepwise enrichment of  $^{15}\text{N}$  along food chains : Further evidence and the relation between  $\delta^{15}\text{N}$  and animal age. *Geochim. Cosmochim. Acta* 48, 1135–1140.

- Nehlich, O., 2015. The application of sulphur isotope analyses in archaeological research : A review. *Earth-Science Rev.* 142, 1–17.

- Nehlich, O., Boriš, D., Stefanović, S., Richards, M.P., 2010. Sulphur isotope evidence for freshwater fish consumption : a case study from the Danube Gorges, SE Europe. *J. Archaeol. Sci.* 37, 1131–1139.

- Scheuer, L., Black, S., 2000. *Developmental Juvenile Osteology*, Elsevier Academic Press, Londres, 592 p.

- Schoeninger, M.J., DeNiro, M.J., 1984. Nitrogen and carbon isotopic composition of bone collagen from marine and terrestrial animals. *Geochim. Cosmochim. Acta* 48, 625–639.

- Tafuri, M.A., Craig, O.E., Canci, A., 2009. Stable isotope evidence for the consumption of millet and other plants in Bronze Age Italy. *Am. J. Phys. Anthropol.* 139, 146–53.

- Tanz, N., Schmidt, H.-L., 2010.  $\delta^{34}\text{S}$ -value measurements in food origin assignments and sulfur isotope fractionations in plants and animals. *J. Agric. Food Chem.* 58, 3139–46.

- Varalli, A., 2015. Ricostruzione delle strategie di sussistenza in Italia durante l'età del Bronzo : il contributo delle analisi isotopiche. University of Aix-Marseille, University of Florence.

- Vika, E., 2009. Strangers in the grave ? Investigating local provenance in a Greek Bronze Age mass burial using  $\delta^{34}\text{S}$  analysis. *J. Archaeol. Sci.* 36, 2024–2028.

- Wallace, M., Jones, G., Charles, M., Fraser, R., Halstead, P., Heaton, T.H.E., Bogaard, A., 2013. Stable carbon isotope analysis as a direct means of inferring crop water status and water management practices. *World Archaeol.* 45, 388–409.

## Introduction and state of the research

Since the beginning of the Neolithic period (5500 BC), human communities from southern Europe have progressively changed their way of life due to the sedentarization process, which is linked to agricultural practices and pastoral activities. Whilst these processes are relatively well known through several multi-disciplinary studies, the metal ages – and in particular the Bronze Age (2200-800 BC) – have rarely been considered in their globality. Considering they represent the phase of transition between the first agro-pastoralist societies and the first proto-urban ones, this is an important knowledge gap to fill.

The reconstruction of lifestyles and subsistence patterns of prehistoric communities has always been a challenge, due to the biases of preservation inherent to organic archaeological remains (e.g. plant remains, faunal and human bones). On the other hand, the study of subsistence strategies of prehistoric communities is crucial to our understanding of social and economic dynamics, which form the basis of modern societies.

**“the study of subsistence strategies of prehistoric communities is crucial to our understanding of social and economic dynamics, which form the basis of modern societies.”**

The Bronze Age, during which the metallurgic industry emerges, saw the growth of new forms of social life. It marks the beginning of a phase of remarkable economic and social progress. This leads to more intense relationships at both the local and regional level, and a gradual increase of exchange networks at the European level (David-Elbiali, 2017). The strategic position of Switzerland for both central European (the Danubian region) and southern European networks implies there must have been a mix of local traditions and influences from surrounding societies. This trend can be seen in the spread of «prestige goods», as well as in everyday utensils that demonstrate lifestyle, traditions, and socio-economical system changes (David-Elbiali et al., 2006). Indeed, within this context, an area situated between the northern and southern Alps like Switzerland constitutes an exceptional observatory for the reconstruction of dietary patterns, subsistence strategies, and mobility trends during the Bronze Age. These new economical strategies have a significant impact on the environment, with communities becoming self-sufficient, through agriculture, animal husbandry, and wild plant harvesting. Yet at the same time, new plants are cultivated and new production techniques are developed (e.g. Castella et al., 2012), leading to an increasingly intense and rationalized agricultural activity.

