



HAL
open science

Naissance de la pensée symbolique chez l'Homme : Étude des bases neurales de la perception des gravures paléolithiques abstraites et des visages culturalisés en neuroimagerie fonctionnelle.

Mathilde Salagnon

► To cite this version:

Mathilde Salagnon. Naissance de la pensée symbolique chez l'Homme : Étude des bases neurales de la perception des gravures paléolithiques abstraites et des visages culturalisés en neuroimagerie fonctionnelle.. Neurosciences. Université de Bordeaux, 2022. Français. NNT : 2022BORD0246 . tel-03892814

HAL Id: tel-03892814

<https://theses.hal.science/tel-03892814v1>

Submitted on 10 Dec 2022

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

THÈSE PRÉSENTÉE
POUR OBTENIR LE GRADE DE
DOCTEUR DE
L'UNIVERSITÉ DE BORDEAUX

ÉCOLE DOCTORALE SCIENCES DE LA VIE ET DE LA SANTÉ
SPÉCIALITÉ NEUROSCIENCES

Par Mathilde SALAGNON

**Naissance de la pensée symbolique chez l'Homme :
Étude des bases neurales de la perception des gravures
paléolithiques abstraites et des visages culturalisés
en neuroimagerie fonctionnelle.**

Sous la direction du Dr. Emmanuel MELLET.

Soutenue le 29 septembre 2022.

Membres du jury :

M. Emmanuel MELLET, Directeur de recherche, CNRS Université de Bordeaux, **Directeur de thèse**
Mme Carole PEYRIN, Directrice de recherche, CNRS Université Grenoble Alpes, Rapporteur
M. Antoine BALZEAU, Directeur de recherche, CNRS et MNHN et Université Perpignan, Rapporteur
Mme Sylvie CHOKRON, Directrice de recherche, CNRS Université Paris, Présidente
M. Yann HEUZE, Chargé de recherche, CNRS Université Bordeaux, Examineur
M. Francesco d'ERRICO, Directeur de recherche, CNRS Université de Bordeaux, Invité

REMERCIEMENTS

Je remercie les membres du jury d'avoir accepté d'évaluer mon travail et d'en discuter avec moi. Merci Carole Peyrin, Sylvie Chokron, Antoine Balzeau, Yann Heuzé, Francesco d'Errico. C'est un réel plaisir pour moi que vous ayez accepté de composer ce jury pluridisciplinaire, apportant chacun votre expertise tout en étant ouverts à l'interdisciplinarité.

J'adresse un énorme merci à Emmanuel, pour toute sa gentillesse, sa bienveillance et sa disponibilité tout au long de ces années. Je pense que peu de doctorant·e·s ont cette chance, et que tu es l'exception plutôt que la norme des directeur·rices de thèse. Tu as toujours été présent quand j'en avais besoin. Merci d'avoir fait preuve d'une patience infinie pour répondre à toutes mes questions, infinies elles aussi. J'ai énormément appris à tes côtés, sur les plans scientifique comme humain. Merci d'avoir toujours été disponible pour m'écouter. Merci de m'avoir toujours encouragée et de m'avoir aidée à avancer à mon rythme.

Je souhaiterais remercier les personnes qui ont participé à la genèse de mon projet de thèse. Tout d'abord Francesco, Emmanuel et Nathalie pour avoir initié cette collaboration inédite en France entre archéologie et neurosciences. J'ai eu grâce à vous la chance de découvrir la neuroarchéologie lors de la conception du premier protocole expérimental visant à étudier les bases neurales de la perception visuelle des gravures paléolithiques abstraites. Merci de m'avoir donné l'opportunité d'y contribuer et de m'avoir fait confiance, alors que j'étais seulement en première année de master. Merci à Emmanuel, Francesco et Solange d'avoir poursuivi cette collaboration en proposant un projet original sur la perception du corps culturalisé. Je remercie le CNRS de l'avoir financé. A ce moment-là, je travaillais dans le secteur médico-social et l'idée assez improbable « d'étudier la cognition des hommes préhistoriques » germait en moi (notamment grâce aux visites des grottes ornées et de la lecture d'un livre de Patrick Paillet). Je remercie Nathalie d'avoir fait pousser cette idée en me disant qu'un nouveau super projet était en préparation avec Emmanuel et Francesco. Merci à vous d'avoir voulu travailler de nouveau avec moi et de me donner l'opportunité de revenir dans la recherche !

Je remercie Francesco pour tous nos échanges et le partage de ses connaissances archéologiques et anthropologiques passionnantes. Merci aussi d'avoir toujours apporté un regard bienveillant et critique permettant d'améliorer la qualité de notre travail, et de me soutenir dans mes candidatures, qu'elles soient farfelues ou non. Merci pour la relecture des articles et de ma thèse, pour les commentaires et proposition d'amélioration toujours constructifs et positifs.

Remerciements

La création des protocoles expérimentaux est le fruit d'un vrai travail d'équipe et de discussions interdisciplinaires, c'est pourquoi je tenais à remercier Francesco, Solange, Emmanuel et Sandrine pour la qualité de nos échanges. Ils ont toujours été dans la bonne humeur. Merci particulièrement à Solange pour avoir créé toutes les parures en perles, et avoir recruté des ~~eobayes~~ volontaires pour les photos. Je remercie Emmanuel pour avoir pris toutes les photos, puisque photographe est l'une de ses nombreuses casquettes. Merci à Francesco pour avoir pris des photos des coulisses de création des stimuli ! Merci à Marie Guerlain pour avoir maquillé les volontaires.

J'adresse un grand merci à tous les volontaires qui ont accepté d'être pris en photo avec les ornements. Sans vous le protocole expérimental n'aurait pas pu exister ! Alors merci beaucoup d'avoir pris de votre temps pour m'aider. Merci François, Imad, Émile, Pierre, William, (Bravo la team du RMSB), Carla, Saurav, Roman, Léa, Anaëlle, Sophie, Loïc, Mélody, Irene, Victor, Violaine (qu'on ne reconnaît pas), Lia, Laure, Michel, Cristina, Marie V., Jérémy, Margaux, Dana, Xareni, Stefano, Dylan, Adrien, Jack, Patricia, Manu, Marianne, Laetitia, Maxime, Hervé, Jordan.

Je remercie aussi les 35 participants qui sont passés dans l'IRM pour voir lesdites photos. Merci aussi aux autres participants des études sur les gravures, tous les archéologues et chercheur·euses.

Merci beaucoup Serge pour ta bonne humeur lors des acquisitions IRM, accompagnées de goûters, et de toutes nos découvertes ~~inutiles~~ qui étrangement n'ont pas eu de section dédiée dans cette thèse ?

Je remercie particulièrement Marc, Violaine, Gaël, Sandrine, Loïc, Francesco, Emmanuel, pour leurs contributions scientifiques à mon doctorat. Merci de m'avoir aidée lors de l'analyse de données, la création de figures, la discussion des paradigmes expérimentaux, etc.

Je remercie aussi les personnes qui ont contribué sur le plan relationnel à faire de ce doctorat une expérience agréable. En premier Emmanuel, toujours présent et un réel plaisir d'échanger avec. Merci aussi à toute l'équipe du GIN et à mes collègues de laboratoire, d'abord dans le bâtiment Broca (ce qui a permis de tisser des liens malgré l'éloignement de nos thématiques scientifiques) puis à toutes les personnes de passages dans mon bureau à l'IBIO.

Je remercie aussi Emmanuel et Nathalie pour avoir mis en place des sessions de méditation en groupe, ce qui a été pour moi l'occasion de découvrir cette pratique. Merci à Hervé pour avoir

Remerciements

proposé de continuer à méditer ensemble lors des sessions du mardi midi et merci aux participants de ces sessions.

Merci aux membres de l'équipe café-goûter du GIN, pour toutes nos conversations, les moments drôles partagés et l'amélioration de ma culture cinématographique. Particulièrement Emmanuel, Marc et Fabrice, j'ai un peu trop honte pour citer l'acteur très connu que j'ai découvert grâce à vous.

Merci à mes compagnons de doctorat, Valentin, Irène, Mélody, Victor, Loïc (qui maintenant est docteur mais ça compte quand même), Anaëlle, Sophie, pour leur soutien dans cette aventure particulière. Merci à Valentin qui a suivi avec assiduité mes péripéties (tout en gardant sa barbe intacte). Merci à Violaine pour son soutien et son aide indispensable dans l'analyse des données d'IRM ! Merci aussi pour les nombreux moments partagés hors labo.

Merci à Sandrine pour ton écoute et tes conseils toujours avisés que ce soit sur des statistiques, des candidatures à des postdocs ou l'organisation de déménagements.

Il est agréable de pouvoir parler de sa thèse à des personnes qui ont en fait l'expérience comme à d'autres qui sont totalement hors du domaine de la recherche. Alors merci aux amis docteurs qui ont partagé leur expérience de thèse (et d'après-thèse) avec moi : Marie Palma, Greg, Anne, Loïc et Quentin. Je vous souhaite le meilleur dans les voies que vous avez choisies !

Merci aux amis qui ont pris de mes nouvelles pendant ma thèse, soit pour comprendre de quoi ça relevait scientifiquement, soit pour essayer de comprendre comment j'allais. Merci Clélia, Julie, Cyril, Quentin, Jérémy, Marianne, Edwin, Laetitia, Marie P., Marie F., Violaine, Laurie, Marine, Alice.

Je remercie mes partenaires de tennis, Maxime et Louis, pour m'avoir régulièrement permis de bouger de mon bureau et de partir en courant taper dans des balles ! Un merci supplémentaire à Louis, qui a en plus été le premier participant de la nouvelle étude.

Un merci particulier à Jeanne et Jordan toujours présents dans ma vie dans les bons comme les mauvais moments.

Je souhaite bon courage à Jordan pour sa nouvelle aventure... de doctorat ! Quand Tic commence une thèse 2 ans après la fin de son master, Tac l'encourage puis bat le record en commençant 5 ans plus tard. On dirait une blague mais en fait c'est inspiré de faits réels. Je te souhaite aussi de voir plein d'autres animaux de la montagne. Peut-être même un dahu.

Remerciements

Entre autres, merci pour ton soutien, tes conseils, ton écoute, tes blagues, tes pancakes et les parties d'aventuriers du rail du dimanche.

Je remercie mes frères, Louis et Armand, qui savent de quoi parle ma thèse et ont ainsi pu prendre le relai quand à Noël je préférais tester le buffet que devoir expliquer ou ré-expliquer quoi consiste ma thèse. Je souhaite à Armand de pouvoir lui aussi écrire sa thèse, en physique quantique. Let's go bro !

Merci à Mamy qui a lu ma thèse en entier et en veut un exemplaire papier ~~dédié~~, pour le ranger dans sa bibliothèque à côté des encyclopédies et de la thèse de Pa. Merci à Papy et Mamy de m'avoir accueillie lors des derniers jours de finalisation de ma thèse, m'offrant ainsi un environnement permettant de finir dans les meilleures conditions et d'échapper à l'infamale canicule bordelaise.

Un grand merci aux personnes qui ont relu ma thèse. Sans vous elle serait restée pleine de coquilles ~~d'œuf d'autruche ou d'œufs d'autruches~~! Alors merci Nicole, Cyril, Maman, Loulou, Jordan. Merci Jordan pour la première relecture, qui est sans doute la pire à faire. Merci beaucoup Nicole pour la qualité de ta relecture. Merci Maman et Loulou pour votre travail d'équipe. Bravo Maman pour avoir repéré avec pertinence toutes les incohérences, comme par exemple que les hROI étaient plus souvent genrées au féminin mais pas toujours, sans avoir la moindre idée de ce qu'était une hROI. Alors félicitations Captain hROI. En revanche, je n'ai pas accepté de renommer « run » en « tour » et j'espère que cela te conviendra tout de même. Merci Cyril pour m'avoir relue avec attention et glissé des petites blagues dans ton rapport, rendant bien plus agréables ces derniers moments stressants. Grâce à toi, le pygargue ne s'écrira plus pytargue et il t'en remercie aussi.

Je remercie aussi les personnes présentes à ma soutenance, physiquement ou par la pensée.

Merci à Pa de venir à la soutenance, et à Dominique de venir dès qu'elle a pu. Merci à Christophe, qui vient par la pensée. Son corps ne veut pas se déplacer à Bordeaux. Merci à Maman et Valérie de venir fêter la fin de mon doctorat.

Pour finir, je tiens à remercier encore Emmanuel. Tu as joué un rôle incommensurable dans le bonheur que j'ai eu à vivre cette expérience de doctorat. La personne incontournable sans laquelle ce doctorat n'aurait pas pu être autant source d'épanouissement, c'est toi. Merci.

TABLE DES MATIÈRES

Table des matières.....	2
Liste des abréviations	5
Avant-propos : repères chronologiques et géographiques	6
Introduction générale	8
Émergence de l'Homme dit « moderne » et évolution des fonctions cognitives	8
Neuroarchéologie.....	8
Une perspective interdisciplinaire récente	8
Capacités cognitives sous-jacentes à la taille d'outils en pierre par les Hominines du passé	9
D'autres artefacts archéologiques à étudier par la neuroarchéologie : les innovations culturelles potentiellement symboliques	12
Traces archéologiques de comportements symboliques	13
Qu'est-ce qu'un symbole ?.....	13
Culture matérielle symbolique	14
Émergence de la pensée symbolique	15
Les gravures paléolithiques.....	16
L'ornementation du corps.....	22
Bases neurales de la perception visuelle	28
Les différentes voies visuelles	28
La voie occipito-temporale	29
Bases neurales du traitement social des visages	33
Des indices statiques et dynamiques.....	33
Applications des indices sociaux extraits de la perception des visages et des corps.....	34
Objectifs de la thèse.....	37
Étude 1 : Caractérisation des régions cérébrales impliquées dans la perception visuelle des gravures paléolithiques abstraites	39
Introduction	39
Objectifs.....	39
Hypothèses liées aux choix des catégories visuelles	40

Matériels et Méthodes	41
Accord du comité d'éthique.....	41
Participants	41
Stimuli.....	41
Protocole expérimental	43
Acquisition IRM	45
Analyse des données	46
Résultats	47
Résultats comportementaux.....	47
Résultats de neuroimagerie.....	47
Discussion	52
Conclusion	56
Étude 2 : <i>Corrélat neurofonctionnels de l'attribution d'une origine humaine à des motifs abstraits</i>	57
Introduction	57
Objectifs.....	58
Méthode	58
Accord du comité d'éthique.....	58
Participants	58
Acquisition IRM	59
Description de la tâche	59
Stimuli.....	60
Debriefing	61
Analyse des données	61
Résultats	64
Résultats comportementaux.....	64
Résultats du debriefing.....	65
Résultats de neuroimagerie	65
Discussion	71
Effet de l'expertise.....	71
Attribuer une origine humaine ou non humaine aux traces	73
Conclusion	74

Étude 3 : Régions cérébrales impliquées dans l'attribution d'un statut social à partir de l'ornementation du corps	76
Introduction	76
Matériels et Méthodes.....	78
Accord du comité d'éthique.....	78
Participants	78
Stimuli.....	78
Protocole expérimental	79
Acquisition IRM	83
Analyse des données	84
Résultats	86
Tâche de catégorisation.....	86
Discussion	91
Conclusion préliminaire.....	94
Discussion générale	96
La cognition : un objet d'étude commun aux neurosciences et à l'archéologie.....	96
Coévolution de la cognition et de la culture.....	96
L'émergence d'une culture matérielle symbolique : une spécificité humaine.....	97
Les bases neurales du traitement visuel de traces abstraites paléolithiques et du corps comme vecteur d'informations sociales	98
Limites de nos études.....	100
Perspectives pluridisciplinaires sur l'évolution de la cognition	100
Conclusion	101
Bibliographie	102
Contributions scientifiques	136
Annexe : Informations sur les gravures paléolithiques utilisées dans l'Étude 1.....	137

LISTE DES ABRÉVIATIONS

ka	kilo années
FFA	Fusiform face area
OFA	Occipital face area
STS	Superior temporal sulcus
PPA	Parahippocampal place area
OPA	Occipital place area
RSC	Retrosplenial cortex
MPA	Medial place area
LOC	Lateral occipital complex
LO	Partie dorso-caudale du LOC
VWFA	Visual word form area
OTC	Occipitotemporal cortex
IRM	Imagerie par résonance magnétique
IRMf	Imagerie par résonance magnétique fonctionnelle
BOLD	Blood-oxygen-level dependent
hROI	homotopic region of interest
ANOVA	Analyse de la variance
FDR	False discovery rate

AVANT-PROPOS :

REPÈRES CHRONOLOGIQUES ET GÉOGRAPHIQUES

« ka » signifie « kilo années ». Par exemple : « 200 ka avant le présent » correspond à « 200 000 ans avant le présent ».

- La **Préhistoire** commence avec la taille des premiers outils en pierre, il y a 3,3 millions d'années (Harmand et al., 2015) et s'achève avec l'apparition de l'écriture il y a environ 3 ka.

La Préhistoire peut être subdivisée en 3 périodes, de la plus ancienne à la plus récente : le Paléolithique (3,3 millions d'années – 11,7 ka avant le présent), où les Hommes sont des nomades chasseurs-cueilleurs ; le Mésolithique (11,7 ka – 6 ou 9 ka), une période de transition ; le Néolithique (9 ou 6 ka – 3 ka), où les Hommes se sont sédentarisés et se nourrissent grâce à l'élevage et l'agriculture. Les dates de transition entre les différentes périodes peuvent varier géographiquement.

Le **Paléolithique** est de loin la plus longue période de la Préhistoire. Il est subdivisé en 3 parties : le Paléolithique inférieur (3,3 millions d'années – 350 ka), moyen ou *Middle Stone Age* en Afrique (350 ka – 40 ka), supérieur ou *Later Stone Age* en Afrique (40 ka – 11,7 ka). En Afrique, on parle de *Stone Age* et non de Paléolithique.

- **Émergence de *Homo sapiens* en Afrique**, à partir d'environ 300 ka selon un processus graduel (Hublin et al., 2017; Scerri et al., 2018). On a longtemps pensé que c'était il y a 200 ka.
- Ensuite, ***Homo sapiens* se disperse sur tous les continents** : en Asie du Sud il y a 60 ka à 100 ka (Bae et al., 2017; Liu et al., 2015), en Europe à partir de 42 ka, mais le débat est ouvert suite à la découverte en Grèce d'un crâne qui serait celui d'un *Homo sapiens* primitif, datant d'il y a 210 ka (Harvati et al., 2019) et de la possible présence d'*Homo sapiens* dans la grotte Mandrin (en France) il y a 56,8-51,7 ka (Slimak et al., 2022). *Homo sapiens* a colonisé le continent américain depuis 15 ka, peut-être avant (Marangoni et al., 2013).

Avant-propos :

repères chronologiques et géographiques

- *Homo neanderthalensis* était déjà présent, sous des formes dites pré-néandertaliennes, en Europe de l'Ouest, en Espagne il y a 430 ka (Arsuaga et al., 2014). Il disparaît il y a environ 40 ka. Les raisons sont débattues (Vaesen et al., 2021).
- La plus ancienne gravure connue à ce jour date d'il y a 540 ka à 430 ka. Elle a été découverte à Java et est l'œuvre de *Homo erectus* (Joordens et al., 2014).
- Les premières traces d'utilisation de pigments probablement pour l'ornementation du corps datent de 300 ka, en Afrique (Brooks et al., 2018). Elles datent à peu près de la même époque en Europe (de Lumley et al., 2016). Les premiers objets de parure datent d'il y a 140 ka à 80 ka en Afrique (Bouzouggar et al., 2007; d'Errico et al., 2009; Sehassseh et al., 2021) et de 120 ka au Proche-Orient (Bar-Yosef Mayer et al., 2020).

INTRODUCTION GÉNÉRALE

ÉMERGENCE DE L'HOMME DIT « MODERNE » ET ÉVOLUTION DES FONCTIONS COGNITIVES

Une multitude d'informations nous parvient continuellement. Afin de les percevoir, les traiter, les stocker ou encore pour interagir avec le monde et réaliser des actions, nous utilisons différentes fonctions cognitives. Parmi elles, les gnoses (percevoir et reconnaître des objets), les praxies (capacité d'effectuer intentionnellement des actions destinées à atteindre un objectif spécifique), l'attention, les fonctions exécutives, la mémoire, le langage... De quelles fonctions cognitives disposaient les humains du passé ? Quand ont-elles émergé et comment ont-elles évolué ?

Depuis quand les humains font-ils preuve des capacités cognitives et des comportements que nous connaissons aujourd'hui ? Selon les archéologues préhistoriens, l'Homme serait devenu « moderne » dès lors qu'il remplissait une série de critères anatomiques et culturels : être bipède, avoir un crâne développé, avec un front haut et la mâchoire en retrait ; être capable de créer et d'utiliser des outils complexes, de langage et de pensée symbolique (d'Errico & Stringer, 2011), de faire preuve d'une culture cumulative transmissible (Sterelny, 2011), d'avoir une mémoire de travail de grande capacité (Wynn & Coolidge, 2011). Les comportements et les capacités cognitives sous-jacentes ne se fossilisant pas, il revient aux archéologues d'identifier et de dater les indices de leur émergence dans ce que nous retrouvons de la culture matérielle de nos ancêtres.

NEUROARCHÉOLOGIE

UNE PERSPECTIVE INTERDISCIPLINAIRE RÉCENTE

L'éventail des méthodes d'étude des artefacts archéologiques s'est récemment enrichi d'une nouvelle perspective : la Neuroarchéologie (Malafouris, 2009, 2010; Stout & Hecht, 2015). Ce domaine de recherche interdisciplinaire est en pleine expansion. Il consiste à utiliser des concepts et méthodes issus des neurosciences pour expliquer l'émergence, le développement et la diffusion des comportements et des capacités cognitives des humains du passé. A travers ce prisme, la neuroarchéologie aborde des sujets de recherche tels que l'origine et l'évolution du

langage, de la mémoire de travail, l'émergence de la pensée symbolique. Cette approche se concrétise en testant des hypothèses sur l'évolution de la cognition à partir du recueil de données empiriques.

Les outils de la Neuroarchéologie comprennent différentes techniques de neuroimagerie permettant d'observer la structure du cerveau ainsi que son fonctionnement (pour revue, voir Salagnon et al., 2020). Dans ce contexte, les études basées sur l'imagerie cérébrale visent à cartographier, chez les humains modernes, les fonctions cognitives et les substrats neuronaux qui ont facilité l'émergence et le traitement cognitif de certains artefacts réalisés par les Hominines du passé. Bien que cette approche ne puisse pas révéler directement les réseaux en jeu chez les Hominines disparus, elle peut néanmoins fournir des informations essentielles sur les réseaux cérébraux dont l'évolution et la plasticité ont pu être à l'origine de l'émergence de nouvelles compétences cognitives. Pour ce faire, il s'agit de concevoir des expériences permettant d'évaluer les exigences cognitives et cérébrales des tâches effectuées dans le passé et d'identifier les changements d'exigences associés aux innovations culturelles connues en appliquant un certain nombre de stratégies de recherche dédiées (Mellet, Colagè, et al., 2019; Stout & Hecht, 2015). L'objectif principal est de proposer et tester des hypothèses sur le moment où les fonctions cognitives supérieures sont apparues dans le passé et comment elles ont évolué.

CAPACITÉS COGNITIVES SOUS-JACENTES À LA TAILLE D'OUTILS EN PIERRE PAR LES HOMININES DU PASSÉ

À ce jour, les études neuroarchéologiques basées sur la neuroimagerie se sont concentrées principalement sur l'étude de la taille d'outils en pierre. Cette activité apparaît lointainement dans l'histoire des Hominines, comme en témoigne la plus ancienne industrie lithique connue à ce jour, le Lomekwien. Ses fabricants seraient des australopithèques, probablement membres de l'espèce *Kenyanthropus platyops*, qui auraient vécu il y a environ 3,3 millions d'années (Harmand et al., 2015). Ensuite, la taille d'outils en pierre intègre le répertoire comportemental des membres de notre genre, *Homo*. L'industrie Oldowayenne, qui remonte à environ 2,5 millions d'années, est traditionnellement associée à *Homo habilis*. L'industrie Acheuléenne est apparue il y a environ 1,76 million d'années (Lepre et al., 2011) et est pratiquée par *Homo ergaster*, *Homo erectus*, *Homo heidelbergensis*, *Homo neanderthalensis* et *Homo sapiens*. Les « bifaces » sont des outils symétriques en forme de poire aplatie, emblématiques de cette technologie. Il existe néanmoins des industries contemporaines de l'Acheuléen qui n'élaborent pas de bifaces. Par la suite, différentes industries lithiques ont émergé et se sont développées

au cours de l'évolution des Hominines à différents endroits du globe. Elles reflètent l'évolution des techniques de production et par conséquent une diversification des outils conçus.

La capacité de tailler des outils en pierre et de transmettre cette compétence est un indicateur indirect des aptitudes cognitives des Hominines du passé. En effet, cela manifeste leur capacité à réaliser des praxies complexes, et d'utiliser les fonctions exécutives dont la mémoire de travail (Baddeley & Hitch, 1974) afin d'atteindre un objectif à travers la réalisation de plusieurs sous-étapes. Certains chercheurs font l'hypothèse que la possibilité de créer de nouveaux outils en pierre reposerait sur une mémoire de travail de plus grande capacité (Wynn & Coolidge, 2011). Un autre aspect important de la fabrication d'outils concerne la mise en œuvre de processus de cognition sociale efficaces qui permettent la transmission interindividuelle des compétences. Pour certains chercheurs, l'apprentissage de la taille d'outils reposerait plutôt sur une stratégie de simulation soutenue par le système miroir (Arbib, 2011; Stout et al., 2011). D'autres proposent que ce soit plutôt le recours au langage ou proto-langage qui aurait facilité l'enseignement (Morgan et al., 2015).

Un axe d'investigation neuroarchéologique consiste à se demander si l'évolution des industries lithiques refléterait l'évolution des capacités cognitives. Cela revient à caractériser le substrat neuronal de la fabrication d'outils en pierre, issus de différentes technologies, comme l'Oldowayen et l'Acheuléen, afin d'inférer les fonctions cognitives requises pour cette activité. L'objectif est alors de déterminer dans quelle mesure les régions préfrontales impliquées dans la mémoire de travail, la planification et le contrôle exécutif interviennent dans la fabrication des outils les plus élaborés. S'il existait un chevauchement fonctionnel entre les substrats neuronaux des fonctions exécutives et ceux de la production d'outils en pierre, cela conforterait l'hypothèse selon laquelle les fonctions classiques du lobe frontal jouent un rôle central dans la fabrication des outils. Enfin, les neuroarchéologues souhaitaient vérifier l'hypothèse selon laquelle, puisque la fabrication des premiers outils en pierre reposait sur des processus visuospatiaux et perceptivo-moteurs, celle-ci a dû impliquer les aires motrices, prémotrices et pariétales. Ces études neuroarchéologiques ont montré qu'il était possible de mesurer différents degrés de contrôle cognitif relativement à la complexité de la technologie de taille d'outils (Oldowayen ou Acheuléen) mise en œuvre. La fabrication d'outils acheuléens semble être plus exigeante en termes de contrôle cognitif, comme l'atteste l'implication du cortex préfrontal, que la fabrication d'outils oldowayens plus simples, qui semble reposer davantage sur les régions de contrôle sensorimoteur (Putt et al., 2017, 2019; Stout et al., 2008, 2011, 2015; Stout &

Chaminade, 2007). Les résultats obtenus jusqu'à présent soulignent le rôle des régions impliquées dans la mémoire de travail et le contrôle exécutif, soutenant ainsi l'importance de ces fonctions dans le développement des capacités humaines, notamment la fabrication d'outils (Putt et al., 2017, 2019; Stout et al., 2008).

Par ailleurs, d'autres études neuroarchéologiques se sont intéressées à la taille d'outils en pierre sous le prisme de l'éventuelle coévolution avec le langage (Hecht et al., 2015; Putt et al., 2017; Stout et al., 2008, 2011; Stout & Chaminade, 2007; Uomini & Meyer, 2013). L'idée sous-jacente est de déduire dans quelle mesure le langage et la fabrication d'outils reposent sur des substrats cérébraux communs, ce qui pourrait indiquer une coévolution de ces deux compétences. En l'occurrence, ce sont des activités qui s'appuient sur des processus cognitifs hiérarchiquement organisés (Stout & Chaminade, 2009, 2012). Le langage et les praxies sont plutôt latéralisés dans l'hémisphère gauche (Goldenberg et al., 2007; Johnson-Frey, 2004; Vingerhoets, 2014). La relation entre le langage et la praxie est renforcée par le constat que la langue des signes et la langue parlée partagent une base cérébrale commune (Blanco-Elorrieta et al., 2018; Courtin et al., 2011; Emmorey et al., 2007; Petitto et al., 2000). Cependant, les expériences de neuroimagerie menées à ce jour n'ont pas fourni de preuves concluantes de l'existence d'une relation entre le langage et la fabrication d'outils (Roby-Brami et al., 2012). En effet, le chevauchement entre les zones du langage en tant que telles, par exemple le gyrus frontal inférieur gauche et les gyri temporaux postérieurs, supérieurs et moyens gauches, et les régions impliquées dans la fabrication d'outils semble limité. Le langage et la fabrication d'outils pourraient néanmoins avoir coévolué, la transmission orale facilitant l'apprentissage et la stabilisation des compétences (Morgan et al., 2015).

Ainsi, nous avons discuté dans cette section de plusieurs études qui ont cartographié les substrats cérébraux impliqués dans la production d'outils en pierre tels que fabriqués par les premiers Hominines et d'autres représentants éteints de notre genre (Putt et al., 2017, 2019 ; Stout et al., 2008, 2015 ; Stout & Chaminade, 2007). Les fruits de ces recherches neuroarchéologiques nous renseignent sur des problématiques liées à l'évolution de la cognition humaine et à l'origine du langage.

D'AUTRES ARTEFACTS ARCHÉOLOGIQUES À ÉTUDIER PAR LA NEUROARCHÉOLOGIE : LES INNOVATIONS CULTURELLES POTENTIELLEMENT SYMBOLIQUES

La culture matérielle préhistorique ne se résume pas aux industries lithiques. D'autres éléments, ayant émergés bien après la taille d'outils pourraient nous donner des indices supplémentaires sur l'évolution de la cognition humaine. Il s'agit d'innovations culturelles potentiellement symboliques, à savoir les parures, les peintures corporelles, les gravures non figuratives. Alors que les plus anciennes traces de taille d'outils en pierre sont datées de 3,3 millions d'années (Harmand et al., 2015), la culture matérielle potentiellement symbolique semble avoir émergé plus récemment au cours de l'histoire des Hominines. Il a longtemps été tenu pour acquis que cela faisait suite à une révolution soudaine, datée de 40 ka (Klein, 1995, 2000; Mellars & Stringer, Chris, 1989), concomitante de l'arrivée d'*Homo sapiens* en Europe. Des découvertes viennent remettre en question cette hypothèse, puisque l'ornementation du corps à visée symbolique est probablement déjà attestée en Afrique il y a 300 ka à travers les traces de pigments (Brooks et al., 2018) et des objets de parure dont les premiers remontent à 140 ka (Sehassseh et al., 2021). Quant aux gravures abstraites, la plus ancienne à ce jour daterait d'il y a environ 540 ka à 430 ka avant le présent (Joordens et al., 2014). Les traces de cette culture matérielle potentiellement symbolique sont retrouvées sur différents continents et à différentes périodes du Paléolithique (voir les sections suivantes de l'introduction générale pour plus de détails). Ces productions pourraient refléter les capacités cognitives de leurs créateurs, ainsi il nous paraît intéressant de les étudier d'un point de vue neuroarchéologique. Que connaissons-nous du traitement cérébral de ces artefacts ?

Les gravures paléolithiques abstraites ont fait récemment l'objet d'une étude neuroarchéologique (Mellet, Salagnon, et al., 2019). En utilisant une technique de neuroimagerie fonctionnelle, les chercheurs se sont intéressés aux régions cérébrales impliquées dans la perception de ces gravures. L'objectif était de déterminer si elles avaient une structure visuelle suffisamment complexe pour que leur perception active les régions visuelles engagées dans la reconnaissance et l'identification des motifs. Cette étude s'inscrivait dans le cadre d'une controverse concernant l'émergence, le développement et les applications de la production de gravures (Hodgson, 2006, 2019a, 2019b; Mellet, Colagè, et al., 2019). Les résultats de cette étude sont présentés dans l'Étude 1. Dans le cadre d'une utilisation symbolique de ces gravures abstraites, il était essentiel pour les Humains du passé d'être capables d'interpréter les signes abstraits, et de différencier des traces intentionnellement gravées par un

congénère de traces qui seraient accidentelles ou d'origine non-anthropique. La capacité à interpréter les signes est cruciale pour le langage et la culture. L'une des études menées pendant ma thèse de doctorat visait à caractériser les réseaux cérébraux impliqués dans la prise de décision d'attribuer une origine humaine à des motifs abstraits, tels ceux des premières gravures (cf. Étude 2).

Les connaissances sur la perception cérébrale de l'ornementation du corps sont encore très limitées. En ce sens, nous avons réalisé une étude neuroarchéologique pionnière (cf. Étude 3).

L'application de techniques d'imagerie cérébrale fonctionnelle lors du traitement d'artefacts gravés par les hommes du passé, ou destinés à l'ornementation du corps, pourrait nous renseigner sur l'émergence et l'évolution de la capacité de pensée symbolique.

TRACES ARCHÉOLOGIQUES DE COMPORTEMENTS SYMBOLIQUES

QU'EST-CE QU'UN SYMBOLE ?

Selon certains archéologues, une caractéristique essentielle de l'Homme dit « moderne » serait d'être capable de pensée symbolique, c'est-à-dire de manipuler des symboles. Mais qu'est-ce qu'un symbole ? Ce concept est souvent vaguement défini dans la littérature archéologique. Fréquemment, le terme « symbolique » réfère à un artefact archéologique qui ne semble pas avoir de fonction utilitaire. Il pourrait alors correspondre à une fonction esthétique ou symbolique. La définition générale d'un symbole implique que ce dernier soit un signe arbitraire utilisé pour désigner une entité. La signification d'un symbole n'est pas basée sur une ressemblance avec l'objet représenté ni sur un lien de causalité. Elle dépend de la culture. Un même symbole peut être compris différemment en fonction de la culture de l'interprète.

Du point de vue de la sémiotique, la classification du philosophe Peirce distingue 3 types de signes : l'icône, l'indice et le symbole (Peirce, 1998). L'icône présente une ressemblance physique avec l'objet signifié. L'indice serait un signe dont la signification serait liée à l'objet signifié par un lien de cause à effet, ou une contiguïté (spatiale ou temporelle), ou encore une méronymie. Cela concerne par exemple les traces de pas ou la fumée d'un feu. Toujours selon Peirce, le dernier type de signes est le symbole, dont la relation entre le signifiant et le signifié est purement arbitraire. Ainsi, la signification d'un symbole est le fruit d'une convention culturellement déterminée. Le lien entre le symbole et sa signification ne peut être fait que par la personne qui l'interprète, en fonction de sa culture.

La classification sémiotique de Peirce se distingue de la sémiologie de Saussure, qui s'attachait à comprendre les signes linguistiques à travers un système dyadique comprenant le signifiant (une image acoustique) et le signifié (le concept associé) (Saussure et al., 2016). Pour Saussure, la relation entre le signifiant et le signifié est purement arbitraire, à l'instar du symbole dans la sémiotique de Peirce. Il n'existe pas d'autres niveaux de signes qui ne seraient pas symboliques. Il est délicat d'appliquer la sémiologie de Saussure aux artefacts archéologiques, qui restent silencieux. Dans une perspective archéologique, il paraît plus pertinent de recourir à la sémiotique de Peirce pour classer les artefacts potentiellement porteurs de sens. C'est pourquoi la classification hiérarchique trichotomique de Peirce a servi de cadre d'analyse à plusieurs études archéologiques (Baron, 2021; Preucel, 2006). Il s'agit par exemple d'utiliser ce prisme sémiotique pour caractériser la fonction d'artefacts, comme la taille d'outils en pierre (Wynn, 1995) ou encore des gravures et parures retrouvées notamment sur des sites archéologiques d'Afrique du Sud. Certains chercheurs considèrent qu'il s'agit là de manifestations symboliques (d'Errico et al., 2005; Henshilwood & Dubreuil, 2011) tandis que d'autres pensent que ces productions correspondent à des icônes et des indices (Garofoli & Iliopoulos, 2019; Hodgson, 2014). Kissel & Fuentes (2017) regrettent de se limiter à rechercher des traces de symboles dans le registre archéologique. Ils suggèrent de chercher plus généralement tout type de signes (selon la sémiotique de Peirce) dans le registre archéologique afin de mieux comprendre comment les artefacts produits par les premiers humains pouvaient porter du sens (Kissel & Fuentes, 2017).

CULTURE MATÉRIELLE SYMBOLIQUE

Dès lors que les humains du passé étaient capables de pensée symbolique, cela devait se manifester dans leurs comportements et dans ce que l'on retrouve de leur culture matérielle, qui leur permettait de stocker et communiquer des informations. Les symboles avaient le potentiel de communiquer quelque chose dont le sens était arbitrairement défini, et conventionnellement partagé.

Quels éléments de la culture matérielle des hommes du passé nous donnent des indices sur leur capacité à penser à l'aide de symboles ? Il s'agit par exemple des traces d'utilisation de pigments, d'ornementation du corps avec des objets de parure ou des peintures, de pratiques funéraires, de gravures abstraites. Ces pratiques et productions pouvaient permettre de stocker et communiquer un sens arbitraire, conventionnellement partagé entre les individus. Par exemple, l'ornementation du corps peut le transformer en un moyen de communication visuelle

qui donne des informations sur l'identité de l'individu au sein du groupe et entre les groupes (Kuhn & Stiner, 2007). Les traces abstraites gravées ont elles aussi le potentiel pour transmettre de telles informations sociales (Texier et al., 2010).

ÉMERGENCE DE LA PENSÉE SYMBOLIQUE

La pensée symbolique est-elle le propre de notre espèce, *Homo sapiens* ? Quand est-elle apparue ? Ces questions font débat dans la communauté scientifique. Certains pensent qu'un changement brutal d'architecture cérébrale serait survenu au début du Paléolithique supérieur, c'est-à-dire il y a environ 40 ka en Europe, suite à une mutation génétique soudaine (Klein, 1995, 2000; Mellars & Stringer, Chris, 1989). Cela ne concernerait alors que notre espèce, *Homo sapiens*. Pour d'autres, l'émergence de la pensée symbolique aurait débuté en Afrique il y a environ 200 ka de façon concomitante de l'apparition de notre espèce (McBrearty & Brooks, 2000). L'émergence et le développement de la culture matérielle symbolique seraient liés à une réorganisation des zones temporo-pariétales impliquées dans la théorie de l'esprit, la prise de perspective et la flexibilité attentionnelle, ou à une meilleure connectivité de ces régions avec le cortex préfrontal (Henshilwood & Dubreuil, 2011). D'autres encore, remarquent que des pratiques symboliques apparaissent à plusieurs endroits de la planète, parfois même avant l'émergence de notre espèce (d'Errico & Colagè, 2018; d'Errico & Stringer, 2011). Cela concerne par exemple la découverte en Afrique et en Europe des plus anciennes traces de pigments utilisés pour des peintures corporelles, qui remonteraient à 300 ka (Brooks et al., 2018; Henshilwood et al., 2011; Soressi & D'Errico, 2007) ; les gravures intentionnellement réalisées par *Homo erectus* (Joordens et al., 2014) ou *Homo neanderthalensis* (Rodríguez-Vidal et al., 2014a) ; ou encore les premiers objets de parure à base de coquillages marins, découverts au Proche-Orient, en Afrique du Nord, Subsaharienne et de l'Est, qui dateraient d'environ 120 ka à 70 ka (Bar-Yosef Mayer et al., 2009, 2020; Bouzouggar et al., 2007; d'Errico et al., 2005, 2009; Shipton et al., 2018; Vanhaeren et al., 2006). En Europe, les premiers objets de parure sont antérieurs à l'arrivée des populations anatomiquement modernes et sont associés à *Homo neanderthalensis* (Zilhão et al., 2010).

Comment expliquer cette diversification des pratiques culturelles et symboliques et sur quelles bases cérébrales reposent-elles ?

LES GRAVURES PALÉOLITHIQUES

Description des gravures

Les productions graphiques, s'exprimant par la gravure, la peinture, le dessin, sont souvent considérées comme des indicateurs d'une cognition moderne. Nous en retrouvons des traces, dans les grottes ornées en Europe et en Asie (Aubert et al., 2014; Brumm et al., 2021; Fritz & Tosello, 2007; Hoffmann, Standish, et al., 2018; Quiles et al., 2016) et sur des objets (Brumm et al., 2020; Dutkiewicz et al., 2020). Certaines sont figuratives et représentent des animaux. D'autres sont des traces abstraites, telles des marques géométriques (traits, triangles, points). Ces productions font partie de la culture matérielle de nos ancêtres.

Les premières gravures réalisées par les humains du passé sont abstraites. A ce jour, la plus ancienne gravure est abstraite et a été retrouvée sur un coquillage originaire d'Indonésie. Elle daterait d'environ 540 ka à 430 ka avant le présent et est attribuée à *Homo erectus* (Joordens et al., 2014)(Figure 1). En Europe, une gravure attribuée à *Homo neanderthalensis* a été trouvée dans la grotte Gorham à Gibraltar et daterait d'au moins 39 ka avant le présent (Rodríguez-Vidal et al., 2014a)(Figure 2). Par conséquent, ce comportement ne concerne pas uniquement notre espèce *Homo sapiens*. La gravure est une activité ancienne dans l'histoire des Hominines. Mais était-ce le résultat d'une production délibérée ?

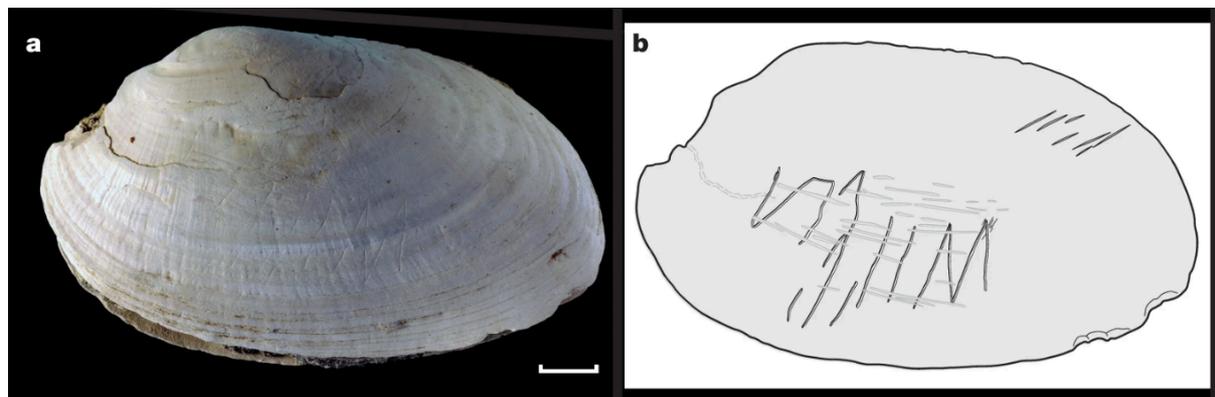


Figure 1 - Coquillage gravé par Homos erectus à Trinil, 540 ka à 430 ka avant le présent (Joordens et al., 2014)

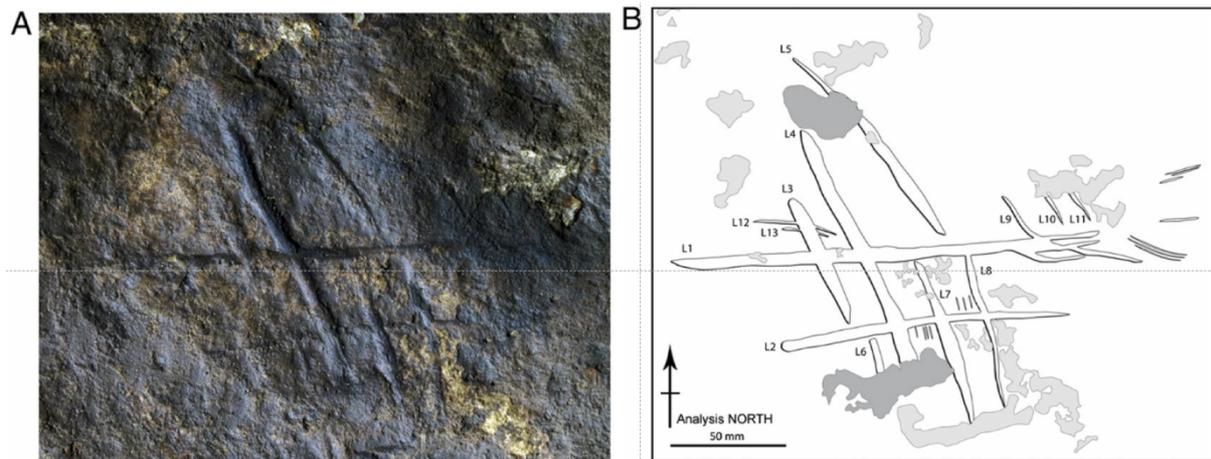


Figure 2 Paroi de grotte gravée par Homo neanderthalensis 39 ka avant le présent (Rodríguez-Vidal et al., 2014a)

La gravure néandertalienne de la grotte de Gorham serait le produit du passage répété d'un outil en pierre dans les rainures la composant. Une grande concentration était nécessaire pour arriver à produire cette gravure, afin d'arriver à laisser une trace sur la roche dure et à répéter le même geste sans sortir de la rainure à creuser. Ces marques ne sont pas compatibles avec une production accidentelle due à de la découpe de viande ou d'autres activités. Le contrôle cognitif et moteur nécessaire indique le caractère clairement intentionnel et technique de cette gravure (Rodríguez-Vidal et al., 2014a). Au nord de l'Allemagne, à Einhornhöhle, une gravure néandertalienne, d'au moins 51 ka, consiste en un motif géométrique composé de lignes parallèles entrelacées, sur une phalange de mégacéros (Leder et al., 2021)(Figure 3). La régularité de l'espacement entre les lignes et l'organisation du motif suggèrent l'acte intentionnel à l'origine de cette gravure.

