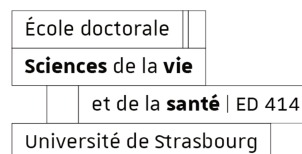




UNIVERSITÉ DE
STRASBOURG



ÉCOLE DOCTORALE DES SCIENCES DE LA VIE ET DE LA SANTÉ
Laboratoire de Neurosciences Cognitives et Adaptatives (UMR 7364)
Centre de Primatologie de l'Université de Strasbourg

THÈSE présentée par

Sarah SILVÈRE

soutenue le **16 octobre 2025**

pour obtenir le grade de
Docteur de l'Université de Strasbourg

Discipline (Spécialité) : Neurosciences

Bases cérébrales et cognitives de la tolérance sociale chez les macaques

THÈSE dirigée par :

Dr. BALLESTA Sébastien

Maître de conférences, HDR, Université de Strasbourg

RAPPORTEURS :

Dr. AMIEZ Céline

Directrice de recherche, CNRS, Université Lyon 1

Dr. WIRTH Sylvia

Directrice de recherche, CNRS, Institut des Sciences Cognitives Marc Jeannerod

AUTRES MEMBRES DU JURY / OTHER MEMBERS OF THE JURY :

Dr. MEGUERDITCHIAN Adrien

Chargé de recherche, Aix-Marseille Université

Pr. VEINANTE Pierre

Professeur, Université de Strasbourg

Avertissement au lecteur / Warning to the reader

Ce document est le fruit d'un long travail approuvé par le jury de soutenance et mis à disposition des membres de la communauté universitaire. Il est soumis à la propriété intellectuelle de l'auteur. Cela implique une obligation de citation et de référencement lors de l'utilisation de ce document. D'autre part, toute contrefaçon, plagiat, reproduction ou représentation illicite encourt une poursuite pénale.

This document is the result of a long process approved by the jury and made available to members of the university community. It is subject to the intellectual property rights of its author. This implies an obligation to quote and reference when using this document. Furthermore, any infringement, plagiarism, unlawful reproduction or representation will be prosecuted.

Code de la Propriété Intellectuelle

Article L122-4 : Toute représentation ou reproduction intégrale ou partielle faite sans le consentement de l'auteur ou de ses ayants droit ou ayants cause est illicite. Il en est de même pour la traduction, l'adaptation ou la transformation, l'arrangement ou la reproduction par un art ou un procédé quelconque.

Any representation or reproduction in whole or in part without the consent of the author or his successors in title or assigns is unlawful. The same applies to translation, adaptation or transformation, arrangement or reproduction by any art or process whatsoever.

Articles L335-1 à L335-9. : Dispositions pénales / Penal provisions.

Licence attribuée par l'auteur / Licence attributed by the author



“Change is not something that we should fear. Rather, it is something that we should welcome. For without change, nothing in this world would ever grow or blossom, and no one in this world would ever move forward to become the person they’re meant to be.”

— B.K.S. Iyengar

Remerciements

À toutes celles et ceux qui ont croisé ma route durant ces trois années, merci. Voici quelques mots pour vous adresser ma gratitude.

À celles et ceux qui ont encadré, accompagné et soutenu ce travail :

Aux membres du jury — Dr. Céline Amiez, Dr. Sylvia Wirth, Dr. Adrien Meguerditchian et Professeur Pierre Veinante — que je remercie pour le temps consacré à la lecture de ce travail et pour l'honneur de faire partie de ce jury.

À mon directeur de thèse, Sébastien Ballesta, pour avoir partagé avec moi ce projet ambitieux—des premiers protocoles *post-mortem* aux Tonkean jusqu'à l'IRM, nous avons parcouru du chemin ! Merci de m'avoir accordé ta confiance dès notre premier échange en 2021 avec Hélène. Merci aussi pour m'avoir permis de participer à autant de congrès et échanges scientifiques enrichissants. Enfin, je te suis reconnaissante pour ta compréhension au cours de cette dernière année, marquée par des événements personnels éprouvants. Pouvoir poursuivre sereinement ce travail sans que mes compétences soient remises en question a été une vraie force.

À Hélène Meunier, merci de m'avoir accordé cet entretien pour le stage, élément catalyseur de cette grande aventure.