A high dietary variability was observed in the first biochemical studies of Bronze Age southern Europe (e.g. Tafuri et al., 2009; Varalli, 2015). This new investigation is concerned with the cultivation and consumption of new plant items

from the middle Bronze Age onwards, and the role they might have played in that variability. This includes C4 plants, such as common millet (*Panicum miliaceum*) and foxtail millet (*Setaria italica*). The exceptional state of preservation of human, animal, and botanical remains of western Switzerland and neighbouring areas offers an excellent research corpus to explore these types of enquiries. Moreover, the

Swiss cantons of Vaud and Valais are well-documented in terms of archaeological background for the chronological periods considered, which constitutes a real asset in addressing these research questions. This new research strongly contributes to our understanding of dietary habits and agricultural practices, and is crucial in clarifying the impact of individual mobility during these transition phases of human prehistory.

### Stable isotope analyses: applications

The analysis of stable isotopes allows us to explore several aspects of individuals and populations. Using both tooth and bone material means the life history of an individual can be investigated, giving us a picture of his or her diet and mobility over an entire lifespan. In addition, the relationship between the human groups and their environment (type of resources exploited, place on the trophic chain) can be defined, and the link between dietary patterns and socio-economical systems characterised. The mobility and food habits within the population can be studied, and this combined with the import of biological (age, sex, health) and archaeological (tomb structure, funerary ritual, grave goods) factors gives us a global picture of a community.

In this multidisciplinary study we take into account the whole trophic chain. For each site, we analysed plant, animal, and human remains and we performed carbon ( $\delta^{13}\text{C}$ ), nitrogen ( $\delta^{15}\text{N}$ ), and sulphur ( $\delta^{34}\text{S}$ ) stable isotope analyses. By analysing remains from different sources, we can define the isotopic values of each, and therefore understand how communities managed and interacted with the local territory. The analysis of **plant remains** allows for climate reconstruction and the identification of environmental changes

during human occupation periods. This approach makes it possible to define the isotopic values of local plants, from which we can better understand human and animal feeding behaviour. Moreover, the archaeobotanical analysis contributes to identifying specific agricultural practices, such as the use of manure (Bogaard et al., 2013; Fraser et al., 2011). Isotopic analysis of **faunal remains**, both local and contemporary of the human occupation period, means local isotopic variability for a diet can be determined. Thanks to wild and domestic species, the various environmental factors (e.g. altitude, climate) are taken into account. The same can be said for animal husbandry practices, which strongly influences isotopic values for domestic animals. The integration of both plant and animal data into the research corpus allows us to evaluate the contribution of various crops to animal and human diets. Moreover, based on herbivore data, it is possible to evaluate the isotopic value of the fodder they consumed. As such, the estimated isotopic ratios from fodder provide a sample of the local vegetation, to which the values for cultivated plants can be compared (Fiorentino et al., 2014). This in turn allows us to evaluate agricultural practices such as the use of manure or the irrigation systems established for the cultivated plants.

The analyses on **anthropological remains** were conducted at both the individual and population level. By taking into account various tissues (bones, teeth) it is possible to trace the changes in diet over an individual's lifespan. Indeed, bone and teeth have different growth patterns (Hillson, 1996; Scheuer and Black, 2000), and they provide information on infancy and childhood (teeth), as well as adult life (bone). By comparing those values with results from other subjects of the same community, the relationship between biological, archaeological, and chronological criteria as well as questions of mobility and diet can be explored. Due to their great resistance to taphonomical processes, bones and teeth are privileged materials for isotopic analyses (**Fig. 1**). Bone is constituted of a mineral component, hydroxyapatite, and an organic component, collagen, whose compositions depend on the environment exploited and the type of food consumed (food and drinks). Collagen records the protein components of the diet, and its chemical composition reflects the

food consumed over the last ca. 15 years of an individual's life (Hedges et al., 2007). It is worth noting that bone has a permanent turnover with a different rate according to the age and health status. According to the trophic chain, the plants at the bottom of the chain have isotopic values that vary in accordance to several parameters (species, environment, type of photosynthesis). They are therefore a determining element for the isotopic values of the rest of the food chain. From one consecutive link of the chain to the next, a fractionation in favour of the heavy isotope occurs and the heavy isotope values increase ( $^{13}\text{C}$ ,  $^{15}\text{N}$ ,  $^{34}\text{S}$ ), at a rate estimated between 0 and 1 for carbon, between 3 and 5 for nitrogen, and lower than 1 for sulphur (DeNiro and Epstein, 1981; Minagawa and Wada, 1984; Nehlich, 2015; Schoeninger and DeNiro, 1984)

Teeth, meanwhile, are not modified once formed, and therefore represent a record of biogeochemical information at specific times during infancy and childhood. The teeth analyses performed in this study involved the crown of the second molars, and we investigated the apatite of the enamel (mineral part) and the collagen of the dentin (organic part). By mobilising both bone and tooth collagen analysis, we can study several periods of an individual's life.