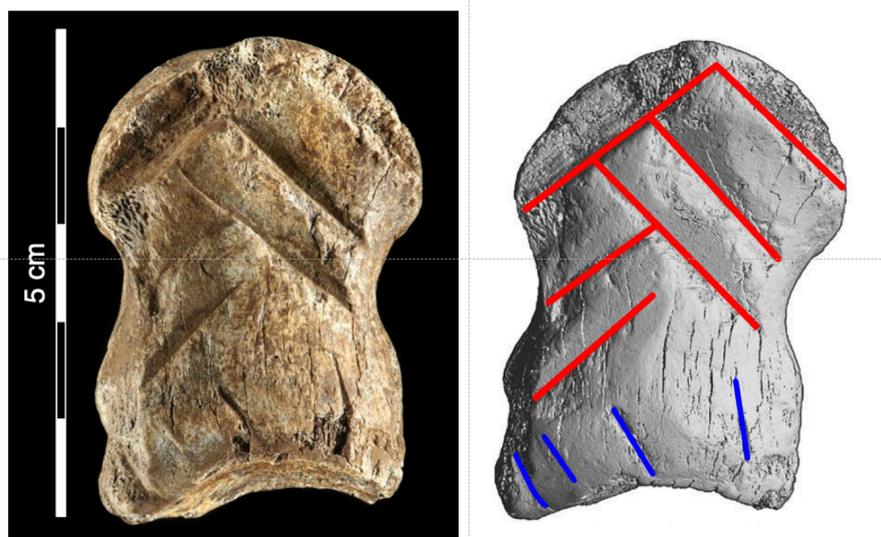


Figure 3 Phalange de mégacéros gravée par Homo neanderthalensis 51 ka avant le présent (Leder et al., 2021)

D'autres gravures abstraites ont été découvertes dans des sites Africains. A Blombos, en Afrique du Sud, ce sont des pièces d'ocre gravées datant de 75 ka à 100 ka (Henshilwood et al., 2009)(Figure 4). Les traces laissées sont peu compatibles avec des traces accidentelles dues à de la production de pigments. En effet, la taille d'incision est trop petite pour aboutir à une production efficiente de pigments. De plus, les lignes ont été produites en une seule session avec le même outil, grâce à un mouvement contrôlé. A 400 km de Blombos, le site de Diepkloof en Afrique du Sud a livré de nombreuses gravures géométriques réalisées sur des coquilles d'œufs d'autruche il y a environ 60 ka (Texier et al., 2010, 2013). Elles sont retrouvées dans plusieurs couches archéologiques successives du même site, ce qui indique une tradition de gravure sur plusieurs milliers d'années.

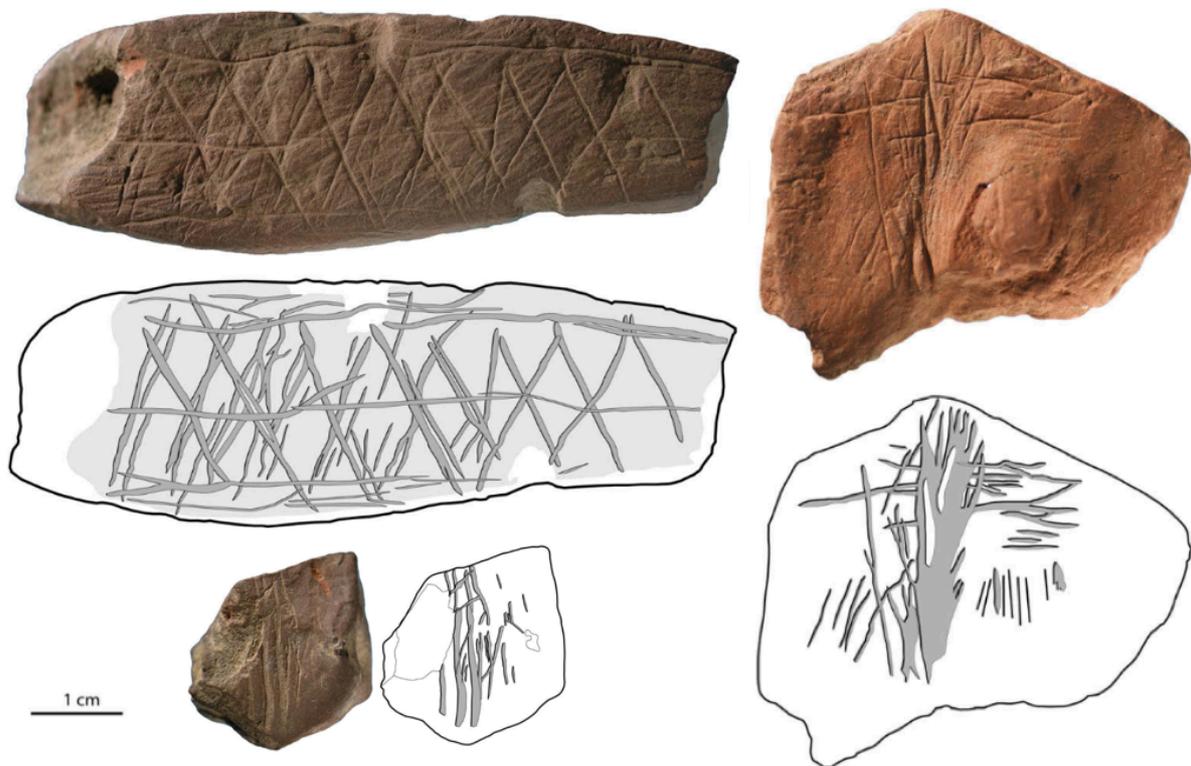


Figure 4 Gravures sur ocre réalisées par Homo sapiens il y a 75 ka à 100 ka avant le présent (Henshilwood et al., 2009).



Figure 5 Gravures sur coquilles d'œufs d'autruche réalisées par *Homo sapiens* il y a 60 ka avant le présent (Texier et al., 2013)

Il a été établi que ces gravures abstraites ne sont pas faites au hasard, elles sont bien le résultat d'un processus délibéré, d'une intention. Pourquoi les Humains du passé les auraient-elles réalisées ?

Plusieurs hypothèses non symboliques pour expliquer la production des gravures abstraites

Certains chercheurs pensent que les gravures abstraites seraient produites dans un but décoratif et non symbolique. Elles seraient le fruit de traditions culturelles socialement transmises (Tylén et al., 2020).

Un autre chercheur propose que les gravures abstraites auraient eu une portée esthétique (ou proto-esthétique) déterminée par le fonctionnement cérébral et non par des traditions culturelles (Hodgson, 2006, 2019a). Sa « théorie de la résonance neurovisuelle » (Hodgson, 2006) s'intéresse à l'émergence de la gravure dans le répertoire comportemental des Hominines. Elle explique aussi l'évolution des motifs produits, passant de simples lignes à des motifs géométriques plus complexes, pour aboutir aux représentations figuratives du Paléolithique supérieur. Cette évolution refléterait le processus de traitement cérébral de l'information

visuelle (Hodgson, 2006, 2019a). Le cortex visuel primaire est le point d'entrée de l'information visuelle dans le cortex visuel, situé dans le lobe occipital dans la partie postérieure du cerveau. Cette aire est spécialisée dans l'extraction des primitives visuelles (lignes, courbes, bords, coins) et des caractéristiques de bas niveau du percept visuel. Ensuite, l'information est relayée vers d'autres aires qui vont traiter les formes perçues, la séparation figure/fond. Enfin, des processus de haut niveau vont être mis en œuvre au sein du cortex occipito-temporal pour reconnaître et identifier l'objet perçu. Ainsi, selon Hodgson (2006), l'exposition répétée à des formes géométriques dans la nature (qui pourtant sont rares) aurait incité nos ancêtres préhistoriques à initier leur production. Leur perception aurait d'autant plus stimulé le cortex visuel, sensible à ce type de primitives, cet effet de « résonance » exacerbant la gravure de motifs géométriques et conduisant à une boucle perception-production. Toujours selon Hodgson, c'est la satisfaction ressentie lors de la perception de motifs abstraits qui était suffisante pour expliquer leur production. Les motifs gravés seraient produits uniquement pour leurs propriétés visuelles, répondant ainsi à des préoccupations esthétiques, plutôt que pour communiquer ou stocker de l'information tel un signe voire un symbole.

D'autres chercheurs encore pensent que les gravures seraient produites pour le processus de production en lui-même et non mis en œuvre avec un objectif donné. Malafouris (2021) propose que la production de gravures abstraites (« *mark making* ») résulte de l'intention de produire une trace, simplement pour le plaisir de la produire (Malafouris, 2021). Il s'agirait ainsi d'une dynamique kinesthésique et énaïve. Une fois la trace produite, elle pourrait être utilisée pour signifier quelque chose, mais ce n'est pas cette perspective qui aurait déclenché cette production.

Les gravures abstraites, indicateurs archéologiques d'une pensée symbolique

Des chercheurs considèrent que les gravures abstraites seraient une trace archéologique de la capacité de nos ancêtres à utiliser des signes voire des symboles (Henshilwood & D'Errico, 2011; Leder et al., 2021; Li et al., 2019; Prévost et al., 2021; Rodríguez-Vidal et al., 2014a; Shaham et al., 2019; Zilhão et al., 2017). Elles correspondraient à une production intentionnelle, visibles par autrui, ayant le potentiel de transmettre des informations, de par leur motif ou la nature du support.

La gravure et l'emplacement de la gravure néandertalienne de la grotte de Gorham laissent penser que l'objectif du graveur était de laisser une marque visible par les autres personnes présentes dans cette grotte (Rodríguez-Vidal et al., 2014a). Cette gravure avait le potentiel pour

indiquer un espace au sein d'un lieu d'habitation. La gravure géométrique néandertalienne de Einhornhöhle n'a pas d'utilité apparente et pourrait servir une fonction symbolique (Leder et al., 2021). Cette hypothèse est appuyée par le support rare de la gravure, une phalange de mégacéros, un cerf géant peu commun à cette époque et à cet endroit.

(Henshilwood & D'Errico, 2011) suggèrent que les gravures abstraites de Blombos pourraient avoir un caractère symbolique pour plusieurs raisons. Toutes sont réalisées sur le même type de matériel, l'ocre. Le support de certaines gravures était préparé par abrasion. Le même outil lithique était utilisé et une grande concentration et un contrôle visuomoteur fin étaient requis. Les traits gravés semblent organisés et un même motif peut être retrouvé sur plusieurs pièces différentes. De plus, ces objets gravés ne présentent pas de caractère utilitaire. Ces gravures abstraites auraient le potentiel pour être un moyen de communication et de représentation, permettant de stocker et transmettre des informations, dès lors qu'elles constituaient un code partagé entre les individus (Henshilwood & d'Errico, 2011). Selon Texier et al., (2010) les gravures sur les coquilles d'œufs d'autruche de Diepkloof auraient pu être un marqueur de l'appartenance à un groupe ou être utilisées pour identifier un membre du groupe. Ces motifs gravés seraient ainsi produits pour réaliser une fonction sociale. Il semblerait qu'il y ait un nombre limité de types de motifs gravés, comme s'il y avait des règles inhérentes à leur production, plaidant ainsi en faveur de leur potentiel symbolique. Cette standardisation laissait tout de même place à une certaine variabilité individuelle.

L'hypothèse de la nature représentationnelle et potentiellement symbolique des premières gravures abstraites est appuyée par une première étude, initiée durant mon master. Nous avons identifié les réseaux neuraux impliqués dans la perception des plus anciennes gravures abstraites connues, découvertes dans des sites datés entre 800 ka et 30 ka avant le présent. Les résultats montrent que, malgré leur structure simple, les gravures recrutent des régions du cerveau spécialisées dans la reconnaissance et l'identification des objets (Mellet, Salagnon, et al., 2019). Les premières gravures avaient le potentiel pour être utilisées comme des signes ou même des symboles par nos ancêtres.

Les gravures abstraites préhistoriques pourraient être une manifestation de la capacité des hommes du passé à conceptualiser des symboles et à les inscrire dans leur environnement matériel. Les symboles pouvaient aussi être portés sur le corps, à travers l'ornementation du corps.

L'ORNEMENTATION DU CORPS

Utilisation de colorants et de pigments

La production et l'utilisation de pigments par des humains sont attestés depuis des milliers d'années. Il est difficile de trancher quant aux objectifs poursuivis, tant ils sont variés (Domingo & Chieli, 2021). Utilitaires, pour se protéger des moustiques ou du soleil (Rifkin et al., 2015), pour coller un outil sur un manche (*Hafting*) (Wadley, 2005). Artistiques ou esthétiques, pour réaliser des peintures (Chalmin et al., 2003; Hoffmann, Standish, et al., 2018; Rifkin et al., 2016). Symboliques ou rituels, comme en témoignent leur présence dans de nombreuses sépultures du Paléolithique supérieur (Román et al., 2015; Straus et al., 2015), et même du *Middle Stone Age*, comme en témoigne un coquillage perforé et couvert d'ocre, enterré avec un nouveau-né à Border Cave au sud de l'Afrique (d'Errico & Backwell, 2016).

Les plus anciennes traces de pigments utilisés pour des peintures corporelles et tatouages remontent à environ 300 ka avant le présent, et ont été découvertes en Afrique et en Europe (Brooks et al., 2018; Henshilwood et al., 2011; Soressi & D'Errico, 2007). Certains pigments de couleur vive ont été transportés sur de longues distances et auraient pu être utilisés dans le cadre d'un comportement symbolique visant à renseigner sur l'identité ou le statut d'une personne (Brooks et al., 2018). En Europe, à la même période, c'est-à-dire il y a environ 200 ka à 250 ka avant le présent, les premiers Hommes de Neandertal transportaient aussi sur de longues distances du matériel servant à produire des pigments (Roebroeks et al., 2012). Dans la péninsule ibérique, on retrouve des traces d'utilisation de pigments pour teinter des coquillages perforés, datant d'il y a 50 ka (Zilhão et al., 2010). Ce comportement est encore plus ancien au Proche-Orient, attesté par la présence d'ocre sur des coquillages d'une couche archéologique datée de 92 ka dans la grotte Qafzeh (Bar-Yosef Mayer et al., 2009). En Afrique, cela remonterait à au moins 80 ka (Bouzougar et al., 2007; d'Errico et al., 2009). Les données concernant ces sites permettent d'exclure l'effet de processus post-dépositionnels, c'est-à-dire altérant l'objet pendant ou après enfouissement sous des sédiments. Par conséquent, les résidus d'ocre retrouvés sur des perles en coquille d'œuf d'autruche et en coquillages pourrait indiquer que ces objets de parures ont été en contact avec de la peau teinte par de l'ocre, ou qu'ils étaient délibérément teintés (Bar-Yosef Mayer et al., 2009; Bouzougar et al., 2007; d'Errico et al., 2005, 2009).

L'application de pigments et colorants à l'ornementation du corps, à travers des peintures corporelles et la pigmentation d'objets de parure pourrait avoir des finalités esthétiques ou symboliques. Peut-être ce comportement correspondait à une volonté d'embellir le corps (Garofoli, 2015; Mithen, 2014), ou à le transformer en moyen de communication symbolique visant à transmettre des informations sur l'individu porteur de l'ornementation (Hatton et al., 2022; Kuhn & Stiner, 2007; Vanhaeren & d'Errico, 2006; D. Wright et al., 2014).

Les objets de parures, indicateurs archéologiques d'une cognition moderne

De nos jours, il existe une multitude de formes de modifications corporelles (coiffures, piercings, tatouages, peintures, maquillage) et de parures (bijoux, accessoires), utilisées au quotidien, ou ponctuellement lors de rites ou cérémonies. Elles acquièrent une fonction ornementale et symbolique lorsqu'elles sont perçues par autrui. Largement étudiée par les études anthropologiques et ethnographiques, l'ornementation du corps peut revêtir de multiples significations sociales et symboliques : un indicateur de statut ou de rôle au sein du groupe ou de la société. Il peut s'agir par exemple de communiquer une identité de genre, une affiliation ethnique, religieuse, l'appartenance à un groupe social, un rang social, le statut marital, etc. L'ornementation du corps le transforme en un moyen de communication visuelle, donne des informations sur la personne qui porte les parures, au sein du groupe et entre les groupes (Hatton et al., 2022; Kuhn & Stiner, 2007). Les données archéologiques indiquent que l'ornementation du corps était déjà pratiquée à la Préhistoire. Des objets de parure sont retrouvés en Afrique et datent d'au moins 142 ka avant le présent (Sehasseh et al., 2021). L'étude archéologique des traces d'ornementation du corps des populations du passé à travers ce que l'on en retrouve, peut indirectement nous renseigner sur leur culture matérielle symbolique, leur organisation sociale et leurs capacités cognitives (Abadía & Nowell, 2015). Néanmoins, les traces archéologiques des objets de parure sont possibles uniquement pour les matières dures, qui résistent à l'épreuve du temps. Il est possible que des objets de parure aient été constitués de matières organiques telles des plumes, du bois, mais ces dernières ne se conservent pas. Nous avons donc une vision partielle de la culture matérielle et symbolique des humains du passé.

L'ornementation du corps à l'aide d'objets de parure est pratiquée depuis au moins 142 ka en Afrique et 120 ka au Proche-Orient, comme en témoigne la découverte de parures en coquillages (Bar-Yosef Mayer et al., 2020; Bouzouggar et al., 2007; d'Errico et al., 2005, 2009; Sehasseh et al., 2021; Shipton et al., 2018; Vanhaeren et al., 2006). Ces dernières sont retrouvées à plusieurs kilomètres de la mer (pour revue, voir Steele et al., 2019), ce qui suggère

un transport délibéré de la part d'humains plutôt qu'un transport accidentel. Il semblerait que les coquillages soient sélectionnés selon des critères qui peuvent varier en fonction du site de découverte et au cours du temps (Vanhaeren, Wadley, et al., 2019). Il peut s'agir de récolter uniquement les coquillages d'une certaine taille, ou d'une espèce en particulier, comme *Nassarius kraussianus*, (d'Errico et al., 2005) ou encore de la présence de perforation naturelle (Bouzouggar et al., 2007). Des modifications intentionnelles peuvent ensuite avoir été apportées à ces coquillages. Par exemple, dans la grotte Qafzeh en Israël, la couche archéologique datant de 92 ka a livré, entre autres indices d'un comportement moderne, des coquillages perforés naturellement dont certains avaient été recouverts d'ocre et avaient pu être suspendus ensemble grâce à une ficelle qui n'a pas été conservée par le temps (Bar-Yosef Mayer et al., 2009). Sur certains sites, comme Blombos en Afrique du Sud, bon nombre de ces coquillages présentent des perforations dont la fréquence ainsi que les caractéristiques sont peu compatibles avec une cause naturelle (d'Errico et al., 2005). Ils présentent des traces liées à l'utilisation d'outils pour réaliser délibérément la perforation (d'Errico et al., 2005). L'hypothèse de l'utilisation de ces coquillages percés en tant que parure est soutenue par les traces d'usure présentes sur leur surface, indiquant qu'ils ont été portés. Des modifications de couleur des coquillages (noircis) suite à un processus de chauffe ont été rapportées mais les chercheurs ne peuvent pas trancher sur leur caractère intentionnel (d'Errico et al., 2015). D'autres objets de parure paléolithiques comportent des traces de pigmentation intentionnelle. En Italie, le fossile d'un gastéropode marin avait été teint avec de l'ocre rouge et était peut être utilisé comme pendentif il y a 47 ka par un néandertalien (Peresani et al., 2013). D'autres coquillages retrouvés en Europe, dans la péninsule ibérique, présentent des traces de pigmentation volontaire avec de l'ocre (Hoffmann, Angelucci, et al., 2018; Zilhão et al., 2010).



Figure 6 Gauche : *Nassarius kraussianus* de la grotte Blombos (d'Errico et al., 2005). Milieu : (Zilhão et al., 2010). Droite : Coquillage teint par un néandertalien il y a 47000 ans (Peresani et al., 2013).

En Croatie, à Krapina, des serres de pygargue à queue blanche (un aigle) semblaient avoir été rassemblées il y a 130 ka en tant que bracelet ou collier (Radovčić et al., 2015). Ces objets de parures sont associés à *Homo neanderthalensis*. Ils datent d'avant l'arrivée en Europe des

populations d'*Homo sapiens*, aux alentours de 54 ka (Slimak et al., 2022). D'autres objets de parure ont été découverts dans la grotte du Renne, en France, et appartiennent à une culture néandertalienne, le Châtelperronien (Caron et al., 2011; Vanhaeren, Julien, et al., 2019)(Figure 7). Les néandertaliens ont occupé cette grotte de 44,5 ka à 41 ka ans avant le présent (Banks & d'Errico, 2018), c'est-à-dire de façon concomitante de la potentielle présence d'*Homo sapiens* en Europe.

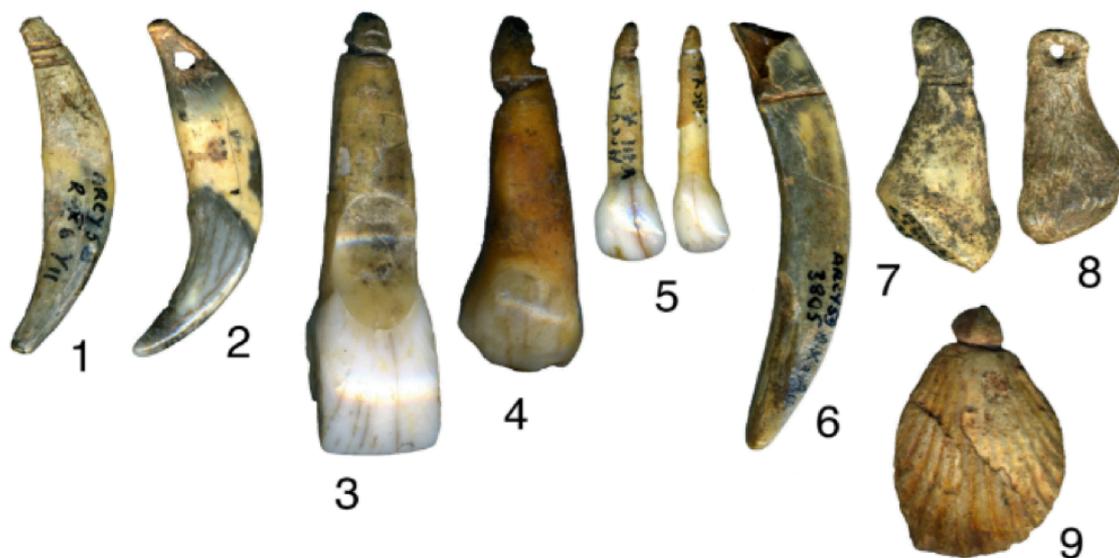


Figure 7 Caron et al., (2011). Objets de parures faits de dents perforées et striées (1–6, 11), d'os (7–8, 10) et d'un fossile (9), datant d'environ 44,5 ka à 41 ka ans avant le présent.

Des perles en coquilles d'œufs d'autruche sont retrouvées à divers endroits du monde tels que l'Afrique de l'est (Tanzanie), pour les plus anciennes, datant d'il y a 50 ka (Miller & Willoughby, 2014), ou encore l'Afrique du Sud (d'Errico et al., 2012) et l'Asie de l'est (d'Errico et al., 2021; Wang et al., 2009). A Shuidonggou, en Chine, il y a 31 ka des perles ont été fabriquées à partir de coquille d'œufs d'autruches (Wei et al., 2017)(Figure 8) et ont été intentionnellement colorées en rouge (Pitarch Martí et al., 2017). La réplique de production de perles en œuf d'autruche du Liban à travers un paradigme d'archéologie expérimentale mené par Bednarik (2015) a montré qu'elles résultaient d'une production délibérée, visant à construire une forme abstraite (géométrique). C'était une tâche difficile qui demandait beaucoup d'efforts, particulièrement pour produire des perles de cette petite taille sans les casser (Bednarik, 2015). La particularité de ces perles en coquilles d'œufs d'autruche est qu'elles sont le fruit d'une manufacture importante, puisqu'elles ressemblent très peu au matériel dont elles sont originaires (contrairement aux parures en coquillage par exemple). Elles sont produites massivement et semblent respecter une certaine standardisation, qui est un critère considéré

comme permettant la création d'un code symbolique stable et partagé entre les individus (Kuhn, 2014; Pitarch Martí et al., 2017).



Figure 8 Perles en coquilles d'oeufs d'autruche, Shuidonggou, Chine, 31 ka avant le présent (Wei et al., 2017)

Ces découvertes sur plusieurs continents et périodes attestent que l'ornementation du corps n'est pas un comportement exclusif à notre espèce, ni un phénomène éphémère local. Il s'agit d'un comportement développé depuis des dizaines de milliers d'années.

Le matériel utilisé pour des objets de parures est très diversifié : minéraux, coquillages, ivoire, dents, os, bois de cerf, griffes d'oiseaux, coquilles d'œufs. Le matériel d'origine animale provenait de plusieurs espèces différentes : loup, ours, mégacéros, hyène, marmotte, rhinocéros, mammouth, vautour, pygargue, cheval, renne, autruche... Le choix de la matière première, de la forme de l'ornement et de l'application de colorants pourrait refléter des traditions culturelles et sociales, et indiquer des contacts et échanges entre populations (Collins et al., 2020; d'Errico et al., 2021; Hatton et al., 2022; Mayer, 2019; Miller, 2019; Miller & Wang, 2022; Nițu et al., 2019; Rigaud et al., 2015; Rigaud & Gutiérrez-Zugasti, 2016; Stewart et al., 2020; Tejero et al., 2021; Vanhaeren & d'Errico, 2006) dont l'échelle géographique était en pleine expansion (Stiner, 2014). En effet, les objets de parure peuvent également nous donner des indices sur l'organisation culturelle et sociale des populations du passé. Par exemple, lors du Paléolithique en Chine, le type d'ornementation pratiquée plutôt à l'ouest pourrait être la signature de la population Salkhit tandis que l'ornementation pratiquée à l'est serait la signature de la population Tianyuan (d'Errico et al., 2021). L'étude de marqueurs culturels à travers la production de perles destinées à l'ornementation corporelle peut nous renseigner sur les déplacements de populations du passé (Rybin, 2014) et leur diversité culturelle (Rigaud et al., 2015; Vanhaeren & d'Errico, 2006).

Certains chercheurs considèrent que les objets de parures et l'utilisation de pigments seraient utilisés dans un but simplement esthétique, sans lien avec des normes sociales partagées (Garofoli, 2015; Mithen, 2014). Pour Mithen (2014), l'utilisation de pigments et de parures par *Homo neanderthalensis* manifesterait une volonté d'embellissement du corps, dans le cadre d'une organisation sociale complexe, néanmoins sans que cela ne revête nécessairement une

signification symbolique (Mithen, 2014). Garofoli (2015) propose que les objets de parures et pigments correspondent à des signes de type indices, mais pas nécessairement à des symboles (selon la classification sémiotique de Peirce). Par conséquent, il ne serait pas indispensable de bénéficier de capacités cognitives dites « modernes » (comme la théorie de l'esprit) pour traiter de tels artefacts. Les humains du passé auraient pu s'appuyer sur des stratégies cognitives moins coûteuses que la cognition sociale, à savoir la cognition située. Cette approche basée sur l'énonciation postule que nous pouvons comprendre les autres en regardant directement leurs actions, ce qui révèle immédiatement leur sens, sans nécessairement avoir accès à des états mentaux pour justifier l'action (Gallagher, 2008).

Pour d'autres chercheurs, les premiers objets de parure et l'utilisation de pigments constitueraient des indicateurs d'une pensée symbolique et par conséquent de capacités cognitives dites modernes. En effet, les parures peuvent être considérées comme une technologie de communication visuelle permettant de transmettre des informations sur l'identité du porteur aux membres du même groupe ou de groupes voisins au moyen d'un langage symbolique commun (Bednarik, 2015; Hatton et al., 2022; Kuhn & Stiner, 2007; Nițu et al., 2019; Pitarch Martí et al., 2017; Vanhaeren & d'Errico, 2006; D. Wright et al., 2014). Les parures en perles témoignent d'un système de communication complexe (Bednarik, 2015). Parce que la compréhension des objets de parure par les autres présuppose l'existence de codes partagés, ces objets archéologiques sont souvent considérés comme des preuves fiables de l'émergence du langage et de cultures matérielles symboliques dans notre genre (d'Errico et al., 2005, 2009; Vanhaeren et al., 2013). À cet égard, les parures peuvent être considérées comme des indicateurs archéologiques d'une cognition moderne. Elles témoigneraient de conscience de soi (Bednarik, 2015; Malafouris, 2008), de capacité de théorie de l'esprit et d'une conscience des normes sociales abstraites (Henshilwood & Dubreuil, 2011). Pour ces auteurs, cela correspondrait sur le plan cérébral à une réorganisation des aires temporo-pariétales impliquées dans la théorie de l'esprit ainsi qu'à une connectivité accrue avec le cortex préfrontal, impliqué dans les fonctions exécutives (Henshilwood & Dubreuil, 2011). L'importance de ces fonctions cognitives supérieures dont notamment la mémoire de travail est soulignée par Coolidge et Wynn, qui la considèrent comme une capacité clé permettant la pensée moderne (Coolidge & Wynn, 2005; Wynn & Coolidge, 2011). Ainsi, la complexification et la diversification de l'ornementation du corps pourraient refléter l'évolution des capacités cognitives et des pratiques culturelles.

BASES NEURALES DE LA PERCEPTION VISUELLE

Les expériences menées dans le cadre de cette thèse font appel à la perception visuelle de stimuli appartenant à différentes catégories visuelles (des objets, des scènes, des mots et des visages). C'est pourquoi nous allons présenter le traitement cortical de l'information visuelle, en particulier en ce qui concerne la voie visuelle dite « occipito-temporale », spécialisée dans l'identification et la reconnaissance de stimuli visuels.

LES DIFFÉRENTES VOIES VISUELLES

Le point d'entrée cortical de l'information visuelle se situe dans l'aire visuelle primaire (striée), puis les aires péristriées du lobe occipital. Après ce premier traitement, l'information visuelle va suivre deux voies différentes (Milner & Goodale, 1995; Ungerleider & Mishkin, 1982). Il s'agit d'une part, de la voie occipito-temporale du « quoi », aussi nommée voie ventrale. Elle est impliquée dans l'identification visuelle des stimuli. Elle projette l'information visuelle du cortex visuel primaire, au cortex occipito-temporal ventral, puis au pôle temporal. D'autre part, la voie occipito-pariétale du « comment », aussi nommée voie dorsale, est recrutée dans le traitement visuel des objets en vue d'interagir avec. Il a été proposé récemment que le système visuel humain comprendrait aussi une troisième voie visuelle (Haak & Beckmann, 2018), qui serait engagée dans la perception sociale (Pitcher & Ungerleider, 2021)(Figure 9). Elle projetterait du cortex visuel primaire au sillon temporal supérieur.

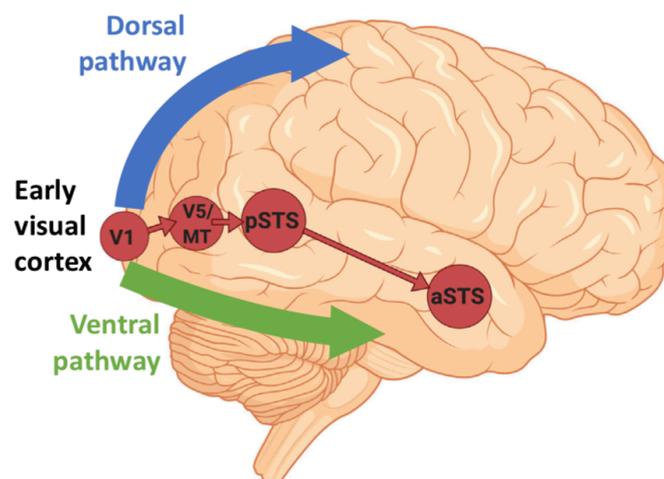


Figure 9 Les 3 voies visuelles (Pitcher & Ungerleider, 2021)

LA VOIE OCCIPITO-TEMPORALE

La voie visuelle occipito-temporale (voie ventrale) est spécialisée dans le traitement de la forme, et des caractéristiques figuratives des objets et des visages. Une lésion de la voie ventrale entraîne des agnosies, c'est-à-dire un trouble de la reconnaissance des objets (James et al., 2003; Karnath et al., 2009). La voie visuelle ventrale semble respecter une organisation fonctionnelle et spatiale tripartite (Konkle & Caramazza, 2013), distinguant les stimuli animés (comme les animaux ou les visages) des objets non vivants (Grill-Spector, 2003; Grill-Spector & Weiner, 2014a; Kriegeskorte et al., 2008; Mahon et al., 2009), ces derniers étant classables en deux sous-catégories en fonction de leur taille dans la vie réelle (Konkle & Oliva, 2012), qui impacte leur possibilité d'être manipulés. En effet, les objets les plus petits sont souvent manipulables, tels les outils. Tandis que les objets les plus grands, comme des bâtiments, ne le sont pas. La dissociation entre les stimuli animés et ceux inanimés se manifeste au plan cérébral par la préférence du gyrus fusiforme latéral et du gyrus temporal inférieur aux stimuli vivants, tels les animaux, tandis que le gyrus fusiforme médian est plus sensible aux stimuli inanimés, (Grill-Spector & Weiner, 2014a; Kriegeskorte et al., 2008; Mahon et al., 2009). Il y aurait ainsi un gradient médial à latéral pour les stimuli inanimés et animés (Figure 10). Des études récentes suggèrent qu'ils s'agirait d'un continuum entre les stimuli inanimés et animés plutôt qu'une véritable dissociation (Sha et al., 2015; Thorat et al., 2019), ou encore un effet de la ressemblance des stimuli avec les visages et les corps (Ritchie et al., 2021).

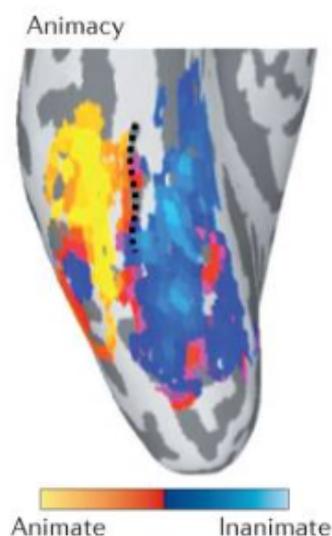


Figure 10 Distinction des stimuli animés et inanimés dans la voie visuelle ventrale (Grill-Spector & Weiner, 2014a)

Cette voie occipito-temporale est composée de plusieurs régions, qui sont plus activées par certaines catégories de stimuli visuels. Elles seraient donc spécialisées pour cette catégorie (Downing et al., 2006). Ces catégories peuvent être par exemple les visages (Kanwisher et al., 1997; Kanwisher & Yovel, 2006; McCarthy et al., 1997), les corps humains (Downing et al., 2001; Peelen & Downing, 2005), les parties du corps humain (Schwarzlose et al., 2005), les scènes (Epstein et al., 1999; Epstein & Kanwisher, 1998), mais aussi les mots (Cohen et al., 2000, 2002).

Les diverses catégories visuelles entraînent des réponses distinctes au sein de la voie visuelle ventrale, manifestées par l'activation spatialement focalisée plus importante de la région spécifique d'une catégorie, mais aussi par un pattern d'activation distribué dans les autres régions visuelles (Cox & Savoy, 2003; Haxby, 2001). Ainsi, bien que plus sensibles à une catégorie visuelle, ces régions seraient également recrutées dans une moindre mesure lors de la perception de stimuli appartenant à d'autres catégories visuelles.

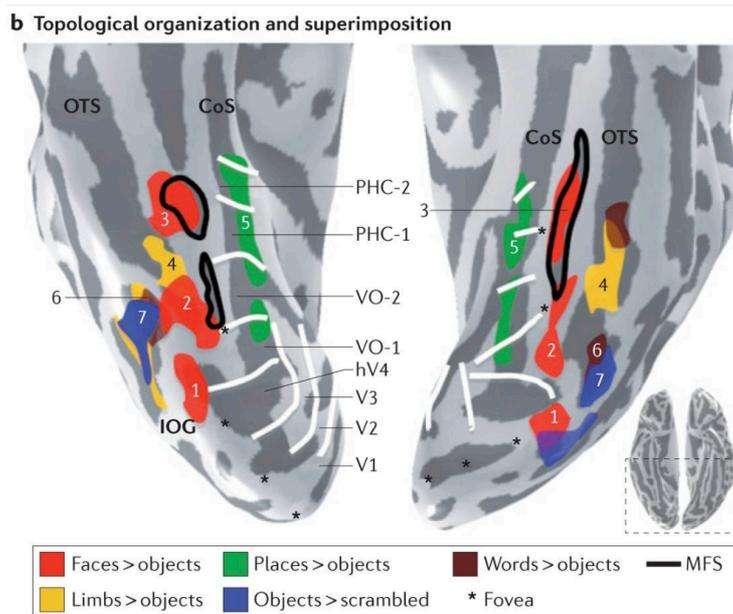


Figure 11 Régions de la voie visuelle ventrale sensibles aux différentes catégories visuelles (Grill-Spector & Weiner, 2014a)

Avant même la première année de la vie, les bébés présentent déjà une spécialisation dans les aires pour les visages, les scènes et les parties du corps (Kosakowski et al., 2022). Au cours du développement, lors de l'apprentissage de la lecture chez des enfants par exemple, des régions initialement sélectives pour d'autres catégories visuelles que les mots vont garder leur sélectivité primaire mais également répondre fortement aux mots (Dehaene-Lambertz et al., 2018). Cette configuration de la voie visuelle ventrale est aussi observée chez des personnes non-voyantes de naissance (van den Hurk et al., 2017).

La spécialisation de certaines régions cérébrales dans la voie visuelle ventrale pour certaines catégories de percepts visuels serait contrainte par la connectivité avec d'autres régions cérébrales qui traitent les informations non-visuelles à propos de ces mêmes catégories (Gomez et al., 2015; Mahon & Caramazza, 2011). La connectivité structurelle est un prédicteur de la sélectivité de régions corticales visuelles (Osher et al., 2016; Saygin et al., 2011).

La perception des visages

Au sein du gyrus fusiforme latéral, la *Fusiform Face Area* (FFA), est sensible aux visages (Kanwisher et al., 1997; Kanwisher & Yovel, 2006; McCarthy et al., 1997). L'activation de la FFA est plus importante dans l'hémisphère droit (Ishai et al., 2005; Rossion et al., 2000). Cette sensibilité est observée également chez des personnes aveugles congénitales quand elles touchent des visages (Ratan Murty et al., 2020). La FFA serait le point d'entrée dans un réseau cortical distribué dédié au traitement des visages (Ishai, 2008; Ishai et al., 2005). Outre la FFA, ce réseau comprendrait une région plus postérieure, située dans le gyrus occipital inférieur, dénommée l'*Occipital Face Area* (OFA) (Gauthier, Tarr, et al., 2000) ainsi que le sillon temporal supérieur (STS) postérieur (Haxby et al., 2000). L'OFA, la FFA et le STS en seraient les composants essentiels. Dès un stade précoce de la perception visuelle, l'OFA représenterait préférentiellement les parties du visage : les yeux, le nez, la bouche (Pitcher et al., 2011). La FFA serait impliquée dans le traitement d'informations de plus haut niveau permettant par exemple la reconnaissance de l'identité d'une personne (Hoffman & Haxby, 2000; Tsantani et al., 2021). Le STS postérieur serait recruté lors de la perception d'aspects dynamiques du visages, tel le regard ou l'expression (Hoffman & Haxby, 2000). La perception des visages est latéralisée dans l'hémisphère droit (Jonas et al., 2016; Rossion, 2014). Il a été observé une forte connectivité de la matière blanche principalement dans l'hémisphère droit entre l'OFA et la FFA, mais pas le STS (Gschwind et al., 2012). Une autre étude (Davies-Thompson & Andrews, 2012) rapporte une connectivité importante entre l'OFA et FFA avec le sillon intrapariétal, le précuneus et le colliculus supérieur tandis que le STS était plus connecté avec l'amygdale et le gyrus frontal inférieur. Néanmoins, la connectivité homotopique (c'est-à-dire la FFA gauche avec la FFA droite ; la OFA gauche avec la OFA droite) était encore plus importante (Davies-Thompson & Andrews, 2012).

La spécificité de la FFA pour le traitement des visages est toutefois discutée. Certains chercheurs ont montré que cette région cérébrale répondait aussi fortement à la perception visuelle d'animaux (Chao et al., 1999), ou à d'autres catégories dont les participants étaient

experts (Bilalic et al., 2011; Bilalić, 2016; Bilalić et al., 2016; Gauthier et al., 1999; Gauthier, Skudlarski, et al., 2000; McGugin et al., 2014; Tarr et al., 2000). L'hypothèse qui découle de cette observation propose que la spécialisation fonctionnelle de la FFA serait relative au processus mis en œuvre (Rogers et al., 2005), en l'occurrence la reconnaissance d'objets en tant qu'exemplaires particuliers d'une catégorie, plutôt qu'à une sensibilité spécifique à diverses catégories visuelles. Cette reconnaissance se base sur une expertise visuelle.

La perception des scènes

Un ensemble de trois régions corticales répond sélectivement aux scènes (Epstein & Baker, 2019). Il s'agit de la *Parahippocampal Place Area* (PPA), de l'*Occipital Place Area* (OPA) et du *retrosplenial cortex* (RSC), parfois dénommé *medial place area* (MPA ou RSC/MPA) puisque le RSC caractérisé en tant que région fonctionnelle sensible aux scènes ne coïncide pas avec la définition anatomique du cortex rétrosplénial basée sur les aires de Brodmann BA29/30 (Silson et al., 2016).

Au sein du gyrus parahippocampique, la PPA répond plus fortement aux scènes (par exemple des paysages, qu'ils soient urbains ou naturels) qu'aux autres catégories visuelles comme les visages, les corps et les objets (Epstein, 2005; Epstein et al., 1999; Epstein & Kanwisher, 1998). Elle est également impliquée dans la perception de bâtiments (Aguirre et al., 1998) et plus globalement pour les gros objets inanimés et non manipulables (Konkle & Oliva, 2012). La FFA répond préférentiellement aux scènes et aux grands objets non manipulables, même chez des personnes congénitalement non-voyantes (He et al., 2013). L'OPA est une région située dans le lobe occipital dorsal, sélective aux scènes (Dilks et al., 2013; Grill-Spector, 2003).

La perception des objets

Le complexe occipital latéral (LOC) répond plus fortement aux objets, qu'aux textures (Malach et al., 1995) ou aux objets scramble (Grill-Spector et al., 2001). Les objets scramble sont des stimuli contrôles, qui sont construits en brouillant aléatoirement le stimulus d'origine. La réponse du complexe occipital latéral ne dépend pas du niveau de familiarité de l'objet (Malach et al., 1995). Le LOC comprendrait deux subdivisions, à savoir une partie antérieure ventrale située dans le gyrus fusiforme, et une partie plutôt dorso-caudale (LO) dans le voisinage du sillon occipital latéral (Grill-Spector et al., 1999, 2001).

La perception des mots

L'identification visuelle des suites de lettres serait finalisée par une représentation abstraite nommée la forme visuelle des mots (Warrington & Shallice, 1980). Une région située dans le gyrus fusiforme gauche répond plus aux stimuli alphabétiques qu'à des stimuli d'autres catégories, et cela quels que soient leur hémichamp visuel de présentation, la police ou la casse (Cohen et al., 2002). Il a été proposé que cette région participe au traitement visuel du mot bien que sa spécificité soit discutée, puisqu'elle est autant activée par la perception visuelle de mots que d'autres types de stimuli tels que des photos d'objets (N. D. Wright et al., 2008) et serait impliquée dans des tâches ne nécessitant pas de traitement de la forme visuelle du mot (Price & Devlin, 2003). Cependant, la particularité de cette région lors du traitement des mots pourrait être que les activations induites par la perception de ce type de stimuli sont asymétriques gauches, c'est-à-dire que les intensités d'activation sont plus importantes dans la *Visual Word Form Area* (VWFA) de l'hémisphère gauche que dans la VWFA de l'hémisphère droit (Vigneau et al., 2005).

BASES NEURALES DU TRAITEMENT SOCIAL DES VISAGES

DES INDICES STATIQUES ET DYNAMIQUES

Les humains sont une espèce sociale. Bon nombre d'interactions sociales sont guidées par des indices extraits de la perception visuelle des visages et des corps de nos congénères. Certains de ces indices relèvent d'une nature statique, comme la structure d'un visage ; d'autres sont dynamiques comme les gestes et postures, les expressions faciales ou encore l'orientation du regard.

La perception des visages fait appel à un réseau cortical dont les composants principaux sont la FFA, l'OFA et le STS (Haxby et al., 2000). Alors que la FFA et l'OFA sont plutôt engagées dans la reconnaissance de l'identité d'une personne, en se basant sur le traitement des aspects invariants d'un visage, le STS est impliqué dans la perception des aspects dynamiques, à savoir la direction du regard ou l'expression d'une émotion (Hoffman & Haxby, 2000; Tsantani et al., 2021). Ce système principal interagit avec d'autres réseaux cérébraux, mobilisés par exemple lors de la perception de la parole, des intentions et émotions d'autrui ou encore pour diriger spatialement l'attention. Selon Haxby et al. (2000), ce réseau étendu comprend notamment l'amygdale, l'insula et le système limbique, impliqués dans le traitement des aspects émotionnels ; le cortex auditif, engagé lors de la perception de la parole ; le sillon intrapariétal,

activé lors de la direction de l'attention spatiale. Des chercheurs ont récemment proposé une révision de ce modèle, en suggérant l'importance de la dissociation entre le traitement de la forme du visage, plutôt ventral et celui de ses mouvements réalisés ou potentiels, plutôt dorsal (Bernstein & Yovel, 2015; Duchaine & Yovel, 2015). Il conviendrait alors de prendre davantage en compte la distinction entre le traitement statique ou dynamique des visages. Sur le plan comportemental, les indices statiques entraînent des évaluations sociales des capacités d'autrui plus stables que les indices dynamiques (Hehman et al., 2015).