À Charlotte Canteloup, merci pour ta présence bienveillante et nos discussions, à la croisée de la science et du quotidien, qui ont compté plus que tu ne l'imagines.

À Julien Lamy, merci pour ton aide, ton soutien, toutes ces IRM passées les vendredis. Assurément, sans toi, ce projet n'aurait pas pu se dérouler avec autant de calme et de maîtrise (même lors d'une fuite de liquide de refroidissement !).

À Marion Sourty, merci pour tes conseils et ton aide – notamment pour cette dernière ligne droite ! J'ai hâte de poursuivre les analyses de ce beau *dataset* avec toi.

À Chrystelle Po, avec qui j'ai commencé ce projet, pour m'avoir appris à faire les réglages de l'IRM 7T et tous tes bons conseils.

À Jérôme Sallet, pour ta bienveillance, ta relecture minutieuse du premier article de cette thèse et tes recommandations pour la publication.

À Rūta Vaicekauskaitė, parce qu'au-delà d'avoir rencontré une grande amie, je ne peux que te remercier pour toute ton aide avec le *training* des animaux. Un grand merci pour ton implication pour rendre le quotidien de nos petits singes (et leurs captures quand il y a besoin) meilleur et moins stressant pour eux.

À Pierrick Regnard, pour toutes ces IRM ensemble, ces trajets en dobro à parler de théâtre, de voyages et à refaire le monde (et merci pour tes réflexes de ninja en cas de situation de crise).

À Gaël Raimbault, je te remercie pour toute ton aide pour ces IRM. J'ai bien conscience que cela a été une grande charge pour ton quotidien et je t'en remercie. Sans toi, nous n'aurions pas pu espérer avoir tout le groupe des Tonkean. Même quand je doutais, tu as su me convaincre que nous aurions Bérénice et Yannick (et tu avais raison !).

À Lisa Morel, merci pour ton aide avec les rhésus qui fut un groupe si complexe à entraîner... c'est le moins que l'on puisse dire !

À Cécile Tuloup, merci pour ces quelques IRM passées ensemble (et pas des moindres puisque le souvenir de Yannick reste gravé).

À **Christelle Gandon, Cinzia Trapanese et tous les autres animaliers** qui ont participé d'un peu plus loin à mon projet, merci.

À **SILABE et tout le personnel**, pour leur accueil, les soins prodigués aux animaux, les coups de main logistiques, les échanges, et pour votre engagement quotidien.

À **Pascal Ancé**, merci pour ton accueil, ta bienveillance à mon égard, ces discussions cinéma, parcours de vie et tes encouragements à MT180.

À **Romain Goutagny et Charlie Wilson**, d'avoir été mes membres de CSI, pour leurs bons conseils au cours de cette thèse.

Je remercie la Région Grand Est pour le financement de ce travail de thèse, ainsi que pour le soutien apporté à la recherche scientifique.

À **mes ami.e.s de cette épopée** :

À **Aurore**, une grande amie — dont la rencontre s'est surtout ancrée une fois que nous étions toutes les deux au centre. Sans toi, ta maturité, ta générosité et toute ta sensibilité, cette dernière année n'aurait pas eu la même saveur. Tu as contribué à ce que je passe de l'autre côté d'événements compliqués. Tu es une scientifique hors pair, je te l'ai déjà dit et je sais que tu ne me crois pas, mais vraiment, tu es un exemple de résilience, de persévérance et de rigueur. La science, les animaux et tes ami.e.s ont de la chance de t'avoir.

À **Mathieu**, premier ami du centre. Merci de m'avoir donné cette "partie" neuro de ton sujet initial de thèse, de toutes ces discussions, de ton aide quand j'avais des problèmes Mac vs PC (une thèse peut être mise en péril rien que pour ça !..), et tout simplement de ton soutien.

À **Alice**, tu es la première avec qui j'ai interagi au centre, et je pense que ce souvenir de nous deux, en train de réfléchir à où l'on s'était déjà vues auparavant (l'école véto, Alfort — et dire que nous étions toutes les deux en chirurgie !). Merci pour ton amitié, Taylor Swift, MT180, ce footing à tes côtés dont je ne me suis toujours pas remise...