The analysis of carbon isotopic ratios ( $\delta^{13}\text{C}$ ) allows us to appreciate the environment where humans acquired their resources (e.g. terrestrial *vs* aquatic) and in particular the type of plants consumed. For example,  $\text{C}_3$  type plants are typical of a temperate environment (barley, wheat), whilst  $\text{C}_4$  type plants usually reflect an open and warm one (millet, sorghum). The analysis of isotopic ratios of nitrogen ( $\delta^{15}\text{N}$ ) allow us to detect the trophic level occupied by a subject within a food chain. Plants, being at the base of the food chain, present lower  $\delta^{15}\text{N}$  ratios, and as a consequence  $\delta^{15}\text{N}$  ratios of predators are higher than that of their prey (DeNiro and Epstein, 1981; Schoeninger and DeNiro, 1984). Finally, isotopic ratios of sulphur ( $\delta^{34}\text{S}$ ) provide information on the origin of food sources – from a terrestrial, marine, or freshwater ecosystem – and can bear witness to the mobility of individuals within a population (Nehlich et al., 2010; Vika, 2009).

### Archaeological sites

The site of **Collombey-Muraz, Barmaz (Valais)** is situated in the Valaisan Chablais,

around 15km from the oriental extremity of Lake Lemman. The site is composed of the two cemeteries of Barmaz I and II and the occupation levels of the refuge hill. The Early Bronze Age necropolis of Barmaz I (2200-1550 BC), from which the individuals analysed in this study were found, contained 15 individual inhumations directly buried in the ground (Fig. 1). Anthropological analyses identified 12 adults, both sexes being represented, as well as 2 children and 1 undetermined individual. Grave goods are observed only in 7 graves, and are not particularly rich (e.g. awls, spiralled rings, pearls, a double-spiral pendant, a dagger and an axe); no clear social distinction can be attested (Honegger, 1995).

The cemetery of **Vufflens-la-Ville**, En Sancy (Vaud) is represented by Middle Bronze Age tombs (1550-1300 BC), as well as tombs belonging to the Final Bronze Age and first Iron Age. It is situated on a small hill in the Venoge valley, around 9 km to the north west of Lausanne and it is placed in a platform with a stone monument (tumulus). The 12 Middle Bronze Age individuals were found in 6 tombs, constituted of pit structures with stone surroundings and covering (Mariéthoz and David-Elbiali, 2005). There are individual, double, and collective tombs, and subjects are of different age and sex. Anthropological studies demonstrated the presence of 7 adults, 2 adolescents, and 3 children. The richness of the artefacts recovered, mostly associated to female tombs and composed of amber pearls, perforated shells, and teeth, suggest that this small necropolis was reserved to a local elite (Mariéthoz and David-Elbiali, 2005).

The site of **Tolochenaz** (Vaud) dates from the Final Bronze Age (1050-800 BC) and is situated to the north of Lake Lemman, between the communes of Tolochenaz and Morges. The necropolis is split between two terraces, **Le Boiron** which was discovered at the beginning of the XIX<sup>e</sup> century and **La Caroline**, excavated between 2009 and 2011. Tolochenaz is a biritual cemetery, where two distinct practices can be identified: inhumation and cremation. Over 40 tombs were found, mostly adult individuals (Beeching, 1977). For this study 10 individuals from La Caroline and 5 from Le Boiron were considered, for a total of 11 adults and 4 children. The associated artefacts are mostly ornaments such as awls, bracelets, rings, pearls, and razors, but also ceramic vases.



**Figure 1.** Human remains of individual N5 of Collombey, Barmaz. Mandible before the second right inferior molar (M2) extraction (fig. A) and superior portion of the diaphysis and proximal epiphysis of the left ulna, before bone sampling (fig. B).