APPLICATIONS DES INDICES SOCIAUX EXTRAITS DE LA PERCEPTION DES VISAGES ET DES CORPS

Quelles informations sociales pouvons-nous extraire de la perception des visages et des corps ? Premièrement, il peut s'agir de la reconnaissance ou l'identification d'une personne. Nous pouvons également catégoriser socialement une personne en faisant des inférences basées sur ses caractéristiques biologiques, comme son âge ou son sexe. D'ailleurs, l'âge perçu est un facteur clé dans la catégorisation sociale (Montepare & Zebrowitz, 1998). Cette dernière est également influencée par d'autres éléments culturels, comme par exemple l'ornementation du corps, manifestée par du maquillage, des parures, des bijoux, le style vestimentaire (Crane, 2000; Oh et al., 2020) ou encore les chaussures portées (Gillath et al., 2012). Cette culturalisation du corps peut représenter des informations sociales, telles que le genre, le statut ou rôle au sein du groupe ou de la société. Des caractéristiques comportementales et de personnalités peuvent elles aussi être inférées. Enfin, la perception des visages et des corps peut nous renseigner sur les intentions et l'état émotionnel d'autrui, ce qui est particulièrement pertinent dans une perspective d'interaction sociale.

Inférences de caractéristiques de personnalité par la perception de visages

Dans cette partie, nous allons plus particulièrement nous intéresser aux bases neurales de l'attribution d'un statut social et de caractéristiques inférées à partir de la perception de visages. Nous faisons ce choix car cela correspond davantage aux stimuli qui sont utilisés dans l'expérience présentée dans l'Étude 3. Nous n'aborderons donc pas les aspects liés à la mentalisation et la théorie de l'esprit c'est-à-dire les capacités cognitives de haut niveau permettant d'inférer les états mentaux (émotions, intentions) de soi-même et d'autrui, alors qu'ils sont inobservables.

La perception des visages donne des indices sociaux qui influencent les jugements et interactions sociales, à l'instar des inférences à propos des traits de personnalité ou de catégorisation sociale. Certains chercheurs ont proposé qu'en l'absence de contexte particulier, les visages soient socialement catégorisés selon un modèle à deux dimensions, à savoir la fiabilité/valence et la dominance/pouvoir (Todorov et al., 2008; Todorov & Oh, 2021). Les jugements de fiabilité (*trustworthiness* en anglais) à partir de la perception de visages ont souvent été étudiés. Selon une méta-analyse, ils reposent particulièrement sur l'amygdale (Santos et al., 2016). Les premiers instants de la perception d'un visage, avant même la première demi-seconde, suffisent à inférer un jugement sur des caractéristiques personnelles telles que l'attractivité, la sympathie, la fiabilité, la compétence et l'agressivité (Willis & Todorov, 2006). Des jugements rapides (100 ms) et irréfléchis à propos de la compétence de candidats aux élections, en se basant uniquement sur l'apparence faciale des candidats, est un prédicteur du résultat de ces élections (Ballew & Todorov, 2007; Todorov et al., 2005). Les traits relatifs à la survie (comme la menace) sont jugés plus rapidement que ceux qui ne sont pas directement vitaux, comme l'intelligence (Bar et al., 2006). Lorsque l'attribution de traits se base sur une description écrite du comportement des personnes associées, la perception des visages va influencer la réponse dans le cas où l'information verbale est ambiguë (Hassin & Trope, 2000). Ces inférences rapidement réalisées lors de la perception des visages influencent les jugements suivants et les interactions sociales qui en découlent.

Catégorisation sociale

Selon les psychologues sociaux, la catégorisation sociale consiste à inclure un individu comme étant membre d'un groupe tandis que l'individualisation revient à identifier un individu comme un membre distinct au sein de son groupe d'appartenance (Fiske & Neuberg, 1990). Cette catégorisation peut donner lieu à des stéréotypes, préjugés et discriminations. Parmi ces biais comportementaux, sont particulièrement connus le favoritisme de l'endogroupe et l'homogénéisation des membres de l'exogroupe (Tajfel & Turner 1979). Sur le plan cérébral, ces processus de catégorisation sociale et d'individualisation mobilisent un réseau cortical commun, comprenant le cortex temporal ventral, le gyrus frontal inférieur et le gyrus frontal moyen (Mason & Macrae, 2004). D'autres chercheurs mettent en évidence à travers une méta-analyse le rôle de l'insula antérieure dans la catégorisation de l'exogroupe (Merritt et al., 2021). Lorsque des participants devaient évaluer l'appartenance à une classe sociale (riche ou pauvre) à partir de la simple perception de photos de visages, leurs performances étaient supérieures à

ce qui était attendu s'ils avaient répondu au hasard (Bjornsdottir & Rule, 2017). La catégorisation de l'appartenance à une classe sociale économiquement supérieure peut également passer par les vêtements et entraîner un biais de surestimation des compétences des personnes y appartenant (Oh et al., 2020). Sur le plan cérébral, l'inférence de statuts sociaux reposerait sur un réseau composé du lobe pariétal inférieur, du cortex préfrontal dorsolatéral et ventral et des portions du lobe occipito-temporal, qui comprend les gyri fusiforme et lingual (Chiao, 2010). Au sein de ce réseau, il a été montré que le gyrus fusiforme et le gyrus lingual interviennent dans le jugement de la dominance sociale (Chiao et al., 2008). La FFA, située dans le gyrus fusiforme, serait impliquée dans la catégorisation sociale des visages en fonction de leur couleur de peau (Contreras et al., 2013) et de leur genre (Freeman et al., 2010). Néanmoins, une autre étude montre que l'information à propos du genre s'étendrait à l'ensemble du réseau cortical du traitement des visages (Kaul et al., 2011). Un des nombreux biais de genre observés sur le plan comportemental concerne par exemple le jugement à propos de la profession de femmes en se basant sur leurs visages. Il a par exemple été montré que l'apparence féminine d'un visage a une incidence sur les jugements de carrière des femmes chercheuses en sciences dures : une féminité accrue diminue la probabilité d'être perçue comme une scientifique et augmente la probabilité d'être perçue en tant qu'éducatrice de jeunes enfants (Banchefsky et al., 2016).

Le sillon pariétal inférieur était engagé lors du jugement d'une hiérarchie de statuts sociaux (Chiao et al., 2009). La perception de joueurs dont le classement était noté (haut ou bas) activait les cortex pariétal, latéral préfrontal, et occipito-temporal (Zink et al., 2008).

Cette brève revue révèle que s'il existe des études qui se sont intéressées aux bases neurales du traitement social des visages et des corps, il n'y a, à notre connaissance, pas de travaux qui ont étudié les réseaux neuraux à l'œuvre dans l'attribution d'une signification sociale aux parures et peintures corporelles. Pourtant, nous l'avons vu, l'ornementation des corps et en particulier des visages fait partie des comportements des Hominines depuis plusieurs dizaines de milliers d'années et a encore cours de nos jours. Au-delà du caractère esthétique probablement dominant dans les sociétés modernes, la culturalisation du corps permet de communiquer des informations sociales à propos de l'identité d'une personne, de l'appartenance à un groupe, d'un rôle ou d'un statut dans le groupe social. Cette culturalisation entre donc bien dans le répertoire des comportements symboliques anciens et c'est dans ce contexte que j'ai souhaité, dans une

approche exploratoire, caractériser les bases neurales des processus d'attribution d'un statut social à partir de visages parés.

OBJECTIFS DE LA THÈSE

Nos connaissances sur la façon dont notre cerveau traite des stimuli issus d'innovations culturelles (parures, peintures corporelles, gravures, etc.) ayant émergé bien après la taille d'outils en pierre sont encore très limitées. Mon projet de thèse consistait à caractériser les régions cérébrales intervenant dans l'émergence du comportement symbolique chez les espèces appartenant à notre genre. Parmi les indicateurs archéologiques de l'expression d'un comportement symbolique, nous allons dans les deux premiers chapitres nous intéresser aux premières gravures paléolithiques abstraites. Puis dans un troisième chapitre, nous allons étudier comment l'ornementation des visages, au moyen de parures et peintures, ou des deux, peut modifier les réseaux cérébraux mobilisés dans les processus de cognition sociale et de perception des visages.

Les archéologues ont découvert sur plusieurs continents (Afrique, Europe, Asie) des gravures datant du Paléolithique, la première période de la Préhistoire. Elles ont en commun d'être des motifs abstraits. Elles sont attribuées à des espèces appartenant à notre genre, *Homo*, mais ne sont pas exclusives à *Homo sapiens*. C'est donc un comportement ancien dans l'histoire des Hominines. Il est désormais bien établi dans la littérature scientifique que ces gravures résultent d'une production intentionnelle, délibérée et nécessitant une certaine technicité ainsi qu'un contrôle visuo-moteur important. Les études se sont principalement intéressées aux processus de production de ces gravures. En revanche, nous avons peu d'informations sur les processus mis en œuvre lors de leur perception. Une première étude menée durant mon master a permis de caractériser les bases neurales de la perception visuelle des premières gravures paléolithiques abstraites (Mellet, Salagnon, et al., 2019). Le travail de recherche effectué durant mon doctorat vise à enrichir ces connaissances. Dans le cadre d'une utilisation de ces gravures abstraites comme outil de pensée symbolique, être capable d'en discriminer l'origine humaine intentionnelle est un prérequis. C'est pourquoi, dans un premier temps, nous allons caractériser les réseaux cérébraux impliqués dans la prise de décision d'attribuer une origine humaine à des motifs abstraits, tels ceux des premières gravures. Afin de mimer un effet de familiarité avec ce type de productions, nous allons inclure dans notre étude un groupe d'archéologues familiers des gravures paléolithiques. Nous allons examiner l'effet de l'expertise en archéologie sur le

traitement cérébral de l'analyse visuelle de gravures abstraites du Paléolithique inférieur et moyen. Les régions cérébrales liées à leur analyse visuelle diffèrent-elles selon l'expertise ?

Les recherches archéologiques illustrent que l'ornementation du corps est pratiquée depuis au moins 140 ka en Afrique. Des objets de parure en différentes matières premières sont retrouvés en Afrique, Europe, Asie. Certains d'entre eux présentent des traces de coloration volontaire. Le corps était peut-être lui aussi peint, mais de telles traces ne se fossilisent pas. Il en est de même pour les objets de parure qui seraient constitués de matières périssables telles des plumes, du bois. L'utilisation de pigments est encore plus ancienne, puisqu'attestée depuis 300 ka en Afrique (Brooks et al., 2018). D'autre part, les recherches en neurosciences nous informent sur les processus cognitifs mis en œuvre lors de la perception des visages et d'interactions sociales. Mais nous ne connaissons pas le traitement cérébral déclenché par la perception d'un visage paré, c'est-à-dire qui comporte des informations culturellement déterminées et potentiellement symboliques. C'est dans ce cadre que s'inscrit le second objectif de ma thèse. Il vise à créer un paradigme expérimental inédit en Imagerie par Résonance Magnétique fonctionnelle (IRMf), afin d'identifier les aires cérébrales impliquées par la perception de différentes peintures corporelles et objets de parure portés sur le visage et étudier leur relation avec les structures cérébrales qui sous-tendent la cognition sociale.

L'éclairage nouveau apporté par mon travail sur les bases neurales de la perception des gravures paléolithiques abstraites et des visages culturalisés vise à proposer des hypothèses sur l'évolution de la cognition et plus précisément sur l'émergence de la pensée symbolique chez les espèces appartenant à notre genre.

ÉTUDE 1 :

CARACTÉRISATION DES RÉGIONS CÉRÉBRALES IMPLIQUÉES DANS LA PERCEPTION VISUELLE DES GRAVURES PALÉOLITHIQUES ABSTRAITES

Ce chapitre fait l'objet d'un article intitulé « Neuroimaging supports the representational nature of the earliest human engravings. », publié dans *Royal Society Open Science*, 2019, 6(7), 190086, Mellet, E., **Salagnon, M.**, Majkić, A., Cremona, S., Joliot, M., Jobard, G., Mazoyer, B., Tzourio Mazoyer, N., & d'Errico, F. <https://doi.org/10.1098/rsos.190086>

INTRODUCTION

Nous rapportons ici la première tentative d'éclairer la fonction des gravures paléolithiques en cartographiant les régions du cerveau impliquées dans leur perception (Mellet, Salagnon, et al., 2019).

A l'aide de l'IRMf nous avons recueilli le signal dépendant du niveau d'oxygène sanguin (BOLD « blood-oxygen-level dependent », il s'agit d'une mesure indirecte de l'activité neuronale) chez 27 volontaires sains, tandis qu'on leur présentait des tracés de gravures paléolithiques datant de 800 ka à 30 ka avant le présent. La perception de ces gravures a été comparée à la perception de leur version « scramble », c'est-à-dire brouillée aléatoirement, dans laquelle plus aucune structure n'est identifiable.

OBJECTIFS

Notre premier objectif était d'évaluer si le cortex visuel répondait différemment aux gravures organisées géométriquement comparativement aux motifs sans organisation perceptive (les « scramble »). L'organisation relativement simple qui caractérise les gravures les plus anciennes peut être perçue comme n'étant pas suffisamment différente de la version scramble et ainsi n'engagerait pas des régions visuelles cérébrales distinctes. Dans ce cas, aucune activation ne

Étude 1 :

Caractérisation des régions cérébrales impliquées dans la perception visuelle des gravures paléolithiques abstraites

sera mise en évidence par le contraste [gravures moins gravures scramble]. Une autre possibilité est que la différence ne concerne pas le cortex ventral mais uniquement l'aire visuelle primaire. Cette région corticale a été supposée jouer un rôle crucial dans la production des premières gravures (Hodgson, 2006, 2014).

Le deuxième objectif de l'étude était de mieux comprendre la nature des gravures à l'aide du profil d'activations cérébrales observées. Pour atteindre cet objectif, nous avons évalué si et dans quelle mesure les régions activées par la perception des gravures paléolithiques étaient également impliquées dans le traitement d'autres catégories visuelles (objets, scènes, un ancien système d'écriture nommé linéaire B, mots) et de leur version scramble (Figure 12).

HYPOTHÈSES LIÉES AUX CHOIX DES CATÉGORIES VISUELLES

Nous avons présenté 5 catégories visuelles distinctes (gravures, objets, scènes, linéaire B, mots) ainsi que leurs versions scramble à chacun des 27 participants. La première catégorie comprenait des images d'artefacts humains nommables : des objets. Ces stimuli véhiculaient des informations sémantiques et lexicales mais aucun contenu symbolique. Le raisonnement qui sous-tend ce choix est que la proximité entre les schémas d'activation des gravures et des objets confirmerait la nature représentationnelle des gravures, ce qui pourrait également indiquer que les gravures ont été traitées comme un tout, plutôt que comme une combinaison aléatoire de lignes, et qu'elles remplissent les critères de « *good shape* » de la théorie gestaltiste de la perception (Koffka, 2013; Köhler, 1929). La deuxième catégorie était représentée par des photos d'environnement extérieur : des scènes (plages, montagnes et paysages urbains). Ces stimuli ont été choisis pour transmettre des informations concernant le monde extérieur et un contenu sémantique sans être perçus comme un élément unique. Deux catégories symboliques supplémentaires ont été incluses dans l'étude. Des chaînes de caractères de l'écriture syllabique linéaire B (qui est un ancien système d'écriture inconnu des participants) ont été choisies comme stimuli perceptibles comme potentiellement symboliques. Un profil d'activation similaire pour les gravures et le linéaire B pourrait suggérer que les gravures sont traitées comme des symboles ou des signes consistant en des combinaisons d'éléments simples. La dernière catégorie symbolique était représentée par des mots bi-syllabiques. Cette condition est plus exigeante que les caractères linéaire B puisque la perception de signes surappris (des lettres) et de leurs combinaisons familières déclenche l'accès à la prononciation et au sens des mots. En outre, la

Étude 1 :

Caractérisation des régions cérébrales impliquées dans la perception visuelle des gravures paléolithiques abstraites

lecture de mots est caractérisée par une activation asymétrique gauche de la voie ventrale, qui reflète le traitement des symboles et l'accès lexical et sémantique (Jobard et al., 2003; Vigneau et al., 2005). Ainsi, cette condition fournit un modèle d'asymétrie gauche qui pourrait être opposé à l'asymétrie, s'il y en a une, provoquée par la perception des gravures.

MATÉRIELS ET MÉTHODES

ACCORD DU COMITÉ D'ÉTHIQUE

L'étude a été approuvée par le comité d'éthique local « Sud-Ouest et Outre-Mer III » (n° 2016-A01007-44).

PARTICIPANTS

Vingt-sept adultes droitiers en bonne santé (âge moyen \pm écart-type : $21,7 \pm 2,5$ ans, 15 femmes), sans antécédents neurologiques ont été inclus après avoir fourni un consentement éclairé écrit pour participer à l'étude. Les participants avaient un niveau d'éducation moyen de 15 ans de scolarité. Un participant a été exclu de l'analyse en raison d'un problème technique pendant l'acquisition IRM.

STIMULI

Notre protocole expérimental comprenait cinq catégories de stimuli : des gravures paléolithiques abstraites, des objets, des scènes extérieures, des mots, et un ancien système d'écriture, le linéaire B (Figure 12, haut). Chaque catégorie était comparée à sa version scramble (Figure 12, bas).

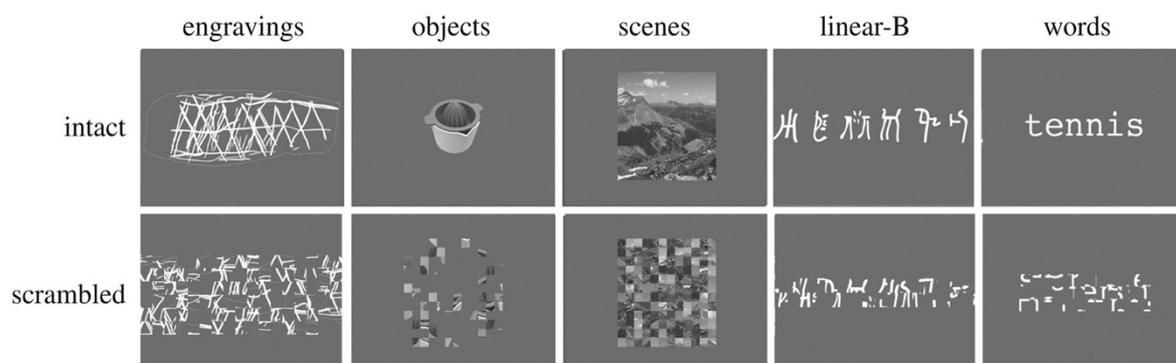


Figure 12 Stimuli utilisés dans le cadre de notre étude. Ils appartenait à l'une des 5 catégories visuelles suivantes : des gravures paléolithiques abstraites, des objets, des scènes, un ancien système d'écriture nommé linéaire B, des mots. Ils étaient présentés dans leur version intacte et scramble.

Étude 1 :

Caractérisation des régions cérébrales impliquées dans la perception visuelle des gravures paléolithiques abstraites

Le niveau d'organisation le plus bas était représenté par les images scramble, qui ont été conçues pour servir de contrôle pour le traitement de chaque condition. Ces stimuli ont été construits en découpant aléatoirement les images intactes en 32 à 124 carrés, selon la taille initiale de l'image originale, à l'aide du logiciel Matlab (MathWorks, Inc., Sherborn, MA, USA). Ce traitement permet de supprimer toute organisation perceptible des images (Grill-Spector, 2003). Ces stimuli ont été inclus en tant que stimuli de référence appariés, utilisés pour soustraire les activations non spécifiques liées au traitement de tout type d'information visuelle (les stimuli étaient égaux en luminance globale et en taille).

- Les stimuli d'intérêt, appelés gravures, consistaient en 50 tracés de motifs abstraits créés à l'aide d'outils en pierre sur divers supports, découverts sur des sites archéologiques datant du Paléolithique inférieur, moyen et supérieur (les informations détaillées sont disponibles en annexe). Nous avons utilisé des tracés dans lesquels les lignes gravées étaient reproduites en blanc sur un fond gris et le contour de l'objet était représenté en gris clair. L'épaisseur des lignes sur les tracés reflète la largeur des lignes gravées sur la pièce originale. Ces stimuli avaient une taille de 700×480 pixels.
- Les photos d'objets (256×256 pixels) consistaient en des artefacts manipulables nommables représentés dans différentes nuances de gris. Ces stimuli véhiculaient des informations sémantiques et lexicales mais aucun contenu symbolique. Ces stimuli ont été utilisés pour déterminer si les bases neurales de la perception des gravures peuvent être distinguées en fonction de leur niveau d'organisation perceptive et du sens qu'elles pouvaient véhiculer.
- Les scènes extérieures étaient des photos de 256×256 pixels représentant des paysages de montagnes, de plages ou urbains. Ces stimuli transmettent des informations concernant le monde extérieur et un contenu sémantique, sans être perçus comme un élément unique.
- Le corpus de linéaire B était constitué de 50 images de six chaînes de caractères écrits en blanc sur un fond gris. Ces images avaient une taille de 653×114 pixels. Ce sont des stimuli perceptibles comme potentiellement symboliques.

Étude 1 :

Caractérisation des régions cérébrales impliquées dans la perception visuelle des gravures paléolithiques abstraites

- Les mots sont des stimuli symboliques. Les mots étaient bi-syllabiques et composés de six lettres en minuscules sur un fond gris. Les mots étaient des noms se référant principalement à une notion concrète. Les images des mots avaient une taille de 256×64 pixels. La fréquence des mots était de $15,5 \pm 3$ (écart-type) selon la base de données lexicales Lexique 3 (New, 2006). Les mots à faible fréquence ont été choisis car ils activent les régions occipito-temporales ventrales plus fortement que les mots fréquents (Kronbichler et al., 2004).

Les images d'objets et de scènes ont été utilisées dans des études publiées précédemment (Kauffmann et al., 2015; Roux-Sibilon et al., 2018).

PROTOCOLE EXPÉRIMENTAL

L'acquisition a été organisée en une seule session composée de trois runs durant lesquels les participants devaient effectuer une tâche de 1-back. Dans cette tâche, on présente au participant une succession d'images ; il doit signaler la répétition successive de deux images en appuyant sur le bouton du boîtier réponse. Nous avons choisi cette tâche pour maintenir l'attention du participant, tout en demandant un traitement perceptif simple. Dans notre étude, les images présentées appartiennent à 5 catégories visuelles distinctes : des objets, des scènes extérieures, des mots, un ancien système d'écriture nommé linéaire B, des gravures paléolithiques abstraites ; ainsi que leurs versions scramble.

Lors du premier run, les stimuli consistaient en 234 images distinctes présentées en niveaux de gris dans un format bitmap appartenant à l'une des trois catégories suivantes : scènes, objets et mots dans leurs versions intactes et scramble. Il y avait 39 images différentes par catégorie. Le paradigme en blocs (Figure 13) consistait en 18 blocs d'une durée de 12,75 s (six blocs par catégorie et leur version scramble). Chacun des 15 stimuli d'un bloc était affiché pendant 300 ms et les participants étaient invités à détecter les stimuli se répétant successivement. Il y avait 2 répétitions par bloc. Un point de fixation était affiché pendant 12,75 s tous les deux blocs.

Étude 1 :

Caractérisation des régions cérébrales impliquées dans la perception visuelle des gravures paléolithiques abstraites

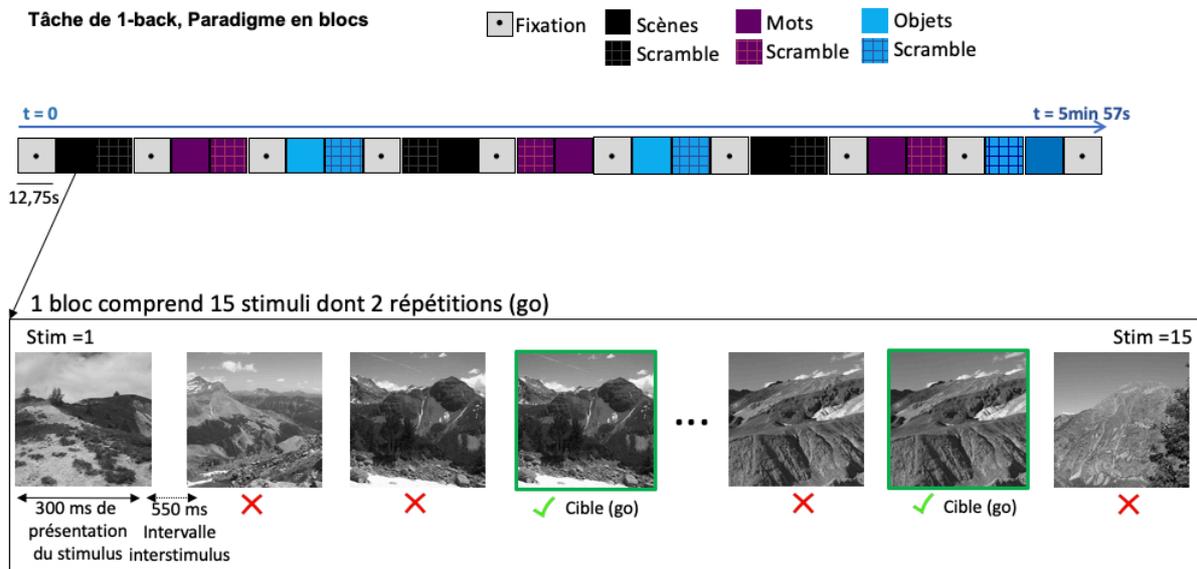


Figure 13 Organisation du premier run Paradigme en blocs. Noir : scènes. Bleu : objets. Violet : mots.

Lors du deuxième et troisième run, les participants ont aussi effectué la même tâche de 1-back, dont les stimuli étaient les gravures, les chaînes de caractères en linéaire B et leurs versions scramble. Chaque run durait 4 min et 12 s, avec un ordre de présentation aléatoire, et comprenait 12 blocs expérimentaux de 13,6 s entrecoupés de sept blocs de fixation de 12,75 s. Chaque bloc expérimental contenait 11 stimuli dont deux répétitions, avec un temps de présentation de 200 ms pour chaque stimulus et un intervalle inter-stimulus de 1037 ms (Figure 14).

Étude 1 :

Caractérisation des régions cérébrales impliquées dans la perception visuelle des gravures paléolithiques abstraites

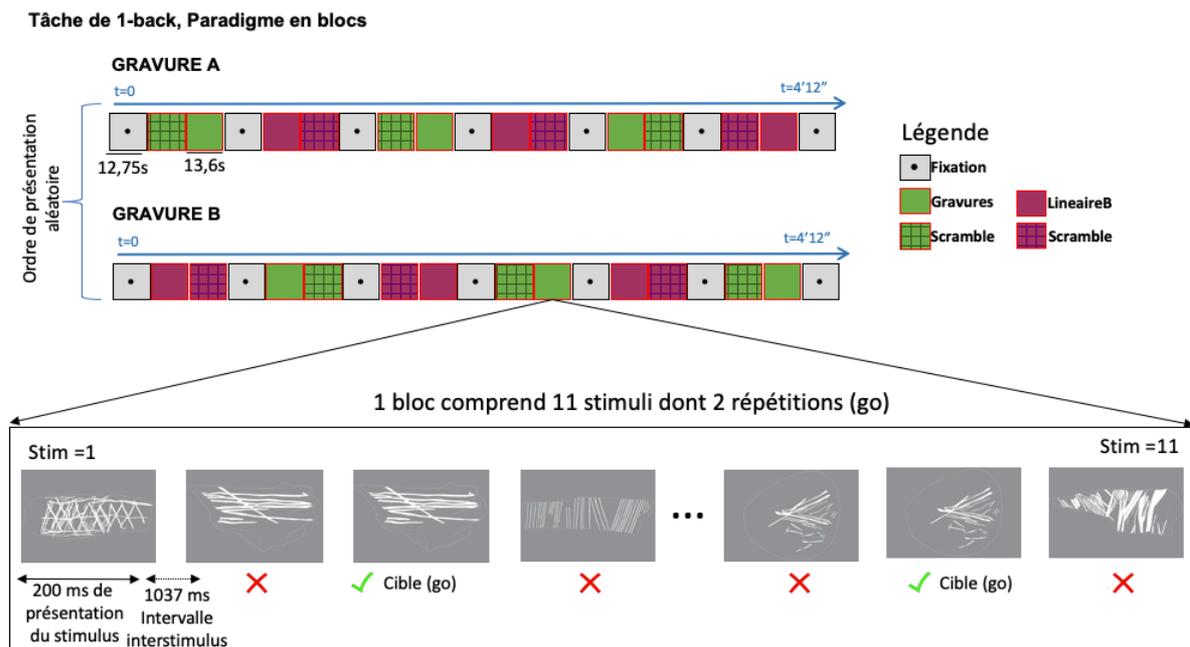


Figure 14 Organisation du premier run Paradigme en blocs. Vert : Gravures. Rose : linéaire B.

ACQUISITION IRM

L'acquisition des données de neuroimagerie a été réalisée à l'aide d'un scanner IRM Siemens Prisma 3 teslas. Les images structurales ont été acquises à l'aide d'une séquence 3D haute résolution pondérée en T1 (TR = 2000 ms, TE = 2,03 ms ; angle de bascule = 8° ; 192 tranches et taille de voxel isotrope de 1 mm³). Les images fonctionnelles ont été acquises à l'aide d'une acquisition d'images planes d'écho pondérées en T2* du cerveau entier (T2*-EPI Multiband x6, paramètres de séquence : TR = 850 ms ; TE = 35 ms ; angle de bascule = 56° ; 66 coupes axiales et taille de voxel isotrope de 2,4mm³). Les images fonctionnelles ont été acquises en trois runs. La présentation de l'expérience a été programmée dans le logiciel E-prime (Psychology Software Tools, Pittsburgh, PA, USA). Les stimuli étaient affichés sur un écran de 27". Les participants voyaient les stimuli à travers l'arrière du tunnel de l'aimant via un miroir monté sur la bobine de tête.

Étude 1 :

Caractérisation des régions cérébrales impliquées dans la perception visuelle des gravures paléolithiques abstraites

ANALYSE DES DONNÉES

Pré-traitement

L'analyse des images a été réalisée à l'aide du logiciel SPM12. Les scans pondérés en T1 des participants ont été normalisés via un modèle spécifique (T1-80TVS) correspondant à l'espace MNI en utilisant la procédure « segment » de SPM12 avec les paramètres par défaut. Pour corriger le mouvement du participant pendant les séquences d'IRMf, les 192 scans EPI-BOLD ont été réalignés dans chaque run en utilisant un enregistrement de corps rigide. Ensuite, les scans EPI-BOLD ont été rigidement enregistrés structurellement sur le scan pondéré en T1. La combinaison de toutes les matrices d'enregistrement a permis de déformer les scans fonctionnels EPI-BOLD vers l'espace standard avec une interpolation trilineaire. Une fois dans l'espace standard, un filtre gaussien de 6 mm de largeur d'onde a été appliqué.

Analyses des données de neuroimagerie

Les valeurs de signal BOLD issues du contraste [gravures moins version scramble des gravures] ont été extraites de chaque région cérébrale (hROI, homotopic region of interest) de l'atlas fonctionnel homotopique AICHA (Joliot et al., 2015). Les régions incluses dans l'analyse remplissaient les deux critères suivants : 1. Dans au moins un hémisphère, une valeur positive significative était observée en réponse au contraste [gravures moins gravures scramble] ($p < 0,05$ (corrigé FDR), test de Student à un échantillon). 2. Le contraste [gravures moins baseline (fixation)] était positif ($p < 0,05$ non corrigé, test de Student à un échantillon). Le respect de ces conditions a permis de s'assurer que les régions sélectionnées étaient activées par la présentation des gravures et ceci de façon plus importante que lors de la présentation des scramble. Le test de l'activation des régions par les gravures comparées à la baseline est essentiel pour écarter l'effet de désactivations. En effet, le résultat du contraste [gravures moins gravures scramble] peut être positif si une région est désactivée à la fois lors des gravures et des scramble, et plus désactivée dans scramble que dans gravures.

Ensuite, au sein des hROIs sélectionnées à partir de la méthodologie présentée ci-dessus, les profils d'activation à travers les régions ont été calculés pour chaque contraste de chaque condition (gravures moins scramble, objets moins scramble, scènes moins scramble, linéaire B moins scramble et mots moins scramble) pour chacun des 26 participants.

Étude 1 :

Caractérisation des régions cérébrales impliquées dans la perception visuelle des gravures paléolithiques abstraites

Les objets, les scènes, le linéaire B, et les mots ont été comparés aux gravures à l'aide d'une ANOVA à 2 facteurs à mesures répétées dans chaque hémisphère (c'est-à-dire 5 (conditions) × 10 (hROIs)).

De plus, pour déterminer si le profil d'activation des objets était corrélé au profil d'activation des gravures nous avons calculé les coefficients de corrélation de Pearson entre les profils des gravures et des objets pour chaque participant, puis nous les avons transformés en z de Fisher. Ensuite, les 26 Z-scores ont été analysés à l'aide d'un test de Student univarié. Cette analyse a été menée séparément dans chaque hémisphère cérébral.

Étant donné qu'une asymétrie gauche dans la voie ventrale est typique du traitement du matériel sémantique et verbal (Price & Devlin, 2003; Vigneau et al., 2005), nous avons calculé les valeurs de signal BOLD gauche moins droite dans les hROIs sélectionnées pendant les présentations de gravures afin d'identifier les hROIs présentant des asymétries significatives vers la gauche (test t à un échantillon, FDR corrigé). Ensuite, nous avons comparé les asymétries des hROIs identifiées dans toutes les conditions avec une ANOVA à un facteur.

RÉSULTATS

RÉSULTATS COMPORTEMENTAUX

Le taux de réponses correctes dans la tâche 1-back était de 86,4% (écart-type 9,9%) des détections correctes pour les gravures et de 81,9% (écart-type 10,7%) pour la moyenne des objets, des scènes et des mots.

RÉSULTATS DE NEUROIMAGERIE

10 hROIs ont été significativement plus activées par la perception des gravures que par la version scramble des gravures (que ce soit dans l'hémisphère droit ou gauche). Toutes ces hROIs étaient situées dans la voie visuelle ventrale (Tableau 1, Tableau 2, Figure 15).

Étude 1 :

Caractérisation des régions cérébrales impliquées dans la perception visuelle des gravures paléolithiques abstraites

Tableau 1 Abréviations et coordonnées MNI du centre de masse des dix hROIs de l'atlas d'Aicha activées par la perception du contraste [gravures moins scramble].

hROI	Abréviation	Hémisphère gauche	Hémisphère droit
		MNI coordonnées	
G_Fusiform-2	FUS2	-35 -26 -23	38 -25 -24
G_Fusiform-3	FUS3	-37 -32 -24	37 -31 -24
G_Fusiform-4	FUS4	-43 -50 -17	44 -46 -18
G_Temporal_Inf-4	T3-4	-50 -61 -8	54 -58 -11
G_Fusiform-5	FUS5	-31 -50 -12	32 -47 -11
G_Temporal_Inf-5	T3-5	-45 -64 6	49 -58 4
G_Occipital_Inf-1	O3-1	-48 -69 -4	50 -60 -9
G_Occipital_Inf-2	O3-2	-45 -71 -7	47 -65 -7
G_Occipital_Mid-2	O2-2	-37 -77 14	41 -73 12
G_Occipital_Lat-3	OLat3	-40 -84 -12	43 -81 -12

Tableau 2 Valeur BOLD moyenne des 10 hROIs activées dans le contraste [gravure moins scramble] et asymétrie gauche moins droite dans les cinq conditions. Code couleur : rose, activation significative ; bleu, désactivation significative ; orange, asymétrie gauche significative ; vert, asymétrie droite significative. Tous les tests : test à un échantillon, $p < 0,05$ corrigé.

	Olat3	O2-2	O3-2	O3-1	T3-5	FUS5	T3-4	FUS4	FUS3	FUS2
engravings										
BOLD LH	0.25 (0.11)	0.16 (0.06)	0.46 (0.09)	0.49 (0.09)	0.27 (0.07)	0.20 (0.05)	0.31 (0.08)	0.39 (0.08)	0.18 (0.04)	0.13 (0.05)
BOLD RH	0.45 (0.16)	0.17 (0.07)	0.43 (0.10)	0.36 (0.10)	0.16 (0.06)	0.25 (0.07)	0.19 (0.11)	0.28 (0.09)	0.13 (0.04)	0.12 (0.04)
asym L-R	-0.20 (0.09)	0.00 (0.03)	0.03 (0.06)	0.13 (0.06)	0.11 (0.04)	-0.05 (0.04)	0.13 (0.06)	0.12 (0.04)	0.05 (0.02)	0.00 (0.03)
objects										
BOLD LH	0.37 (0.08)	0.11 (0.05)	0.52 (0.07)	0.55 (0.08)	0.26 (0.05)	0.34 (0.04)	0.37 (0.07)	0.43 (0.07)	0.19 (0.04)	0.19 (0.03)
BOLD RH	0.48 (0.10)	0.15 (0.05)	0.41 (0.06)	0.16 (0.07)	0.12 (0.05)	0.25 (0.04)	-0.06 (0.07)	0.25 (0.05)	0.10 (0.03)	0.17 (0.03)
asym L-R	-0.11 (0.08)	-0.04 (0.03)	0.11 (0.05)	0.40 (0.07)	0.13 (0.04)	0.08 (0.03)	0.43 (0.04)	0.19 (0.05)	0.09 (0.02)	0.02 (0.03)
words										
BOLD LH	-0.22 (0.06)	-0.41 (0.05)	-0.28 (0.06)	-0.47 (0.08)	-0.22 (0.05)	-0.18 (0.03)	-0.08 (0.07)	0.25 (0.06)	0.07 (0.04)	0.07 (0.03)
BOLD RH	-0.43 (0.08)	-0.36 (0.06)	-0.45 (0.07)	-0.66 (0.06)	-0.23 (0.04)	-0.27 (0.04)	-0.58 (0.08)	-0.16 (0.05)	-0.07 (0.03)	0.04 (0.03)
asym L-R	0.21 (0.06)	-0.04 (0.04)	0.17 (0.04)	0.19 (0.08)	0.01 (0.06)	0.10 (0.04)	0.50 (0.08)	0.41 (0.04)	0.14 (0.03)	0.11 (0.03)
linear-B										
BOLD LH	0.32 (0.08)	-0.02 (0.05)	0.33 (0.07)	0.19 (0.09)	0.06 (0.06)	0.14 (0.04)	0.14 (0.07)	0.40 (0.07)	0.14 (0.04)	0.14 (0.04)
BOLD RH	0.42 (0.10)	0.01 (0.04)	0.26 (0.06)	-0.01 (0.08)	0.01 (0.06)	0.04 (0.04)	-0.12 (0.07)	0.23 (0.04)	0.11 (0.03)	0.10 (0.03)
asym L-R	-0.10 (0.09)	-0.03 (0.04)	0.06 (0.04)	0.20 (0.06)	0.05 (0.05)	0.10 (0.04)	0.25 (0.05)	0.17 (0.06)	0.03 (0.02)	0.04 (0.03)
scenes										
BOLD LH	-0.02 (0.06)	0.21 (0.04)	0.12 (0.04)	0.07 (0.05)	0.06 (0.03)	0.31 (0.04)	0.07 (0.05)	0.10 (0.05)	0.06 (0.03)	0.07 (0.02)
BOLD RH	0.14 (0.06)	0.20 (0.04)	0.15 (0.05)	0.00 (0.05)	0.09 (0.03)	0.44 (0.05)	-0.07 (0.06)	0.11 (0.04)	0.10 (0.03)	0.12 (0.02)
asym L-R	-0.16 (0.03)	0.01 (0.03)	-0.04 (0.02)	0.07 (0.03)	-0.04 (0.02)	-0.13 (0.04)	0.14 (0.03)	-0.01 (0.03)	-0.04 (0.02)	-0.05 (0.02)

Étude 1 :

Caractérisation des régions cérébrales impliquées dans la perception visuelle des gravures paléolithiques abstraites

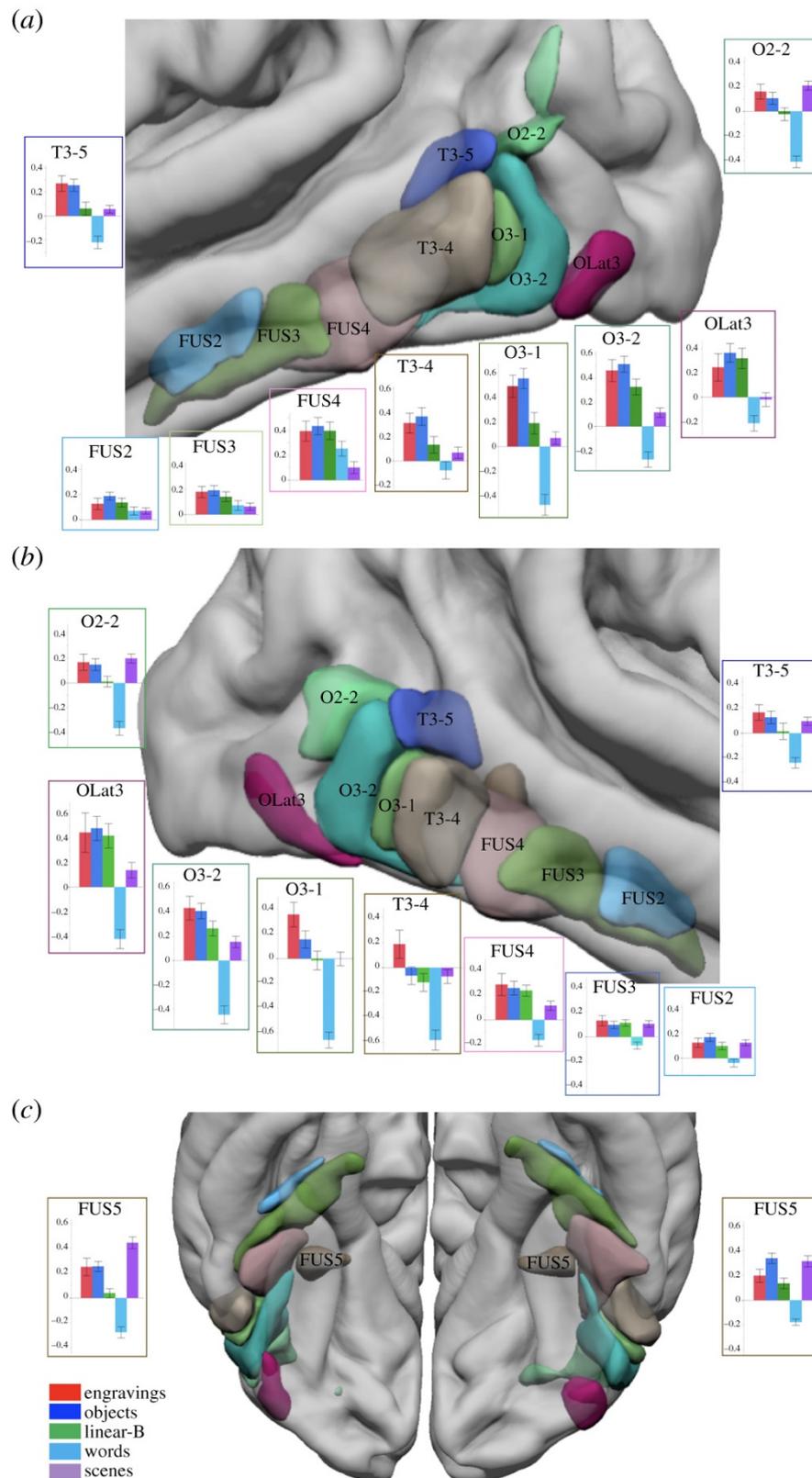


Figure 15 Superposition sur un modèle IRM des 10 hROIs montrant une augmentation significative du signal BOLD dans le contraste [gravures moins scramble]. (a) Vue latérale de l'hémisphère gauche, (b) vue latérale de l'hémisphère droit et (c) vue inférieure.

Étude 1 :

Caractérisation des régions cérébrales impliquées dans la perception visuelle des gravures paléolithiques abstraites

Dans l'hémisphère gauche, les 10 régions activées dans le contraste [gravures moins scramble] étaient également activées de manière significative par la perception d'objets par rapport à leur version scramble (Tableau 2, Figure 15). L'ANOVA à mesures répétées a montré qu'il n'y avait pas d'effet d'interaction entre les hROIs concernées et les conditions gravures et objets sur les valeurs BOLD ($F_{9,225} = 1.6, p = 0.11$), ce qui reflète la similarité de l'activation de ces deux conditions dans l'hémisphère gauche. Dans l'hémisphère droit, une interaction condition par région était présente ($F_{9,225} = 2.4, p = 0.02$) en raison d'une valeur BOLD significativement plus faible dans la région temporale inférieure droite (T3-4) dans la condition objets que dans la condition gravures. Aucune autre région n'a montré une différence BOLD significative entre ces deux conditions dans l'hémisphère droit.

En revanche, la comparaison des valeurs BOLD observées dans la condition gravures avec celles de chacune des autres conditions a révélé des interactions hROIs \times conditions fortement significatives dans tous les cas, tant dans l'hémisphère gauche (gravures, linéaire B ($F_{9,225} = 3.6, p = 0.0003$), gravures, mots ($F_{9,225} = 23.6, p < 0.0001$), gravures, scènes ($F_{9,225} = 13.9, p < 0.0001$)) que dans l'hémisphère droit (gravures, linéaire B ($F_{9,225} = 3.4, p = 0.0006$), gravures, mots ($F_{9,225} = 18.0, p < 0.0001$), gravures, scènes ($F_{9,225} = 11.4, p < 0.0001$)). Ainsi, le profil d'activation dans les conditions d'écriture linéaire B, de mots et de scènes par rapport à leur version scramble différait de celui de la condition de gravures, bien que certaines régions aient présenté le même niveau d'activation (Figure 16a). Le tracé des activations dans la condition des gravures par rapport aux activations dans chacune des autres conditions suggère qu'une relation linéaire positive existe uniquement entre les conditions des objets et des gravures (Figure 16b).