À **Mawa**, merci pour ta bonne humeur, ces conversations sérieuses mais aussi potins, et tout ton amour et ton soutien. Je suis tellement heureuse pour tous tes beaux projets qui t'apportent tant de bonheur (et je suis si contente que tu restes à Strasbourg !).

À **Kévin**, pour ces longues heures à observer les Tonkean, à échanger nos bonnes adresses de pâtisseries et restaurants entre deux comportements. Merci pour ton amitié, ton aide et de m'avoir permis de voir qu'il y a des chercheurs incroyables en devenir.

À **Marie**, tu le sais car je te le répète souvent : en cas de doute, je me demande toujours ce que tu ferais à ma place. Ton éthique de travail, ta générosité et ton implication ont été une belle source d'inspiration. Merci pour toute ton amitié et ces beaux moments partagés à Strasbourg.

To Michele, thank you for your friendship, all these great discussions, your help and support. Six months of internship were too short in my opinion :) but nevertheless, I am very lucky to have met such a great friend. You are a wonderful scientist, and I cannot wait to see all the beautiful things you will accomplish! We will manage to book a trip — in the south of France, in Rome, or somewhere else (with monkeys perhaps), I'm sure of that.

À **Natacha**, au milieu de toutes ces heures passées à observer les rhésus pendant nos stages de master, ce que je retiens avant tout, c'est notre amitié naissante, nos fous rires et nos courbatures à force de les suivre. Merci pour tous ces moments passés, ton soutien, ton engagement. Tu es une scientifique et une passionnée d'animaux incroyable — et une personne qui se donne les moyens d'atteindre ses rêves.

À **Théo**, cher voisin de bureau, où nous sentions presque intuitivement nos baisses de concentration respectives, ce qui menait à un petit *break* papotage bienvenu. Merci pour ta bonne humeur et ton soutien.

À **Ayrton**, cher autre voisin de bureau, merci pour ta bonne humeur, ton humour inégalable et tes encouragements !

À **Adam**, promis, nous retringerons avec ma boisson fétiche ;) Merci pour ta bonne humeur, ton amitié et ces conversations qui sont tombées au bon moment. Vraiment, merci.

À **Fanny et Fannie**, pour ces belles conversations. Fanny, merci de m'avoir fait découvrir le théâtre d'improvisation (que je n'ai plus quitté). Fannie, pour ta sensibilité et nos échanges toujours réconfortants. Vous êtes formidables.

À **Clément**, pour ces randos, ces parties endiablées de Time Bomb (où personne ne savait si tu bluffais ou non), et ta bonne humeur.

À **Pauline**, ton passage au centre a été trop bref, mais nos conversations dans le bus m'ont vraiment aidée. Merci.

À **Bérengère** – quelle chance ce NeuroFrance à Lyon ! Un même TGV, une discussion, et une amitié qui s'est tissée naturellement. Ces moments de vie de thèse partagés avec toi me sont précieux. MT180 ensemble restera inoubliable, tout comme nos balades à refaire nos vies, nos thèses, à parler chevaux, chats... et un peu de singes aussi :) . Merci.

À **Clémence**, de ta visite avec Jérôme quand je n'étais encore qu'en stage au centre à NeuroFrance Lyon puis à Montpellier : notre amitié était et est une évidence. Merci pour ton énergie, ta générosité et ton soutien. C'est bientôt ton tour de clore l'aventure thèse, et j'ai hâte de te voir t'épanouir dans les projets à venir. Tu peux compter sur moi pour être à tes côtés.

À **Coline et Cécile**, l'aventure américaine à Chicago ! La SfN avec vous n'en aura été que plus belle. On en aura testé des restos, exploré des coins magnifiques, et un peu galéré aussi à se retrouver dans le hangar des posters... Merci pour votre amitié et ces souvenirs partagés.

À **mes ami.e.s de MT180**, et plus particulièrement Jaison, Paul, Léa et Charlotte. Cette aventure m'aura permis de vous rencontrer, et j'en suis profondément reconnaissante. Vos partages, vos encouragements et nos moments ensemble ont été une vraie source d'élan.