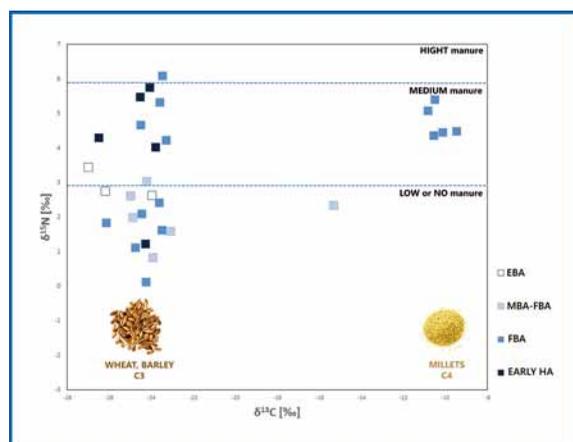
Considering that the botanical and animal remains are essential to reconstructing past diets, several wild and domestic species were sampled on these sites or neighbouring ones. These included terrestrial and marine specimen, including: *Ovis aries* and *Capra hircus* (n=8), *Bos taurus* (n=10), *Sus domesticus* (n=10), *Cervus elaphus* (n=2), and *Esox lucius* (n=4). Concerning plant remains, we sampled various cereal species such as hulled barley (*Hordeum vulgare*), emmer wheat (*Triticum dicoccum*) and einkorn wheat (*Triticum monococcum*), millets (*Panicum miliaceum*, *Setaria italica*), as well as pulses such as beans (*Vicia faba*) from Chens-sur-Léman (Haute Savoie).

### Soil management and subsistence strategies

Archeobotanical studies increasingly refer to experimental studies of traditional agricultural systems, because controlled agricultural production makes it possible to understand the direct management of crops by humans. Whilst several natural environmental factors such as climate, water status, and salinity can influence the isotopic values of plants, experimental studies and recent archaeobotanical research have brought to light the impact of anthropic activities such as the use of animal manure on agricultural production since the Neolithic (Bogaard et al., 2013). Changes in nitrogen isotope ratios in soil and plants, for example, allows us to trace the impact of human activities at different temporal and spa-

tial scales. The use of manure to improve soil fertility leads to an enrichment in  $^{15}\text{N}$  of cultivated plants, proportional to the duration and intensity of fertilization. In general,  $\delta^{15}\text{N}$  values inferior to 3 ‰ reflect the absence of manuring, values between 3 ‰ and 6 ‰ suggest an intermediate level of fertilization, and values over 6 ‰ indicate an intensive and permanent use of manure (Fraser et al., 2011). Based on these intervals, the results obtained for the final phases of the Bronze Age show a greater variability and an enrichment in  $\delta^{15}\text{N}$  values compared to previous chronological phases. This could be due to an intensification of fertilisation practices over time, with a particular increase during the Final Bronze Age (Fig. 2). Moreover, the fact that all the samples come from the same site allows us to accurately trace the change in the isotopic signal over time, a change that mainly reflects modifications in human agricultural practices. It is interesting to note that here the legumes also appear to have been fertilised with manure. These plants, which use atmospheric nitrogen, are less sensitive to the effects of this practice. In this study legumes are mainly represented by beans (*Vicia faba*) and show values that indicate a fairly high level of fertilization, highlighting an important human activity. Another element for understanding agricultural and pastoral strategies is  $\delta^{15}\text{N}$  values from wild and domesticated herbivores. From these, it is possible to estimate the values of the plants they have fed on. In our research,  $\delta^{15}\text{N}$  ratios suggest that the plants these animals consumed do not fit within the intervals for the amended crops. Two hypotheses can therefore be proposed: the first suggests that the animals have mainly consumed wild plants, while the second supposes a separate cultivation of plants for fodder. If the latter proposition is retained, it is possible that these crops underwent a less intense fertilisation regime compared to crops destined for human consumption (Fig. 2).

The carbon isotopes values of plant remains reflect the water conditions from which plants have grown (Ferrio et al., 2005; Wallace et al., 2013). As such, it is possible to address paleoclimate issues, and to infer water management in soils and crops in past agricultural systems. Recent research shows that even plants grown in similar environments have some variability in carbon values (Wallace et al., 2013). Using formulas



**Figure 2.** Plant  $\delta^{15}\text{N}$  and  $\delta^{13}\text{C}$  plant values ( $\delta^{15}\text{N}$  of grains have been modified and were corrected by  $-1$  ‰ to compensate for carbonisation). EBA, Early Bronze Age; MBA, Middle Bronze Age; FBA, Final Bronze Age; Ha, Early Hallstatt.