Étude 1 :

Caractérisation des régions cérébrales impliquées dans la perception visuelle des gravures paléolithiques abstraites

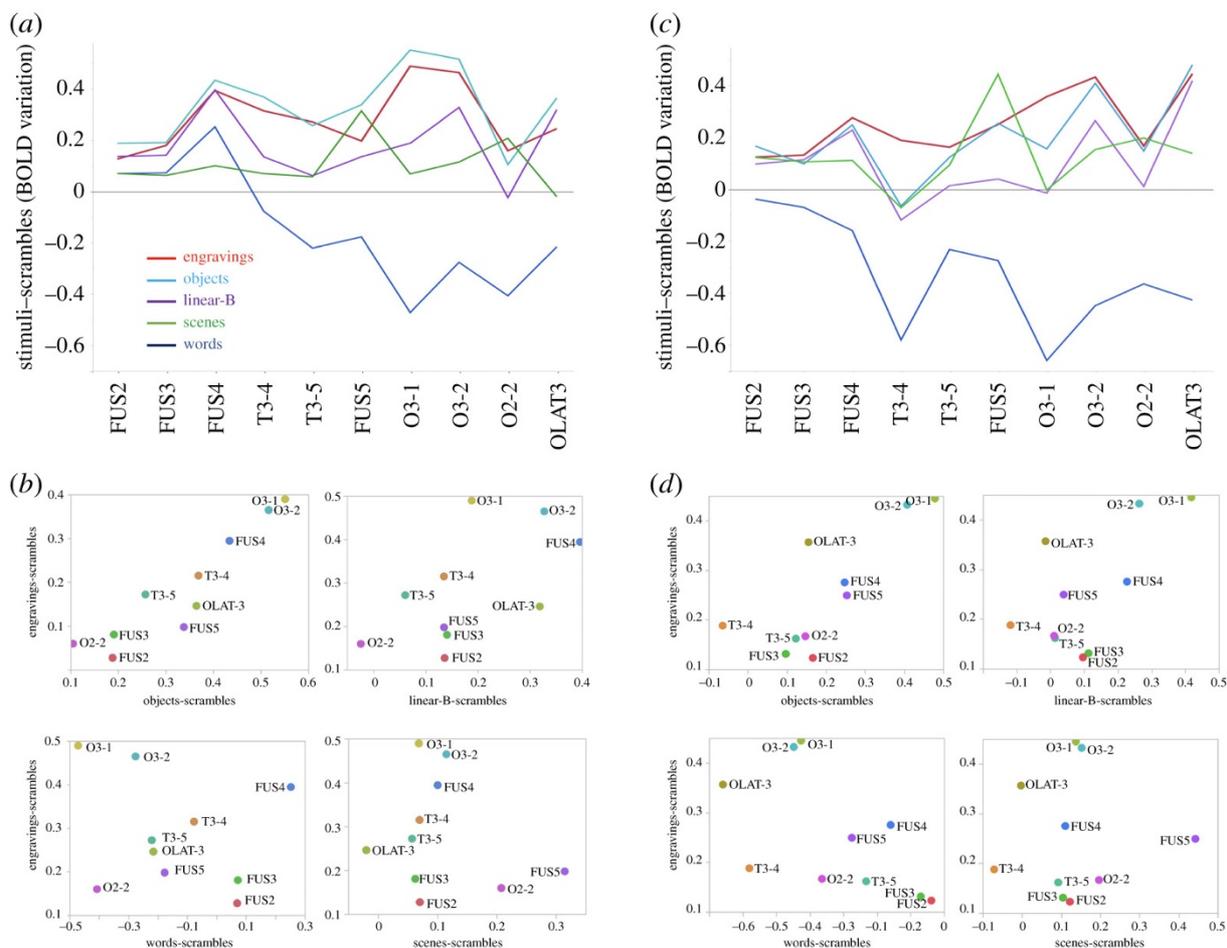


Figure 16 Analyse descriptive des profils d'activation des 10 hROIs de la voie ventrale activées par la perception des gravures dans les différentes conditions. Profils d'activité de l'hémisphère gauche (a) et de l'hémisphère droit (c) dans les régions présentées selon une séquence antéro-postérieure le long de la voie ventrale. Pour des raisons de lisibilité, les barres d'erreur ne sont pas représentées. Elles sont identiques à celles présentées dans la Figure 15. Graphiques des valeurs BOLD obtenues dans la condition gravures par rapport à celles obtenues dans les conditions objets, linéaire B, mots et scènes à travers les 10 hROIs dans les hémisphères gauche (b) et droit (d). Les valeurs sur l'axe horizontal peuvent être positives, nulles ou négatives selon le contraste et les hROIs.

Le test de Student univarié sur les z de Fisher (obtenus à partir des coefficients de corrélation de Pearson pour la corrélation entre les profils d'activations des objets et des gravures chez chaque sujet) s'est révélé significatif dans les hémisphères gauche (z moyen = 0,84, écart-type = 0,56, $t_{25} = 7,6$, $p < 0,0001$) et droit (z moyen = 0,54, écart-type = 0,58, $t_{25} = 4,8$, $p < 0,0001$). Ce résultat confirme que les gravures et les perceptions d'objets recrutent la voie ventrale de manière similaire dans les deux hémisphères.

La région FUS4 était la seule région où l'asymétrie gauche a survécu à la correction FDR dans la condition des gravures (moyenne = 0,12, $t = 3,17$, $p = 0,04$ corrigé FDR, test t à un échantillon). Une asymétrie gauche significative mais d'intensité plus faible était également

Étude 1 :

Caractérisation des régions cérébrales impliquées dans la perception visuelle des gravures paléolithiques abstraites

présente lors de la perception d'objets et du linéaire B (Figure 17a, tous les $p < 0,05$ corrigés, tests t à un échantillon). Les asymétries gauches mesurées pendant les présentations des gravures, de l'écriture linéaire B et des objets ne différaient pas significativement (tous les $p > 0,10$, tests post-hoc) mais étaient significativement plus grandes que celles mesurées pendant la perception des scènes (tous les $p < 0,01$) et significativement plus petites que celles du contraste [mots moins mots scramble] (tous les $p < 0,0001$). Pour s'assurer que ce résultat n'était pas déterminé par la variation dans les conditions des images scramble, nous avons confirmé que la perception des images scramble de chaque catégorie n'entraînait pas, par rapport au point de fixation, d'asymétrie significative dans cette région (tous les $p > 0,10$ non corrigés, Figure 17b).

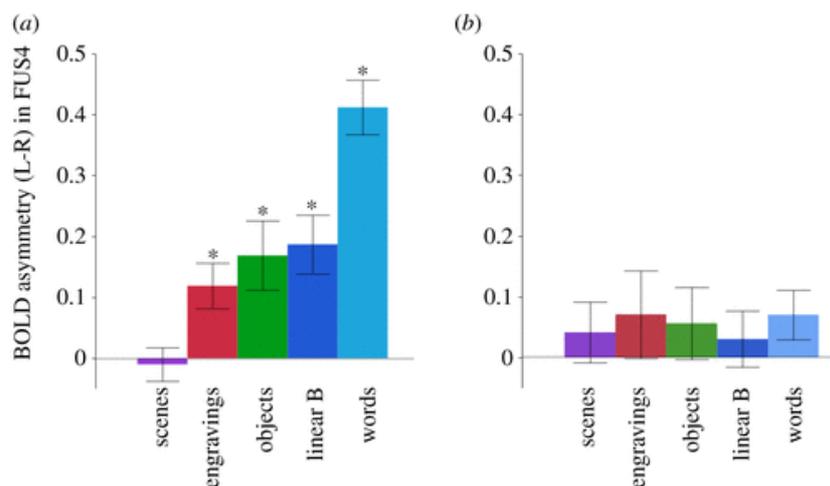


Figure 17 Asymétries du signal BOLD (gauche moins droite) dans la région FUS4 dans les cinq conditions. (a) Asymétries mesurées dans le contraste des stimuli intacts moins scramble. (b) Asymétries mesurées lors de la perception de la version scramble de chaque catégorie de stimuli. (* $p < 0,05$, test t à un échantillon, FDR corrigé. Les barres d'erreur représentent l'erreur standard de la moyenne).

DISCUSSION

10 hROIs ont été significativement plus activées par la perception des gravures que par la version scramble des gravures (que ce soit dans l'hémisphère droit ou gauche). Toutes ces hROIs étaient situées dans la voie visuelle ventrale (Tableau 2, Figure 15).

Le profil d'activation en réponse à chaque catégorie visuelle comparée à sa version scramble parmi les 10 hROIs confirme que les conditions de gravures et d'objets ont provoqué des activations similaires le long de la voie ventrale, dans les deux hémisphères (Figure 16). Notamment, le profil d'activation dans la condition de perception des gravures dans les 16

Étude 1 :

Caractérisation des régions cérébrales impliquées dans la perception visuelle des gravures paléolithiques abstraites

hROIs activées par la perception des objets était également identique, fournissant une preuve supplémentaire du chevauchement fonctionnel cérébral entre la perception des objets et des gravures.

L'aire visuelle primaire était activée de manière similaire par les versions intactes et scramble des gravures. Des travaux antérieurs ont conduit des chercheurs à proposer que le cortex visuel primaire jouait un rôle clé dans l'extraction des caractéristiques géométriques composant les gravures anciennes (Hodgson, 2006, 2016). Nos résultats montrent au contraire que l'activité générée par la perception de gravures scramble et intactes dans le cortex visuel primaire ne diffère pas substantiellement. Ainsi, ils ne soutiennent pas l'affirmation selon laquelle le cortex visuel primaire était spécifiquement impliqué dans le traitement des propriétés structurelles des motifs gravés. Ils soulignent plutôt le rôle dans le traitement perceptif des gravures de régions visuelles plus antérieures, appartenant à la voie occipito-temporale.

Effectivement, le traitement perceptif des gravures impliquait des régions visuelles au-delà des aires visuelles primaire et péristriées. Bien que les gravures ne soient pas reconnues comme des entités existantes, leur perception suscite l'activation de régions antérieures de la voie ventrale sensibles à des catégories visuelles distinctes (Downing et al., 2006; Grill-Spector, 2003; Grill-Spector & Weiner, 2014b; Haxby, 2001). L'implication de la voie ventrale visuelle indique que le traitement de l'information nécessite plus que la simple identification de primitives visuelles, comme la simple extraction de bords, de segments orientés ou d'extrémités de lignes. Cela implique que le niveau d'organisation perceptive caractérisant les gravures est suffisamment élevé pour recruter des aires visuelles d'ordre supérieur.

La proximité des réponses du cortex visuel ventral à ces deux catégories visuelles (les objets et les gravures) a probablement été provoquée par l'organisation visuelle globale des gravures, qui a déclenché des processus comparables à ceux requis pour la reconnaissance des objets. Parmi les régions activées par la perception des gravures et des objets, O3-1 et O3-2 correspondent à la région fonctionnelle dite LO, qui correspond à la partie postérieure et latérale du complexe occipital latéral (Grill-Spector & Weiner, 2014b). Le LO est défini comme la zone du cerveau présentant la plus grande activation lors de la visualisation d'un objet connu ou nouveau par rapport à sa version scramble (Grill-Spector et al., 2000, 2001; Malach et al., 1995).

Étude 1 :

Caractérisation des régions cérébrales impliquées dans la perception visuelle des gravures paléolithiques abstraites

Ces deux régions présentaient la plus grande activation dans le contraste [objets moins objets scramble]. L'implication de LO soutient l'hypothèse que les processus impliqués dans la reconnaissance des objets sont impliqués dans la perception des gravures. Cette hypothèse est cohérente avec le fait que le LO s'est avéré être sensible à la forme, mais pas à la sémantique, des objets (Chouinard et al., 2008; Grill-Spector et al., 1999; Kim et al., 2009; Margalit et al., 2017; Vuilleumier et al., 2002). En ce qui concerne la partie ventrale du LOC, qui comprend le gyrus fusiforme, il a été démontré que le gyrus fusiforme gauche, qui est impliqué dans le traitement visuel des gravures, est sensible aux informations sémantiques (Koutstaal et al., 2001; Simons et al., 2003).

En somme, bien que la similitude entre les profils des objets et des gravures ne démontre pas que les gravures étaient utilisées comme symboles par leurs auteurs paléolithiques, il est clair que les cerveaux modernes perçoivent les gravures comme des entités visuelles cohérentes auxquelles une signification symbolique peut être attachée. Il n'y a bien sûr aucune garantie que les zones cérébrales activées par la perception des gravures étaient, chez nos ancêtres, identiques aux nôtres. En ce qui concerne le cortex visuel, les différences anatomo-fonctionnelles ne constituent probablement pas un biais principal. L'évolution ne semble pas avoir profondément modifié sa structure (Holloway et al., 2018; Ponce de León et al., 2016). De plus, les études sur les homologues fonctionnelles entre les singes et les humains indiquent une préservation des principales subdivisions fonctionnelles, au moins en ce qui concerne les aires visuelles de bas niveau et la voie ventrale (Orban et al., 2004). Puisque ces régions semblent avoir été modérément impactées par l'évolution du cerveau, il est raisonnable de penser que les présents résultats s'appliquent également aux autres représentants de la lignée *Homo*. Considérant que les gravures ont été produites délibérément et n'avaient aucune fonction utilitaire apparente, nos résultats sont cohérents avec l'hypothèse que ces productions graphiques avaient un but représentationnel et étaient utilisées et perçues comme des icônes ou des symboles par les Hominines modernes et archaïques.

Une seule région cérébrale, à savoir la région occipito-temporale de l'hémisphère gauche nommée FUS4, était activée à la fois par les gravures et par les tâches impliquant des contenus symboliques ou iconiques (objets, linéaire B et mots). Cette région, qui correspond à la zone dite de la forme visuelle du mot (VWFA) (Cohen et al., 2000; Jobard et al., 2003), était activée

Étude 1 :

Caractérisation des régions cérébrales impliquées dans la perception visuelle des gravures paléolithiques abstraites

par la perception d'objets, de l'écriture linéaire B et des mots. Ceci est cohérent avec l'idée que le rôle du FUS4 gauche n'est pas limité à la reconnaissance des mots (Price & Devlin, 2003; Vogel et al., 2012, 2014). Comme le propose Vogel, le rôle du FUS4 s'étend au traitement de la perception visuelle complexe avec une régularité statistique et une caractéristique groupable (c'est-à-dire perçue comme un tout) (Vogel et al., 2012). De manière cruciale, nos résultats suggèrent que ces caractéristiques se retrouvent non seulement dans les mots, les images d'objets et les chaînes de symboles, mais aussi dans les gravures, ce qui soutient leur potentielle nature représentative. De plus, plutôt que de nous concentrer sur la VWFA, nous avons comparé le profil d'activations de différentes catégories visuelles dans toutes les régions impliquées dans la perception des gravures. Nous avons constaté que ce profil était similaire à celui suscité par les objets, mais très différent de celui suscité par les mots, la VWFA étant la seule région commune à ces deux catégories. Bien que tous les participants soient alphabétisés, ils n'ont pas traité les gravures comme des mots potentiels, ce qui indique que l'alphabétisation n'est pas un facteur de confusion.

L'hémisphère gauche abrite le langage chez la plupart des droitiers et est dédié au traitement des artefacts culturels chez la plupart des humains (Gazzaniga, 2000). Dans ce cadre, l'asymétrie vers la gauche observée dans le FUS4 pendant la perception des gravures suggère que les gravures partagent certaines caractéristiques de représentation avec les objets et l'écriture B linéaire qui ne sont pas présentes dans les scènes, lesquelles n'ont montré aucune asymétrie. Comme l'ont clarifié des études antérieures (Vigneau et al., 2005), la présentation de mots provoque la plus grande asymétrie vers la gauche, probablement en raison du traitement descendant des zones du langage d'ordre supérieur de l'hémisphère, ce qui entraîne une désactivation du FUS4 droit (Tableau 2). La tendance à la diminution progressive des asymétries gauches dans le FUS4, allant des mots, des objets, des caractères linéaire B, des gravures aux scènes, pourrait refléter le sens véhiculé par ces différentes catégories de stimuli. C'est-à-dire que plus un stimulus est identifié comme véhiculant du sens, plus l'asymétrie vers la gauche est importante (Figure 17).

CONCLUSION

Les résultats expérimentaux de l'étude de Mellet et al., (2019) indiquent que le cortex visuel primaire n'était pas plus activé par la perception des gravures que par la perception des scramble de gravures, dont plus aucune structure n'était identifiable. Cette observation contredit l'hypothèse avancée par Hodgson (2006, 2019), selon laquelle le cortex visuel primaire aurait joué un rôle crucial dans l'émergence de la production de gravures. Au contraire, les résultats montrent que des régions situées dans la partie antérieure de la voie visuelle ventrale, et sensibles à la reconnaissance de catégories visuelles distinctes (Downing et al., 2006; Grill-Spector, 2003; Grill-Spector & Weiner, 2014b; Haxby, 2001) sont activées lors de la perception des gravures paléolithiques abstraites. Cela implique que le niveau d'organisation perceptive caractérisant les gravures est suffisamment élevé pour recruter des aires visuelles d'ordre supérieur. Ainsi, le traitement perceptif de ces gravures anciennes nécessite plus que la simple identification de primitives visuelles (comme l'extraction d'arêtes, de segments orientés ou d'extrémités de lignes). L'implication d'aires cérébrales associatives est cohérente avec l'hypothèse selon laquelle ces motifs gravés auraient pu être utilisés par les cultures humaines du passé pour stocker et transmettre des informations codées et ainsi remplir une fonction symbolique.

En somme, puisque le cerveau humain perçoit les gravures comme des entités graphiques présentant des régularités auxquelles des informations sémantiques peuvent être reliées, nos résultats soutiennent l'hypothèse qu'elles ont été utilisées comme icônes ou symboles par les Hominines modernes et archaïques, comme le suggéraient des travaux antérieurs (D'Errico, 2003; Henshilwood et al., 2009; Majkić et al., 2017, 2018; Rodríguez-Vidal et al., 2014b; Villa & Roebroeks, 2014).

ÉTUDE 2 :

CORRÉLATS NEUROFONCTIONNELS DE L'ATTRIBUTION D'UNE ORIGINE HUMAINE À DES MOTIFS ABSTRAITS

Ce chapitre fait l'objet d'un article intitulé « Neural correlates of perceiving and interpreting engraved prehistoric patterns as human production: Effect of archaeological expertise », publié dans *PlosOne*, 2022, **Salagnon, M.**, Cremona, S., Joliot, M., d'Errico, F., & Mellet, E. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0271732>

INTRODUCTION

L'attribution d'une intention humaine à des marques abstraites est une condition préalable à leur utilisation en tant que moyen de communication. Nos ancêtres devaient être capables de distinguer les gravures réalisées intentionnellement des autres marques accidentelles ou naturelles, afin de reconnaître leur potentiel de communication et de les utiliser comme moyen de stocker, de transmettre et de récupérer du sens. Il semble raisonnable de supposer que si des gravures abstraites étaient utilisées comme signes ou symboles par nos ancêtres, ces derniers devaient partager une connaissance qui leur permettait de reconnaître les gravures comme le résultat d'une action technique consciente, délibérée et destinée à incarner du sens dans un support tangible. Pour approcher cette connaissance, nous avons inclus des participants archéologues, familiers ou experts des gravures préhistoriques paléolithiques. Nous les avons comparés, tant au niveau comportemental que fonctionnel cérébral, à un groupe contrôle n'ayant pas cette expertise, apparié pour l'âge, le sexe et le niveau d'éducation.

Étude 2 :

Corrélat neurofonctionnels de l'attribution d'une origine humaine à des motifs abstraits

OBJECTIFS

Le premier objectif de ce travail était d'estimer l'effet de la familiarité et des connaissances préalables, ci-après dénommées « expertise », sur les régions du cerveau impliquées dans la perception des gravures abstraites et leur attribution en tant que résultat d'une action humaine. La présente étude a examiné cet effet dans le cadre d'une tâche de « jugement » où les participants devaient évaluer si des humains du passé avaient produit les marques sur des objets de manière intentionnelle, ou si ces marques résultaient de processus naturels tels que l'érosion, le rongement par des carnivores ou les traces laissées par des racines. Cette étude a donc cherché à savoir si la familiarité modifie les régions impliquées dans le traitement visuel des gravures, en particulier dans l'aire visuelle primaire. Le second objectif de l'étude était d'évaluer si l'attribution des marques à un agent humain ou non humain pouvait être différenciée au niveau du fonctionnement cérébral, et dans quelle mesure cette différence pouvait être conditionnée par l'expertise de l'observateur.

MÉTHODE

ACCORD DU COMITÉ D'ÉTHIQUE

Le comité d'éthique local « Sud-Ouest et Outre-Mer III » a approuvé l'étude (N°=2016-A01007-44).

PARTICIPANTS

Trente et un adultes en bonne santé, sans antécédents neurologiques, ont été inclus après avoir donné leur consentement éclairé écrit pour participer à l'étude. Ils ont été divisés en deux groupes en fonction de leur expertise en archéologie paléolithique : Les Contrôles, sans aucune expérience préalable dans la discipline (n = 15, âge moyen \pm écart-type : 44 ± 10 ans, range : 30-63 ans, six femmes, aucune gauchère) et les Experts, c'est-à-dire des chercheurs travaillant activement dans la discipline et ayant des connaissances en art paléolithique et en modifications osseuses (n = 16, âge moyen \pm écart-type : $44,6 \pm 10$ ans, range : 32-61 ans, six femmes, une gauchère). Les deux groupes de participants étaient appariés en termes d'âge, de sexe et de niveau d'éducation (doctorat, 20 ans de scolarité à partir de l'école primaire).

ACQUISITION IRM

Le signal BOLD a été cartographié chez les 31 volontaires en utilisant l'imagerie par résonance magnétique fonctionnelle avec un scanner IRM Siemens Prisma 3 Tesla. Les images structurales ont été acquises à l'aide d'une séquence 3D haute résolution pondérée en T1 (TR = 2000 ms, TE = 2,03 ms ; angle de bascule = 8° ; 192 tranches et taille de voxel isotrope de 1 mm). Les images fonctionnelles ont été obtenues par une acquisition d'images écho-planaires pondérées T2* du cerveau entier (T2*-EPI Multiband x6, paramètres de la séquence : TR = 850 ms ; TE = 35 ms ; angle de bascule = 56° ; 66 coupes axiales et taille de voxel isotrope de 2,4 × 2,4 × 2,4 mm). Les images fonctionnelles ont été acquises en trois passages au cours d'une seule session. Le plan expérimental a été programmé à l'aide du logiciel E-prime (Psychology Software Tools, Pittsburgh, PA, USA). Les stimuli étaient affichés sur un écran de 27 pouces. Les participants voyaient les stimuli par l'arrière du tunnel de l'IRM grâce à un miroir installé sur la bobine de tête.

DESCRIPTION DE LA TÂCHE

Les participants ont effectué une tâche de jugement basée sur la présentation visuelle d'images de marques soit intentionnellement réalisées par des humains, soit naturelles. La tâche de jugement comprenait deux conditions : Attribution (« la marque est-elle intentionnellement faite par un être humain ? ») ou Orientation (« l'axe le plus long du support sur lequel les marques sont présentes est-il vertical ? »). La tâche d'Orientation est une condition contrôle. Elle utilise les mêmes images que la condition d'Attribution, mais dans une tâche qui ne nécessite ni connaissances archéologiques ni d'analyse visuelle des traces (il fallait définir l'orientation de l'axe le plus long de l'objet sans prêter attention aux marques présentes sur celui-ci). En soustrayant les activations de la tâche d'orientation de celles de la tâche d'attribution, toutes les activations qui ne sont pas spécifiques à cette dernière (processus perceptifs de bas niveau tels que le contraste, la luminance, la perception de la forme du support, l'activité motrice liée à l'appui sur un bouton...) sont annulées.

Pour chaque stimulus, le type de jugement à effectuer (i.e. Attribution ou Orientation) était affiché pendant 0,5 s, avant la présentation du stimulus. Ensuite, le stimulus était présenté pendant 3 s (Figure 18). Les participants devaient répondre "oui" ou "non" en cliquant sur une

Étude 2 :

Corrélat neurofonctionnels de l'attribution d'une origine humaine à des motifs abstraits

case de réponse dès que le stimulus était remplacé par le rappel d'une seconde de l'instruction (« humain ? » ou « vertical ? »). Pendant la baseline, une croix de fixation était affichée et un carré apparaissait après un délai variable ($3,5 \text{ s} \pm 1 \text{ s}$). Les participants devaient cliquer sur un bouton du boîtier réponse dès l'apparition du carré (Figure 18). Les participants ont vu un total de 20 marques humaines et 20 traces naturelles différentes, réparties en trois runs de 5 min et 57 s chacun, présentés dans un ordre aléatoire. Les participants ont donc vu chaque item deux fois : une fois pour le jugement d'attribution et une fois pour le jugement d'orientation.

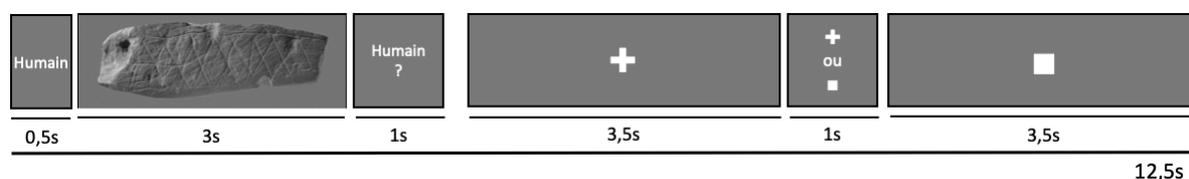


Figure 18 Organisation d'un essai dans la tâche de jugement. Chaque item a été présenté aux participants deux fois (une fois pendant Attribution et une fois pendant Orientation). Les participants ont vu 20 marques différentes fabriquées par l'homme et 20 traces naturelles.

STIMULI

Les 20 images de gravures incluses dans l'étude étaient des gravures abstraites, datées entre 800 ka et 30 ka, reconnaissables sur une photo de l'objet sur lequel elles apparaissent, ayant une origine anthropique démontrée (Henshilwood et al., 2009; Joordens et al., 2014; Texier et al., 2010), et n'étant pas retrouvées dans des contextes du Paléolithique supérieur en association avec de l'art figuratif. Le nombre d'items (20 humains et 20 non-humains) a été choisi afin de maintenir un niveau attentionnel correct chez les participants, puisque nous avons adopté un paradigme événementiel dit lent (une présentation de 3 s toutes les 9,5 s). Les gravures proviennent de sites africains et eurasiens et sont attribuées à des *Homo erectus*, des *Homo Neanderthalensis* et des *Homo Sapiens*.

Les photographies originales ont été converties en niveaux de gris et placées sur un fond gris (Figure 19). La catégorie des marques naturelles comprenait 20 objets constitués de différents matériaux portant des modifications produites par exemple par le modelage naturel de la surface de l'os (par exemple, des empreintes de nerfs et de canaux vasculaires), le rongement par des carnivores, l'attaque des racines, l'érosion et la fossilisation des plantes (Fernandez-Jalvo & Andrews, 2016).

Étude 2 :

Corrélat neurofonctionnels de l'attribution d'une origine humaine à des motifs abstraits

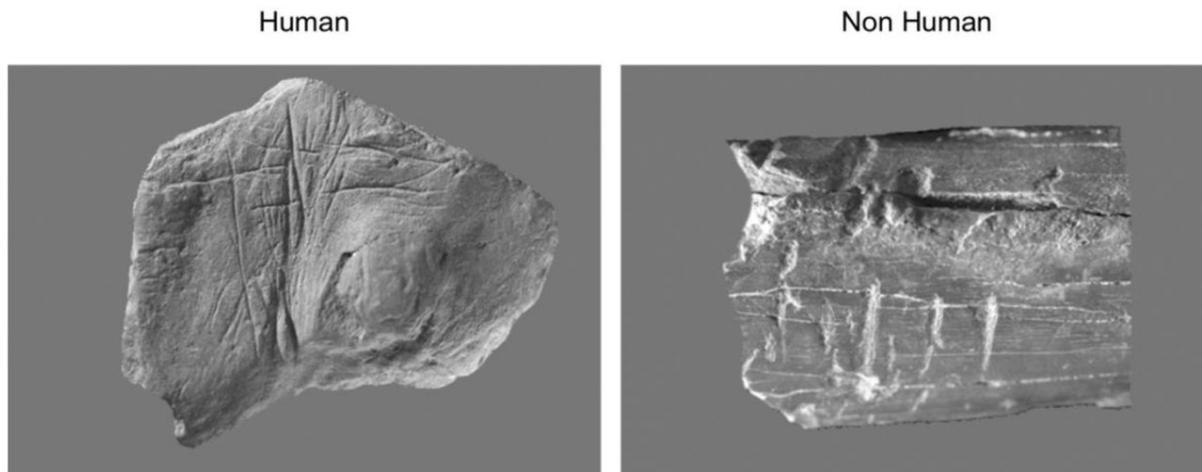


Figure 19 Exemples de stimuli utilisés dans la tâche de jugement. À gauche : stimulus humain (gravure de la grotte de Blombos, Afrique du Sud, datant d'environ 77 ka). À droite : marques non humaines dues au rongement d'un carnivore.

DEBRIEFING

Après la session IRMf, les participants ont été invités à indiquer les critères sur lesquels ils avaient fondé leur décision. Ces critères étaient les suivants : forme des marques, motifs entrecroisés, présence de marques parallèles, répétition de marques identiques, profondeur des marques, nombre de marques et nature du support des marques.

En outre, il a été demandé aux Experts s'ils avaient déjà vu l'une des gravures.

ANALYSE DES DONNÉES

Pré-traitement

Les volumes fonctionnels ont été traités à l'aide de Nipype, qui permet d'enchaîner les différentes étapes (Gorgolewski et al., 2011). Les scans pondérés en T1 des participants ont été normalisés sur un modèle spécifique correspondant à l'espace MNI, en utilisant la procédure "segment" de SPM12 avec les paramètres par défaut. Pour corriger le mouvement du participant pendant les séances d'IRMf, les 192 scans EPI-BOLD ont été réalignés dans chaque run en utilisant un rigid-body registration. Ensuite, les scans EPI-BOLD ont été structurellement rigidement enregistrés sur le scan pondéré en T1. La combinaison de toutes les matrices d'enregistrement a permis de convertir les scans fonctionnels EPI-BOLD vers l'espace standard avec une interpolation trilineaire. Une fois dans l'espace standard, un filtre gaussien de 5 mm de largeur d'onde a été appliqué.

Étude 2 :

Corrélat neurofonctionnels de l'attribution d'une origine humaine à des motifs abstraits

Analyse de premier niveau

Pour chaque sujet, un modèle linéaire généralisé (GLM, statistical parametric mapping (SPM 12), <http://www.fil.ion.ucl.ac.uk/spm/>) a été utilisé pour traiter les données d'IRMf liées à la tâche, les effets d'intérêt (tâches) étant modélisés par des fonctions boxcar correspondant au moment du paradigme, convoluées avec la fonction de réponse temporelle hémodynamique standard SPM. Nous avons ensuite calculé l'effet des cartes de contraste individuelles liées à l'intérêt, correspondant à chaque condition expérimentale. Notez que 8 régresseurs de non intérêt ont été inclus dans l'analyse GLM : séries temporelles pour la matière blanche, le liquide céphalo-rachidien (séries temporelles moyennes des voxels appartenant à chaque classe de tissu), les six paramètres de mouvement et la tendance linéaire temporelle.

Analyses comportementales

Pour évaluer si les taux de réponses correctes observés étaient différents du hasard, nous avons calculé l'intervalle de confiance à 95 % d'un taux de réponse aléatoire pour 42 essais. Les taux situés en dehors de la fourchette 34-66% ont été considérés comme significativement différents du hasard.

Pour estimer l'effet de l'expertise sur le taux de réponses correctes, nous avons analysé les réponses comportementales pour l'attribution et l'orientation séparément, puisque la distribution du taux de réponses correctes pour la condition Orientation n'était pas gaussienne. Nous avons utilisé un test non paramétrique de Wilcoxon pour évaluer les différences de performance entre les Experts et les Contrôles dans la condition Orientation.

Pour vérifier si l'effet de l'expertise dépendait du type de jugement effectué dans la condition Attribution, nous avons estimé l'effet d'interaction entre l'expertise et l'attribution sur le taux de réponses correctes, en utilisant un modèle linéaire à effets mixtes ajustant les effets aléatoires au niveau du participant. Un terme d'interaction à deux facteurs entre l'expertise et l'attribution (et leurs termes d'ordre inférieur) a été défini comme prédicteur à effet fixe, et le taux de réponse correcte comme variable dépendante.

Étude 2 :

Corrélat neurofonctionnels de l'attribution d'une origine humaine à des motifs abstraits

Analyse du debriefing

Pour évaluer l'effet de l'expertise sur les critères utilisés pour distinguer les marques humaines intentionnelles des marques non humaines, nous avons calculé un test du khi carré pour chacun des sept critères rapportés lors du debriefing.

Analyses des données d'imagerie neurofonctionnelle

L'analyse de groupe des données d'IRMf a été réalisée à l'aide de JMP®, version 15. SAS Institute Inc., Cary, NC, 1989-2019. Une première étape a consisté à sélectionner les régions qui étaient activées de manière significative dans le contraste d'intérêt, à savoir [Attribution moins Orientation]. Nous avons extrait les valeurs de signal des cartes d'analyse de premier niveau de chacune des 192 régions homotopiques d'intérêt (hROIs) de l'atlas fonctionnel AICHA (Joliot et al., 2015) pour chaque condition expérimentale. Deux hROIs ont été exclues de l'analyse en raison d'une absence de signal dans au moins 15% de leur volume : gyrus parahippocampal-4 (19% de non-signal) et Thalamus-8 (46,66% de non-signal). Les hROIs incluses dans l'analyse remplissaient deux critères dans chaque groupe de participants : 1. Significativement plus activées dans le contraste [Attribution moins baseline (croix de fixation)] (test t univarié $p < 0,05$ non corrigé) pour écarter les hROIs désactivées. 2. Significativement plus activées dans le contraste [Attribution moins Orientation] (test t univarié $p < 0,05$ corrigé FDR) pour écarter les activations non spécifiques à l'Attribution. Les hROIs sélectionnées pour les Experts et les Contrôles ont été regroupées pour obtenir la liste finale des hROIs incluses dans l'analyse suivante.

Pour évaluer l'effet de l'expertise sur les activations BOLD en fonction de la réponse à l'attribution (marques humaines ou non humaines), un modèle de régression linéaire à effets mixtes a été appliqué aux valeurs BOLD des 64 hROIs activées dans le contraste [attribution moins orientation]. Un terme d'interaction à trois facteurs entre hROIs (64) \times Expertise (Experts, Contrôles) \times Attribution (Humain, Non-humain) et tous les termes d'ordre inférieur ont été définis comme prédicteurs à effets fixes, les valeurs BOLD comme variable dépendante et les effets aléatoires ont été ajustés au niveau du participant. La signification des effets fixes a été évaluée à travers les composantes ANOVA.

RÉSULTATS

RÉSULTATS COMPORTEMENTAUX

Dans la condition Attribution, les Experts ont donné 81,3 % (moyenne) \pm 15% (écart-type) de réponses correctes (pour l'attribution humaine et non humaine) tandis que les témoins ont répondu correctement à 61,3% (moyenne) \pm 17 % (écart-type) des items. Le nombre de réponses correctes dans la condition Orientation ne différait pas entre les Experts et les Contrôles (88,1% \pm 14% et 86,7% \pm 17% respectivement, $p = 0,96$, Wilcoxon), montrant ainsi, comme prévu, que l'effet d'expertise était présent dans la condition Attribution mais pas dans la condition Orientation.

Nous n'avons pas observé d'interaction significative entre l'expertise et l'attribution ($F_{(1,29)} = 0,56$, $p = 0,46$, Figure 20). Cependant, le modèle linéaire à effets mixtes a révélé un effet principal de l'expertise, les Experts présentant de meilleures performances que les Contrôles ($F_{(1,29)} = 31,3$, $p < 0,0001$), et un effet principal de l'Attribution, le taux de réponses correctes étant plus élevé pour les jugements humains que non humains ($F_{(1,29)} = 14,3$, $p < 0,0007$). Ainsi, quel que soit le type de jugement effectué, les Experts avaient en moyenne un meilleur taux de réponses correctes que les Contrôles et, quel que soit le niveau d'expertise, le taux de réponses correctes était en moyenne plus élevé pour les jugements humains que non humains.

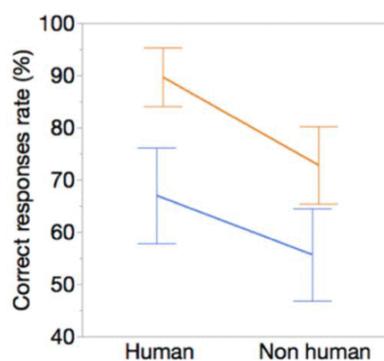


Figure 20 Effets de l'expertise et de l'attribution (marques humaines vs non humaines) sur le taux de réponses correctes. Orange : Expert, bleu : Contrôles. Les barres d'erreur représentent l'intervalle de confiance (95%).

Étude 2 :

Corrélat neurofonctionnels de l'attribution d'une origine humaine à des motifs abstraits

RÉSULTATS DU DEBRIEFING

Les critères de décision rapportés par les participants pour attribuer une intention humaine aux marques abstraites étaient les suivants : la répétition de marques identiques, la forme des marques, la présence de marques parallèles et la présence de motifs en croix. Certains participants ont également déclaré prêter attention au support des marques, à la profondeur des marques et au nombre de marques. Malgré un taux de réponses correctes plus élevé chez les Experts que chez les Contrôles, l'expertise n'a eu aucun effet sur les critères de décision rapportés par les sujets lors du débriefing ($p > 0,05$ pour tous les tests du chi carré).

RÉSULTATS DE NEUROIMAGERIE

Sélection des hROIs

La comparaison des conditions d'Attribution et d'Orientation a mis en évidence 64 hROIs qui étaient significativement plus activées dans l'Attribution que dans l'Orientation (Figure 21). Il s'agissait de régions occipito-temporales, du cortex occipital latéral, de l'insula antérieure, du cortex parahippocampique, de l'hippocampe, du cortex frontal médian, du cingulum antérieur et, au niveau sous-cortical, du thalamus et des noyaux caudés. L'effet de l'expertise et le type de jugement (c'est-à-dire humain ou non humain) ont été explorés au sein de cet ensemble de hROIs.

Étude 2 :

Corrélat neurofonctionnels de l'attribution d'une origine humaine à des motifs abstraits

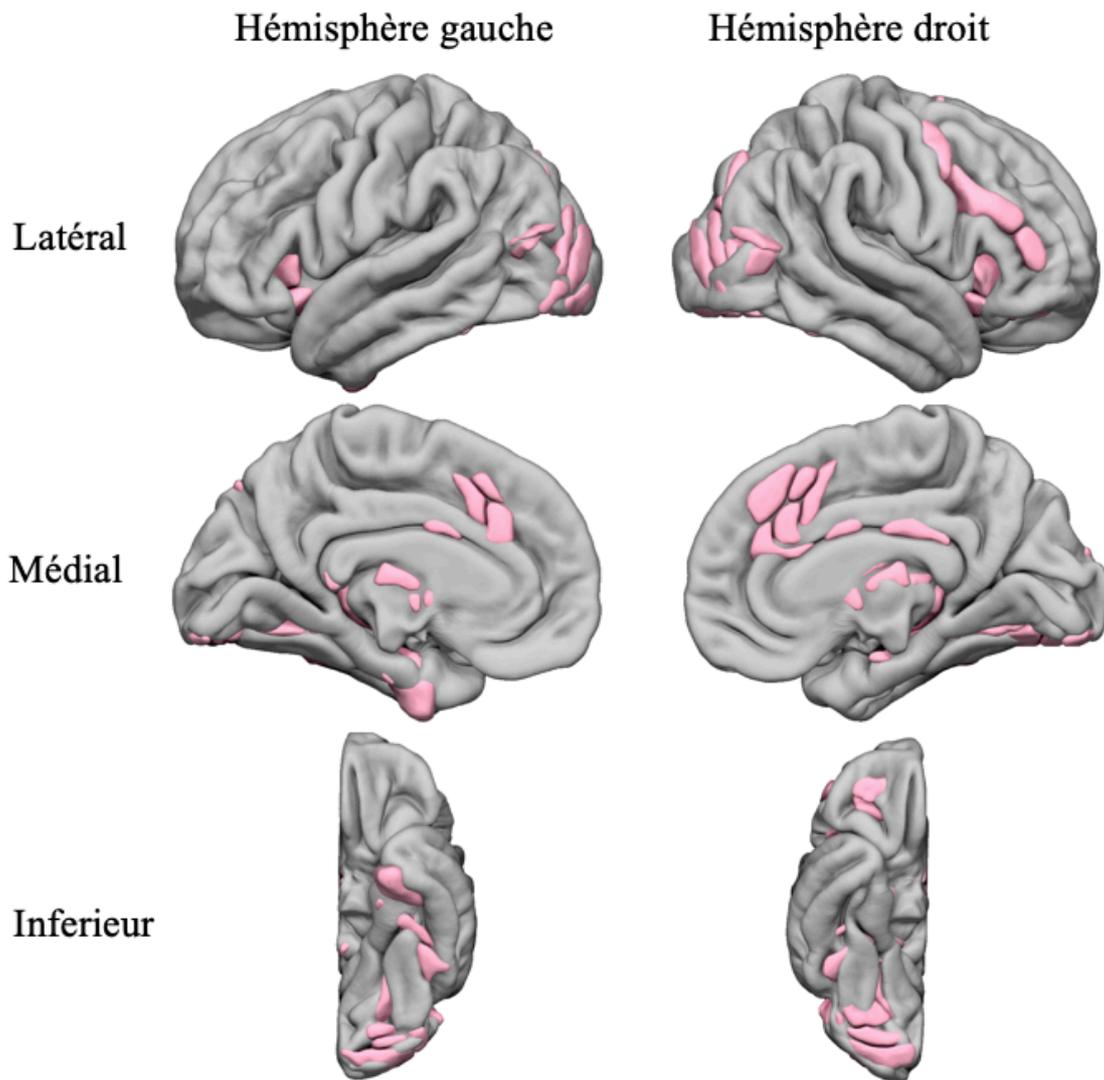


Figure 21 Superposition sur un modèle IRM des 64 hROIs activées pendant la condition [Attribution moins baseline] et montrant une augmentation significative du signal BOLD dans le contraste Attribution moins Orientation ($p < 0,05$, FDR corrigé).

Effet de l'expertise et de l'attribution sur les activations BOLD dans les 64 hROIs sélectionnées

Pour évaluer si les niveaux de signal BOLD étaient modifiés par l'interaction entre l'expertise, l'attribution et les hROIs, nous avons défini leur interaction triple en tant qu'effets fixes dans un modèle de régression linéaire à effets mixtes. Nous n'avons observé aucune interaction entre l'expertise, l'attribution et les hROIs ($F_{(63,1827)} = 0,63, p = 0,99$) ni entre l'expertise et l'attribution ($F_{(1,29)} = 0,01, p = 0,90$). Cela signifie que les différences dans les régions du cerveau liées à

Étude 2 :

Corrélat neurofonctionnels de l'attribution d'une origine humaine à des motifs abstraits

l'attribution d'une origine humaine ou non humaine des marques étaient les mêmes chez les Experts et les Contrôles.

Effet de l'expertise

Nous avons constaté que la réponse régionale BOLD différait entre les Experts et les Contrôles (interaction Expertise \times hROI : $F_{(63,1827)} = 2,14, p < 0,0001$). Une analyse posthoc a révélé que des régions visuelles étaient plus activées par les Experts que par les Contrôles (Figure 22). Il s'agissait de régions appartenant au cortex occipital latéral, au pôle occipital (tous les $p < 0,05$, corrigés par la méthode FDR) et d'une partie du gyrus fusiforme gauche qui approchait le seuil de significativité après correction pour les tests multiples ($p_{\text{FDR}} = 0,09$). En outre, les Experts ont activé plus fortement le thalamus médian antérieur ($p < 0,05$, corrigé), tandis qu'une partie plus postérieure du thalamus médian n'a pas survécu à la correction pour les comparaisons multiples ($p_{\text{FDR}} = 0,1$). Aucune région n'était plus activée chez les Contrôles que chez les Experts.