À mes ami.e.s du mentorat et surtout à **Cécilia Ménard-Moyon**, pour tous ces moments partagés, tes conseils sur la thèse, l'après-thèse, l'équilibre vie pro-vie perso, et ta façon si rassurante d'aborder les choses.

À **mes ami.e.s de l'impro**, vous retrouver chaque mardi soir pour rire, improviser et simplement être là m'a offert un vrai espace de légèreté et de décompression.

À **mes stagiaires**, que j'ai eu la chance d'encadrer au fil de ce projet. J'ai beaucoup appris à vos côtés et je suis heureuse d'avoir partagé avec vous un bout de cette aventure. Merci à **Aurélie, Annaïs, Émilie et Léa** pour leur contribution.

À mes amies vétos :

Angélique, Estelle, Camille — notre quatuor du (dés)espoir. Nous venions tant bien que mal de nous remettre de ces périodes intenses de gardes, de cas cliniques (et cette fameuse diapo “ddx fièvre” de 50 slides !), de nos thèses véto, de ces visios COVID improbables, de nos rires, nos râleries, nos remises en question... Ces moments, parfois chaotiques, sont fondateurs pour moi. Et notre amitié, née dans ce tumulte, est précieuse entre toutes. Quand je vous ai annoncé que je poursuivais l'aventure thèse, rien ne vous a étonnées — et vous n' imaginez pas combien cette absence de surprise m'a donné de l'élan et de la force.

À **Angélique**, que dire, à part merci ma coupine. Tu as tout traversé avec moi, au quotidien. Nos conversations, nos réflexions profondes ou complètement absurdes sont devenues des points d'ancrage. Tu as tout vécu de cette thèse en même temps que moi, dans l'ombre et la lumière. Ton amitié est l'un des grands piliers de mes choix de vie. Merci pour ton écoute, ta lucidité, ta force et ton soutien indéfectible. Je suis si heureuse que nos chemins de vie se soient rapprochés — vive l'Alsace et les randonnées ensemble (même quand ça grimpe un peu trop) !

À **Estelle**, tu n'as pas idée à quel point nos conversations m'apaisent. Même lorsqu'on râle à tour de rôle sur nos vies, elles me ramènent à moi-même. Tu fais partie de ces personnes-racines avec qui on se sent comprise sans avoir à tout expliquer. J'espère que nos retrouvailles dans le Sud seront plus régulières, car te voir fait du bien, tout simplement.

À **Camille**, voir ton projet de clinique grandir et s'épanouir a été une source d'inspiration. Nous ne parlons pas souvent, mais chacune de nos retrouvailles me touche en plein cœur.

À **Marie-Hélène**, pour ton amitié et ton soutien, cela me touche tellement de pouvoir partager ce moment avec toi.

À mes ami.e.s de longue date :

À **Anastasia**, que dire de ces premiers instants d'amitié en cours de physique en 3ème. Tu auras vu tout mon parcours et toujours été là pour m'encourager. Malgré la distance, je suis fière que l'on arrive coûte que coûte à toujours se retrouver pour des échanges de belle complicité.

À **Antoine**, des vocaux de 18 minutes aux longues conversations à Paris — merci pour ton amitié inébranlable depuis 15 ans.

À ma famille :

À **mon père**, parti en novembre dernier. Tu n'as pas connu la fin de cette aventure, et j'aurais aimé que tu sois là pour la voir se terminer.

À **Daddy**, mon grand-père, je sais que tu aurais été si fier.

Et surtout à ma Maman, pour ton soutien sans faille, ta force de guerrière, ton amour sans détour. Tu m'as toujours encouragée, depuis le tout début : au bac, en prépa, pendant mes études vétérinaires, et à chaque étape du chemin. Quand je doutais de ma capacité à y arriver, toi, tu étais certaine que je le ferais. Sans toi, cette année 2024-2025 n'aurait jamais pu me permettre d'achever ce travail. Merci pour tout, profondément.

À mes amis canin, félin et primates :

Aux animaux de ma vie : Vince, Mellow et Oliver—mes compagnons à quatre pattes. Je les aurais bien embêtés avec mes tocodes véto... mais ils ont tout vécu avec moi et ont tout compris (même ma thèse).