that take into account the environmental changes<sup>1</sup> that occurred throughout the Holocene, we estimated the water availability for the plants analysed (Ferrio et al., 2005). Considering that the quality (available species) and quantity (number of samples) were different according to the different periods of the Bronze Age, we have found preliminary evidence that the various species of barley, wheat, and legumes analysed did not suffer any water stress. Quite the opposite, in fact, as it seems there was considerable water resources available for agricultural purposes. Archaeological studies seem to confirm this hypothesis: in the sites from which the carpological remains originate researchers discovered paths lined by small ditches, as well as small artificial channel structures to canalize water towards fields (Chensur-Leman, personal communication E. Néré). Moreover, the localisation of sites in proximity to Lake Lemman or watercourses and the environmental conditions of the region must have favoured self-sufficient agricultural production.

### How did the human diet change during the last stages of prehistory?

The analysis of faunal remains in addition to botanical remains contributes to the understanding of the paleoeconomy and paleoenvironment.

<sup>1</sup> Changes in  $\delta^{13}\text{C}_{\text{air}}$  due to changes in  $\text{CO}_2$  levels in air for the period studied.

Domestic and wild local animal data also provides essential information on the contribution of meat and dairy products to the human diet. Isotopic results from the faunal species sampled in this study show small inter and intraspecific variability. Rather, we observe a global homogeneity of isotopic values for the local fauna during the whole Bronze Age. The results obtained suggest the consumption of resources from a temperate environment, mostly constituted of C<sub>3</sub> type plants. As previously mentioned, the fodder for the domestic herbivores does not appear to have been manured, indicating that these animals could have consumed wild plants, freely available in the natural environment, or non-fertilised cultivated plants (Fig. 3).

In terms of humans, carbon and nitrogen isotopic ratios from the bone collagen of Early Bronze Age subjects from **Collombey, Barmaz** suggest a mixed terrestrial diet based on C<sub>3</sub> type plants and animal resources (meat or dairy products). The individuals of this community show a rather homogeneous diet, within which everyone consumed the same or similar products. Furthermore (Fig. 3), by taking into account both archaeological and anthropological data, no differences were found in terms of biological (age, sex) and funerary variables (such as the presence of various structures/architectures and associated grave goods).  $\delta^{15}\text{N}$  and  $\delta^{13}\text{C}$  values registered from the bone collagen of the individuals from the Middle Bronze Age of **Vufflens-la-Ville** are similar to those obtained for Collombey, Barmaz. The carbon and nitrogen isotopic value ranges are restricted: this result suggests that diet within this community must have been very uniform, based on similar vegetal and animal terrestrial resources (Fig. 3). Moreover, just like in Collombey, Barmaz's cemetery, there does not seem to be any differences in dietary habits according to the archaeological and anthropological data gathered.

The Final Bronze Age, according to the data collected at **Tolochenaz Le Boiron and La Caroline**, differs from the two previous Bronze Age periods. First, we observe that carbon and nitrogen values of Tolochenaz are more scattered compared to Barmaz and Vufflens. The  $\delta^{15}\text{N}$  and  $\delta^{13}\text{C}$  ranges are larger, suggesting a more varied diet within this community. This is probably due to the introduction of plants of dif-

ferent origin, including both C<sub>4</sub> and C<sub>3</sub> types. Secondly, there is a remarkable enrichment in  $^{13}\text{C}$  between fauna and humans, which reflects a considerable intake of resources enriched in  $^{13}\text{C}$ , such as C<sub>4</sub> type plants like millets. Furthermore, in terms of nitrogen, the difference between fauna and humans highlights a limited introduction of animal proteins and hence limited consumption of meat or derived products (Fig. 3).