Étude 2 :

Corrélat neurofonctionnels de l'attribution d'une origine humaine à des motifs abstraits

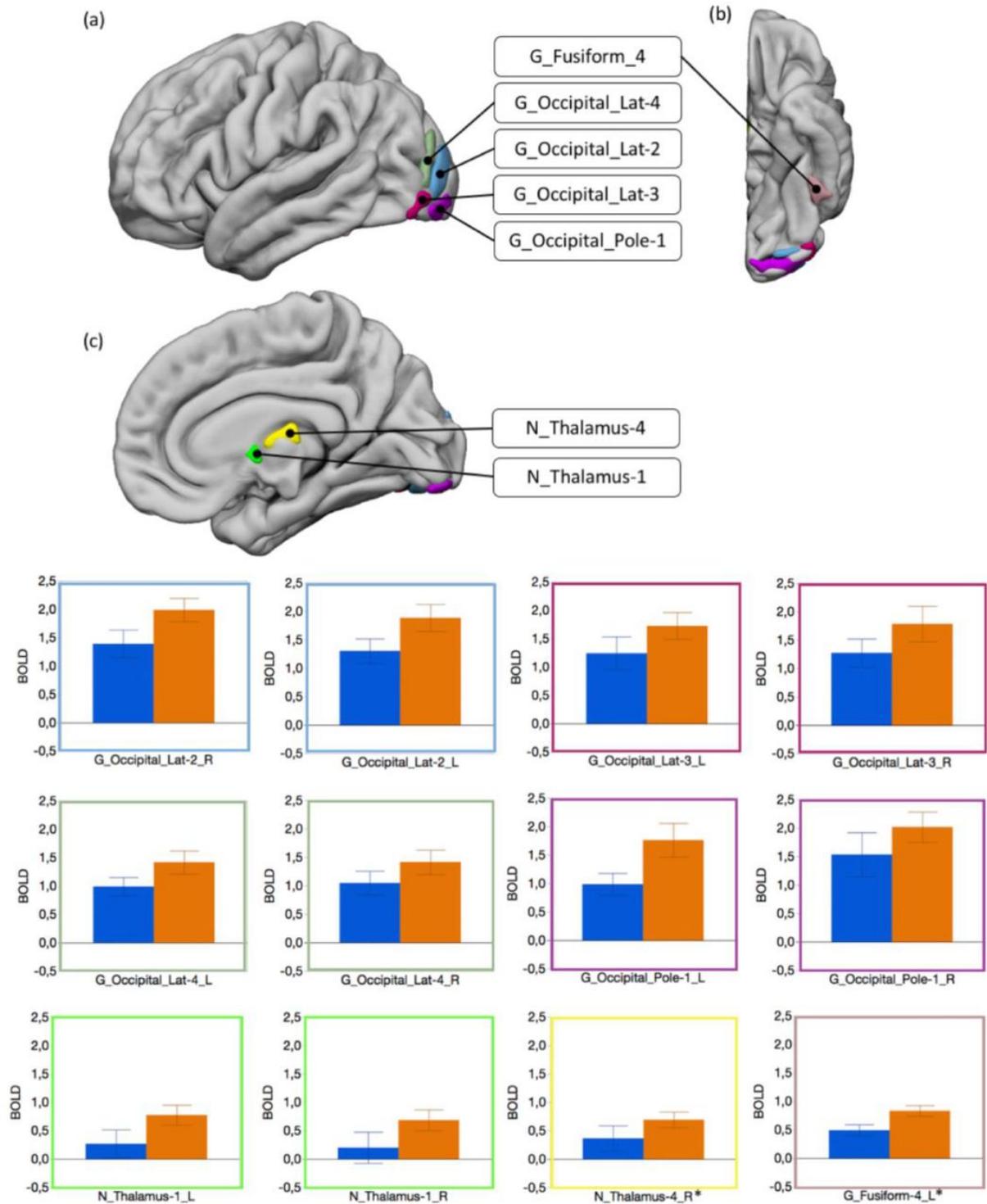


Figure 22 Experts comparés aux Contrôles dans la tâche de jugement. En haut : hROIs qui ont montré une plus grande activité chez les Experts que chez les Contrôles. * : G_Fusiform-4_L et N_Thalamus-4_R étaient significatifs au seuil non corrigé seulement ($p_{uncorr} = 0,015$ et $p_{uncorr} = 0,019$, respectivement). (a) Vue latérale de l'hémisphère gauche. (b) Vue inférieure de l'hémisphère gauche. (c) Vue médiale de l'hémisphère gauche. En bas : tracés des valeurs BOLD dans ces régions chez les Contrôles (bleu) et les Experts (orange). Les barres d'erreur représentent l'intervalle de confiance (95%).

Étude 2 :

Corrélat neurofonctionnels de l'attribution d'une origine humaine à des motifs abstraits

Effet de l'attribution

Nous avons constaté que la réponse régionale BOLD différait en fonction du type de jugement exprimé pendant la condition Attribution (interaction Attribution \times hROI : $F_{(63,1827)} = 2,87, p < 0,0001$). Une analyse post-hoc a révélé que les régions appartenant à l'insula antérieure, au cingulum antérieur, au thalamus médian et au noyau caudé droit étaient significativement plus activées lorsqu'une origine non humaine était attribuée aux marques (Figure 23, tous les $p < 0,05$, FDR corrigé). Aucune région n'était plus activée pour l'attribution humaine.

Étude 2 :

Corrélat neurofonctionnels de l'attribution d'une origine humaine à des motifs abstraits

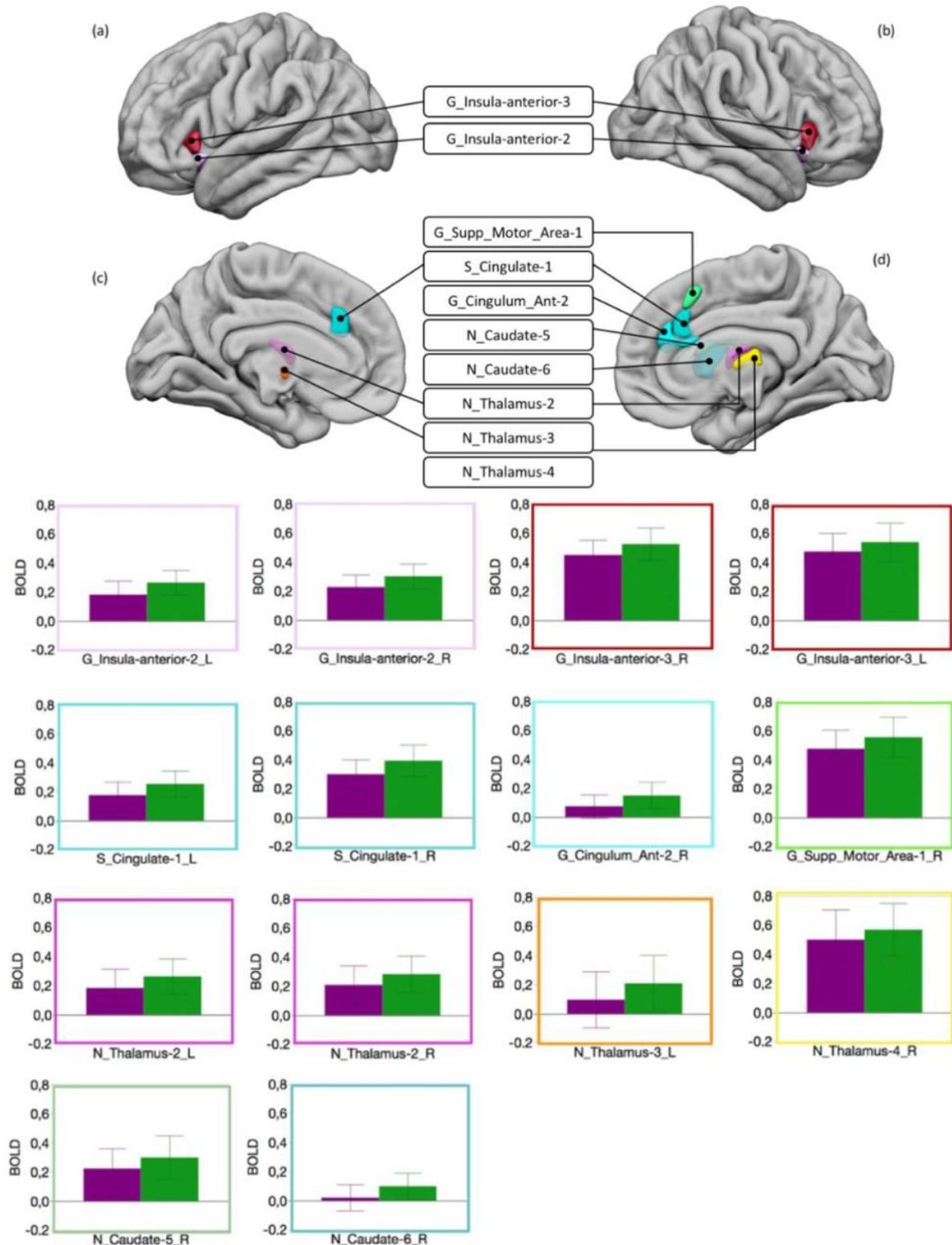


Figure 23 Attribution humaine vs attribution non humaine. En haut : hROIs qui ont montré une plus grande activité pour l'attribution non humaine que pour l'attribution humaine. (a) Vue latérale de l'hémisphère gauche. (b) Vue latérale de l'hémisphère droit. (c) Vue médiane de l'hémisphère gauche. (d) Vue médiane de l'hémisphère droit. En bas : tracés des valeurs BOLD dans ces régions pour l'attribution humaine (violet) et l'attribution non humaine (vert). Les barres d'erreur représentent l'intervalle de confiance (95%).

DISCUSSION

Cette étude visait à caractériser l'effet de l'expertise, sur les plans comportemental et cérébral, de la perception des plus anciennes gravures abstraites du Paléolithique, en utilisant une tâche de jugement entre les gravures d'origine humaine et les modifications de surface résultant de phénomènes naturels.

EFFET DE L'EXPERTISE

Pendant la condition Attribution de la tâche de jugement, les participants devaient décider si les marques étaient intentionnellement faites par un humain ou le résultat de processus naturels. Cette tâche était contrastée avec une condition d'orientation dans laquelle les mêmes stimuli étaient utilisés sans que les participants ne prêtent attention aux marques des supports. Bien que les critères de distinction n'aient pas différencié entre les Experts et les Contrôles, les performances étaient significativement meilleures pour les Experts. Notons que pour discerner l'origine humaine ou naturelle des marques, les archéologues s'appuient généralement sur une analyse beaucoup plus fine, ne se limitant pas à une courte analyse visuelle. Néanmoins, les archéologues ont confirmé leur expertise en jugeant l'origine naturelle ou humaine des gravures mieux que les participants contrôles, alors qu'ils n'étaient pas différents dans la condition Orientation. En tant qu'experts, les performances des archéologues ont bénéficié d'une plus grande capacité à se concentrer sur les éléments les plus discriminants, réduisant ainsi la complexité de l'analyse perceptive. De plus, ils pouvaient relier l'analyse perceptive aux connaissances stockées dans la mémoire à long terme et acquises au fil des années, voire des décennies. On pourrait arguer que ces meilleures performances reflètent la reconnaissance de gravures rencontrées précédemment dans la littérature ou dans leurs propres recherches plutôt qu'un véritable processus d'analyse visuelle. Cependant, bien que la majorité des experts aient reconnu certaines des gravures, seuls trois d'entre eux en ont reconnu une dizaine, tandis que les autres en ont reconnu moins de cinq. En outre, les Experts étaient également meilleurs pour identifier les traces d'origine naturelle, ce qui confirme le rôle de l'expertise dans la détermination de leurs meilleures performances. Pendant l'attribution, les Experts ont montré une plus grande activation dans la partie ventrale du cortex occipital latéral et une forte tendance dans le gyrus fusiforme gauche (G_Fusiforme-4 dans l'atlas AICHA) dans le cortex occipito-temporal (OTC). Ce résultat pourrait refléter une analyse visuelle plus discriminante, qui a

Étude 2 :

Corrélat neurofonctionnels de l'attribution d'une origine humaine à des motifs abstraits

permis un diagnostic correct de l'origine des marques. Il a déjà été démontré que le cortex visuel et en particulier l'OTC sont impliqués dans le traitement visuel des objets relevant du domaine d'expertise de l'observateur (Bilalić & Campitelli, 2018; Harel, 2016). Par exemple, dans un domaine qui implique des connaissances acquises à long terme, comme dans la présente étude, il a été montré que les radiologues expérimentés présentent une plus grande activation de l'OTC que les moins expérimentés lorsqu'ils détectent des lésions sur des radiographies pulmonaires (Bilalić, 2016; Harley et al., 2009). La plupart des études démontrant le rôle de l'OTC dans l'expertise ont rapporté l'activation d'une partie du gyrus fusiforme appelée FFA (Bilalic et al., 2011; Bilalić et al., 2016; Gauthier et al., 1999; Gauthier, Skudlarski, et al., 2000; Xu, 2005). Il a été suggéré que cette région, qui est cruciale dans la reconnaissance des visages, est plus généralement spécialisée dans la discrimination entre les stimuli qui partagent des caractéristiques visuelles communes (prototypiques) et les différences qui sont essentiellement accessibles à l'expert. Cette région est incluse dans le G_Fusiforme-6 de l'atlas AICHA et n'était pas activée différemment chez les Experts et les Contrôles. La plupart des études qui ont rapporté une activation plus importante de la FFA chez les experts s'appuyaient sur des tâches favorisant le traitement holistique, comme dans la reconnaissance des visages (Bilalić & Campitelli, 2018). Dans notre étude, les participants fondaient leur décision sur des détails visuels (nombre de croix, profondeur des marques) et traitaient donc les marques de manière analytique plutôt qu'holistique. Ceci pourrait expliquer l'absence d'un effet d'expertise dans cette région, alors qu'il était présent dans les régions adjacentes.

L'implication des aires visuelles de bas niveau était limitée à une petite région du pôle occipital (Figure 22, région en violet clair), qui a été détectée dans les deux groupes et plus importante chez les Experts que chez les Contrôles. L'activité dans la scissure calcarine, qui comprend l'aire visuelle primaire, n'a pas augmenté pendant la tâche d'attribution par rapport à la tâche d'orientation. Cette absence d'activation va à l'encontre de l'hypothèse selon laquelle des processus perceptifs de bas niveau dans cette zone seraient à l'origine de l'émergence de la production de gravures, comme cela a été suggéré précédemment (Hodgson, 2016, 2019a), même chez des sujets familiers des marques paléolithiques. En fait, la grande majorité des activations se situaient dans le cortex visuel associatif, y compris l'OTC. L'implication du cortex visuel dans cette étude illustre son rôle dans l'expertise visuelle. Elle ne modifie pas fondamentalement les conclusions d'une étude précédente qui mettait en évidence le rôle de ces

Étude 2 :

Corrélat neurofonctionnels de l'attribution d'une origine humaine à des motifs abstraits

régions dans l'analyse visuelle des gravures (Mellet, Salagnon, et al., 2019). En particulier, elle confirme que l'analyse visuelle des premières gravures abstraites engageait des aires visuelles intégratives impliquées dans l'identification des percepts visuels.

Dans la présente expérience, les Experts ont montré une plus grande implication du thalamus médian que les Contrôles. La partie médiodorsale du thalamus est connue pour être impliquée dans la familiarité, correspondant à l'impression qu'un ou des percepts de la même catégorie ont été expérimentés précédemment (Aggleton et al., 2011; Kafkas & Montaldi, 2014). Dans la présente étude, les archéologues n'ont pas mis en œuvre une stratégie différente de celle des participants du groupe témoin. Les deux groupes se sont appuyés sur des critères similaires pour décider si les gravures étaient d'origine humaine ou naturelle. La principale différence réside dans la longue expérience des archéologues avec les deux types de traces. L'activation du thalamus médiodorsal chez les Experts pourrait refléter la familiarité avec ces types de stimuli.

ATTRIBUER UNE ORIGINE HUMAINE OU NON HUMAINE AUX TRACES

Nos résultats ont montré que l'attribution d'une origine humaine ou non humaine aux marques n'est pas équivalente, que ce soit au niveau comportemental ou neuronal. L'absence d'interaction entre l'attribution, l'expertise et les hROIs indique que le type de jugement (c'est-à-dire humain ou non humain) n'affecte pas le signal BOLD différemment chez les Experts et les Contrôles. Cela concorde avec l'absence d'interaction entre l'origine attribuée des marques et le niveau d'expertise au niveau comportemental, indiquant que tous les participants ont commis plus d'erreurs pour l'attribution non humaine que pour l'attribution humaine (les Experts étant meilleurs que les Contrôles dans les deux catégories). Au niveau cérébral, l'attribution d'une origine non humaine aux marques a entraîné une plus grande activation des régions sous-corticales telles que la tête du noyau caudé et le thalamus, ainsi que des zones corticales, notamment l'insula antérieure et le cortex cingulaire antérieur, par rapport à l'attribution d'une origine humaine. Toutes ces régions appartiennent à ce que l'on appelle le réseau de saillance (Menon, 2015; Seeley et al., 2007; Zhou et al., 2021). Celui-ci joue un rôle fondamental dans la détection et la sélection de stimuli pertinents sur le plan comportemental et est donc crucial dans le processus de prise de décision (Chand & Dhamala, 2016; Lamichhane et al., 2016; Uddin, 2015). Il n'est donc pas surprenant qu'il ait été activé dans notre tâche d'attribution. La question est de savoir pourquoi il était activé davantage par le choix « non humain » que par le

Étude 2 :

Corrélat neurofonctionnels de l'attribution d'une origine humaine à des motifs abstraits

choix « humain ». Une méta-analyse a montré que l'activité de ce réseau augmentait avec l'incertitude (White et al., 2014). Le taux de réponses correctes indique que le fait de décider qu'une marque était non humaine était plus incertain que le choix opposé et pourrait avoir déclenché une plus grande activation du réseau de saillance. Cette hypothèse est également soutenue par le fait que l'insula antérieure et le cortex cingulaire antérieur seraient particulièrement actifs lors de la prise de décision dans un contexte de forte ambiguïté perceptive (Neta et al., 2015, 2017).

De façon intéressante, il a été récemment démontré que les cortex cingulaire et insulaire du réseau de saillance étaient impliqués dans l'attribution des intentions d'autrui (Rijpma et al., 2021). En outre, la région de l'insula antérieure est aussi généralement associée au sens de l'agentivité, c'est-à-dire à la conscience de qui effectue une action (Farrer & Frith, 2002). Dans la présente étude, les participants ont fait la distinction entre les marques résultant d'une intention humaine et celles causées par des événements naturels fortuits. Les processus associés à ce choix ont probablement contribué à la mobilisation des régions cingulaire et insulaire, suggérant ainsi que le réseau de saillance pourrait être impliqué dans l'attribution d'une origine au résultat d'une action, en plus de son rôle dans l'attribution d'une action ou d'une intention. Notamment, les régions concernées appartiennent à la partie dorsale du réseau de saillance, principalement impliqué dans la cognition (Touroutoglou et al., 2012). Il est intéressant de noter que ce sous-réseau n'a pas été trouvé chez le macaque, ce qui suggère qu'il est engagé dans des capacités spécifiques à l'homme (Touroutoglou et al., 2016). La distinction entre la production humaine et les marques naturelles pourrait faire partie de ces fonctions.

CONCLUSION

Dans une première étude, qui fait l'objet du chapitre précédent, nous avons montré que la perception de versions schématiques de gravures paléolithiques abstraites engageait des aires associatives visuelles similaires à celles impliquées dans la reconnaissance d'objets (Mellet, Salagnon, et al., 2019). Ce résultat était compatible avec une fonction représentationnelle des gravures. La présente étude représente une étape supplémentaire. Alors que la première étude était basée sur une brève présentation de gravures schématisées, le protocole expérimental de l'Étude 2 impliquait une inspection plus minutieuse des photos réelles de ces gravures, afin de reconnaître les traces faites intentionnellement parmi des marques d'origine non humaine. En

Étude 2 :

Corrélat neurofonctionnels de l'attribution d'une origine humaine à des motifs abstraits

outre, cette étude a permis de caractériser l'effet de l'expertise, ainsi que la comparaison directe de l'attribution d'une origine humaine ou non humaine à des marques abstraites. La comparaison des activations entre archéologues et contrôles a montré que l'effet de la familiarité concernait principalement les aires associatives visuelles, confirmant leur rôle central dans le traitement visuel des gravures. Les résultats ont montré qu'il était plus facile d'attribuer correctement une origine humaine que non humaine aux marques, quel que soit le niveau d'expertise. En revanche, la nature de l'attribution ne reposait pas sur les régions visuelles. Comme les motifs abstraits paléolithiques résultaient d'une intention humaine, le jugement concernant leur attribution modulait l'activité du réseau de saillance, qui joue un rôle central dans la prise de décision perceptive et l'attribution de l'intention. La présente étude indique que le traitement visuel des gravures les plus anciennes connues implique deux catégories de régions cérébrales : 1. les régions visuelles et, plus spécifiquement, les aires visuelles associatives pour le traitement de leur organisation visuelle globale, dont certaines sont sensibles à la familiarité, et 2. le réseau de saillance, qui est nécessaire pour décider si les marques résultent d'une intention humaine. Ce résultat confirme que le traitement simple et exclusif des gravures abstraites par le cortex visuel primaire est peu susceptible d'expliquer leur émergence et leur perception, qui a nécessité des intentions, des actions, et des aires cérébrales pour inférer le potentiel de communication des motifs visuels.

ÉTUDE 3 :

RÉGIONS CÉRÉBRALES IMPLIQUÉES DANS L'ATTRIBUTION D'UN STATUT SOCIAL À PARTIR DE L'ORNEMENTATION DU CORPS

INTRODUCTION

Toutes les espèces d'Hominines présentent une organisation sociale au sein desquelles l'interaction entre les individus a probablement joué un rôle primordial dans l'évolution des capacités cognitives, en particulier à travers les échanges, les imitations et les apprentissages. Des échanges de perles en coquilles d'œufs d'autruche ont eu lieu dès le Paléolithique (Hatton et al., 2022; Miller & Wang, 2022; Stewart et al., 2020). L'étendue géographique et sociale des échanges entre les groupes n'a cessé de croître (Stiner, 2014), pour aboutir de nos jours à un monde ultra-connecté au sein duquel les interactions sociales occupent une part toujours plus grande de nos activités.

Au sein des groupes humains préhistoriques, une organisation sociale comprenant des rôles et des statuts s'est mise en place. Cette organisation se matérialise en particulier par l'existence d'une hiérarchie de statuts sociaux largement répandue à travers les espèces animales, des primates aux insectes (Ward & Webster, 2016). Chez les humains, le rôle ou le statut social d'une personne peut être communiqué par l'ornementation du corps. Dans nos cultures actuelles, on utilise par exemple du maquillage, on adopte un style vestimentaire, on porte des bijoux, qui outre leur caractère esthétique véhiculent une information sociale. Dans les cultures préhistoriques, l'ornementation du corps a pu être pratiquée grâce à l'utilisation de pigments pour des peintures corporelles (Brooks et al., 2018), et par des objets de parure comme les perles en coquilles d'œufs d'autruches ou en coquillages (Kuhn & Stiner, 2007). Cela permet de communiquer des informations visuelles concernant la personne qui porte les ornements au sein du groupe et entre les groupes, dès lors que la signification symbolique sous-jacente est

Étude 3 :

Régions cérébrales impliquées dans l'attribution d'un statut social à partir de l'ornementation du corps

partagée (Bednarik, 2015; Hatton et al., 2022; Kuhn & Stiner, 2007; Nițu et al., 2019; Pitarch Martí et al., 2017; Vanhaeren & d'Errico, 2006; D. Wright et al., 2014). Ces ornements permettent d'évaluer le statut ou la catégorie sociale sans avoir besoin de parler avec la personne qui les porte.

Comment la perception visuelle du corps ornementé est-elle traitée par le cerveau ? Alors que de nombreuses recherches se sont intéressées aux bases cérébrales de la perception des visages (Haxby et al., 2000; Hoffman & Haxby, 2000; Ishai, 2008; Kanwisher et al., 1997; Kanwisher & Yovel, 2006; McCarthy et al., 1997; Tsantani et al., 2021) et/ou des corps humains (Downing et al., 2001; Peelen & Downing, 2005; Schwarzlose et al., 2005; Taylor et al., 2007), (Minnebusch & Daum, 2009), nous ne connaissons pas les régions cérébrales impliquées dans la perception visuelle d'un visage ou d'un corps culturellement ornementé, c'est-à-dire porteur d'une information symbolique renseignant sur l'identité, le rôle ou le statut d'une personne. Comme nous l'avons évoqué, l'utilisation de parures et de peintures date de plusieurs dizaines de milliers d'années, laissant supposer que ces régions cérébrales étaient fonctionnelles dès le Paléolithique moyen en Eurasie et le *Middle Stone Age* en Afrique. Leur étude est donc susceptible d'enrichir notre connaissance du substrat neural des comportements symboliques des premiers individus *Homo sapiens* et de leurs contemporains. Dans ce contexte nous avons conçu un paradigme en IRMf visant à comprendre comment interagissent, à partir de la perception de visages ornementés, les régions cérébrales impliquées dans la perception des visages et celles mobilisées dans les processus de cognition sociale. Cette étude poursuit ainsi deux objectifs :

1. Caractériser les corrélats anatomo-fonctionnels de la perception de visages parés et/ou peints. Diffèrent-ils des réseaux cérébraux mobilisés lors de la perception de visages ?
2. Déterminer les bases neurales de l'attribution d'un statut social à partir de la perception de visages culturalisés.

Pour atteindre ces objectifs, nous avons recueilli en IRM fonctionnelle l'activité cérébrale de participants d'une part lorsqu'ils voyaient défiler des images de visages ornementés avec des parures et des peintures. D'autre part, lorsqu'à partir de la perception de visages ornementés, ils devaient déterminer le statut social des personnes.

Étude 3 :

Régions cérébrales impliquées dans l'attribution d'un statut social à partir de l'ornementation du corps

MATÉRIELS ET MÉTHODES

ACCORD DU COMITÉ D'ÉTHIQUE

L'étude a reçu un avis favorable par le comité de protection des personnes « Nord-Ouest III » le 14/10/2021 (N° IDRCB : 2021-A01817-34).

PARTICIPANTS

Trente-cinq adultes en bonne santé (de 18 à 29 ans, âge moyen 22 ans \pm 2 ans (écart-type), 18 femmes, 4 gaucher.e.s), sans antécédents neurologiques ont été inclus après avoir fourni un consentement éclairé écrit pour participer à l'étude. Un participant a été exclu de l'analyse en raison d'une anomalie cérébrale découverte à l'issue de l'acquisition IRM.

STIMULI

Notre protocole expérimental comprenait des photos de visages (jusqu'au-dessous des épaules) de personnes qui portaient des ornements appartenant à 3 catégories (Figure 24) : il s'agissait soit de parures (des perles en bois), soit de peintures rouges sur le visage, soit des deux en même temps.

Les types d'ornementation étaient les suivants :

- Pour les parures : des boucles d'oreilles en perles, soit simples soit triples ; des colliers, soit simples, soit doubles ; un diadème ; une perle sur le front.
- Pour les peintures rouges : 1 ou 3 traits verticaux sur le menton ; un rond ou un trait horizontal plus ou moins grand sur le front ; des traits obliques sur les joues ; une barre horizontale autour des yeux.

Au total il y avait douze types d'ornementation différents (Figure 24). 34 personnes ont été prises en photo pour constituer les stimuli, 17 hommes et 17 femmes de la même tranche d'âge (autour de 30 ans).

Étude 3 :

Régions cérébrales impliquées dans l'attribution d'un statut social à partir de l'ornementation du corps



Figure 24 Les douze types d'ornementation possibles. En haut : parures. Au milieu : peintures. En bas : parures et peintures.

PROTOCOLE EXPÉRIMENTAL

Au préalable de l'acquisition, les participants signaient le formulaire de consentement, nous leur expliquions les consignes des deux tâches à effectuer dans l'IRM et ils réalisaient un bref run d'entraînement hors IRM pour chaque tâche.

L'acquisition a été organisée en une seule session composée de six runs durant lesquels les participants devaient d'abord effectuer une tâche de catégorisation (les trois premiers runs, dont l'ordre de présentation était aléatoire) puis une tâche 1-back (les trois derniers runs, dont l'ordre de présentation était aléatoire).

Tâche de catégorisation

Les trois runs de catégorisation étaient organisés selon un design événementiel. Les stimuli correspondaient à un triplet de photos de trois personnes différentes du même genre (homme

Étude 3 :

Régions cérébrales impliquées dans l'attribution d'un statut social à partir de l'ornementation du corps

ou femme), dont une portait des parures, une des peintures et une les deux en même temps. La complexité de l'ornementation était similaire entre les photos d'un même triplet. Il y avait 3 niveaux de complexité différents entre les triplets (Figure 25).



Figure 25 Exemples de stimuli utilisés dans la tâche de catégorisation. De haut en bas : complexité visuelle croissante.

La tâche de catégorisation comprenait deux conditions. 1. Statut : « Choisissez la personne qui correspond le plus au statut social proposé ? » Par exemple, « chef ». 2. Ornement : « Choisissez la personne qui porte tel ornement ? » Par exemple « diadème ». La condition Ornement est une condition contrôle. Elle utilise les mêmes images que la condition Statut, mais dans une tâche nécessitant de faire attention aux ornements présentés sans mettre en œuvre des processus de cognition sociale. En soustrayant les activations de la condition Ornement de celles de la condition Statut, toutes les activations qui ne sont pas spécifiques à cette dernière

Étude 3 :

Régions cérébrales impliquées dans l'attribution d'un statut social à partir de l'ornementation du corps

(processus perceptifs de bas niveau tels que le contraste, la luminance, la perception de la forme du support, l'activité motrice liée à l'appui sur un bouton...) sont annulées.

Les événements du run respectaient tous la même organisation (Figure 26). Pour chaque stimulus, la question était affichée pendant 0,75 s, avant la présentation du stimulus. Ensuite, le stimulus était présenté pendant 4s. Les participants devaient répondre « 1 » ou « 2 » ou « 3 » en cliquant sur un bouton de réponse dès qu'ils avaient pris leur décision. Ensuite, une croix de fixation était affichée et un carré apparaissait après un délai variable ($3,5 \text{ s} \pm 1 \text{ s}$). Les participants devaient cliquer sur le bouton « 1 » du boîtier réponse dès l'apparition du carré. Cela constituait la baseline, qui permet au signal BOLD de revenir à son niveau de base entre chaque événement. Chaque événement durait 12,75 s.

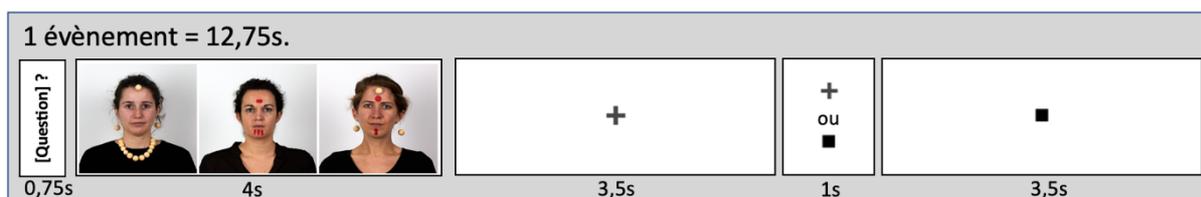


Figure 26 Organisation d'un événement de la tâche de catégorisation. Les questions sont listées dans le Tableau 3.

Chaque question était posée 2 fois pour chaque genre. La liste des questions est présentée dans le Tableau 3.

Tableau 3 Questions de la condition Statut et de la condition Ornement. L'orthographe des questions est générée en fonction du stimulus.

Questions	Statut social	Ornement (contrôle)
1	Chef·fe?	Yeux peints ?
2	Guérisseur·euse ?	Double collier ?
3	Guerrier·e ?	Diadème ?
4	Chasseur·euse ?	Joues peintes ?
5	Chaman·e?	Rond peint ?
6	Musicien·ne ?	Pas de perles ?
7	Conteur·euse ?	Pas de collier ?
8	Marié·e ?	Pas de parure d'oreilles ?
9	Mère / Père ?	Pas de peinture ?
10	Eclaireur·euse ?	Pas de traits ?

Étude 3 :

Régions cérébrales impliquées dans l'attribution d'un statut social à partir de l'ornementation du corps

Au total (sur les trois runs) les participants ont vu 80 stimuli différents, 40 dans la condition Statut et 40 dans la condition Ornement. Chaque run durait 5 min et 51 s chacun, et comprenait 27 événements (sauf le run C qui comprenait 1 événement de moins, pour une durée totale de 5 min 38 s). Les stimuli étaient présentés dans un ordre aléatoire au sein de chaque run.

Juste après l'acquisition IRM, un temps d'échange était organisé avec le participant. Nous lui demandions quels étaient les critères utilisés pour attribuer un statut social dans la condition Statut du run de catégorisation.

Tâche de 1-back

Dans la tâche de 1-back, on présentait au participant une succession d'images ; il devait signaler la répétition successive de deux images en appuyant sur le bouton « 1 » du boîtier réponse. Nous avons choisi cette tâche pour maintenir l'attention du participant, tout en demandant un traitement perceptif simple. Dans notre étude, les images présentées appartiennent à 3 catégories de visages ornementés : des parures, des peintures, et la combinaison des deux.

Les images d'une même catégorie étaient présentées au sein d'un même bloc (c'est-à-dire qu'au sein d'un bloc, il n'y avait pas d'images appartenant à des catégories différentes) qui comprenait la présentation successive de 15 stimuli (affichés pendant 1 seconde chacun) avec un intervalle interstimulus de 983 ms. Chaque bloc durait donc 30,6 s. Les participants étaient invités à détecter les stimuli se répétant successivement. Il y avait 3 répétitions par bloc. Le critère de répétition à rechercher était précisé au début de chaque bloc et restait affiché pendant 750 ms. Il s'agissait soit d'identifier une ornementation identique sur des visages différents (= Ornementation), soit d'identifier des visages identiques sans tenir compte de l'ornementation (= Visage, Figure 27, bas). La condition Ornementation comportait 3 modalités différentes (Figure 27) : des parures uniquement, des peintures uniquement, ou bien la combinaison des deux.

Étude 3 :

Régions cérébrales impliquées dans l'attribution d'un statut social à partir de l'ornementation du corps

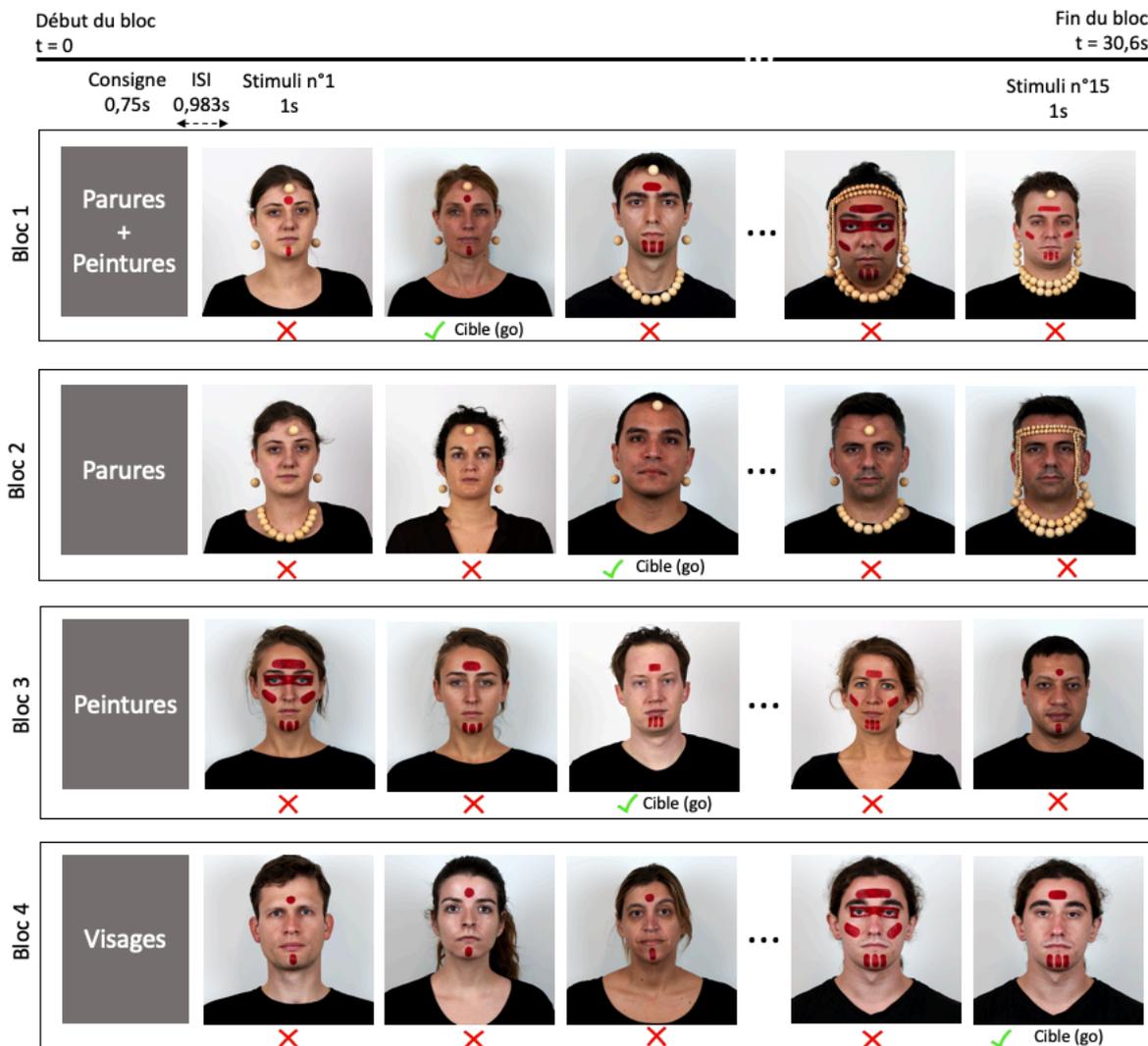


Figure 27 Exemples d'organisation de blocs expérimentaux. Le participant doit détecter les répétitions de stimuli successifs en respectant le critère indiqué en début de bloc (Parures+Peintures, Parures, Peintures ou Visages).

Chaque run durait 4 min 15 s, et comprenait 6 blocs expérimentaux de 30,6 s entrecoupés de 7 blocs de fixation de 10,2 s. Chaque bloc expérimental contenait 15 stimuli dont 3 répétitions, avec un temps de présentation de 1s pour chaque stimulus et un intervalle interstimulus de 0,983 s. Dans chaque run, il y avait 4 blocs de condition Ornementation et 2 blocs de condition Visage. L'ordre de présentation des runs 1-back était aléatoire.

ACQUISITION IRM

L'acquisition des données de neuroimagerie a été réalisée à l'aide d'un scanner IRM Siemens Prisma 3 teslas. Les images structurales ont été acquises à l'aide d'une séquence 3D haute

Étude 3 :

Régions cérébrales impliquées dans l'attribution d'un statut social à partir de l'ornementation du corps

résolution pondérée en T1 (TR = 2000 ms, TE = 2,03 ms ; angle de bascule = 8° ; 192 coupes et volume de voxel isotrope de 1 mm³).

Les images fonctionnelles ont été obtenues à l'aide d'une acquisition d'images planes d'écho pondérées en T2* du cerveau entier (T2*-EPI Multiband x6, paramètres de séquence : TR = 850 ms ; TE = 35 ms ; angle de bascule = 56° ; 66 coupes axiales et taille de voxel isotrope de 2,4mm³). La première séquence durait huit minutes et enregistrait l'activité cérébrale des participants à l'état de repos (c'est-à-dire lorsqu'ils laissaient aller librement leurs pensées, sans avoir de tâche à réaliser et sans s'endormir). Cette acquisition sera utilisée pour effectuer une analyse de connectivité fonctionnelle. Ensuite, des images fonctionnelles ont été acquises lorsque les participants réalisaient une tâche à partir de la perception de stimuli. Ceci, durant six runs. La présentation de l'expérience a été programmée dans le logiciel E-prime (Psychology Software Tools, Pittsburgh, PA, USA). Les stimuli étaient affichés sur un écran de 27". Les participants voyaient les stimuli à travers l'arrière du tunnel de l'aimant via un miroir monté sur l'antenne de tête.

ANALYSE DES DONNÉES

Analyses comportementales

Tâche de catégorisation

Nous avons évalué l'effet d'interaction entre la condition (Statut ou Ornement), le genre du participant et le genre du stimulus sur le temps de réaction, en utilisant un modèle linéaire à effets mixtes, ajustant les effets aléatoires au niveau du participant. Un terme d'interaction à trois facteurs entre la condition, le genre du participant et le genre du stimulus (et leurs termes d'ordre inférieur) a été défini comme prédicteurs à effet fixe, et le temps de réaction comme variable dépendante. La signification des effets fixes a été évaluée par des composantes ANOVA.

Tâche de 1-back

Nous avons calculé le taux de réponses correctes par condition et recueilli les temps de réaction associés.

Étude 3 :

Régions cérébrales impliquées dans l'attribution d'un statut social à partir de l'ornementation du corps

Pré-traitement des données de neuroimagerie

L'analyse des images a été réalisée à l'aide du logiciel SPM12. Les scans pondérés en T1 des participants ont été normalisés via un modèle spécifique (T1-80TVS) correspondant à l'espace MNI en utilisant la procédure "segment" de SPM12 avec les paramètres par défaut. Pour corriger le mouvement du participant pendant les séances d'IRMf, les 192 scans EPI-BOLD ont été réalignés dans chaque run en utilisant une transformation rigide. Ensuite, les scans EPI-BOLD ont été rigidement enregistrés structurellement sur le scan pondéré en T1. La combinaison de toutes les matrices d'enregistrement a permis de déformer les scans fonctionnels EPI-BOLD vers l'espace standard avec une interpolation trilineaire. Une fois dans l'espace standard, un filtre gaussien de 5 mm de largeur d'onde a été appliqué.

Analyses des données de neuroimagerie

Analyses de premier niveau (individuelles)

Pour chaque sujet, un modèle linéaire généralisé (GLM, statistical parametric mapping (SPM 12), <http://www.fil.ion.ucl.ac.uk/spm/>) a été utilisé pour traiter les données d'IRMf liées à la tâche, les effets d'intérêt (tâches) étant modélisés par des fonctions boxcar correspondant aux événements ou aux blocs, convolués avec la fonction de réponse temporelle hémodynamique standard SPM. Nous avons ensuite calculé l'effet des cartes de contraste individuelles correspondant à chaque condition expérimentale. Notez que 8 régresseurs de non-intérêt ont été inclus dans l'analyse GLM : séries temporelles pour la matière blanche, le LCR (séries temporelles moyennes des voxels appartenant à chaque classe de tissu), les six paramètres de mouvement et la dérive linéaire temporelle.

Analyses de second niveau (groupe)

Les analyses de second niveau ont été réalisées indépendamment pour chaque tâche (i.e. catégorisation ou 1-back). Nous avons utilisé le logiciel JMP®, version 15. SAS Institute Inc., Cary, NC, 1989-2019.

Les contrastes d'intérêt ont été calculés avec le logiciel SPM pour chaque tâche (catégorisation et 1-back) puis les valeurs de signal BOLD ont été associées aux régions correspondantes dans l'atlas AICHA (Joliot et al., 2015).

Étude 3 :

Régions cérébrales impliquées dans l'attribution d'un statut social à partir de l'ornementation du corps

Concernant la tâche de catégorisation, les valeurs de signal BOLD issues du contraste [Statut moins Ornement] ont été extraites de chaque région cérébrale (hROI, homotopic region of interest) de l'atlas fonctionnel homotopique AICHA (Joliot et al., 2015). Les hROIs incluses dans l'analyse remplissaient les deux critères suivants 1. Significativement plus activées dans le contraste [Statut moins baseline] (test t univarié, $p < 0,05$ non corrigé) pour éliminer les hROIs désactivées. 2. Significativement plus activées dans le contraste [Statut moins Ornement] (test t univarié $p < 0,05$ corrigé FDR) pour éliminer les activations non spécifiques à l'attribution d'un statut social.

Concernant la tâche 1-back, Les valeurs de signal BOLD issues du contraste [Ornementation moins Visage] ont été extraites de chaque région cérébrale (hROI, homotopic region of interest) de l'atlas fonctionnel homotopique AICHA (Joliot et al., 2015). Les régions incluses dans l'analyse remplissaient les deux critères suivants : 1. Dans au moins un hémisphère, une valeur positive significative était observée en réponse au contraste [Ornementation moins Visage] ($p < 0,05$ (corrigé FDR), test de Student à un échantillon). 2. Le contraste [Ornements moins baseline (fixation)] était positif ($p < 0,05$ non corrigé, test de Student à un échantillon).

RÉSULTATS

TÂCHE DE CATÉGORISATION

Résultats comportementaux

Les participants répondaient plus vite dans la condition Ornement (temps de réponse moyen \pm écart-type : 1,3s \pm 0,5s) que dans la condition Statut (temps de réponse moyen \pm écart-type : 2s \pm 0,8s) : $F_{(1,32)} = 227,8$ $p < 0,0001$. Le genre du participant et le genre des stimuli n'avaient pas d'effets (ni simples ni d'effets d'interactions).

Debriefing

22 participants ont indiqué avoir considéré que l'ornementation était un critère plus important que les caractéristiques du visage pour attribuer un rôle/statut social. Parmi ces 22 participants, quelques-uns déclarent avoir parfois pris en compte les caractéristiques du visage, par exemple en cas d'indécision ou pour certains rôles comme père/mère. 11 participants rapportaient avoir fait davantage attention aux caractéristiques des visages plutôt qu'à l'ornementation. Enfin, 2

Étude 3 :

Régions cérébrales impliquées dans l'attribution d'un statut social à partir de l'ornementation du corps

participants expriment que le critère le plus important pour eux (caractéristique du visage ou ornements) variait en fonction des questions.

De façon générale, les participants rapportaient avoir mis en place une stratégie qu'ils conservaient tout au long de l'expérience. Tous indiquent n'avoir jamais répondu au hasard, hormis lors de rares exceptions pour certains. Certains participants associaient l'absence de parures avec un rôle mobile comme éclaireur, chasseur. Pour un même rôle il n'y avait pas forcément de consensus entre les participants. Par exemple, certains participants attribuaient le statut de guerrier aux modèles qui ne portaient que des perles alors que pour d'autres, ce statut revenait au modèle ne portant que des peintures.

Statut moins Ornement

Le contraste [Statut moins Ornement] a révélé un ensemble de régions corticales et sous-corticales plus activées lorsque les participants attribuaient un statut social aux visages parés que lorsqu'ils vérifiaient la nature des ornements (Tableau 4, Figure 28).