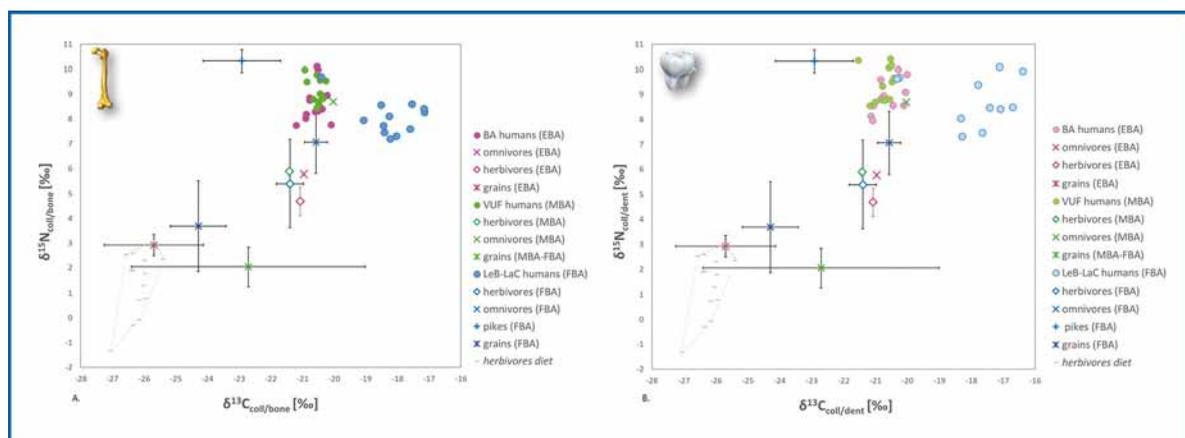
For the three communities the bone collagen results, which reflect the protein intake of the last years of the individual's life, are globally similar to those of the dentin from the crown of the second molar, which reflect the same process for the first years of life (ca. 3-8 years old)<sup>2</sup>. We did notice, however, that for some individuals the highest nitrogen values are found in teeth (Fig. 3). We consider this to be the result of a greater consumption of animal proteins during infancy, but we think that several factors, especially physiological ones might have influenced these results. Nonetheless, and considering the state of knowledge in this area discipline, we cannot attribute this modification to a specific variable<sup>3</sup>.

The combination of dentin collagen and enamel apatite data ( $\delta^{13}\text{C}$ ) allows us to have a more complete vision of the diet of individuals during their first year of life. Isotopic ratios obtained from apatite confirm the results from dentin. Moreover,  $\delta^{13}\text{C}$  from apatite also allows us to estimate the effective contribution of C<sub>4</sub> plants to the diet. Whilst at Collombey, Barmaz and Vufflens-la-Ville the consumption of these plants was almost negligible (8% and 14% respectively), at Tolochenaz Le Boiron and La Caroline, they represent 37%, just slightly lower than half the total consumed resources<sup>4</sup>.

<sup>2</sup> Formation period for the crown of the M2, which registers the protein intake during this period of the individual's life.

<sup>3</sup> Archaeological data did not bring to light any difference in funerary structure, ornaments or other, between these individuals and the rest of the group. We are currently waiting for a verification on the potential origin difference of these subjects (strontium tooth analysis), which could explain the consumption of different resources during two life phases of these individuals.

<sup>4</sup> Percentage estimated based on equations elaborated by Ambrose et al., 2003, 1997.



**Figure 3.**  $\delta^{13}\text{C}$  and  $\delta^{15}\text{N}$  values of human bone collagen (**fig. A**) and  $\delta^{15}\text{N}$  and  $\delta^{13}\text{C}$  values of human dentin collagen (**fig. B**) associated with  $\delta^{15}\text{N}$  and  $\delta^{13}\text{C}$  averages and standards errors of bone animal collagen and plants. Sites: Collombey, Barmaz for the Early Bronze age (BA), of Vuflens-la-Ville for the Middle Bronze Age (VUF) and of Tolochenaz Le Boiron and La Caroline for the Final Bronze Age (LeB-LaC).