Ces régions comprennent au niveau occipital, le cortex occipital latéral et le gyrus fusiforme (y compris la FFA). Cette activation postérieure se prolonge jusqu'au parahippocampe à la face interne du lobe temporal. Dans le lobe pariétal, une activation significative du sillon intra-pariétal et du précunéus à la face interne a été détectée. Au niveau du cortex frontal, les activations incluent les gyri frontaux moyen et inférieur sur la face latérale, et la partie antérieure de l'aire motrice supplémentaire sur sa face supérieure et médiale. Les activations intéressent également plusieurs régions du cortex paralimbique et limbique telles que l'insula, le cingulum antérieur et postérieur, le cortex orbitofrontal, le pôle temporal gauche pour le cortex paralimbique et l'hippocampe pour le cortex limbique. Enfin, les structures sous-corticales, la tête du noyau caudé et le thalamus, notamment dans sa partie médio-dorsale sont également impliqués.

Étude 3 :

Régions cérébrales impliquées dans l'attribution d'un statut social à partir de l'ornementation du corps

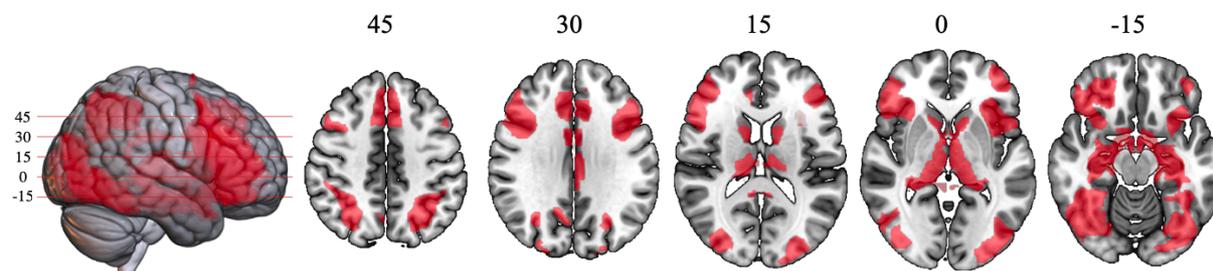


Figure 28 Superposition sur un modèle IRM des régions activées dans le contraste [Statut moins Ornement]. Les chiffres indiquent la valeur z de la coupe axiale dans l'espace MNI.

Tableau 4: Moyenne, écart-type et valeur de p des régions activées dans le contraste « Statut-Ornement »

hROI Statut-Ornement	Moyenne (BOLD)	Écart-type (BOLD)	p (corrige FDR)
G_Cingulum_Ant-2-R	0,08	0,16	0,0173
G_Cingulum_Mid-2-L	0,15	0,16	<,0001
G_Cingulum_Mid-2-R	0,11	0,18	0,0045
S_Cingulate-1-L	0,23	0,20	<,0001
S_Cingulate-1-R	0,20	0,19	<,0001
S_Cingulate-2-L	0,22	0,22	<,0001
S_Cingulate-2-R	0,14	0,20	0,0011
G_Cingulum_Post-1-L	0,12	0,22	0,0072
G_Cingulum_Post-2-L	0,11	0,23	0,0121
G_Cingulum_Post-3-L	0,13	0,24	0,0071
G_Cingulum_Post-3-R	0,10	0,22	0,0253
G_Frontal_Inf_Orb-1-R	0,13	0,16	0,0001
G_Frontal_Mid_Orb-2-L	0,23	0,30	0,0005
S_Orbital-1-R	0,07	0,11	0,0023
S_Orbital-2-R	0,18	0,17	<,0001
G_Frontal_Mid-1-R	0,09	0,16	0,0075
G_Frontal_Mid-5-L	0,21	0,35	0,0038
G_Frontal_Mid-5-R	0,09	0,17	0,0132
S_Inf_Frontal-1-L	0,37	0,31	<,0001
S_Inf_Frontal-1-R	0,24	0,21	<,0001
S_Inf_Frontal-2-L	0,38	0,34	<,0001
S_Inf_Frontal-2-R	0,28	0,21	<,0001
G_Frontal_Inf_Tri-1-R	0,07	0,17	0,0434
S_Precentral-1-R	0,11	0,24	0,0178
G_Frontal_Sup_Medial-3-L	0,19	0,23	0,0002
G_Frontal_Sup_Medial-3-R	0,14	0,19	0,0006
G_Supp_Motor_Area-1-L	0,39	0,23	<,0001
G_Supp_Motor_Area-1-R	0,37	0,26	<,0001
G_Insula-anterior-1-L	0,12	0,18	0,0013
G_Insula-anterior-1-R	0,07	0,17	0,0329
G_Insula-anterior-2-L	0,17	0,24	0,0009
G_Insula-anterior-2-R	0,10	0,18	0,0054
G_Insula-anterior-3-L	0,31	0,22	<,0001
G_Insula-anterior-3-R	0,20	0,15	<,0001
G_Insula-anterior-4-L	0,08	0,21	0,0457
G_Occipital_Inf-1-R	0,22	0,19	<,0001
G_Occipital_Inf-2-L	0,13	0,17	0,0003

Étude 3 :

Régions cérébrales impliquées dans l'attribution d'un statut social à partir de l'ornementation du corps

G_Occipital_Inf-2-R	0,19	0,18	<,0001
G_Occipital_Lat-2-L	0,06	0,15	0,0253
G_Occipital_Lat-3-L	0,10	0,16	0,0041
G_Occipital_Lat-3-R	0,11	0,20	0,0078
G_Occipital_Lat-4-L	0,08	0,15	0,0078
G_Occipital_Lat-4-R	0,09	0,15	0,0054
G_Occipital_Lat-5-L	0,07	0,15	0,0132
G_Occipital_Lat-5-R	0,07	0,14	0,0116
G_Fusiform-2-L	0,09	0,10	<,0001
G_Fusiform-4-L	0,19	0,18	<,0001
G_Fusiform-4-R	0,22	0,15	<,0001
G_Fusiform-5-L	0,09	0,12	0,0006
G_Fusiform-5-R	0,09	0,12	0,0006
G_Fusiform-6-R	0,05	0,12	0,0489
S_Intraoccipital-1-L	0,09	0,23	0,0455
S_Intraoccipital-1-R	0,15	0,21	0,0007
G_Precuneus-7-R	0,21	0,29	0,0006
S_Intraparietal-2-L	0,22	0,29	0,0005
S_Intraparietal-2-R	0,14	0,20	0,0010
S_Intraparietal-3-L	0,16	0,27	0,0051
S_Intraparietal-3-R	0,13	0,19	0,0012
G_Temporal_Inf-4-R	0,10	0,19	0,0086
G_Temporal_Pole_Sup-1-L	0,09	0,13	0,0019
G_Hippocampus-1-L	0,06	0,11	0,0115
G_Hippocampus-1-R	0,08	0,11	0,0005
G_Hippocampus-2-L	0,04	0,09	0,0430
G_Hippocampus-2-R	0,06	0,09	0,0041
G_ParaHippocampal-1-L	0,24	0,23	<,0001
G_ParaHippocampal-1-R	0,17	0,20	0,0001
G_ParaHippocampal-2-L	0,07	0,17	0,0253
G_ParaHippocampal-2-R	0,07	0,14	0,0169
G_ParaHippocampal-4-L	0,12	0,21	0,0071
G_ParaHippocampal-4-R	0,15	0,18	0,0002
N_Caudate-5-L	0,17	0,21	0,0003
N_Caudate-5-R	0,16	0,22	0,0006
N_Thalamus-1-L	0,18	0,29	0,0032
N_Thalamus-1-R	0,16	0,24	0,0012
N_Thalamus-3-L	0,15	0,22	0,0017
N_Thalamus-4-L	0,20	0,27	0,0005
N_Thalamus-4-R	0,17	0,25	0,0017
N_Thalamus-5-L	0,09	0,14	0,0026
N_Thalamus-5-R	0,07	0,14	0,0148
N_Thalamus-6-R	0,05	0,12	0,0455
N_Thalamus-7-L	0,09	0,15	0,0054
N_Thalamus-9-L	0,12	0,13	<,0001
N_Thalamus-9-R	0,11	0,16	0,0007

Étude 3 :

Régions cérébrales impliquées dans l'attribution d'un statut social à partir de l'ornementation du corps

Ornement moins Statut

Le contraste inverse a mis en évidence des activations très majoritairement situées dans la partie postérieure du cerveau (Tableau 5). Le lobe occipital présentait sur sa face interne des activations du cortex visuel primaire dans la scissure calcarine et dans les régions adjacentes (gyrus lingual et cunéus). Sur la face latérale, des activations ont intéressé les gyri occipitaux supérieur et moyen. Le lobule pariétal supérieur était également le siège d'activation, ainsi que le gyrus supramarginal, le précunéus à la face interne du lobe pariétal et le sillon pariéto-occipital à la frontière de ces deux lobes.

Tableau 5 Moyenne, écart-type et valeur de p des régions activées dans le contraste [Ornement-Statut]

hROI Ornement-Statut	Moyenne (BOLD)	Écart-type (BOLD)	P (corrigé FDR)
G_Calcarine-1-R	0,07	0,16	0,0282
G_Calcarine-2-L	0,10	0,22	0,0237
G_Calcarine-2-R	0,13	0,21	0,0023
G_Calcarine-3-L	0,07	0,19	0,0428
G_Calcarine-3-R	0,11	0,18	0,0027
G_Cuneus-1-L	0,23	0,22	<,0001
G_Cuneus-1-R	0,20	0,15	<,0001
G_Cuneus-2-L	0,20	0,21	<,0001
G_Cuneus-2-R	0,21	0,17	<,0001
G_Lingual-1-L	0,07	0,15	0,0261
G_Lingual-1-R	0,07	0,14	0,0114
G_Lingual-2-L	0,09	0,14	0,0023
G_Lingual-2-R	0,09	0,13	0,0005
G_Lingual-3-L	0,13	0,16	0,0001
G_Lingual-3-R	0,14	0,17	0,0001
G_Lingual-4-L	0,17	0,21	0,0001
G_Lingual-4-R	0,20	0,24	0,0001
G_Lingual-5-L	0,15	0,15	<,0001
G_Lingual-5-R	0,14	0,16	<,0001
G_Lingual-6-L	0,14	0,18	0,0002
G_Lingual-6-R	0,15	0,17	<,0001
G_Occipital_Mid-4-L	0,16	0,25	0,0014
G_Occipital_Mid-4-R	0,09	0,22	0,0332
G_Occipital_Sup-1-L	0,16	0,14	<,0001
G_Occipital_Sup-1-R	0,13	0,12	<,0001
G_Occipital_Sup-2-L	0,17	0,16	<,0001
G_Occipital_Sup-2-R	0,16	0,16	<,0001
G_Parietal_Sup-3-L	0,22	0,35	0,0023
G_Parietal_Sup-3-R	0,17	0,19	<,0001
G_Parietal_Sup-5-L	0,14	0,22	0,0017
G_Parietal_Sup-5-R	0,13	0,16	0,0002
G_Precuneus-5-L	0,23	0,21	<,0001
G_Precuneus-5-R	0,17	0,16	<,0001
G_Precuneus-6-L	0,27	0,35	0,0002
G_Precuneus-6-R	0,18	0,21	0,0001

Étude 3 :

Régions cérébrales impliquées dans l'attribution d'un statut social à partir de l'ornementation du corps

G_Supramarginal-3-L	0,22	0,23	<,0001
G_Supramarginal-3-R	0,15	0,18	<,0001
G_SupraMarginal-6-L	0,30	0,50	0,0026
S_Parietooccipital-3-L	0,12	0,22	0,0056
S_Parietooccipital-5-L	0,10	0,14	0,0006
S_Parietooccipital-5-R	0,09	0,15	0,0027
S_Parietooccipital-6-L	0,12	0,15	0,0001
S_Parietooccipital-6-R	0,08	0,13	0,0016
S_Postcentral-1-L	0,09	0,15	0,0023
S_Postcentral-1-R	0,06	0,15	0,0293
S_Postcentral-2-R	0,07	0,14	0,0132
G_Cingulum_Mid-1-L	0,09	0,23	0,0453
S_Precentral-2-R	0,05	0,12	0,0460
S_Precentral-3-L	0,07	0,17	0,0485
S_Sup_Frontal-6-L	0,07	0,17	0,0283
S_Sup_Frontal-6-R	0,05	0,12	0,0225

DISCUSSION

Cette expérimentation est à notre connaissance la première à étudier les bases cérébrales du traitement des visages culturalisés. Il s'agissait d'identifier les régions cérébrales impliquées dans l'attribution d'un statut social à partir de visages parés. Le visage n'est alors plus seulement perçu comme porteur d'une identité mais comme vecteur d'un rôle social et se référant implicitement à une activité collective. Au plan cérébral nous attendions, outre une mobilisation des régions visuelles engagées dans le traitement des visages, l'implication de régions décrites dans les processus liés à la cognition sociale.

Les deux tâches que nous avons contrastées (Statut et Ornement) s'appuyaient sur la perception d'images identiques et présentées durant la même durée. Néanmoins les aires visuelles associatives, occipitales latérales et la voie ventrale comprenant des régions fusiformes, parahippocampiques, temporales et occipitales inférieures se sont révélées significativement plus activées dans Statut que dans Ornement. Cela reflète un traitement visuel différent dans les deux tâches ce qui, au plan comportemental, se traduit par des temps de réponse plus longs dans Statut que dans Ornement. Ces différences sont probablement liées à la collecte et au traitement d'un plus grand nombre d'informations visuelles pour l'attribution d'un statut social. La voie visuelle ventrale joue en effet un rôle primordial dans la catégorisation des percepts visuels (Grill-Spector & Weiner, 2014a), processus indispensable pour formuler un jugement dans le contexte de la tâche d'attribution d'un statut. Par exemple, la plupart des participants

Étude 3 :

Régions cérébrales impliquées dans l'attribution d'un statut social à partir de l'ornementation du corps

attribuaient le statut de chasseur ou de guerrier à des visages ne portant pas de perles, celles-ci étant selon eux l'attribut des chamans ou des guérisseurs. Les participants ont ainsi eux-mêmes créé des catégories de manière à mettre en œuvre une stratégie d'attribution. Ce type de processus permettant une généralisation à partir d'exemplaires est précisément l'une des fonctions de la voie ventrale (voir Grill-Spector & Weiner (2014) pour une revue).

Au sein de la voie ventrale, la FFA (incluse dans la région Fusiform-6 de l'atlas AICHA), de même que l'OFA (incluse dans Occipital_Lat-5) font partie des régions plus impliquées dans Statut que dans Ornement, en faveur d'un traitement des visages plus soutenu dans la première tâche. De fait, les réponses au debriefing après l'acquisition dans l'IRM révèlent que bien que leur jugement repose en premier lieu sur les ornements, plus de la moitié des participants ont pris en compte l'apparence et/ou l'expression du visage dans l'attribution d'un statut social. Ceci, en dépit des instructions de s'appuyer sur la nature des ornements pour attribuer un statut et du fait que les photographies représentaient des visages à l'expression la plus neutre possible. Ces éléments soulignent à quel point le traitement des visages s'effectue de façon automatique en particulier dans le cas d'un jugement social (Mende-Siedlecki et al., 2013; Todorov et al., 2013). Le gyrus parahippocampique, appartenant également à la voie visuelle ventrale, a présenté le même pattern, plus activé dans Statut que dans Ornement. Cette région joue un rôle crucial dans le traitement de l'information visuelle spatiale (Epstein & Kanwisher, 1998; O'Craven & Kanwisher, 2000) et la navigation (Aguirre et al., 1996; Maguire et al., 1997; Mellet et al., 2000). Son implication dans la mémoire épisodique (voir par exemple (Gabrieli et al., 1997; Wagner et al., 1998)) a laissé penser que son activité ne se limitait pas au traitement d'une information spatiale mais qu'elle jouerait un rôle plus général dans les processus d'associations contextuelles (Aminoff et al., 2007), y compris dans le domaine social puisque le gyrus parahippocampique intervient dans l'encodage d'une hiérarchie sociale (Zink et al., 2008). Dans le contexte de notre expérience l'implication du parahippocampe pourrait ainsi traduire l'association visuelle créée par les participants entre le type d'ornement et le statut social. L'activation du parahippocampe est à rapprocher de celle de l'hippocampe, également activé dans le contraste [Statut moins Ornement]. En effet la plupart des participants ont adopté une stratégie pour l'attribution, associant fréquemment un type d'ornement à un statut social. La mise en œuvre de cette stratégie suppose une mémorisation dans laquelle l'hippocampe joue probablement un rôle.

Étude 3 :

Régions cérébrales impliquées dans l'attribution d'un statut social à partir de l'ornementation du corps

En avant de ces régions, nous rapportons également une activation du pôle temporal, placée par plusieurs études au cœur de la cognition sociale (Frith & Frith, 2010, 2003; Olson et al., 2007, 2013). Bien que son rôle ne soit pas encore clairement élucidé, il a été suggéré qu'il intervienne dans l'actualisation des connaissances à propos d'une personne y compris les informations sociales la concernant (Olson et al., 2007, 2013). De plus, le pôle temporal aurait une influence top-down sur l'activité de la voie ventrale (Pehrs et al., 2015). Cette région pourrait donc jouer un rôle pivot dans la mobilisation de la voie ventrale durant la tâche d'attribution d'un statut. Les analyses de connectivité intrinsèque que nous mènerons à partir de l'acquisition IRM au repos pourront confirmer cette hypothèse.

Plusieurs régions du lobe frontal ont également été mises en évidence dans le contraste [Statut moins Ornement]. En particulier le cortex préfrontal dorsolatéral (gyrus frontal moyen) et le cortex préfrontal ventrolatéral (gyrus frontal inférieur), le cortex orbitofrontal et enfin le cortex préfrontal médian. Ces régions préfrontales largement développées chez l'Homme comparé aux autres primates ont été impliquées dans les processus de cognition sociale (Forbes & Grafman, 2010). Ainsi les patients présentant une lésion du cortex préfrontal dorsolatéral ou du cortex préfrontal orbitaire éprouvent des difficultés dans la formulation de jugements interpersonnels y compris l'évaluation du statut social (Mah et al., 2004). Il a de plus été montré que le volume du cortex frontal orbitaire corrélait avec les performances dans une tâche de compréhension de situations sociales (Powell et al., 2010). Alors que ces régions préfrontales sont engagées dans de nombreuses fonctions cognitives non-sociales, le cortex médial préfrontal semble plus spécifique des processus sociaux (Voir (Amodio & Frith, 2006) pour une revue). Son activation a été en particulier rapportée dans la formation d'impressions à propos d'images d'individus, c'est à dire leurs propriétés psychologiques, leurs traits de personnalité et leur dispositions (Mitchell et al., 2005).

Enfin, nous rapportons une implication de l'insula antérieure, du cortex cingulaire antérieur, du thalamus et des noyaux caudés plus importante dans la condition Statut que dans la condition Ornement. Comme nous l'avons vu dans le chapitre précédent, ces régions composent le réseau dit de la saillance (Menon, 2015; Seeley et al., 2007; Zhou et al., 2021), qui permet de diriger l'attention vers les éléments saillants lors d'une prise de décision perceptuelle (Chand & Dhamala, 2016; Lamichhane et al., 2016; Uddin, 2015). Comme nous l'avons également

Étude 3 :

Régions cérébrales impliquées dans l'attribution d'un statut social à partir de l'ornementation du corps

discuté dans le chapitre précédent, le réseau de la saillance est d'autant plus activé que l'incertitude liée à la prise de décision est importante (White et al., 2014). Les temps de réponse plus longs lors du jugement subjectif requis par la condition Statut que lors de la condition Ornement confirment une incertitude plus grande de cette première tâche.

De même, en accord avec les données comportementales, l'activation du sillon intrapariétal, appartenant au réseau attentionnel dorsal, traduit une mobilisation attentionnelle plus importante dans la condition Statut que dans la condition Ornement (Corbetta & Shulman, 2002, 2011). Il a été montré que l'engagement du sillon intrapariétal reflète la demande cognitive de la tâche et exerce un effet top-down sur le cortex temporal ventral (Kay & Yeatman, 2017). Sur le plan anatomique, un faisceau de fibres relie le gyrus fusiforme au sillon intrapariétal (Jitsuishi & Yamaguchi, 2020). Ce dernier est également impliqué dans l'évaluation d'un statut social (Chiao et al., 2009).

Il est intéressant de noter que le contraste inverse [Ornement moins Statut] comprend des régions visuelles striées et péristriées qui interviennent à un stade plus précoce de traitement des informations visuelles. La condition Ornement correspond à une tâche de vérification et bien qu'elle intègre une composante de prise de décision, elle nécessite un traitement visuel moins élaboré que la tâche Statut, qui requiert la formation d'un jugement. Les activations pariétales et frontales, proches des champs oculomoteurs frontaux, durant la condition Ornement, pourraient être liées à l'exploration spatiale des visages nécessaire pour vérifier la présence ou l'absence d'ornements.

CONCLUSION PRÉLIMINAIRE

Les résultats de cette étude, bien qu'encore préliminaires, révèlent l'activation de trois groupes fonctionnels durant la tâche d'attribution d'un statut social à partir de visages parés comparée à une tâche de vérification de présence ou d'absence d'ornements. Un premier groupe comprend des régions visuelles, s'étendant dans toute la voie ventrale et témoignant d'un traitement approfondi des informations visuelles, non seulement des ornements mais également des visages. Le pôle temporal, structure paralimbique multimodale joue probablement un rôle d'orientation du système visuel sur les éléments revêtant un caractère social. Le second groupe comprend des régions essentiellement insulaires, cingulaires et sous corticales liées à

Étude 3 :

Régions cérébrales impliquées dans l'attribution d'un statut social à partir de l'ornementation du corps

l'évaluation et à la prise de décision dans des conditions d'incertitude. Enfin, le troisième groupe comprend des régions frontales appartenant au « cerveau social » impliquées dans l'évaluation du statut social à partir du type d'ornements et probablement d'autres éléments implicitement traités. Ces régions préfrontales ont connu un développement exponentiel chez le primate comparé aux autres espèces, cette expansion étant plus importante encore chez *Homo sapiens* (Smaers et al., 2017). Il a été suggéré que les exigences computationnelles de la vie dans des sociétés à l'organisation complexe auraient joué un rôle crucial dans le développement et la sélection de cerveaux de plus grande taille (Dunbar & Shultz, 2007). Chez l'Homme, le répertoire des comportements sociaux s'est enrichi du port d'ornements communiquant un rôle ou un statut social, dont nos résultats suggèrent que l'analyse repose en partie sur le cortex préfrontal, dont le volume dépasse largement celui des autres primates.

Toutes les données de ce protocole ne sont pas analysées. Une étude de connectivité fonctionnelle à partir des acquisitions au repos est en cours ainsi que l'analyse d'une autre tâche mettant en jeu la perception des ornements. Ces analyses fourniront une image plus complète de l'interaction entre la perception des ornements et l'interprétation sociale qui en est faite.

DISCUSSION GÉNÉRALE

LA COGNITION : UN OBJET D'ÉTUDE COMMUN AUX NEUROSCIENCES ET À L'ARCHÉOLOGIE

Le travail de recherche décrit dans cette thèse est le fruit d'une collaboration interdisciplinaire, unique en France et atypique dans le monde. Nous avons cherché à caractériser les substrats cérébraux qui auraient pu jouer un rôle dans certains aspects de la pensée symbolique et de la cognition sociale chez les humains préhistoriques. D'une part, les neurosciences offrent un ensemble de techniques permettant d'étudier le fonctionnement et la structure du cerveau. D'autre part, traditionnellement, l'archéologie infère les capacités cognitives, sociales et culturelles des humains préhistoriques en étudiant les artefacts et autres traces produites. Bien que ces disciplines puissent sembler éloignées, d'une certaine façon nous pouvons considérer qu'une partie de leur champ d'application consiste à étudier le même objet : la cognition. Alors que les archéologues s'intéressent aux productions matérielles issues de l'activité cognitive, les neuroscientifiques cherchent à caractériser les bases cérébrales sous-jacentes à cette dernière. Il est rare que les chercheurs de ces disciplines mènent des projets en commun, c'est pourtant l'approche que nous avons choisie, convaincus que la pluridisciplinarité est la clé pour aborder les aspects évolutifs de la cognition. Notre recherche s'inscrit dans un cadre neuroarchéologique. De façon générale, la Neuroarchéologie consiste à utiliser des techniques de neurosciences, sur des participants actuels, afin d'émettre des hypothèses à propos du fonctionnement cérébral nécessaire aux Humains préhistoriques pour réaliser les comportements dont les archéologues retrouvent des traces (Salagnon et al., 2020).

COÉVOLUTION DE LA COGNITION ET DE LA CULTURE

Comment étudier l'évolution de la cognition ? Nous pouvons approcher cette question en comparant le fonctionnement cognitif et les structures sous-jacentes chez les humains, actuels et passés, ou encore avec les autres animaux, selon une perspective de cognition comparée. De plus, pour comprendre l'évolution de la cognition humaine, il est essentiel de prendre en compte sa coévolution avec la culture et l'organisation sociale. A cet égard, il a été proposé selon une hypothèse dite « *social brain hypothesis* » que la taille du cerveau ait augmenté en lien avec une organisation sociale de plus en plus complexe (Dunbar, 2009). En effet, au cours de

l'histoire évolutive des Hominidés, la taille du cerveau a triplé (Holloway, 2015). Cette augmentation du volume cérébral s'est accompagnée d'une augmentation de la sociabilité des primates et de la dépendance aux comportements socialement transmis (Street et al., 2017).

Depuis la Préhistoire, les Hominines vivent en groupes. Ce mode de vie social engendre de fréquentes interactions entre ses membres, qui partagent toutes sortes d'informations et développent une culture commune. La communication d'informations contribue à l'adaptation à l'environnement : en indiquant la présence de ressources, en alertant à propos d'un danger potentiel ou imminent. Cela permet aussi une complexification de la vie sociale, de mettre en place des stratégies de coopération, de partager ses états internes, ou encore des informations de nature conceptuelle. Bien que l'existence de cultures animales soit attestée pour de nombreuses espèces (Whiten, 2021), le point culminant de l'établissement et du développement d'une culture cumulative transmissible semble atteint chez *Homo sapiens* (Dean et al., 2014) et aurait contribué au succès évolutif de notre espèce. Nous bénéficions d'un « effet cliquet » (Tennie et al., 2009; Tomasello, 2003), c'est-à-dire que grâce à un mécanisme de transmission culturelle, chaque nouvelle génération peut bénéficier et faire évoluer les créations des générations précédentes. En fait, l'évolution de la cognition humaine s'explique par l'interaction entre des processus biologiques, influencés par la génétique et l'environnement, et par l'influence de processus culturels (Colagè & d'Errico, 2018; Lotem et al., 2017).

L'ÉMERGENCE D'UNE CULTURE MATÉRIELLE SYMBOLIQUE : UNE SPÉCIFICITÉ HUMAINE

L'émergence de la capacité de pensée symbolique enrichit le spectre des informations communicables, puisqu'il devient possible de partager et de comprendre des concepts. Cette communication symbolique ne peut s'insérer que dans un environnement social, puisque le code sous-jacent est arbitraire, il doit être conventionnellement déterminé et partagé.

Des humains préhistoriques ont eu l'intention de laisser des messages, ce qui a débouché sur l'action de graver des motifs. Cela témoigne de la capacité de transformer des intentions en actions, et peut-être d'une volonté de vouloir convertir des états mentaux internes inobservables en une trace physiquement présente dans l'environnement matériel. Il n'est pas à exclure que les autres animaux possèdent une cognition parfois très élaborée, mais seuls les humains en ont laissé intentionnellement des traces dans leur environnement, à travers la création d'artefacts potentiellement symboliques. Ces comportements peuvent indirectement manifester la capacité

de reconnaître les intentions et états mentaux des autres, alors qu'ils sont inobservables. C'est précisément ce que l'on appelle la théorie de l'esprit (Frith & Frith, 2010, 2003).

Un comportement probablement spécifique aux humains débute lorsqu'ils ont commencé à modifier leur environnement matériel pour transmettre des informations, dont certaines sont de nature symbolique. Ils ont inscrit des représentations internes dans leur environnement matériel, comme en témoignent dès le Paléolithique et *Stone Age* leurs productions graphiques et la création d'artefacts auxquels on peut rattacher une signification, comme les objets de parure. Ces derniers peuvent être partagés, échangés, transportés. Cette culture matérielle joue un rôle important dans la transmission d'informations sociales auprès d'un réseau géographique toujours plus grand (Coward, 2016).

LES BASES NEURALES DU TRAITEMENT VISUEL DE TRACES ABSTRAITES PALÉOLITHIQUES ET DU CORPS COMME VECTEUR D'INFORMATIONS SOCIALES

Aucune recherche sur les bases neurales du traitement d'artefacts potentiellement symboliques n'avait encore été menée. En l'occurrence, nous nous sommes intéressés au traitement cérébral des plus anciennes gravures paléolithiques abstraites et de visages culturellement ornementés. Certains chercheurs suggèrent que ces artefacts reflètent la capacité des Hominines du passé à manipuler des symboles utilisables dans le cadre d'un système de communication (Abadía & Nowell, 2015; d'Errico et al., 2005, 2009; Henshilwood & D'Errico, 2011; Henshilwood & Dubreuil, 2011; Leder et al., 2021; Li et al., 2019; Prévost et al., 2021; Rodríguez-Vidal et al., 2014b; Shaham et al., 2019; Vanhaeren et al., 2013).

Pour utiliser les premières gravures abstraites dans le cadre d'un système de communication, il fallait être capable de distinguer les productions intentionnelles signifiantes d'autrui. La deuxième étude que nous avons menée a montré que le réseau de la saillance était particulièrement impliqué, lorsqu'il s'agissait d'attribuer une origine humaine ou non humaine à des motifs gravés (Salagnon et al., 2021). Des archéologues ont fait l'hypothèse que les gravures paléolithiques avaient le potentiel pour être utilisées en tant que moyen de stocker et transmettre une signification. Elles pourraient être les prémices d'un système graphique symbolique permettant de représenter la pensée ou la parole, aboutissant au développement de systèmes d'écritures. Il est alors possible que l'évolution du cerveau reflète la capacité d'associer des percepts visuels abstraits à une signification. Cette hypothèse est compatible avec

les résultats de notre première étude, qui a montré que le traitement cérébral de ces gravures paléolithiques mobilisait des aires visuelles associatives participant à l'identification de percepts visuels, auxquels une signification peut être reliée (Mellet, Salagnon, et al., 2019). Notre deuxième étude montrait que ces régions visuelles étaient davantage activées par les personnes familières avec ce type de matériel (Salagnon et al., 2021). Les premières aires visuelles sont similaires entre les singes et les humains, puis l'organisation fonctionnelle diffère (Orban et al., 2004). L'étude des endocastes montre une réduction du cortex visuel primaire au profit de régions associatives plus postérieures (Holloway, 2015). Cela pourrait suggérer que le cortex cérébral s'est réorganisé pour traiter davantage d'informations conceptuelles, plutôt que de rester sur un niveau perceptif sensoriel et moteur (Rilling, 2014). Cela pourrait par exemple contribuer à la capacité de manipuler des symboles.

Les symboles peuvent aussi être portés sur le corps, qui devient vecteur d'informations sociales. En effet, les objets de parure font partie de la culture matérielle symbolique des humains du passé. Ils ont le potentiel pour communiquer un message social, que ce soit aux membres du groupe, ou à des groupes voisins qui partageraient le code symbolique sous-jacent (Bednarik, 2015; Hatton et al., 2022; Kuhn & Stiner, 2007; Nițu et al., 2019; Pitarch Martí et al., 2017; Vanhaeren & d'Errico, 2006; D. Wright et al., 2014). Ils peuvent être transportés, échangés, faisant ainsi voyager la signification à laquelle ils sont reliés.

Notre troisième étude mobilise la capacité cognitive d'attribuer une signification sociale à des artefacts portés sur le corps. Nous notons l'implication de régions impliquées dans la détection d'éléments saillants de l'environnement afin de prendre des décisions, souvent dans un contexte d'incertitude. D'autre part, les régions cérébrales impliquées dans la perception des visages sont aussi mobilisées, de même que des régions frontales appartenant au « cerveau social ». A cet égard, il a été remarqué que le cortex préfrontal était particulièrement développé chez les grands singes et encore plus chez *Homo sapiens* (Smaers et al., 2017). Cette région joue également un rôle important dans la capacité de manipuler des symboles (Nieder, 2009).

En somme, nos résultats soulignent l'importance du réseau de la saillance, dont les composants principaux sont l'insula antérieure, le cortex cingulaire antérieur et des structures sous-corticales comme le noyau caudé et le thalamus (Menon, 2015; Seeley et al., 2007; Zhou et al., 2021). Ce réseau est impliqué dans la détection des éléments pertinents de l'environnement et de prise de décisions incertaines. Dans nos études, il était engagé par l'attribution d'une origine humaine à des motifs abstraits et par l'attribution d'un statut social en s'appuyant sur la

perception de visages ornementés. Il est possible que cette capacité d'interpréter les percepts de l'environnement et de définir ceux auxquels on peut attribuer une signification ait été cruciale dans le développement social de notre espèce, coévoluant ainsi avec les capacités cognitives et substrats cérébraux.

LIMITES DE NOS ÉTUDES

Une critique récurrente à propos de notre démarche concerne l'inclusion de participants actuels dans nos études. Effectivement, nous n'avons évidemment pas accès aux humains préhistoriques. Sur le plan culturel, il est vrai que des bouleversements ont eu lieu depuis la Préhistoire. En revanche, concernant l'échelle de temps biologique, il nous paraît raisonnable de penser qu'il subsiste des principes d'organisation fonctionnels et structurels communs au cerveau des Hominines. C'est sur ce même principe que se basent les études de neurosciences qui utilisent des modèles animaux (primates, souris, etc). Aussi, nous avons tenté d'approcher la familiarité des humains du passé avec leur culture matérielle en recrutant des participants archéologues dans l'une de nos études. Considérant les difficultés de recrutement d'une population spécifique, cela peut poser des questions de généralisation et de puissance statistique suffisante lorsque les tailles d'échantillon sont restreintes.

PERSPECTIVES PLURIDISCIPLINAIRES SUR L'ÉVOLUTION DE LA COGNITION

L'interdisciplinarité est essentielle pour aborder l'évolution de la cognition. Notre prisme neuroarchéologique ne peut pas résoudre à lui seul cette question. D'autres chercheurs l'abordent sous l'angle de modélisations computationnelles, particulièrement à l'aide de systèmes multi-agents (Grouchy et al., 2016; Lotem et al., 2017; Spikins et al., 2021; Woensdregt et al., 2021). Cette approche permet d'évaluer comment les agents stockent et transmettent des informations entre les groupes et les générations. Dans une certaine mesure, cela peut rejoindre des questionnements qui intéressent l'anthropologie culturelle. Il est également pertinent d'intégrer les perspectives issues de la génétique, qui nous renseignent sur l'évolution biologique des populations humaines. Enfin, des disciplines comme la psychologie ou l'éthologie sont adaptées pour étudier les comportements des humains et autres animaux.

Pour comprendre l'évolution de la cognition, dans un tel cadre pluridisciplinaire, d'autres capacités culturelles symboliques humaines restent à explorer. Il s'agit par exemple des systèmes de symboles, oraux ou écrits, qui permettent d'exprimer des quantités exactes.

CONCLUSION

La capacité de communiquer avec les membres de son espèce est essentielle, afin de tirer profit de l'organisation de vie en groupes et en sociétés. Communiquer permet de faciliter la cohésion des groupes, de coordonner des actions collectives, de développer une culture cumulative transmissible. Peut-être est-ce un facteur clé du succès évolutif de notre espèce. Cette volonté de communiquer toujours plus et de comprendre ses congénères a incité nos ancêtres à développer des comportements et des facultés pour partager et transmettre des informations, non seulement à travers le langage oral, mais également en modifiant l'environnement.

Le travail de ma thèse suggère qu'au Paléolithique et *Stone Age*, les réseaux cérébraux étaient déjà fonctionnels pour sélectionner les éléments pertinents de l'environnement afin de reconnaître les productions intentionnelles d'autrui, puis d'être capable d'y attacher une signification, probablement culturellement déterminée et jouant un rôle capital dans l'établissement et le maintien de relations sociales dans le cadre d'un réseau toujours plus vaste et complexe.

BIBLIOGRAPHIE

- Abadía, O. M., & Nowell, A. (2015). Palaeolithic Personal Ornaments: Historical Development and Epistemological Challenges. *Journal of Archaeological Method and Theory*, 22(3), 952–979. <https://doi.org/10.1007/s10816-014-9213-z>
- Aggleton, J. P., Dumont, J. R., & Warburton, E. C. (2011). Unraveling the contributions of the diencephalon to recognition memory: A review. *Learning & Memory*, 18(6), 384–400. <https://doi.org/10.1101/lm.1884611>
- Aguirre, G. K., Detre, J. A., Alsup, D. C., & D'Esposito, M. (1996). The Parahippocampus Subserves Topographical Learning in Man. *Cerebral Cortex*, 6(6), 823–829. <https://doi.org/10.1093/cercor/6.6.823>
- Aminoff, E., Gronau, N., & Bar, M. (2007). The Parahippocampal Cortex Mediates Spatial and Nonspatial Associations. *Cerebral Cortex*, 17(7), 1493–1503. <https://doi.org/10.1093/cercor/bhl078>
- Amodio, D. M., & Frith, C. D. (2006). Meeting of minds: The medial frontal cortex and social cognition. *Nature Reviews Neuroscience*, 7(4), 268–277. <https://doi.org/10.1038/nrn1884>
- Arbib, M. A. (2011). From Mirror Neurons to Complex Imitation in the Evolution of Language and Tool Use. *Annual Review of Anthropology*, 40(1), 257–273. <https://doi.org/10.1146/annurev-anthro-081309-145722>
- Arsuaga, J. L., Martínez, I., Arnold, L. J., Aranburu, A., Gracia-Téllez, A., Sharp, W. D., Quam, R. M., Falguères, C., Pantoja-Pérez, A., Bischoff, J., Poza-Rey, E., Parés, J. M., Carretero, J. M., Demuro, M., Lorenzo, C., Sala, N., Martínón-Torres, M., García, N., Alcázar de Velasco, A., ... Carbonell, E. (2014). Neandertal roots: Cranial and chronological evidence from Sima de los Huesos. *Science*, 344(6190), 1358–1363. <https://doi.org/10.1126/science.1253958>
- Aubert, M., Brumm, A., Ramli, M., Sutikna, T., Saptomo, E. W., Hakim, B., Morwood, M. J., van den Bergh, G. D., Kinsley, L., & Dosseto, A. (2014). Pleistocene cave art from Sulawesi, Indonesia. *Nature*, 514(7521), 223–227. <https://doi.org/10.1038/nature13422>
- Baddeley, A. D., & Hitch, G. (1974). Working Memory. In *Psychology of Learning and Motivation* (Vol. 8, pp. 47–89). Elsevier. [https://doi.org/10.1016/S0079-7421\(08\)60452-1](https://doi.org/10.1016/S0079-7421(08)60452-1)

- Bae, C. J., Douka, K., & Petraglia, M. D. (2017). On the origin of modern humans: Asian perspectives. *Science*, 358(6368), eaai9067. <https://doi.org/10.1126/science.aai9067>
- Ballew, C. C., & Todorov, A. (2007). Predicting political elections from rapid and unreflective face judgments. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 104(46), 17948–17953. <https://doi.org/10.1073/pnas.0705435104>
- Banchefsky, S., Westfall, J., Park, B., & Judd, C. M. (2016). But You Don't Look Like A Scientist!: Women Scientists with Feminine Appearance are Deemed Less Likely to be Scientists. *Sex Roles*, 75(3–4), 95–109. <https://doi.org/10.1007/s11199-016-0586-1>
- Banks, W., & d'Errico, F. (2018). La chronologie des niveaux d'occupation châtelperroniens de la grotte du Renne. *PALEO : Revue d'Archéologie Préhistorique*. <https://hal.archives-ouvertes.fr/hal-02999748>
- Bar, M., Neta, M., & Linz, H. (2006). Very first impressions. *Emotion*, 6(2), 269–278. <https://doi.org/10.1037/1528-3542.6.2.269>
- Baron, J. P. (2021). Peirce and Archaeology: Recent Approaches. *Annual Review of Anthropology*, 50(1), 187–202. <https://doi.org/10.1146/annurev-anthro-101819-110112>
- Bar-Yosef Mayer, D. E., Groman-Yaroslavski, I., Bar-Yosef, O., Hershkovitz, I., Kampen-Hasday, A., Vandermeersch, B., Zaidner, Y., & Weinstein-Evron, M. (2020). On holes and strings: Earliest displays of human adornment in the Middle Palaeolithic. *PLOS ONE*, 15(7), e0234924. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0234924>
- Bar-Yosef Mayer, D. E., Vandermeersch, B., & Bar-Yosef, O. (2009). Shells and ochre in Middle Paleolithic Qafzeh Cave, Israel: Indications for modern behavior. *Journal of Human Evolution*, 56(3), 307–314. <https://doi.org/10.1016/j.jhevol.2008.10.005>
- Bednarik, R. G. (2015). The Significance of the Earliest Beads. *Advances in Anthropology*, 05(02), 51–66. <https://doi.org/10.4236/aa.2015.52006>
- Bernstein, M., & Yovel, G. (2015). Two neural pathways of face processing: A critical evaluation of current models. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*, 55, 536–546. <https://doi.org/10.1016/j.neubiorev.2015.06.010>
- Bilalić, M. (2016). Revisiting the Role of the Fusiform Face Area in Expertise. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 28(9), 1345–1357. https://doi.org/10.1162/jocn_a_00974

- Bilalić, M., & Campitelli, G. (2018). Studies of the Activation and Structural Changes of the Brain Associated with Expertise. In K. A. Ericsson, R. R. Hoffman, A. Kozbelt, & A. M. Williams (Eds.), *The Cambridge Handbook of Expertise and Expert Performance* (2nd ed., pp. 233–254). Cambridge University Press. <https://doi.org/10.1017/9781316480748.014>
- Bilalić, M., Grottenthaler, T., Nägele, T., & Lindig, T. (2016). The Faces in Radiological Images: Fusiform Face Area Supports Radiological Expertise. *Cerebral Cortex*, *26*(3), 1004–1014. <https://doi.org/10.1093/cercor/bhu272>
- Bilalic, M., Langner, R., Ulrich, R., & Grodd, W. (2011). Many Faces of Expertise: Fusiform Face Area in Chess Experts and Novices. *Journal of Neuroscience*, *31*(28), 10206–10214. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.5727-10.2011>
- Bjornsdottir, R. T., & Rule, N. O. (2017). The visibility of social class from facial cues. *Journal of Personality and Social Psychology*, *113*(4), 530–546. <https://doi.org/10.1037/pspa0000091>
- Blanco-Elorrieta, E., Kastner, I., Emmorey, K., & Pykkänen, L. (2018). Shared neural correlates for building phrases in signed and spoken language. *Scientific Reports*, *8*(1), 5492. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-23915-0>
- Bouzouggar, A., Barton, N., Vanhaeren, M., d’Errico, F., Collcutt, S., Higham, T., Hodge, E., Parfitt, S., Rhodes, E., Schwenninger, J.-L., Stringer, C., Turner, E., Ward, S., Moutmir, A., & Stambouli, A. (2007). 82,000-year-old shell beads from North Africa and implications for the origins of modern human behavior. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *104*(24), 9964–9969. <https://doi.org/10.1073/pnas.0703877104>
- Brooks, A. S., Yellen, J. E., Potts, R., Behrensmeier, A. K., Deino, A. L., Leslie, D. E., Ambrose, S. H., Ferguson, J. R., d’Errico, F., Zipkin, A. M., Whittaker, S., Post, J., Veatch, E. G., Foecke, K., & Clark, J. B. (2018). Long-distance stone transport and pigment use in the earliest Middle Stone Age. *Science*, *360*(6384), 90–94. <https://doi.org/10.1126/science.aao2646>
- Brumm, A., Langley, M. C., Hakim, B., Perston, Y., Suryatman, Oktaviana, A. A., Burhan, B., & Moore, M. W. (2020). Scratching the Surface: Engraved Cortex as Portable Art in Pleistocene Sulawesi. *Journal of Archaeological Method and Theory*, *27*(3), 670–698. <https://doi.org/10.1007/s10816-020-09469-4>
- Brumm, A., Oktaviana, A. A., Burhan, B., Hakim, B., Lebe, R., Zhao, J., Sulistyarto, P. H., Ririmasse, M., Adhityatama, S., Sumantri, I., & Aubert, M. (2021). Oldest cave art found in

- Sulawesi. *Science Advances*, 7(3), eabd4648. <https://doi.org/10.1126/sciadv.abd4648>
- Caron, F., d'Errico, F., Del Moral, P., Santos, F., & Zilhão, J. (2011). The reality of Neandertal symbolic behavior at the Grotte du Renne, Arcy-sur-Cure, France. *PloS One*, 6(6), e21545. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0021545>
- Chalmin, E., Menu, M., & Vignaud, C. (2003). Analysis of rock art painting and technology of Palaeolithic painters. *Measurement Science and Technology*, 14(9), 1590–1597. <https://doi.org/10.1088/0957-0233/14/9/310>
- Chand, G. B., & Dhamala, M. (2016). The salience network dynamics in perceptual decision-making. *NeuroImage*, 134, 85–93. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2016.04.018>
- Chao, L. L., Martin, A., & Haxby, J. V. (1999). Are face-responsive regions selective only for faces?: *NeuroReport*, 10(14), 2945–2950. <https://doi.org/10.1097/00001756-199909290-00013>
- Chiao, J. Y. (2010). Neural basis of social status hierarchy across species. *Current Opinion in Neurobiology*, 20(6), 803–809. <https://doi.org/10.1016/j.conb.2010.08.006>
- Chiao, J. Y., Adams, R. B., Tse, P. U., Lowenthal, W. T., Richeson, J. A., & Ambady, N. (2008). Knowing Who's Boss: fMRI and ERP Investigations of Social Dominance Perception. *Group Processes & Intergroup Relations*, 11(2), 201–214. <https://doi.org/10.1177/1368430207088038>
- Chiao, J. Y., Harada, T., Oby, E. R., Li, Z., Parrish, T., & Bridge, D. J. (2009). Neural representations of social status hierarchy in human inferior parietal cortex. *Neuropsychologia*, 47(2), 354–363. <https://doi.org/10.1016/j.neuropsychologia.2008.09.023>
- Chouinard, P. A., Morrissey, B. F., Köhler, S., & Goodale, M. A. (2008). Repetition suppression in occipital–temporal visual areas is modulated by physical rather than semantic features of objects. *NeuroImage*, 41(1), 130–144. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2008.02.011>
- Cohen, L., Dehaene, S., Naccache, L., Lehéricy, S., Dehaene-Lambertz, G., Hénaff, M.-A., & Michel, F. (2000). The visual word form area. *Brain*, 123(2), 291–307. <https://doi.org/10.1093/brain/123.2.291>
- Cohen, L., Lehéricy, S., Chochon, F., Lemer, C., Rivaud, S., & Dehaene, S. (2002). Language-specific tuning of visual cortex? Functional properties of the Visual Word Form Area. *Brain*,

125(5), 1054–1069. <https://doi.org/10.1093/brain/awf094>

Colagè, I., & d’Errico, F. (2018). Culture: The Driving Force of Human Cognition. *Topics in Cognitive Science*. <https://doi.org/10.1111/tops.12372>

Collins, B., Wojcieszak, M., Nowell, A., Hodgskiss, T., & Ames, C. J. H. (2020). Beads and bead residues as windows to past behaviours and taphonomy: A case study from Grassridge Rockshelter, Eastern Cape, South Africa. *Archaeological and Anthropological Sciences*, 12(8), 192. <https://doi.org/10.1007/s12520-020-01164-5>

Contreras, J. M., Banaji, M. R., & Mitchell, J. P. (2013). Multivoxel Patterns in Fusiform Face Area Differentiate Faces by Sex and Race. *PLoS ONE*, 8(7), e69684. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0069684>

Coolidge, F. L., & Wynn, T. (2005). Working Memory, its Executive Functions, and the Emergence of Modern Thinking. *Cambridge Archaeological Journal*, 15(1), 5–26. <https://doi.org/10.1017/S0959774305000016>

Corbetta, M., & Shulman, G. L. (2002). Control of goal-directed and stimulus-driven attention in the brain. *Nature Reviews Neuroscience*, 3(3), 201–215. <https://doi.org/10.1038/nrn755>

Corbetta, M., & Shulman, G. L. (2011). Spatial Neglect and Attention Networks. *Annual Review of Neuroscience*, 34(1), 569–599. <https://doi.org/10.1146/annurev-neuro-061010-113731>

Courtin, C., Jobard, G., Vigneau, M., Beaucousin, V., Razafimandimby, A., Hervé, P.-Y., Mellet, E., Zago, L., Petit, L., Mazoyer, B., & Tzourio-Mazoyer, N. (2011). A common neural system is activated in hearing non-signers to process French Sign language and spoken French. *Brain Research Bulletin*, 84(1), 75–87. <https://doi.org/10.1016/j.brainresbull.2010.09.013>

Coward, F. (2016). Scaling up: Material culture as scaffold for the social brain. *Quaternary International*, 405, 78–90. <https://doi.org/10.1016/j.quaint.2015.09.064>

Cox, D. D., & Savoy, R. L. (2003). Functional magnetic resonance imaging (fMRI) “brain reading”: Detecting and classifying distributed patterns of fMRI activity in human visual cortex. *NeuroImage*, 19(2), 261–270. [https://doi.org/10.1016/S1053-8119\(03\)00049-1](https://doi.org/10.1016/S1053-8119(03)00049-1)

Crane, D. (2000). *Fashion and Its Social Agendas: Class, Gender, and Identity in Clothing*. University of Chicago Press. <https://archive.org/details/fashionitssocial0000cran>

d'Errico, F., & Backwell, L. (2016). Earliest evidence of personal ornaments associated with burial: The Conus shells from Border Cave. *Journal of Human Evolution*, *93*, 91–108. <https://doi.org/10.1016/j.jhevol.2016.01.002>

d'Errico, F., Backwell, L., Villa, P., Degano, I., Lucejko, J. J., Bamford, M. K., Higham, T. F. G., Colombini, M. P., & Beaumont, P. B. (2012). Early evidence of San material culture represented by organic artifacts from Border Cave, South Africa. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *109*(33), 13214–13219. <https://doi.org/10.1073/pnas.1204213109>

d'Errico, F., & Colagè, I. (2018). Cultural Exaptation and Cultural Neural Reuse: A Mechanism for the Emergence of Modern Culture and Behavior. *Biological Theory*, *13*(4), 213–227. <https://doi.org/10.1007/s13752-018-0306-x>

d'Errico, F., Henshilwood, C., Vanhaeren, M., & van Niekerk, K. (2005). Nassarius kraussianus shell beads from Blombos Cave: Evidence for symbolic behaviour in the Middle Stone Age. *Journal of Human Evolution*, *48*(1), 3–24. <https://doi.org/10.1016/j.jhevol.2004.09.002>

d'Errico, F., Pitarch Martí, A., Wei, Y., Gao, X., Vanhaeren, M., & Doyon, L. (2021). Zhoukoudian Upper Cave personal ornaments and ochre: Rediscovery and reevaluation. *Journal of Human Evolution*, *161*, 103088. <https://doi.org/10.1016/j.jhevol.2021.103088>

d'Errico, F., & Stringer, C. B. (2011). Evolution, revolution or saltation scenario for the emergence of modern cultures? *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, *366*(1567), 1060–1069. <https://doi.org/10.1098/rstb.2010.0340>

d'Errico, F., Vanhaeren, M., Barton, N., Bouzouggar, A., Mienis, H., Richter, D., Hublin, J.-J., McPherron, S. P., & Lozouet, P. (2009). Additional evidence on the use of personal ornaments in the Middle Paleolithic of North Africa. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *106*(38), 16051–16056. <https://doi.org/10.1073/pnas.0903532106>

d'Errico, F., Vanhaeren, M., Van Niekerk, K., Henshilwood, C. S., & Erasmus, R. M. (2015). Assessing the Accidental Versus Deliberate Colour Modification of Shell Beads: A Case Study on Perforated *Nassarius kraussianus* from Blombos Cave Middle Stone Age levels: Accidental versus deliberate colour modification of shell beads. *Archaeometry*, *57*(1), 51–76. <https://doi.org/10.1111/arcm.12072>

Davies-Thompson, J., & Andrews, T. J. (2012). Intra- and interhemispheric connectivity between face-selective regions in the human brain. *Journal of Neurophysiology*, *108*(11), 3087–

3095. <https://doi.org/10.1152/jn.01171.2011>

de Lumley, H., Audubert, F., Khatib, S., Perrenoud, C., Roussel, B., Saos, T., & Szelewa, A. (2016). *Les crayons d'ocre du site acheuléen de Terra Amata*. CNRS Editions.