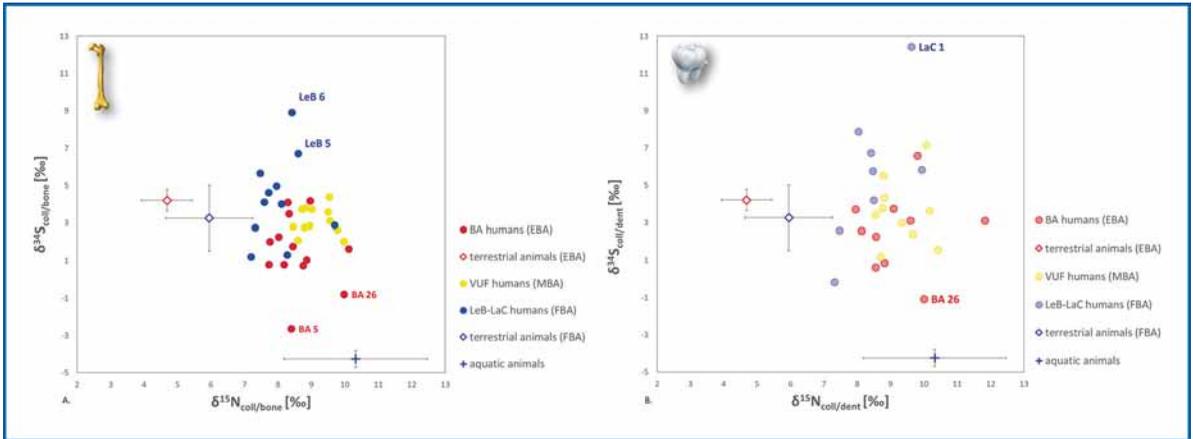
These results underline a considerable change in diet within the local communities during the Bronze Age, in a region that is geographically restricted. Whilst during the first phases of the Bronze Age the traditional growing of barley, einkorn, and wheat ( $C_3$  type plants) remain the basis of the diet, during the Final Bronze Age new crops are introduced, such as common millet and foxtail millet ( $C_4$  type plants), which almost instantly become of fundamental importance to the diet. The consumption of animal products also changes over time: during the Early and Middle Bronze Age, meat and derived products are rather significant, whilst during the Final Bronze Age these resources seem of lesser importance. It is also interesting to note that the three communities do not seem to show any indication of aquatic resources exploitation, despite being in close proximity to rivers and lakes. However, we cannot exclude the occasional introduction of fish in the diet, whose consumption would have been so low that it would not be noticeable at the isotopic level.

### Local or from elsewhere? Discovering individual mobility

In order to evaluate mobility taking place between childhood and adulthood, sulphur analyses were performed on dentin and bone collagen. It is thus possible to estimate whether an individual is local or not, and therefore to detect possible migration events over a lifetime.

The isotopic fractionation for sulphur isotopes over the trophic chain is considered negligible ( $< 1$ ). As a consequence of this, the sulphur isotopic composition of animals and humans is strictly related, and is similar to the geochemical composition of the habitat their food originates from. Plants, animals, and humans that live in the same environment should therefore present similar isotopic values (Tanz et Schmidt, 2010).

By observing isotopic signatures for  $\delta^{34}\text{S}$  in fauna, we identified the local reference interval. The values of sulphur for humans, associated with the ratios for carbon and nitrogen, allowed us to make several observations. First, we noticed that in general teeth have more varied values than bones, probably due to the physiological effects of sulphur assimilation during childhood (**Fig. 4**). Secondly, it appears that the individuals from Vuflens have the most homogenous values, reflecting two facts: lower mobility between childhood and adult life, and a less varied diet. Both these appear to support the hypothesis of this necropolis being reserved for a local elite. From a general point of view, the sulphur isotopic values of the three communities seem to suggest the majority of individuals are locals. The archaeological data concerning grave goods and funerary rituals did not suggest the presence of non-local individuals either (Mariéthoz, 2005; archaeological studies by M. David-Elbiali et al. ongoing). However, four individuals probably moved over their lifetime, considering that their  $\delta^{34}\text{S}$  values differ from the local ones.



**Figure 4.**  $\delta^{34}\text{S}$  and  $\delta^{15}\text{N}$  values of human bone collagen (**fig. A**) and  $\delta^{15}\text{N}$  and  $\delta^{34}\text{S}$  values of human dentin collagen (**fig. B**) associated with  $\delta^{15}\text{N}$  and  $\delta^{13}\text{C}$  averages and standard errors of bone animal collagen. Sites: Collombey, Barmaz for the Early Bronze age (BA), of Vufflens-la-Ville for the Middle Bronze Age (VUF) and of Tolothenaz Le Boiron and La Caroline for the Final Bronze Age (LeB-LaC).

Two of them are from Barmaz, and tooth and bone data indicate they probably joined this community after reaching adulthood. For the other individuals, one from Le Boiron and one from La Caroline, only teeth are available. It is therefore more difficult to hypothesize on their life's mobility. The mobility dynamics of these communities will however be further discussed upon the analysis of  $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$  data from dental enamel, which is currently underway.

## Conclusion

This research highlights the importance and efficacy of a multidisciplinary approach to understanding the complexity of changes in human behaviour over time. The results obtained shed light on several aspects of human lifestyle.