Dean, L. G., Vale, G. L., Laland, K. N., Flynn, E., & Kendal, R. L. (2014). Human cumulative culture: A comparative perspective: Human cumulative culture. *Biological Reviews*, *89*(2), 284–301. <https://doi.org/10.1111/brv.12053>

Dehaene-Lambertz, G., Monzalvo, K., & Dehaene, S. (2018). The emergence of the visual word form: Longitudinal evolution of category-specific ventral visual areas during reading acquisition. *PLOS Biology*, *16*(3), e2004103. <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.2004103>

D'Errico, F. (2003). The invisible frontier. A multiple species model for the origin of behavioral modernity. *Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews*, *12*(4), 188–202. <https://doi.org/10.1002/evan.10113>

Dilks, D. D., Julian, J. B., Paunov, A. M., & Kanwisher, N. (2013). The occipital place area is causally and selectively involved in scene perception. *The Journal of Neuroscience: The Official Journal of the Society for Neuroscience*, *33*(4), 1331–1336a. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.4081-12.2013>

Domingo, I., & Chieli, A. (2021). Characterizing the pigments and paints of prehistoric artists. *Archaeological and Anthropological Sciences*, *13*(11), 196. <https://doi.org/10.1007/s12520-021-01397-y>

Downing, P. E., Chan, A. W.-Y., Peelen, M. V., Dodds, C. M., & Kanwisher, N. (2006). Domain Specificity in Visual Cortex. *Cerebral Cortex*, *16*(10), 1453–1461. <https://doi.org/10.1093/cercor/bhj086>

Downing, P. E., Jiang, Y., Shuman, M., & Kanwisher, N. (2001). A Cortical Area Selective for Visual Processing of the Human Body. *Science*, *293*(5539), 2470–2473.

Duchaine, B., & Yovel, G. (2015). A Revised Neural Framework for Face Processing. *Annual Review of Vision Science*, *1*(1), 393–416. <https://doi.org/10.1146/annurev-vision-082114-035518>

Dunbar, R. I. M. (2009). The social brain hypothesis and its implications for social evolution. *Annals of Human Biology*, *36*(5), 562–572. <https://doi.org/10.1080/03014460902960289>

- Dunbar, R. I. M., & Shultz, S. (2007). Evolution in the Social Brain. *Science*, *317*(5843), 1344–1347. <https://doi.org/10.1126/science.1145463>
- Dutkiewicz, E., Russo, G., Lee, S., & Bentz, C. (2020). SignBase, a collection of geometric signs on mobile objects in the Paleolithic. *Scientific Data*, *7*(1), 364. <https://doi.org/10.1038/s41597-020-00704-x>
- Emmorey, K., Mehta, S., & Grabowski, T. J. (2007). The neural correlates of sign versus word production. *NeuroImage*, *36*(1), 202–208. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2007.02.040>
- Epstein, R. (2005). The cortical basis of visual scene processing. *Visual Cognition*, *12*(6), 954–978. <https://doi.org/10.1080/13506280444000607>
- Epstein, R., & Baker, C. (2019). Scene Perception in the Human Brain. *Annual Review of Vision Science*, *5*, 373–397. <https://doi.org/10.1146/annurev-vision-091718-014809>
- Epstein, R., Harris, A., Stanley, D., & Kanwisher, N. (1999). The Parahippocampal Place Area: Recognition, Navigation or Encoding? *Neuron*, *23*(1), 115–125. [https://doi.org/10.1016/S0896-6273\(00\)80758-8](https://doi.org/10.1016/S0896-6273(00)80758-8)
- Epstein, R., & Kanwisher, N. (1998). A cortical representation of the local visual environment. *Nature*, *392*(6676), 598–601. <https://doi.org/10.1038/33402>
- Farrer, C., & Frith, C. D. (2002). Experiencing Oneself vs Another Person as Being the Cause of an Action: The Neural Correlates of the Experience of Agency. *NeuroImage*, *15*(3), 596–603. <https://doi.org/10.1006/nimg.2001.1009>
- Fernandez-Jalvo, Y., & Andrews, P. (2016). *Atlas of vertebrate taphonomic identifications: 1001+ Images of Fossil and Recent Mammal Bone Modification*. Springer.
- Fiske, S. T., & Neuberg, S. L. (1990). A Continuum of Impression Formation, from Category-Based to Individuating Processes: Influences of Information and Motivation on Attention and Interpretation. In *Advances in Experimental Social Psychology* (Vol. 23, pp. 1–74). Elsevier. [https://doi.org/10.1016/S0065-2601\(08\)60317-2](https://doi.org/10.1016/S0065-2601(08)60317-2)
- Forbes, C. E., & Grafman, J. (2010). The Role of the Human Prefrontal Cortex in Social Cognition and Moral Judgment. *Annual Review of Neuroscience*, *33*(1), 299–324. <https://doi.org/10.1146/annurev-neuro-060909-153230>
- Freeman, J. B., Rule, N. O., Adams, R. B., & Ambady, N. (2010). The Neural Basis of

Categorical Face Perception: Graded Representations of Face Gender in Fusiform and Orbitofrontal Cortices. *Cerebral Cortex*, 20(6), 1314–1322. <https://doi.org/10.1093/cercor/bhp195>

Frith, U., & Frith, C. (2010). The social brain: Allowing humans to boldly go where no other species has been. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 365(1537), 165–176. <https://doi.org/10.1098/rstb.2009.0160>

Frith, U., & Frith, C. D. (2003). Development and neurophysiology of mentalizing. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 358(1431), 459–473. <https://doi.org/10.1098/rstb.2002.1218>

Fritz, C., & Tosello, G. (2007). The Hidden Meaning of Forms: Methods of Recording Paleolithic Parietal Art. *Journal of Archaeological Method and Theory*, 14(1), 48–80. <https://doi.org/10.1007/s10816-007-9027-3>

Gabrieli, J. D. E., Brewer, J. B., Desmond, J. E., & Glover, G. H. (1997). Separate Neural Bases of Two Fundamental Memory Processes in the Human Medial Temporal Lobe. *Science, New Series*, 276(5310), 264–266.

Gallagher, S. (2008). Direct perception in the intersubjective context. *Consciousness and Cognition*, 17(2), 535–543. <https://doi.org/10.1016/j.concog.2008.03.003>

Garofoli, D. (2015). Do early body ornaments prove cognitive modernity? A critical analysis from situated cognition. *Phenomenology and the Cognitive Sciences*, 14(4), 803–825. <https://doi.org/10.1007/s11097-014-9356-0>

Garofoli, D., & Iliopoulos, A. (2019). Replacing Epiphenomenalism: A Pluralistic Enactive Take on the Metaplasticity of Early Body Ornamentation. *Philosophy & Technology*, 32(2), 215–242. <https://doi.org/10.1007/s13347-017-0296-9>

Gauthier, I., Skudlarski, P., Gore, J. C., & Anderson, A. W. (2000). Expertise for cars and birds recruits brain areas involved in face recognition. *Nature Neuroscience*, 3(2), 7.

Gauthier, I., Tarr, M. J., Anderson, A. W., Skudlarski, P., & Gore, J. C. (1999). Activation of the middle fusiform ‘face area’ increases with expertise in recognizing novel objects. *Nature Neuroscience*, 2(6), 568–573. <https://doi.org/10.1038/9224>

Gauthier, I., Tarr, M. J., Moylan, J., Skudlarski, P., Gore, J. C., & Anderson, A. W. (2000). The

Fusiform “Face Area” is Part of a Network that Processes Faces at the Individual Level. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 12(3), 495–504. <https://doi.org/10.1162/089892900562165>

Gazzaniga, M. S. (2000). Cerebral specialization and interhemispheric communication: Does the corpus callosum enable the human condition? *Brain*, 123(7), 1293–1326. <https://doi.org/10.1093/brain/123.7.1293>

Gillath, O., Bahns, A. J., Ge, F., & Crandall, C. S. (2012). Shoes as a source of first impressions. *Journal of Research in Personality*, 46(4), 423–430. <https://doi.org/10.1016/j.jrp.2012.04.003>

Goldenberg, G., Hermsdorfer, J., Glindemann, R., Rorden, C., & Karnath, H.-O. (2007). Pantomime of Tool Use Depends on Integrity of Left Inferior Frontal Cortex. *Cerebral Cortex*, 17(12), 2769–2776. <https://doi.org/10.1093/cercor/bhm004>

Gomez, J., Pestilli, F., Witthoft, N., Golarai, G., Liberman, A., Poltoratski, S., Yoon, J., & Grill-Spector, K. (2015). Functionally Defined White Matter Reveals Segregated Pathways in Human Ventral Temporal Cortex Associated with Category-Specific Processing. *Neuron*, 85(1), 216–227. <https://doi.org/10.1016/j.neuron.2014.12.027>

Gorgolewski, K., Burns, C. D., Madison, C., Clark, D., Halchenko, Y. O., Waskom, M. L., & Ghosh, S. S. (2011). Nipype: A Flexible, Lightweight and Extensible Neuroimaging Data Processing Framework in Python. *Frontiers in Neuroinformatics*, 5. <https://doi.org/10.3389/fninf.2011.00013>

Grill-Spector, K. (2003). The neural basis of object perception. *Current Opinion in Neurobiology*, 13(2), 159–166. [https://doi.org/10.1016/S0959-4388\(03\)00040-0](https://doi.org/10.1016/S0959-4388(03)00040-0)

Grill-Spector, K., Kourtzi, Z., & Kanwisher, N. (2001). The lateral occipital complex and its role in object recognition. *Vision Research*, 41(10), 1409–1422.

Grill-Spector, K., Kushnir, T., Edelman, S., Avidan, G., Itzhak, Y., & Malach, R. (1999). Differential Processing of Objects under Various Viewing Conditions in the Human Lateral Occipital Complex. *Neuron*, 24(1), 187–203. [https://doi.org/10.1016/S0896-6273\(00\)80832-6](https://doi.org/10.1016/S0896-6273(00)80832-6)

Grill-Spector, K., Kushnir, T., Hendler, T., & Malach, R. (2000). The dynamics of object-selective activation correlate with recognition performance in humans. *Nature Neuroscience*, 3(8), 837–843. <https://doi.org/10.1038/77754>

Grill-Spector, K., & Weiner, K. S. (2014a). The functional architecture of the ventral temporal

cortex and its role in categorization. *Nature Reviews Neuroscience*, 15(8), 536–548. <https://doi.org/10.1038/nrn3747>

Grill-Spector, K., & Weiner, K. S. (2014b). The functional architecture of the ventral temporal cortex and its role in categorization. *Nature Reviews Neuroscience*, 15(8), 536–548. <https://doi.org/10.1038/nrn3747>

Grouchy, P., D’Eleuterio, G. M. T., Christiansen, M. H., & Lipson, H. (2016). On The Evolutionary Origin of Symbolic Communication. *Scientific Reports*, 6(1), 34615. <https://doi.org/10.1038/srep34615>

Gschwind, M., Pourtois, G., Schwartz, S., Van De Ville, D., & Vuilleumier, P. (2012). White-Matter Connectivity between Face-Responsive Regions in the Human Brain. *Cerebral Cortex*, 22(7), 1564–1576. <https://doi.org/10.1093/cercor/bhr226>

Haak, K. V., & Beckmann, C. F. (2018). Objective analysis of the topological organization of the human cortical visual connectome suggests three visual pathways. *Cortex*, 98, 73–83. <https://doi.org/10.1016/j.cortex.2017.03.020>

Harel, A. (2016). What is special about expertise? Visual expertise reveals the interactive nature of real-world object recognition. *Neuropsychologia*, 83, 88–99. <https://doi.org/10.1016/j.neuropsychologia.2015.06.004>

Harley, E. M., Pope, W. B., Villablanca, J. P., Mumford, J., Suh, R., Mazziotta, J. C., Enzmann, D., & Engel, S. A. (2009). Engagement of fusiform cortex and disengagement of lateral occipital cortex in the acquisition of radiological expertise. *Cerebral Cortex (New York, N.Y.: 1991)*, 19(11), 2746–2754. <https://doi.org/10.1093/cercor/bhp051>

Harmand, S., Lewis, J. E., Feibel, C. S., Lepre, C. J., Prat, S., Lenoble, A., Boës, X., Quinn, R. L., Brenet, M., Arroyo, A., Taylor, N., Clément, S., Daver, G., Brugal, J.-P., Leakey, L., Mortlock, R. A., Wright, J. D., Lokorodi, S., Kirwa, C., ... Roche, H. (2015). 3.3-million-year-old stone tools from Lomekwi 3, West Turkana, Kenya. *Nature*, 521(7552), 310–315. <https://doi.org/10.1038/nature14464>

Harvati, K., Röding, C., Bosman, A. M., Karakostis, F. A., Grün, R., Stringer, C., Karkanas, P., Thompson, N. C., Koutoulidis, V., Mouloupoulos, L. A., Gorgoulis, V. G., & Kouloukoussa, M. (2019). Apidima Cave fossils provide earliest evidence of *Homo sapiens* in Eurasia. *Nature*, 571(7766), 500–504. <https://doi.org/10.1038/s41586-019-1376-z>

- Hassin, R., & Trope, Y. (2000). Facing faces: Studies on the cognitive aspects of physiognomy. *Journal of Personality and Social Psychology*, *78*(5), 837–852. <https://doi.org/10.1037/0022-3514.78.5.837>
- Hatton, A., Collins, B., Schoville, B. J., & Wilkins, J. (2022). Ostrich eggshell beads from Gamohana Hill North Rockshelter, southern Kalahari, and the implications for understanding social networks during Marine Isotope Stage 2. *PLOS ONE*, *17*(6), e0268943. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0268943>
- Haxby, J. V. (2001). Distributed and Overlapping Representations of Faces and Objects in Ventral Temporal Cortex. *Science*, *293*(5539), 2425–2430. <https://doi.org/10.1126/science.1063736>
- Haxby, J. V., Hoffman, E. A., & Gobbini, M. I. (2000). The distributed human neural system for face perception. *Trends in Cognitive Sciences*, *4*(6), 223–233.
- He, C., Peelen, M. V., Han, Z., Lin, N., Caramazza, A., & Bi, Y. (2013). Selectivity for large nonmanipulable objects in scene-selective visual cortex does not require visual experience. *NeuroImage*, *79*, 1–9. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2013.04.051>
- Hecht, E. E., Gutman, D. A., Khreisheh, N., Taylor, S. V., Kilner, J., Faisal, A. A., Bradley, B. A., Chaminade, T., & Stout, D. (2015). Acquisition of Paleolithic toolmaking abilities involves structural remodeling to inferior frontoparietal regions. *Brain Structure and Function*, *220*(4), 2315–2331. <https://doi.org/10.1007/s00429-014-0789-6>
- Helman, E., Flake, J. K., & Freeman, J. B. (2015). Static and Dynamic Facial Cues Differentially Affect the Consistency of Social Evaluations. *Personality and Social Psychology Bulletin*, *41*(8), 1123–1134. <https://doi.org/10.1177/0146167215591495>
- Henshilwood, C. S., d’Errico, F., van Niekerk, K. L., Coquinot, Y., Jacobs, Z., Lauritzen, S.-E., Menu, M., & García-Moreno, R. (2011). A 100,000-Year-Old Ochre-Processing Workshop at Blombos Cave, South Africa. *Science*, *334*(6053), 219–222. <https://doi.org/10.1126/science.1211535>
- Henshilwood, C. S., d’Errico, F., & Watts, I. (2009). Engraved ochres from the Middle Stone Age levels at Blombos Cave, South Africa. *Journal of Human Evolution*, *57*(1), 27–47. <https://doi.org/10.1016/j.jhevol.2009.01.005>
- Henshilwood, C. S., & D’Errico, F. (2011). *Homo symbolicus the dawn of language*,

imagination and spirituality. John Benjamins Pub. Co. <http://site.ebrary.com/id/10509457>

Henshilwood, C. S., & Dubreuil, B. (2011). The Still Bay and Howiesons Poort, 77–59 ka: Symbolic Material Culture and the Evolution of the Mind during the African Middle Stone Age. *Current Anthropology*, 52(3), 361–400. <https://doi.org/10.1086/660022>

Hodgson, D. (2006). Understanding the origins of paleoart: The neurovisual resonance theory and brain functioning. *Paleoanthropology*, 2006, 54–67.

Hodgson, D. (2014). Decoding the Blombos engravings, shell beads and Diepkloof ostrich eggshell patterns. *Cambridge Archaeological Journal*, 24(01), 57–69.

Hodgson, D. (2016). Deciphering Patterns in the Archaeology of South Africa. *Cognitive Models in Palaeolithic Archaeology*, 133.

Hodgson, D. (2019a). The origin, significance, and development of the earliest geometric patterns in the archaeological record. *Journal of Archaeological Science: Reports*, 24, 588–592. <https://doi.org/10.1016/j.jasrep.2019.02.025>

Hodgson, D. (2019b). Response to the critique by Mellet et al. Of Hodgson’s Neurovisual Resonance Theory. *Journal of Archaeological Science: Reports*, 28, 102041. <https://doi.org/10.1016/j.jasrep.2019.102041>

Hoffman, E. A., & Haxby, J. V. (2000). Distinct representations of eye gaze and identity in the distributed human neural system for face perception. *Nature Neuroscience*, 3(1), 80–84. <https://doi.org/10.1038/71152>

Hoffmann, D. L., Angelucci, D. E., Villaverde, V., Zapata, J., & Zilhão, J. (2018). Symbolic use of marine shells and mineral pigments by Iberian Neandertals 115,000 years ago. *Science Advances*, 4(2), eaar5255. <https://doi.org/10.1126/sciadv.aar5255>

Hoffmann, D. L., Standish, C. D., García-Diez, M., Pettitt, P. B., Milton, J. A., Zilhão, J., Alcolea-González, J. J., Cantalejo-Duarte, P., Collado, H., de Balbín, R., Lorblanchet, M., Ramos-Muñoz, J., Weniger, G.-Ch., & Pike, A. W. G. (2018). U-Th dating of carbonate crusts reveals Neandertal origin of Iberian cave art. *Science*, 359(6378), 912–915. <https://doi.org/10.1126/science.aap7778>

Holloway, R. L. (2015). The Evolution of the Hominid Brain. In W. Henke & I. Tattersall (Eds.), *Handbook of Paleoanthropology* (pp. 1961–1987). Springer Berlin Heidelberg.

https://doi.org/10.1007/978-3-642-39979-4_81

Holloway, R. L., Hurst, S. D., Garvin, H. M., Schoenemann, P. T., Vanti, W. B., Berger, L. R., & Hawks, J. (2018). Endocast morphology of *Homo naledi* from the Dinaledi Chamber, South Africa. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *115*(22), 5738–5743. <https://doi.org/10.1073/pnas.1720842115>

Hublin, J.-J., Ben-Ncer, A., Bailey, S. E., Freidline, S. E., Neubauer, S., Skinner, M. M., Bergmann, I., Le Cabec, A., Benazzi, S., Harvati, K., & Gunz, P. (2017). New fossils from Jebel Irhoud, Morocco and the pan-African origin of *Homo sapiens*. *Nature*, *546*(7657), 289–292. <https://doi.org/10.1038/nature22336>

Ishai, A. (2008). Let's face it: It's a cortical network. *NeuroImage*, *40*(2), 415–419. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2007.10.040>

Ishai, A., Schmidt, C. F., & Boesiger, P. (2005). Face perception is mediated by a distributed cortical network. *Brain Research Bulletin*, *67*(1–2), 87–93. <https://doi.org/10.1016/j.brainresbull.2005.05.027>

James, T. W., Culham, J., Humphrey, G. K., Milner, A. D., & Goodale, M. A. (2003). Ventral occipital lesions impair object recognition but not object-directed grasping: An fMRI study. *Brain: A Journal of Neurology*, *126*(Pt 11), 2463–2475. <https://doi.org/10.1093/brain/awg248>

Jitsuishi, T., & Yamaguchi, A. (2020). Identification of a distinct association fiber tract “IPS-FG” to connect the intraparietal sulcus areas and fusiform gyrus by white matter dissection and tractography. *Scientific Reports*, *10*(1), 15475. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-72471-z>

Jobard, G., Crivello, F., & Tzourio-Mazoyer, N. (2003). Evaluation of the dual route theory of reading: A metanalysis of 35 neuroimaging studies. *NeuroImage*, *20*(2), 693–712. [https://doi.org/10.1016/S1053-8119\(03\)00343-4](https://doi.org/10.1016/S1053-8119(03)00343-4)

Johnson-Frey, S. H. (2004). The neural bases of complex tool use in humans. *Trends in Cognitive Sciences*, *8*(2), 71–78. <https://doi.org/10.1016/j.tics.2003.12.002>

Joliot, M., Jobard, G., Naveau, M., Delcroix, N., Petit, L., Zago, L., Crivello, F., Mellet, E., Mazoyer, B., & Tzourio-Mazoyer, N. (2015). AICHA: An atlas of intrinsic connectivity of homotopic areas. *Journal of Neuroscience Methods*, *254*, 46–59. <https://doi.org/10.1016/j.jneumeth.2015.07.013>

- Jonas, J., Jacques, C., Liu-Shuang, J., Brissart, H., Colnat-Coulbois, S., Maillard, L., & Rossion, B. (2016). A face-selective ventral occipito-temporal map of the human brain with intracerebral potentials. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *113*(28). <https://doi.org/10.1073/pnas.1522033113>
- Joordens, J. C. A., d'Errico, F., Wesselingh, F. P., Munro, S., de Vos, J., Wallinga, J., Ankjærgaard, C., Reimann, T., Wijbrans, J. R., Kuiper, K. F., Mùcher, H. J., Coqueugniot, H., Prié, V., Joosten, I., van Os, B., Schulp, A. S., Panuel, M., van der Haas, V., Lustenhouwer, W., ... Roebroeks, W. (2014). Homo erectus at Trinil on Java used shells for tool production and engraving. *Nature*, *518*(7538), 228–231. <https://doi.org/10.1038/nature13962>
- Kafkas, A., & Montaldi, D. (2014). Two separate, but interacting, neural systems for familiarity and novelty detection: A dual-route mechanism: Familiarity and Novelty Detection Processes. *Hippocampus*, *24*(5), 516–527. <https://doi.org/10.1002/hipo.22241>
- Kanwisher, N., McDermott, J., & Chun, M. M. (1997). The fusiform face area: A module in human extrastriate cortex specialized for face perception. *The Journal of Neuroscience*, *17*(11), 4302–4311.
- Kanwisher, N., & Yovel, G. (2006). The fusiform face area: A cortical region specialized for the perception of faces. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, *361*(1476), 2109–2128. <https://doi.org/10.1098/rstb.2006.1934>
- Karnath, H.-O., Ruter, J., Mandler, A., & Himmelbach, M. (2009). The Anatomy of Object Recognition—Visual Form Agnosia Caused by Medial Occipitotemporal Stroke. *Journal of Neuroscience*, *29*(18), 5854–5862. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.5192-08.2009>
- Kauffmann, L., Ramanoël, S., Guyader, N., Chauvin, A., & Peyrin, C. (2015). Spatial frequency processing in scene-selective cortical regions. *NeuroImage*, *112*, 86–95. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2015.02.058>
- Kaul, C., Rees, G., & Ishai, A. (2011). The Gender of Face Stimuli is Represented in Multiple Regions in the Human Brain. *Frontiers in Human Neuroscience*, *4*. <https://doi.org/10.3389/fnhum.2010.00238>
- Kay, K. N., & Yeatman, J. D. (2017). Bottom-up and top-down computations in word- and face-selective cortex. *eLife*, *6*, e22341. <https://doi.org/10.7554/eLife.22341>
- Kim, J. G., Biederman, I., Lescroart, M. D., & Hayworth, K. J. (2009). Adaptation to objects in

the lateral occipital complex (LOC): Shape or semantics? *Vision Research*, 49(18), 2297–2305. <https://doi.org/10.1016/j.visres.2009.06.020>

Kissel, M., & Fuentes, A. (2017). Semiosis in the Pleistocene. *Cambridge Archaeological Journal*, 27(3), 397–412. <https://doi.org/10.1017/S0959774317000014>

Klein, R. G. (1995). Anatomy, behavior, and modern human origins. *Journal of World Prehistory*, 9(2), 167–198. <https://doi.org/10.1007/BF02221838>

Klein, R. G. (2000). Archeology and the evolution of human behavior. *Evolutionary Anthropology Issues News and Reviews*, 9(1), 17–36.

Koffka, K. (2013). *Principles of Gestalt psychology* (First issued in paperback). Routledge.

Köhler, W. (1929). *Gestalt psychology, an introduction to new concepts in modern psychology*. Liveright.

Konkle, T., & Caramazza, A. (2013). Tripartite Organization of the Ventral Stream by Animacy and Object Size. *Journal of Neuroscience*, 33(25), 10235–10242. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.0983-13.2013>

Konkle, T., & Oliva, A. (2012). A Real-World Size Organization of Object Responses in Occipitotemporal Cortex. *Neuron*, 74(6), 1114–1124. <https://doi.org/10.1016/j.neuron.2012.04.036>

Kosakowski, H. L., Cohen, M. A., Takahashi, A., Keil, B., Kanwisher, N., & Saxe, R. (2022). Selective responses to faces, scenes, and bodies in the ventral visual pathway of infants. *Current Biology*, 32(2), 265–274.e5. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2021.10.064>

Koutstaal, W., Wagner, A. D., Rotte, M., Maril, A., Buckner, R. L., & Schacter, D. L. (2001). Perceptual specificity in visual object priming: Functional magnetic resonance imaging evidence for a laterality difference in fusiform cortex. *Neuropsychologia*, 39(2), 184–199. [https://doi.org/10.1016/S0028-3932\(00\)00087-7](https://doi.org/10.1016/S0028-3932(00)00087-7)

Kriegeskorte, N., Mur, M., Ruff, D. A., Kiani, R., Bodurka, J., Esteky, H., Tanaka, K., & Bandettini, P. A. (2008). Matching Categorical Object Representations in Inferior Temporal Cortex of Man and Monkey. *Neuron*, 60(6), 1126–1141. <https://doi.org/10.1016/j.neuron.2008.10.043>

Kuhn, S. L. (2014). Signaling Theory and Technologies of Communication in the Paleolithic.

Biological Theory, 9(1), 42–50. <https://doi.org/10.1007/s13752-013-0156-5>

Kuhn, S. L., & Stiner, M. C. (2007). Paleolithic Ornaments: Implications for Cognition, Demography and Identity. *Diogenes*, 54(2), 40–48. <https://doi.org/10.1177/0392192107076870>

Lamichhane, B., Adhikari, B. M., & Dhamala, M. (2016). Salience Network Activity in Perceptual Decisions. *Brain Connectivity*, 6(7), 558–571. <https://doi.org/10.1089/brain.2015.0392>

Leder, D., Hermann, R., Hüls, M., Russo, G., Hoelzmann, P., Nielbock, R., Böhner, U., Lehmann, J., Meier, M., Schwalb, A., Tröller-Reimer, A., Koddenberg, T., & Terberger, T. (2021). A 51,000-year-old engraved bone reveals Neanderthals' capacity for symbolic behaviour. *Nature Ecology & Evolution*, 5(9), 1273–1282. <https://doi.org/10.1038/s41559-021-01487-z>

Li, Z., Doyon, L., Li, H., Wang, Q., Zhang, Z., Zhao, Q., & d'Errico, F. (2019). Engraved bones from the archaic hominin site of Lingjing, Henan Province. *Antiquity*, 93(370), 886–900. <https://doi.org/10.15184/aqy.2019.81>

Liu, W., Martínón-Torres, M., Cai, Y., Xing, S., Tong, H., Pei, S., Sier, M. J., Wu, X., Edwards, R. L., Cheng, H., Li, Y., Yang, X., de Castro, J. M. B., & Wu, X. (2015). The earliest unequivocally modern humans in southern China. *Nature*, 526(7575), 696–699. <https://doi.org/10.1038/nature15696>

Lotem, A., Halpern, J. Y., Edelman, S., & Kolodny, O. (2017). The evolution of cognitive mechanisms in response to cultural innovations. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 114(30), 7915–7922. <https://doi.org/10.1073/pnas.1620742114>

Maguire, E. A., Frackowiak, R. S. J., & Frith, C. D. (1997). Recalling Routes around London: Activation of the Right Hippocampus in Taxi Drivers. *The Journal of Neuroscience*, 17(18), 7103–7110. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.17-18-07103.1997>

Mah, L., Arnold, M. C., & Grafman, J. (2004). Impairment of Social Perception Associated With Lesions of the Prefrontal Cortex. *American Journal of Psychiatry*, 161(7), 1247–1255. <https://doi.org/10.1176/appi.ajp.161.7.1247>

Mahon, B. Z., Anzellotti, S., Schwarzbach, J., Zampini, M., & Caramazza, A. (2009). Category-Specific Organization in the Human Brain Does Not Require Visual Experience. *Neuron*, 63(3), 397–405. <https://doi.org/10.1016/j.neuron.2009.07.012>

- Mahon, B. Z., & Caramazza, A. (2011). What drives the organization of object knowledge in the brain? *Trends in Cognitive Sciences*, *15*(3), 97–103. <https://doi.org/10.1016/j.tics.2011.01.004>
- Majkić, A., d'Errico, F., Milošević, S., Mihailović, D., & Dimitrijević, V. (2018). Sequential Incisions on a Cave Bear Bone from the Middle Paleolithic of Pešturina Cave, Serbia. *Journal of Archaeological Method and Theory*, *25*(1), 69–116. <https://doi.org/10.1007/s10816-017-9331-5>
- Majkić, A., Evans, S., Stepanchuk, V., Tsvelykh, A., & d'Errico, F. (2017). A decorated raven bone from the Zaskalnaya VI (Kolosovskaya) Neanderthal site, Crimea. *PLOS ONE*, *12*(3), e0173435. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0173435>
- Malach, R., Reppas, J. B., Benson, R. R., Kwong, K. K., Jiang, H., Kennedy, W. A., Ledden, P. J., Brady, T. J., Rosen, B. R., & Tootell, R. B. (1995). Object-related activity revealed by functional magnetic resonance imaging in human occipital cortex. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *92*(18), 8135–8139.
- Malafouris, L. (2008). Beads for a Plastic Mind: The 'Blind Man's Stick' (BMS) Hypothesis and the Active Nature of Material Culture. *Cambridge Archaeological Journal*, *18*(3), 401–414. <https://doi.org/10.1017/S0959774308000449>
- Malafouris, L. (2009). "Neuroarchaeology": Exploring the links between neural and cultural plasticity. In *Progress in Brain Research* (Vol. 178, pp. 253–261). Elsevier. [https://doi.org/10.1016/S0079-6123\(09\)17818-4](https://doi.org/10.1016/S0079-6123(09)17818-4)
- Malafouris, L. (2010). Metaplasticity and the human becoming: Principles of neuroarchaeology. *Journal of Anthropological Sciences*, *88*(4), 49–72.
- Malafouris, L. (2021). Mark Making and Human Becoming. *Journal of Archaeological Method and Theory*, *28*(1), 95–119. <https://doi.org/10.1007/s10816-020-09504-4>
- Marangoni, A., Caramelli, D., & Manzi, G. (2013). Homo sapiens in the Americas. Overview of the earliest human expansion in the New World. *Journal of Anthropological Sciences*, *91*, 1–20. <https://doi.org/10.4436/jass.91002>
- Margalit, E., Biederman, I., Tjan, B. S., & Shah, M. P. (2017). What Is Actually Affected by the Scrambling of Objects When Localizing the Lateral Occipital Complex? *Journal of Cognitive Neuroscience*, *29*(9), 1595–1604. https://doi.org/10.1162/jocn_a_01144

- Mason, M. F., & Macrae, C. N. (2004). Categorizing and individuating others: The neural substrates of person perception. *Journal of Cognitive Neuroscience*, *16*(10), 1785–1795. <https://doi.org/10.1162/0898929042947801>
- Mayer, D. E. B.-Y. (2019). Upper Paleolithic Explorers: The Geographic Sources of Shell Beads in Early Upper Paleolithic Assemblages in Israel. *PaleoAnthropology*, 105–115. <https://doi.org/10.4207/PA.2019.ART126>
- McBrearty, S., & Brooks, A. S. (2000). The revolution that wasn't: A new interpretation of the origin of modern human behavior. *Journal of Human Evolution*, *39*(5), 453–563. <https://doi.org/10.1006/jhev.2000.0435>
- McCarthy, G., Puce, A., Gore, J. C., & Allison, T. (1997). Face-Specific Processing in the Human Fusiform Gyrus. *Journal of Cognitive Neuroscience*, *9*(5), 605–610. <https://doi.org/10.1162/jocn.1997.9.5.605>
- McGugin, R. W., Newton, A. T., Gore, J. C., & Gauthier, I. (2014). Robust expertise effects in right FFA. *Neuropsychologia*, *63*, 135–144. <https://doi.org/10.1016/j.neuropsychologia.2014.08.029>
- Mellars, P., & Stringer, Chris (Eds.). (1989). *The human revolution: Behavioural and biological perspectives on the origins of modern humans*. Edinburgh Univ. Press.
- Mellet, E., Bricogne, S., Tzourio-Mazoyer, N., Ghaëm, O., Petit, L., Zago, L., Etard, O., Berthoz, A., Mazoyer, B., & Denis, M. (2000). Neural Correlates of Topographic Mental Exploration: The Impact of Route versus Survey Perspective Learning. *NeuroImage*, *12*(5), 588–600. <https://doi.org/10.1006/nimg.2000.0648>
- Mellet, E., Colagè, I., Bender, A., Henshilwood, C. S., Hugdahl, K., Lindstrøm, T. C., & d'Errico, F. (2019). What processes sparked off symbolic representations? A reply to Hodgson and an alternative perspective. *Journal of Archaeological Science: Reports*, 102043. <https://doi.org/10.1016/j.jasrep.2019.102043>
- Mellet, E., Salagnon, M., Majkić, A., Cremona, S., Joliot, M., Jobard, G., Mazoyer, B., Tzourio Mazoyer, N., & d'Errico, F. (2019). Neuroimaging supports the representational nature of the earliest human engravings. *Royal Society Open Science*, *6*(7), 190086. <https://doi.org/10.1098/rsos.190086>
- Mende-Siedlecki, P., Said, C. P., & Todorov, A. (2013). The social evaluation of faces: A meta-

- analysis of functional neuroimaging studies. *Social Cognitive and Affective Neuroscience*, 8(3), 285–299. <https://doi.org/10.1093/scan/nsr090>
- Menon, V. (2015). Salience Network. In *Brain Mapping* (pp. 597–611). Elsevier. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-397025-1.00052-X>
- Merritt, C. C., MacCormack, J. K., Stein, A. G., Lindquist, K. A., & Muscatell, K. A. (2021). The neural underpinnings of intergroup social cognition: An fMRI meta-analysis. *Social Cognitive and Affective Neuroscience*, 16(9), 903–914. <https://doi.org/10.1093/scan/nsab034>
- Miller, J. M. (2019). *Variability in Ostrich Eggshell Beads from the Middle and Later Stone Age of Africa*. <https://doi.org/10.7939/R3-MKNS-4941>
- Miller, J. M., & Wang, Y. V. (2022). Ostrich eggshell beads reveal 50,000-year-old social network in Africa. *Nature*, 601(7892), 234–239. <https://doi.org/10.1038/s41586-021-04227-2>
- Miller, J. M., & Willoughby, P. R. (2014). Radiometrically dated ostrich eggshell beads from the Middle and Later Stone Age of Magubike Rockshelter, southern Tanzania. *Journal of Human Evolution*, 74, 118–122. <https://doi.org/10.1016/j.jhevol.2013.12.011>
- Milner, A. D., & Goodale, M. A. (1995). The visual brain in action. *Toward a Science of Consciousness III: The Third Tucson Discussions and Debates*, 3, 127.
- Minnebusch, D. A., & Daum, I. (2009). Neuropsychological mechanisms of visual face and body perception. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*, 33(7), 1133–1144. <https://doi.org/10.1016/j.neubiorev.2009.05.008>
- Mitchell, J. P., Neil Macrae, C., & Banaji, M. R. (2005). Forming impressions of people versus inanimate objects: Social-cognitive processing in the medial prefrontal cortex. *NeuroImage*, 26(1), 251–257. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2005.01.031>
- Mithen, S. (2014). The Cognition of Homo neanderthalensis and H. sapiens: Does the Use of Pigment Necessarily Imply Symbolic Thought? In T. Akazawa, N. Ogiwara, H. C Tanabe, & H. Terashima (Eds.), *Dynamics of Learning in Neanderthals and Modern Humans Volume 2* (pp. 7–16). Springer Japan. https://doi.org/10.1007/978-4-431-54553-8_2
- Montepare, J. M., & Zebrowitz, L. A. (1998). Person Perception Comes of Age: The Salience and Significance of Age in Social Judgments. In *Advances in Experimental Social Psychology* (Vol. 30, pp. 93–161). Elsevier. [https://doi.org/10.1016/S0065-2601\(08\)60383-4](https://doi.org/10.1016/S0065-2601(08)60383-4)

- Morgan, T. J. H., Uomini, N. T., Rendell, L. E., Chouinard-Thuly, L., Street, S. E., Lewis, H. M., Cross, C. P., Evans, C., Kearney, R., de la Torre, I., Whiten, A., & Laland, K. N. (2015). Experimental evidence for the co-evolution of hominin tool-making teaching and language. *Nature Communications*, *6*(1), 6029. <https://doi.org/10.1038/ncomms7029>
- Neta, M., Miezin, F. M., Nelson, S. M., Dubis, J. W., Dosenbach, N. U. F., Schlaggar, B. L., & Petersen, S. E. (2015). Spatial and Temporal Characteristics of Error-Related Activity in the Human Brain. *Journal of Neuroscience*, *35*(1), 253–266. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.1313-14.2015>
- Neta, M., Nelson, S. M., & Petersen, S. E. (2017). Dorsal Anterior Cingulate, Medial Superior Frontal Cortex, and Anterior Insula Show Performance Reporting-Related Late Task Control Signals. *Cerebral Cortex*, bhw053. <https://doi.org/10.1093/cercor/bhw053>
- New, B. (2006). *Lexique 3: Une nouvelle base de données lexicales*. Actes de la Conférence Traitement Automatique des Langues Naturelles (TALN 2006), Louvain, Belgique.
- Nieder, A. (2009). Prefrontal cortex and the evolution of symbolic reference. *Current Opinion in Neurobiology*, *19*(1), 99–108. <https://doi.org/10.1016/j.conb.2009.04.008>
- Nițu, E.-C., Cârciumar, M., Nicolae, A., Cîrstina, O., Lupu, F. I., & Leu, M. (2019). Mobility and social identity in the Mid Upper Paleolithic: New personal ornaments from Poiana Cireșului (Piatra Neamț, Romania). *PLOS ONE*, *14*(4), e0214932. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0214932>
- O’Craven, K. M., & Kanwisher, N. (2000). Mental Imagery of Faces and Places Activates Corresponding Stimulus-Specific Brain Regions. *Journal of Cognitive Neuroscience*, *12*(6), 1013–1023. <https://doi.org/10.1162/08989290051137549>
- Oh, D., Shafir, E., & Todorov, A. (2020). Economic status cues from clothes affect perceived competence from faces. *Nature Human Behaviour*, *4*(3), 287–293. <https://doi.org/10.1038/s41562-019-0782-4>
- Olson, I. R., McCoy, D., Klobusicky, E., & Ross, L. A. (2013). Social cognition and the anterior temporal lobes: A review and theoretical framework. *Social Cognitive and Affective Neuroscience*, *8*(2), 123–133. <https://doi.org/10.1093/scan/nss119>
- Olson, I. R., Plotzker, A., & Ezzyat, Y. (2007). The Enigmatic temporal pole: A review of findings on social and emotional processing. *Brain*, *130*(7), 1718–1731.

<https://doi.org/10.1093/brain/awm052>

Orban, G. A., Van Essen, D., & Vanduffel, W. (2004). Comparative mapping of higher visual areas in monkeys and humans. *Trends in Cognitive Sciences*, 8(7), 315–324. <https://doi.org/10.1016/j.tics.2004.05.009>

Osher, D. E., Saxe, R. R., Koldewyn, K., Gabrieli, J. D. E., Kanwisher, N., & Saygin, Z. M. (2016). Structural Connectivity Fingerprints Predict Cortical Selectivity for Multiple Visual Categories across Cortex. *Cerebral Cortex*, 26(4), 1668–1683. <https://doi.org/10.1093/cercor/bhu303>

Peelen, M. V., & Downing, P. E. (2005). Selectivity for the Human Body in the Fusiform Gyrus. *Journal of Neurophysiology*, 93(1), 603–608. <https://doi.org/10.1152/jn.00513.2004>

Pehrs, C., Zaki, J., Schlochtermeyer, L. H., Jacobs, A. M., Kuchinke, L., & Koelsch, S. (2015). The Temporal Pole Top-Down Modulates the Ventral Visual Stream During Social Cognition. *Cerebral Cortex*, bhv226. <https://doi.org/10.1093/cercor/bhv226>

Peirce, C. S. (1998). *The Essential Peirce, Volume 2: Selected Philosophical Writings (1893-1913)*. Indiana University Press.

Peresani, M., Vanhaeren, M., Quaggiotto, E., Queffelec, A., & d'Errico, F. (2013). An Ochred Fossil Marine Shell From the Mousterian of Fumane Cave, Italy. *PLoS ONE*, 8(7), e68572. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0068572>

Petitto, L. A., Zatorre, R. J., Gauna, K., Nikelski, E. J., Dostie, D., & Evans, A. C. (2000). Speech-like cerebral activity in profoundly deaf people processing signed languages: Implications for the neural basis of human language. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 97(25), 13961–13966. <https://doi.org/10.1073/pnas.97.25.13961>

Pitarch Martí, A., Wei, Y., Gao, X., Chen, F., & d'Errico, F. (2017). The earliest evidence of coloured ornaments in China: The ochred ostrich eggshell beads from Shuidonggou Locality 2. *Journal of Anthropological Archaeology*, 48, 102–113. <https://doi.org/10.1016/j.jaa.2017.07.002>

Pitcher, D., & Ungerleider, L. G. (2021). Evidence for a Third Visual Pathway Specialized for Social Perception. *Trends in Cognitive Sciences*, 25(2), 100–110. <https://doi.org/10.1016/j.tics.2020.11.006>

- Pitcher, D., Walsh, V., & Duchaine, B. (2011). The role of the occipital face area in the cortical face perception network. *Experimental Brain Research*, 209(4), 481–493. <https://doi.org/10.1007/s00221-011-2579-1>
- Ponce de León, M. S., Bienvenu, T., Akazawa, T., & Zollikofer, C. P. E. (2016). Brain development is similar in Neanderthals and modern humans. *Current Biology*, 26(14), R665–R666. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2016.06.022>
- Powell, J. L., Lewis, P. A., Dunbar, R. I. M., García-Fiñana, M., & Roberts, N. (2010). Orbital prefrontal cortex volume correlates with social cognitive competence. *Neuropsychologia*, 48(12), 3554–3562. <https://doi.org/10.1016/j.neuropsychologia.2010.08.004>
- Preucel, R. W. (2006). *Archaeological semiotics*. Blackwell.
- Prévost, M., Groman-Yaroslavski, I., Crater Gershtein, K. M., Tejero, J.-M., & Zaidner, Y. (2021). Early evidence for symbolic behavior in the Levantine Middle Paleolithic: A 120 ka old engraved aurochs bone shaft from the open-air site of Neshar Ramla, Israel. *Quaternary International*, S1040618221000021. <https://doi.org/10.1016/j.quaint.2021.01.002>
- Price, C. J., & Devlin, J. T. (2003). The myth of the visual word form area. *NeuroImage*, 19(3), 473–481. [https://doi.org/10.1016/S1053-8119\(03\)00084-3](https://doi.org/10.1016/S1053-8119(03)00084-3)
- Putt, S., Wijekumar, S., Franciscus, R. G., & Spencer, J. P. (2017). The functional brain networks that underlie Early Stone Age tool manufacture. *Nature Human Behaviour*, 1(6), 0102. <https://doi.org/10.1038/s41562-017-0102>
- Putt, S., Wijekumar, S., & Spencer, J. P. (2019). Prefrontal cortex activation supports the emergence of early stone age toolmaking skill. *NeuroImage*, 199, 57–69. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2019.05.056>
- Quiles, A., Valladas, H., Bocherens, H., Delqué-Količ, E., Kaltnecker, E., van der Plicht, J., Delannoy, J.-J., Feruglio, V., Fritz, C., Monney, J., Philippe, M., Tosello, G., Clottes, J., & Geneste, J.-M. (2016). A high-precision chronological model for the decorated Upper Paleolithic cave of Chauvet-Pont d'Arc, Ardèche, France. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 113(17), 4670–4675. <https://doi.org/10.1073/pnas.1523158113>
- Radovčić, D., Sršen, A. O., Radovčić, J., & Frayer, D. W. (2015). Evidence for Neandertal Jewelry: Modified White-Tailed Eagle Claws at Krapina. *PLOS ONE*, 10(3), e0119802. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0119802>

- Ratan Murty, N. A., Teng, S., Beeler, D., Mynick, A., Oliva, A., & Kanwisher, N. (2020). Visual experience is not necessary for the development of face-selectivity in the lateral fusiform gyrus. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *117*(37), 23011–23020. <https://doi.org/10.1073/pnas.2004607117>
- Rifkin, R. F., Dayet, L., Queffelec, A., Summers, B., Lategan, M., & d’Errico, F. (2015). Evaluating the Photoprotective Effects of Ochre on Human Skin by In Vivo SPF Assessment: Implications for Human Evolution, Adaptation and Dispersal. *PLOS ONE*, *10*(9), e0136090. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0136090>
- Rifkin, R. F., Prinsloo, L. C., Dayet, L., Haaland, M. M., Henshilwood, C. S., Diz, E. L., Moyo, S., Vogelsang, R., & Kambombo, F. (2016). Characterising pigments on 30 000-year-old portable art from Apollo 11 Cave, Karas Region, southern Namibia. *Journal of Archaeological Science: Reports*, *5*, 336–347. <https://doi.org/10.1016/j.jasrep.2015.11.028>
- Rigaud, S., d’Errico, F., & Vanhaeren, M. (2015). Ornaments Reveal Resistance of North European Cultures to the Spread of Farming. *PLOS ONE*, *10*(4), e0121166. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0121166>
- Rigaud, S., & Gutiérrez-Zugasti, I. (2016). Symbolism among the last hunter–fisher–gatherers in northern Iberia: Personal ornaments from El Mazo and El Toral III Mesolithic shell midden sites. *Quaternary International*, *407*, 131–144. <https://doi.org/10.1016/j.quaint.2015.10.029>
- Rijpma, M. G., Shdo, S. M., Shany-Ur, T., Toller, G., Kramer, J. H., Miller, B. L., & Rankin, K. P. (2021). Saliency driven attention is pivotal to understanding others’ intentions. *Cognitive Neuropsychology*, *38*(1), 88–106. <https://doi.org/10.1080/02643294.2020.1868984>
- Rilling, J. K. (2014). Comparative primate neuroimaging: Insights into human brain evolution. *Trends in Cognitive Sciences*, *18*(1), 46–55. <https://doi.org/10.1016/j.tics.2013.09.013>
- Ritchie, J. B., Zeman, A. A., Bosmans, J., Sun, S., Verhaegen, K., & Op de Beeck, H. P. (2021). Untangling the Animacy Organization of Occipitotemporal Cortex. *The Journal of Neuroscience*, *41*(33), 7103–7119. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.2628-20.2021>
- Rodríguez-Vidal, J., d’Errico, F., Pacheco, F. G., Blasco, R., Rosell, J., Jennings, R. P., Queffelec, A., Finlayson, G., Fa, D. A., Gutiérrez López, J. M., Carrión, J. S., Negro, J. J., Finlayson, S., Cáceres, L. M., Bernal, M. A., Fernández Jiménez, S., & Finlayson, C. (2014a). A rock engraving made by Neanderthals in Gibraltar. *Proceedings of the National Academy of*

Sciences, 111(37), 13301–13306. <https://doi.org/10.1073/pnas.1411529111>

Rodríguez-Vidal, J., d'Errico, F., Pacheco, F. G., Blasco, R., Rosell, J., Jennings, R. P., Queffelec, A., Finlayson, G., Fa, D. A., Gutiérrez López, J. M., Carrión, J. S., Negro, J. J., Finlayson, S., Cáceres, L. M., Bernal, M. A., Fernández Jiménez, S., & Finlayson, C. (2014b). A rock engraving made by Neanderthals in Gibraltar. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 111(37), 13301–13306. <https://doi.org/10.1073/pnas.1411529111>

Roebroeks, W., Sier, M. J., Nielsen, T. K., De Loecker, D., Parés, J. M., Arps, C. E. S., & Múcher, H. J. (2012). Use of red ochre by early Neandertals. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 109(6), 1889–1894. <https://doi.org/10.1073/pnas.1112261109>

Rogers, T. T., Hocking, J., Mechelli, A., Patterson, K., & Price, C. (2005). Fusiform Activation to Animals is Driven by the Process, Not the Stimulus. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 17(3), 434–445. <https://doi.org/10.1162/0898929053279531>

Román, R. S., Bañón, C. B., & Landete Ruiz, M. D. (2015). Analysis of the red ochre of the El Mirón burial (Ramales de la Victoria, Cantabria, Spain). *Journal of Archaeological Science*, 60, 84–98. <https://doi.org/10.1016/j.jas.2015.03.033>

Rossion, B. (2014). Understanding face perception by means of prosopagnosia and neuroimaging. *Frontiers in Bioscience*, 6(2), 258–307. <https://doi.org/10.2741/e706>

Rossion, B., Dricot, L., Devolder, A., Bodart, J.-M., Crommelinck, M., Gelder, B. de, & Zoontjes, R. (2000). Hemispheric Asymmetries for Whole-Based and Part-Based Face Processing in the Human Fusiform Gyrus. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 12(5), 793–802. <https://doi.org/10.1162/089892900562606>

Roux-Sibilon, A., Kalénine, S., Pichat, C., & Peyrin, C. (2018). Dorsal and ventral stream contribution to the paired-object affordance effect. *Neuropsychologia*, 112, 125–134. <https://doi.org/10.1016/j.neuropsychologia.2018.03.007>

Rybin, E. P. (2014). Tools, beads, and migrations: Specific cultural traits in the Initial Upper Paleolithic of Southern Siberia and Central Asia. *Quaternary International*, 347, 39–52. <https://doi.org/10.1016/j.quaint.2014.04.031>

Salagnon, M., Cremona, S., Joliot, M., d'Errico, F., & Mellet, E. (2021). *Neural correlates of perceiving and interpreting engraved prehistoric patterns as human production: Effect of archaeological expertise* [Preprint]. Neuroscience. <https://doi.org/10.1101/2021.12.22.471386>

Salagnon, M., d'Errico, F., & Mellet, E. (2020). Neuroimaging and Neuroarchaeology: A Window on Cognitive Evolution. *Intellectica*, 73, 67–92.

Santos, S., Almeida, I., Oliveiros, B., & Castelo-Branco, M. (2016). The Role of the Amygdala in Facial Trustworthiness Processing: A Systematic Review and Meta-Analyses of fMRI Studies. *PLOS ONE*, 11(11), e0167276. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0167276>

Saussure, F. de, Bally, C., Sechehaye, C.-A., & Urbain, J.-D. (2016). *Cours de linguistique générale*. Éditions Payot & Rivages.

Saygin, Z. M., Osher, D. E., Koldewyn, K., Reynolds, G., Gabrieli, J. D. E., & Saxe, R. R. (2011). Anatomical connectivity patterns predict face selectivity in the fusiform gyrus. *Nature Neuroscience*, 15(2), 321–327. <https://doi.org/10.1038/nn.3001>

Scerri, E. M. L., Thomas, M. G., Manica, A., Gunz, P., Stock, J. T., Stringer, C., Grove, M., Groucutt, H. S., Timmermann, A., Rightmire, G. P., d'Errico, F., Tryon, C. A., Drake, N. A., Brooks, A. S., Dennell, R. W., Durbin, R., Henn, B. M., Lee-Thorp, J., deMenocal, P., ... Chikhi, L. (2018). Did Our Species Evolve in Subdivided Populations across Africa, and Why Does It Matter? *Trends in Ecology & Evolution*, 33(8), 582–594. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2018.05.005>

Schwarzlose, R. F., Baker, C. I., & Kanwisher, N. (2005). Separate Face and Body Selectivity on the Fusiform Gyrus. *Journal of Neuroscience*, 25(47), 11055–11059. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.2621-05.2005>

Seeley, W. W., Menon, V., Schatzberg, A. F., Keller, J., Glover, G. H., Kenna, H., Reiss, A. L., & Greicius, M. D. (2007). Dissociable Intrinsic Connectivity Networks for Salience Processing and Executive Control. *Journal of Neuroscience*, 27(9), 2349–2356. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.5587-06.2007>

Sehassse, E. M., Fernandez, P., Kuhn, S., Stiner, M., Mentzer, S., Colarossi, D., Clark, A., Lanoe, F., Pailes, M., Hoffmann, D., Benson, A., Rhodes, E., Benmansour, M., Laissaoui, A., Ziani, I., Vidal-Matutano, P., Morales, J., Djellal, Y., Longet, B., ... Bouzouggar, A. (2021). Early Middle Stone Age personal ornaments from Bizmoune Cave, Essaouira, Morocco. *Science Advances*, 7(39), eabi8620. <https://doi.org/10.1126/sciadv.abi8620>

Sha, L., Haxby, J. V., Abdi, H., Guntupalli, J. S., Oosterhof, N. N., Halchenko, Y. O., & Connolly, A. C. (2015). The Animacy Continuum in the Human Ventral Vision Pathway.

Journal of Cognitive Neuroscience, 27(4), 665–678. https://doi.org/10.1162/jocn_a_00733

Shaham, D., Belfer-Cohen, A., Rabinovich, R., & Goren-Inbar, N. (2019). A Mousterian Engraved Bone: Principles of Perception in Middle Paleolithic Art. *Current Anthropology*, 60(5), 708–716. <https://doi.org/10.1086/705677>

Shipton, C., Roberts, P., Archer, W., Armitage, S. J., Bitu, C., Blinkhorn, J., Courtney-Mustaphi, C., Crowther, A., Curtis, R., Errico, F. d', Douka, K., Faulkner, P., Groucutt, H. S., Helm, R., Herries, A. I. R., Jembe, S., Kourampas, N., Lee-Thorp, J., Marchant, R., ... Boivin, N. (2018). 78,000-year-old record of Middle and Later Stone Age innovation in an East African tropical forest. *Nature Communications*, 9(1), 1832. <https://doi.org/10.1038/s41467-018-04057-3>

Silson, E. H., Steel, A. D., & Baker, C. I. (2016). Scene-Selectivity and Retinotopy in Medial Parietal Cortex. *Frontiers in Human Neuroscience*, 10, 412. <https://doi.org/10.3389/fnhum.2016.00412>

Simons, J. S., Koutstaal, W., Prince, S., Wagner, A. D., & Schacter, D. L. (2003). Neural mechanisms of visual object priming: Evidence for perceptual and semantic distinctions in fusiform cortex. *NeuroImage*, 19(3), 613–626. [https://doi.org/10.1016/S1053-8119\(03\)00096-X](https://doi.org/10.1016/S1053-8119(03)00096-X)

Slimak, L., Zanolli, C., Higham, T., Frouin, M., Schwenninger, J.-L., Arnold, L. J., Demuro, M., Douka, K., Mercier, N., Guérin, G., Valladas, H., Yvorra, P., Giraud, Y., Seguin-Orlando, A., Orlando, L., Lewis, J. E., Muth, X., Camus, H., Vandavelde, S., ... Metz, L. (2022). Modern human incursion into Neanderthal territories 54,000 years ago at Mandrin, France. *Science Advances*, 8(6), eabj9496. <https://doi.org/10.1126/sciadv.abj9496>

Smaers, J. B., Gómez-Robles, A., Parks, A. N., & Sherwood, C. C. (2017). Exceptional Evolutionary Expansion of Prefrontal Cortex in Great Apes and Humans. *Current Biology*, 27(5), 714–720. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2017.01.020>

Soressi, M., & D'Errico, F. (2007). Pigments, gravures, parures: Les comportements symboliques controversés de Néandertaliens. In B. Vandermeersch & B. Maureille (Eds.), *Les Néandertaliens: Biologie et cultures* (Édition CTHS, pp. 297–309).

Spikins, P., French, J. C., John-Wood, S., & Dytham, C. (2021). Theoretical and Methodological Approaches to Ecological Changes, Social Behaviour and Human Intergroup

Tolerance 300,000 to 30,000 BP. *Journal of Archaeological Method and Theory*, 28(1), 53–75. <https://doi.org/10.1007/s10816-020-09503-5>

Steele, T. E., Álvarez-Fernández, E., & Hallet-Desguez, E. (2019). Personal ornaments in early prehistory a review of shells as personal ornamentation during the African Middle Stone Age. *PaleoAnthropology*, 24, 24–51.

Sterelny, K. (2011). From hominins to humans: How sapiens became behaviourally modern. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences*, 366(1566), 809–822. <https://doi.org/10.1098/rstb.2010.0301>

Stewart, B. A., Zhao, Y., Mitchell, P. J., Dewar, G., Gleason, J. D., & Blum, J. D. (2020). Ostrich eggshell bead strontium isotopes reveal persistent macroscale social networking across late Quaternary southern Africa. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 117(12), 6453–6462. <https://doi.org/10.1073/pnas.1921037117>

Stiner, M. C. (2014). Finding a Common Bandwidth: Causes of Convergence and Diversity in Paleolithic Beads. *Biological Theory*, 9(1), 51–64. <https://doi.org/10.1007/s13752-013-0157-4>

Stout, D., & Chaminade, T. (2007). The evolutionary neuroscience of tool making. *Neuropsychologia*, 45(5), 1091–1100. <https://doi.org/10.1016/j.neuropsychologia.2006.09.014>

Stout, D., & Chaminade, T. (2009). Making Tools and Making Sense: Complex, Intentional Behaviour in Human Evolution. *Cambridge Archaeological Journal*, 19(1), 85–96. <https://doi.org/10.1017/S0959774309000055>

Stout, D., & Chaminade, T. (2012). Stone tools, language and the brain in human evolution. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 367(1585), 75–87. <https://doi.org/10.1098/rstb.2011.0099>

Stout, D., & Hecht, E. (2015). Neuroarchaeology. In E. Bruner (Ed.), *Human Paleoneurology* (Vol. 3, pp. 145–175). Springer International Publishing. https://doi.org/10.1007/978-3-319-08500-5_7

Stout, D., Hecht, E., Khreisheh, N., Bradley, B., & Chaminade, T. (2015). Cognitive Demands of Lower Paleolithic Toolmaking. *PLOS ONE*, 10(4), e0121804. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0121804>

Stout, D., Passingham, R., Frith, C., Apel, J., & Chaminade, T. (2011). Technology, expertise

and social cognition in human evolution: Technology and cognition in human evolution. *European Journal of Neuroscience*, 33(7), 1328–1338. <https://doi.org/10.1111/j.1460-9568.2011.07619.x>

Stout, D., Toth, N., Schick, K., & Chaminade, T. (2008). Neural correlates of Early Stone Age toolmaking: Technology, language and cognition in human evolution. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 363(1499), 1939–1949. <https://doi.org/10.1098/rstb.2008.0001>

Straus, L. G., González Morales, M. R., & Cuenca-Solana, D. (2015). The Magdalenian human burial of El Mirón Cave (Ramales de la Victoria, Cantabria, Spain): Introduction, background, discovery and context. *Journal of Archaeological Science*, 60, 1–9. <https://doi.org/10.1016/j.jas.2015.02.018>

Street, S. E., Navarrete, A. F., Reader, S. M., & Laland, K. N. (2017). Coevolution of cultural intelligence, extended life history, sociality, and brain size in primates. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 114(30), 7908–7914. <https://doi.org/10.1073/pnas.1620734114>

Tarr, M. J., Gauthier, I., & others. (2000). FFA: A flexible fusiform area for subordinate-level visual processing automatized by expertise. *Nature Neuroscience*, 3, 764–770.

Taylor, J. C., Wiggett, A. J., & Downing, P. E. (2007). Functional MRI Analysis of Body and Body Part Representations in the Extrastriate and Fusiform Body Areas. *Journal of Neurophysiology*, 98(3), 1626–1633. <https://doi.org/10.1152/jn.00012.2007>

Tejero, J.-M., Bar-Oz, G., Bar-Yosef, O., Meshveliani, T., Jakeli, N., Matskevich, Z., Pinhasi, R., & Belfer-Cohen, A. (2021). New insights into the Upper Palaeolithic of the Caucasus through the study of personal ornaments. Teeth and bones pendants from Satsurblia and Dzudzuana caves (Imereti, Georgia). *PLOS ONE*, 16(11), e0258974. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0258974>

Tennie, C., Call, J., & Tomasello, M. (2009). Ratcheting up the ratchet: On the evolution of cumulative culture. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 364(1528), 2405–2415. <https://doi.org/10.1098/rstb.2009.0052>

Texier, P.-J., Porraz, G., Parkington, J., Rigaud, J.-P., Poggenpoel, C., Miller, C., Tribolo, C., Cartwright, C., Coudenneau, A., Klein, R., Steele, T., & Verna, C. (2010). A Howiesons Poort tradition of engraving ostrich eggshell containers dated to 60,000 years ago at Diepkloof Rock

Shelter, South Africa. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 107(14), 6180–6185. <https://doi.org/10.1073/pnas.0913047107>

Tajfel, H., Turner, J. C. (1979). An integrative theory of intergroup conflict. *Organizational identity: A reader*, 56(65), 9780203505984-16.

Texier, P.-J., Porraz, G., Parkington, J., Rigaud, J.-P., Poggenpoel, C., & Tribolo, C. (2013). The context, form and significance of the MSA engraved ostrich eggshell collection from Diepkloof Rock Shelter, Western Cape, South Africa. *Journal of Archaeological Science*, 40(9), 3412–3431. <https://doi.org/10.1016/j.jas.2013.02.021>

Thorat, S., Proklova, D., & Peelen, M. V. (2019). The nature of the animacy organization in human ventral temporal cortex. *eLife*, 8, e47142. <https://doi.org/10.7554/eLife.47142>

Todorov, A., Mandisodza, A. N., Goren, A., & Hall, C. C. (2005). Inferences of Competence from Faces Predict Election Outcomes. *Science*, 308(5728), 1623–1626. <https://doi.org/10.1126/science.1110589>

Todorov, A., Mende-Siedlecki, P., & Dotsch, R. (2013). Social judgments from faces. *Current Opinion in Neurobiology*, 23(3), 373–380. <https://doi.org/10.1016/j.conb.2012.12.010>

Todorov, A., & Oh, D. (2021). The structure and perceptual basis of social judgments from faces. In *Advances in Experimental Social Psychology* (Vol. 63, pp. 189–245). Elsevier. <https://doi.org/10.1016/bs.aesp.2020.11.004>

Todorov, A., Said, C. P., Engell, A. D., & Oosterhof, N. N. (2008). Understanding evaluation of faces on social dimensions. *Trends in Cognitive Sciences*, 12(12), 455–460. <https://doi.org/10.1016/j.tics.2008.10.001>

Tomasello, M. (2003). *The cultural origins of human cognition* (4. print). Harvard Univ. Press.

Touroutoglou, A., Bliss-Moreau, E., Zhang, J., Mantini, D., Vanduffel, W., Dickerson, B. C., & Barrett, L. F. (2016). A ventral salience network in the macaque brain. *NeuroImage*, 132, 190–197. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2016.02.029>

Touroutoglou, A., Hollenbeck, M., Dickerson, B. C., & Feldman Barrett, L. (2012). Dissociable large-scale networks anchored in the right anterior insula subserve affective experience and attention. *NeuroImage*, 60(4), 1947–1958. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2012.02.012>

Tsantani, M., Kriegeskorte, N., Storrs, K., Williams, A. L., McGettigan, C., & Garrido, L.

(2021). FFA and OFA Encode Distinct Types of Face Identity Information. *The Journal of Neuroscience*, *41*(9), 1952–1969. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.1449-20.2020>

Tylén, K., Fusaroli, R., Rojo, S., Heimann, K., Fay, N., Johanssen, N. N., Riede, F., & Lombard, M. (2020). The evolution of early symbolic behavior in *Homo sapiens*. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *117*(9), 4578–4584. <https://doi.org/10.1073/pnas.1910880117>

Uddin, L. Q. (2015). Salience processing and insular cortical function and dysfunction. *Nature Reviews Neuroscience*, *16*(1), 55–61. <https://doi.org/10.1038/nrn3857>

Ungerleider, L. G., & Mishkin, M. (1982). Two cortical visual systems. In D. J. Ingle, M. A. Goodale, & R. J. Mansfield (Eds.), *Analysis of visual behavior* (pp. 549–586). Mit Press Cambridge, MA.

Uomini, N. T., & Meyer, G. F. (2013). Shared Brain Lateralization Patterns in Language and Acheulean Stone Tool Production: A Functional Transcranial Doppler Ultrasound Study. *PLoS ONE*, *8*(8), e72693. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0072693>

Vaesen, K., Dusseldorp, G. L., & Brandt, M. J. (2021). An emerging consensus in palaeoanthropology: Demography was the main factor responsible for the disappearance of Neanderthals. *Scientific Reports*, *11*(1), 4925. <https://doi.org/10.1038/s41598-021-84410-7>

van den Hurk, J., Van Baelen, M., & Op de Beeck, H. P. (2017). Development of visual category selectivity in ventral visual cortex does not require visual experience. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *114*(22). <https://doi.org/10.1073/pnas.1612862114>

Vanhaeren, M., & d’Errico, F. (2006). Aurignacian ethno-linguistic geography of Europe revealed by personal ornaments. *Journal of Archaeological Science*, *33*(8), 1105–1128. <https://doi.org/10.1016/j.jas.2005.11.017>

Vanhaeren, M., d’Errico, F., Stringer, C., James, S. L., Todd, J. A., & Mienis, H. K. (2006). Middle Paleolithic Shell Beads in Israel and Algeria. *Science*, *312*(5781), 1785–1788. <https://doi.org/10.1126/science.1128139>

Vanhaeren, M., d’Errico, F., van Niekerk, K. L., Henshilwood, C. S., & Erasmus, R. M. (2013). Thinking strings: Additional evidence for personal ornament use in the Middle Stone Age at Blombos Cave, South Africa. *Journal of Human Evolution*, *64*(6), 500–517. <https://doi.org/10.1016/j.jhevol.2013.02.001>

- Vanhaeren, M., Julien, M., d'Errico, F., Mourer-Chauviré, C., & Lozouet, P. (2019). Les objets de parure. In M. Julien (Ed.), *Le Châtelperronien de la Grotte du Renne (Arcy-Sur-Cure)*. (pp. 259–285).
- Vanhaeren, M., Wadley, L., & d'Errico, F. (2019). Variability in Middle Stone Age symbolic traditions: The marine shell beads from Sibudu Cave, South Africa. *Journal of Archaeological Science: Reports*, 27, 101893. <https://doi.org/10.1016/j.jasrep.2019.101893>
- Vigneau, M., Jobard, G., Mazoyer, B., & Tzourio-Mazoyer, N. (2005). Word and non-word reading: What role for the Visual Word Form Area? *NeuroImage*, 27(3), 694–705. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2005.04.038>
- Villa, P., & Roebroeks, W. (2014). Neandertal Demise: An Archaeological Analysis of the Modern Human Superiority Complex. *PLoS ONE*, 9(4), e96424. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0096424>
- Vingerhoets, G. (2014). Praxis, language, and handedness: A tricky triad. *Cortex*, 57, 294–296. <https://doi.org/10.1016/j.cortex.2014.01.019>
- Vogel, A. C., Petersen, S. E., & Schlaggar, B. L. (2012). The Left Occipitotemporal Cortex Does Not Show Preferential Activity for Words. *Cerebral Cortex*, 22(12), 2715–2732. <https://doi.org/10.1093/cercor/bhr295>
- Vogel, A. C., Petersen, S. E., & Schlaggar, B. L. (2014). The VWFA: It's not just for words anymore. *Frontiers in Human Neuroscience*, 8. <https://doi.org/10.3389/fnhum.2014.00088>
- Vuilleumier, P., Henson, R. N., Driver, J., & Dolan, R. J. (2002). Multiple levels of visual object constancy revealed by event-related fMRI of repetition priming. *Nature Neuroscience*, 5(5), 491–499. <https://doi.org/10.1038/nm839>
- Wadley, L. (2005). Putting ochre to the test: Replication studies of adhesives that may have been used for hafting tools in the Middle Stone Age. *Journal of Human Evolution*, 49(5), 587–601. <https://doi.org/10.1016/j.jhevol.2005.06.007>
- Wagner, A. D., Schacter, D. L., Rotte, M., Koutstaal, W., Maril, A., Dale, A. M., Rosen, B. R., & Buckner, R. L. (1998). Building Memories: Remembering and Forgetting of Verbal Experiences as Predicted by Brain Activity. *Science*, 281(5380), 1188–1191. <https://doi.org/10.1126/science.281.5380.1188>

- Wang, C., Zhang, Y., Gao, X., Zhang, X., & Wang, H. (2009). Archaeological study of ostrich eggshell beads collected from SDG site. *Chinese Science Bulletin*, *54*(21), 3887–3895. <https://doi.org/10.1007/s11434-009-0620-6>
- Ward, A., & Webster, M. (2016). *Sociality: The behaviour of group-living animals*. Springer Berlin Heidelberg.
- Warrington, E. K., & Shallice, T. (1980). Word-form dyslexia. *Brain: A Journal of Neurology*, *103*(1), 99–112.
- Wei, Y., d’Errico, F., Vanhaeren, M., Peng, F., Chen, F., & Gao, X. (2017). A technological and morphological study of Late Paleolithic ostrich eggshell beads from Shuidonggou, North China. *Journal of Archaeological Science*, *85*, 83–104. <https://doi.org/10.1016/j.jas.2017.07.003>
- White, T. P., Engen, N. H., Sørensen, S., Overgaard, M., & Shergill, S. S. (2014). Uncertainty and confidence from the triple-network perspective: Voxel-based meta-analyses. *Brain and Cognition*, *85*, 191–200. <https://doi.org/10.1016/j.bandc.2013.12.002>
- Whiten, A. (2021). The burgeoning reach of animal culture. *Science*, *372*(6537), eabe6514. <https://doi.org/10.1126/science.abe6514>
- Willis, J., & Todorov, A. (2006). First Impressions: Making Up Your Mind After a 100-Ms Exposure to a Face. *Psychological Science*, *17*(7), 592–598. <https://doi.org/10.1111/j.1467-9280.2006.01750.x>
- Woensdregt, M., Cummins, C., & Smith, K. (2021). A computational model of the cultural co-evolution of language and mindreading. *Synthese*, *199*(1–2), 1347–1385. <https://doi.org/10.1007/s11229-020-02798-7>
- Wright, D., Nejman, L., d’Errico, F., Králík, M., Wood, R., Ivanov, M., & Hladilová, Š. (2014). An Early Upper Palaeolithic decorated bone tubular rod from Pod Hradem Cave, Czech Republic. *Antiquity*, *88*(339), 30–46. <https://doi.org/10.1017/S0003598X00050201>
- Wright, N. D., Mechelli, A., Noppeney, U., Veltman, D. J., Rombouts, S. A. R. B., Glensman, J., Haynes, J.-D., & Price, C. J. (2008). Selective activation around the left occipito-temporal sulcus for words relative to pictures: Individual variability or false positives? *Human Brain Mapping*, *29*(8), 986–1000. <https://doi.org/10.1002/hbm.20443>

Wynn, T. (1995). Handaxe Enigmas. *World Archaeology*, 27(1), 10–24. JSTOR.

Wynn, T., & Coolidge, F. L. (2011). The Implications of the Working Memory Model for the Evolution of Modern Cognition. *International Journal of Evolutionary Biology*, 2011, 1–12. <https://doi.org/10.4061/2011/741357>

Xu, Y. (2005). Revisiting the Role of the Fusiform Face Area in Visual Expertise. *Cerebral Cortex*, 15(8), 1234–1242. <https://doi.org/10.1093/cercor/bhi006>

Zhou, K., Zhu, L., Hou, G., Chen, X., Chen, B., Yang, C., & Zhu, Y. (2021). The Contribution of Thalamic Nuclei in Saliency Processing. *Frontiers in Behavioral Neuroscience*, 15, 634618. <https://doi.org/10.3389/fnbeh.2021.634618>

Zilhão, J., Anesin, D., Aubry, T., Badal, E., Cabanes, D., Kehl, M., Klasen, N., Lucena, A., Martín-Lerma, I., Martínez, S., Matias, H., Susini, D., Steier, P., Wild, E. M., Angelucci, D. E., Villaverde, V., & Zapata, J. (2017). Precise dating of the Middle-to-Upper Paleolithic transition in Murcia (Spain) supports late Neandertal persistence in Iberia. *Heliyon*, 3(11), e00435. <https://doi.org/10.1016/j.heliyon.2017.e00435>

Zilhão, J., Angelucci, D. E., Badal-García, E., d’Errico, F., Daniel, F., Dayet, L., Douka, K., Higham, T. F. G., Martínez-Sánchez, M. J., Montes-Bernárdez, R., Murcia-Mascarós, S., Pérez-Sirvent, C., Roldán-García, C., Vanhaeren, M., Villaverde, V., Wood, R., & Zapata, J. (2010). Symbolic use of marine shells and mineral pigments by Iberian Neandertals. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 107(3), 1023–1028. <https://doi.org/10.1073/pnas.0914088107>

Zink, C. F., Tong, Y., Chen, Q., Bassett, D. S., Stein, J. L., & Meyer-Lindenberg, A. (2008). Know Your Place: Neural Processing of Social Hierarchy in Humans. *Neuron*, 58(2), 273–283. <https://doi.org/10.1016/j.neuron.2008.01.025>

CONTRIBUTIONS SCIENTIFIQUES

Publications dans des revues à comité de lecture

- En préparation : contribution à un article de revue collectif coordonné par A. Beaudet, T. Calvey et A. de Sousa. From Fossils to Mind.
- **Salagnon, M.**, Cremona, S., Joliot, M., d'Errico, F., Mellet, E. (2022). Neural Correlates of Perceiving and Interpreting Engraved Prehistoric Patterns as Human Productions: Effect of Archaeological Expertise. *PloS one*, 17(8), e0271732. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0271732>
- **Salagnon, M.** d'Errico, F. & Mellet, E. (2020). Neuroimaging and neuroarchaeology: a window on cognitive evolution. In A. de Beaune Sophie (Eds), Émergence et évolution de la cognition humaine, *Intellectica*, 73, (pp.67-92), DOI: n/a.
- Mellet, E., **Salagnon, M.**, Majkić, A., Cremona, S., Joliot, M., Jobard, G., Mazoyer, B., Tzourio Mazoyer, N., & d'Errico, F. (2019). Neuroimaging supports the representational nature of the earliest human engravings. *Royal Society Open Science*, 6(7), 190086. <https://doi.org/10.1098/rsos.190086>

Communications affichées

- **Salagnon, M.**, Cremona, S., d'Errico, F., & Mellet, E. (2022). Expertise During the Visual Analysis of Palaeolithic Abstract Engravings: an fMRI Study. *Institute of Neurodegenerative Diseases scientific day*, June 3, Bordeaux, France.
- **Salagnon, M.**, Cremona, S., d'Errico, F., & Mellet, E. (2021). Expertise During the Visual Analysis of Palaeolithic Abstract Engravings: an fMRI Study. *OHBM 2021*, June 21-25, Virtual Meeting (sanitary situation due to COVID-19).
- **Salagnon, M.**, Majkić, A., Cremona, S., Mazoyer, B., Joliot, M., Tzourio-Mazoyer, N., d'Errico, F., & Mellet, E. (2017). Neural network involved in the perception of abstract Palaeolithic engravings. *NeuroFrance 2017*, May 17-19, Bordeaux, France

Présentations orales

- **Salagnon, M.**, Cremona, S., Joliot, M., d'Errico, F., Mellet, E. (2021). Neural Correlates of Perceiving and Interpreting Engraved Prehistoric Patterns as Human Productions: Effect of Archaeological Expertise. *From Fossils to Mind Workshop*, Southern African Neuroscience Society, December 1, Online Workshop (sanitary situation due to COVID-19).

ANNEXE : INFORMATIONS SUR LES GRAVURES PALÉOLITHIQUES UTILISÉES DANS L'ÉTUDE 1

Site	Region	Material	No. of objects	Age (kyr BP)	Reference
Africa					
Blombos	South Africa	Ochre; Bone	18	100-75	d'Errico et al. 2001; Henshilwood et al. 2002, 2009
Diepkloof	South Africa	OES	7	65-55	Texier et al. 2010
Klasies River	South Africa	Ochre	1	100-85	d'Errico et al. 2012
Klein Kliphuis	South Africa	Ochre	1	80-50	Mackay and Welz 2008
Klipdrift Shelter	South Africa	OES	1	65-59	Henshilwood et al. 2014
Pinnacle Point	South Africa	Ochre	1	100	Watts 2010
Palmenhorst	Namibia	Stone	1	Undated	Henshilwood and d'Errico 2011
Sibudu Cave	South Africa	Ochre	3	77-58	Hodgskiss 2014
Europe					
Bacho Kiro	Bulgaria	Bone	1	>47	Marshack 1976, 1982

Bilzingsleben	Germany	Bone	2	412-320	Mania and Mania 1988
Ermitage	France	Bone	1	>31	Pradel and Pradel 1954; d'Errico 1998
Gorham`s Cave	Gibraltar	Bedrock	1	>39	Rodríguez-Vidal et al. 2014
Kiik-Koba	Crimea	Flint	1	35-37	Stepanchuk 2006, Majkić et al. 2018
Kozarnika	Bulgaria	Bone	1	900	Sirakov et al. 2010; Ivanova 2009; Guadelli and Guadelli 2004
Krapina	Croatia	Bone	1	130	Fruyer et al. 2006
La Ferrassie	France	Bone	1	65	Capitan and Peyrony 1912; Zilhao 2007
Mamontovaya Kurya	Russia	Tusk	1	36	Pavlov et al. 2001; Svendsen, Pavlov 2003
Pešturina	Serbia	Bone	1	95–64	Majkić et al. 2017
Temnata Dupka	Bulgaria	Stone slab	1	50	Cremades et al. 1995; Tsanova 2006
Middle East					
Qafzeh	Israel	Flint	1	100	Hovers et al. 1997
Quneitra	Israel	Flint	1	50	Goren-Inbar 1990; Marshack 1996; d'Errico et al. 2003
Asia					
Shuidonggou	China	Stone	1	30	Peng et al. 2012
Trinil	Indonesia	Shell	1	540-430	Joordens et al. 2015

Title: Emergence of symbolic thinking in humans: the neural bases of the perception of abstract paleolithic engravings and culturized faces using functional neuroimaging.

Abstract: Archaeological discoveries describing the first abstract Paleolithic engravings and the ornamentation of the body, through adornment objects and the use of pigments, suggest that the use of signs and/or symbols is not limited to *Homo sapiens* but could concern much older Hominins. From a neuroarchaeological perspective, our studies aim to infer the neural bases required for the appearance of these first behaviors demonstrating symbolic thought. We used functional Magnetic Resonance Imaging (fMRI), which allows us to record participants' brain activity when we presented them with stimuli from potentially symbolic cultural innovations. These were schematic versions and photographs of early Paleolithic engravings and then culturally ornamented faces with wooden beads and red paint strokes, inspired by prehistoric ornamentation.

The results of our first study show that the visual perception of the first abstract Paleolithic engravings mobilizes associative visual brain areas located in the anterior part of the occipitotemporal pathway. These areas, involved in the recognition and identification of visual percepts, indicate that early abstract Paleolithic engravings are perceived as stimuli to which meaning can be attributed. In this respect, this observation is compatible with the hypothesis that these first engravings could have constituted signs or even symbols.

In a second study, in order to mimic the familiarity effects of the engravings that our ancestors probably possessed, we compared the brain responses of archaeological experts and novice participants in a discrimination task of engravings intentionally produced by Hominins and marks resulting from natural processes. The results show an effect of familiarity with this type of material. Indeed, when archaeologists had to categorize the patterns, they mobilized more the ventral part of the lateral occipital cortex and the mediodorsal thalamus. These activations would reflect the fine perceptual analysis carried out in connection with long-term stored knowledge. On the other hand, the categorization of abstract patterns according to their human or natural origin revealed the involvement of subcortical structures such as the head of the caudate nucleus and the thalamus, and cortical regions such as the anterior insula, regardless of the participants' level of expertise. These regions belong to the salience network, which plays a role in detecting relevant elements of the environment to perform the task.

Finally, the third study shows that the attribution of social status from culturized faces mobilizes visual regions from the occipitotemporal pathway manifesting deep processing of visual information to the temporal pole, which has been suggested to play a role in associating the perception of faces with the identity of information about a person, regions involved in the detection of salient features of the environment and frontal regions belonging to the "social brain".

My thesis work suggests that in the Paleolithic and Stone Age, the neural bases were already functional to select relevant elements of the environment in order to recognize intentional productions of others, and then to be able to attach a meaning, probably culturally determined, this in the context of an increasingly complex social organization.

Keywords: Neuroimaging; Visual perception; Archaeology; Cognitive evolution; Culturalized body; Symbolic thinking.

Titre : Naissance de la pensée symbolique chez l'Homme : Étude des bases neurales de la perception des gravures paléolithiques abstraites et des visages culturalisés en neuroimagerie fonctionnelle.

Résumé : Les découvertes archéologiques décrivant les premières gravures paléolithiques abstraites et l'ornementation du corps, à travers les objets de parure et l'utilisation de pigments, suggèrent que l'utilisation de signes et/ou de symboles n'est pas circonscrite à *Homo sapiens* mais pourrait concerner des Hominines beaucoup plus anciens. Nous plaçant dans une perspective neuroarchéologique, nos études visent à inférer les bases neurales nécessaires à l'apparition de ces premiers comportements attestant d'une pensée symbolique. Nous avons utilisé l'Imagerie par Résonance Magnétique fonctionnelle (IRMf), qui permet d'enregistrer l'activité cérébrale de participants, lorsque nous leur présentons des stimuli issus d'innovations culturelles potentiellement symboliques. Il s'agissait de versions schématiques et de photographies des premières gravures paléolithiques, puis de visages culturellement ornements avec des perles en bois et des traits de peinture rouge, inspirés d'ornementations préhistoriques.

Les résultats de la première étude montrent que la perception visuelle des premières gravures paléolithiques abstraites mobilise des aires cérébrales visuelles associatives, situées dans la partie antérieure de la voie occipito-temporale. Ces régions, impliquées dans la reconnaissance et l'identification de percepts visuels, indiquent que les premières gravures paléolithiques abstraites sont perçues comme des stimuli auxquels on peut attribuer une signification. A cet égard, cette observation est compatible avec l'hypothèse proposant que ces premières gravures auraient pu constituer des signes voire des symboles.

Dans une deuxième étude, afin de mimer les effets de familiarité des gravures que nos ancêtres possédaient sans doute, nous avons comparé les réponses cérébrales d'experts archéologues et de participants novices dans une tâche de discrimination de gravures intentionnellement produites par des Hominines et de marques issues de processus naturels. Les résultats montrent un effet de familiarité avec ce type de matériel. En effet, lorsque des archéologues catégorisaient les motifs, ils mobilisaient davantage la partie ventrale du cortex occipital latéral, ainsi que le thalamus médiodorsal. Ces activations refléteraient l'analyse fine perceptive réalisée, en lien avec des connaissances stockées à long terme. Par ailleurs, la catégorisation des motifs abstraits en fonction de leur origine humaine ou naturelle a révélé l'engagement des structures sous-corticales comme la tête du noyau caudé et le thalamus, et de régions corticales dont l'insula antérieure et ce, quel que soit le niveau d'expertise des participants. Ces régions appartiennent au réseau de la saillance, qui joue un rôle dans la détection d'éléments pertinents de l'environnement pour effectuer la tâche.

Enfin, la troisième étude montre que l'attribution d'un statut social à partir de visages culturalisés mobilise des régions visuelles de la voie occipito-temporale, manifestant le traitement approfondi d'informations visuelles, jusqu'au pôle temporal dont il a été suggéré un rôle d'association entre la perception de visages et l'identité d'informations à propos d'une personne, des régions impliquées dans la détection d'éléments saillants de l'environnement et des régions frontales appartenant au « cerveau social ».

Le travail de ma thèse suggère qu'au Paléolithique et *Stone Age*, les bases neurales étaient déjà fonctionnelles pour sélectionner les éléments pertinents de l'environnement afin de reconnaître des productions intentionnelles d'autrui, puis d'être capable d'y attacher une signification, probablement culturellement déterminée, ceci dans le contexte d'une organisation sociale toujours plus complexe.

Mots clés : Neuroimagerie ; Perception visuelle ; Archéologie ; Évolution de la cognition ; Corps culturalisé ; Pensée symbolique.

Unité de recherche

[Institut des Maladies Neurodégénératives, CNRS UMR 5293,
146 rue Léo Saignat 33076 Bordeaux]