Concerning the environment, isotopic analyses realised on the whole trophic chain suggest the settling of human groups within open environments with a temperate climate. The impact of anthropic activities is particularly visible from the beginning of the Middle Bronze Age onwards and continues during the Final Bronze Age, with the use of fertilisation being more and more marked towards the end of the Bronze Age. Moreover, we see that agricultural practices seem to be favoured by water availability, whether directly or indirectly managed by humans. The combination of different information from various disciplines thus allows for the elaboration of a global framework of human-environment interactions, and

as a logical consequence to detect the modifications brought to the landscape.

Dietary choices made by the communities seem to show no correlation with biological factors such as age and sex, or with archaeological data, which could highlight the presence of kinship or elite groups. The comparison between teeth and bones data seem to suggest a greater consumption of animal products in childhood than in adult life. Further research is however necessary to confirm this result. Moreover, a change in diet was observed for the Final Bronze Age, the reasons for which are thus far unclear. It could be the result of several factors, such as the introduction of new agricultural practices following **new social and economic contacts** with societies from eastern Europe, or the **intensification of anthropological activities**, among which deforestation and the use of land in its various forms – forestry, agriculture and pastoralism. Finally, the influence of **climate change**, marked by important signs of aridity crises at the transition between Bronze Age and Iron Age, must also be taken into account. It is the combination of these events which could have led, on the one hand, to the development of alternative strategies for more efficient and fast agricultural production, and on the other hand to the diffusion of new species. It is worth noting that this phenomenon appears to be widespread, since it was observed during the Middle Bronze Age of several countries of southern Europe including France, Italy, and Croatia (Varalli, 2015).

Finally, concerning mobility, sulphur analyses brought to light that most of the individuals studied can be considered as locals, even if a few exceptions could be identified. In those few cases, the mobility seems to be limited to adulthood. Further strontium analyses, which are currently underway, will allow us to better understand these mobility trends, which also seem to be confirmed by widespread archaeological investigations.

### Acknowledgements

I thank the Fyssen Foundation for the financing of this post-doc, as well as Marie Besse for welcoming me into the Laboratory for Prehistoric Archaeology and Anthropology at the University of Geneva. I also thank Gwenaëlle Goude (CNRS, Univ. of Aix-Marseille) for her collaboration in the project and to allow me to undertake isotopic analyses in the biochemical lab of the Mediterranean Laboratory of European - African Prehistory (LAMPEA, UMR5579) in Aix-en-Provence. I thank J. Desideri and M. Gios

(Univ. of Geneva) for their support to the undertaking of this research. I thank M. David-Elbiali (Univ. of Geneva) for her important contribution to the archaeological data, and A. Gallay (Archeodunum), M.E. Néré (INRAP), A. Marguet (UMR 6249 Laboratory for chrono-environment), M. Honegger (Univ. of Neuchâtel), F. Mariéthoz (ARIA, Investigations Archéologiques SA), J. Studer (MUSEUM of Geneva), M. Cabanis (INRAP), L. Martin, J. Debard, D. Rosselet-Christ and A. Bystritzsky-Papilloud (Univ. of Geneva), L. Pernet, J. Bullinger, G. Keller (Cantonal Museum of archaeology and history of Lausanne), C. Brunetti and E. Evequoz (Office for Archaeological Research of Valais, Department of Transports, Equipment and Environment) for giving me access to their anthropological, faunal, and botanical collections and their collaboration. Finally, many thanks to the LAMPEA (Gwenaëlle Goude), the Schmidheiny and Boninchi foundations for their financial support regarding the isotopic analyses.

## BIBLIOTHÈQUE

Nous remercions vivement les généreux donateurs avec lesquels nous échangeons nos Annales :

Cuadernos de Prehistoria y Arqueología de la Universidad de Granada	N°26 / 2016 N°27 / 2017 N°28 / 2018
Max Planck Research	The Science Magazine N°4.2018
Préhistoire, Art et Sociétés	Ariège-Pyrénées Tome LXX
Préhistoires Méditerranéennes	Vol.4 / Année 2013 Vol.5 / Année 2016
Römisch-Germanische Kommission des Deutschen archäologischen instituts	Germania 95 / 2017

Nous remercions pour leur collaboration les auteurs soutenus dans leurs travaux de recherche par la Fondation Fyssen, nos lecteurs pour leur fidélité, et tous nos correspondants et bibliothèques qui permettent la libre consultation de notre revue.

We thank for their collaboration the authors supported in their research works by the Fyssen Foundation, our readers for their fidelity, and all our correspondents and libraries which allow the free consultation of our review.