Aux singes — avec des petits préférés (et une liste qui ne fait que s'allonger) : Yvan, Jazz (mes mascottes de MT180, ce sont eux les gagnants), Kenya, Yannick, Rambo, Kenobi, Gabie, Samaël. Pour tout ce qu'ils m'ont appris. J'espère leur avoir fait honneur.

Enfin, une mention au **yoga** — ma pratique a évolué en même temps que cette thèse, traçant un chemin d'alignement intérieur et de confiance.

Table des matières

<i>Table des matières</i>	11
<i>Liste des figures</i>	17
<i>Liste des tableaux</i>	19
<i>Liste des abréviations</i>	20
<i>Avant-Propos</i>	21
<i>Chapitre 1 : Introduction générale</i>	23
Introduction	23
1. Cadre historique	23
1.1. Des naturalistes à l'éthologie : émergence d'une science du comportement	23
1.2. De l'éthologie à la primatologie : vers une psychologie comparée naturaliste	27
1.3. L'avènement des neurosciences appliquées à la primatologie	29
2. L'organisation sociale des macaques	33
2.1. Le genre <i>Macaca</i>	33
2.2. La vie sociale des macaques	34
2.3. Notion de tolérance sociale	37
3. Rappels anatomiques et fonctionnels du cerveau	44
3.1. Anatomie du cerveau	44
3.2. Connectivité cérébrale	46
4. Le cerveau social	48
4.1. Bases neurales du cerveau social	48
4.2. État de l'art des neurosciences sociales chez le macaque	50
5. Description de l'amygdale chez le macaque	52
5.1. Anatomie générale de l'amygdale chez les primates	52
5.2. Organisation cytoarchitectonique chez le macaque	54
5.3. Connectivité fonctionnelle et structurale	54
5.4. Fonctions principales de l'amygdale chez le macaque	55
5.5. Perspectives comparatives intraspécifiques et interspécifiques	56
5.6. Perspectives évolutives et expérimentales	57
6. Objectifs et plan de la thèse	58
<i>Chapitre 2 : Tolérance sociale chez les macaques : vers un modèle neurocognitif (comportement–cognition–cerveau)</i>	59

1.	Taux de réconciliation	60
2.	Complexité du système de communication.....	62
3.	Développement des coalitions entre mâles adultes	63
4.	Développement des comportements coopératifs.....	64
5.	Intensité de l'agression.....	65
6.	Degré de confiance dans le jeu social	66
7.	Partage des ressources et tolérance alimentaire	68
8.	Népotisme (biais en faveur des individus parentés).....	69
9.	Degré d'asymétrie de dominance	70
10.	Développement de signaux de soumission formelle	71
11.	Règles d'héritage du rang chez les femelles.....	73
12.	Taux de contact affiliatif.....	74
13.	Taux de contre-agression.....	75
14.	Taux d'interférence des immatures dans les copulations	77
15.	Degré de protection maternelle.....	78
16.	Développement du comportement de l'allomaternage.....	79
17.	Retard de dispersion des mâles.....	80
18.	Centralité des mâles dominants dans le réseau social	81

Chapitre 3 : Étude des corrélats neuroanatomiques sous-corticaux de la tolérance sociale chez les macaques..... 85

Introduction.....	85
1. Théorie IRM.....	85
1.1. Histoire de l'IRM.....	85
1.2. Propriétés de l'IRM	89

Article 1 : Neuroanatomical foundations of social tolerance across macaque species91

Chapitre 4 : Organisation sulcale du cortex frontal médian chez les macaques : une approche comparative selon les grades de tolérance sociale..... 131

Article 2 : Comparative sulcal organization of the medial frontal cortex across macaque species differing in social tolerance 132

Introduction.....	133
Cortical morphology as a window into social brain evolution	133
A conserved but differentiated sulcal organization across primates.....	134
The <i>Macaca</i> genus: a natural model for social style diversity.....	134
Hypothesis: a more differentiated sulcal organization in tolerant species.....	135
Aim of the study	135
Material and Methods	136
<i>Post-mortem</i> samples	136

MRI acquisition processing.....	137
Sulcal identification in the medial frontal cortex	137
Anatomical landmarks	138
Morphometric measurements.....	138
Results.....	139
Variability in sulcal presence across species	139
Quantitative variability in sulcal length.....	140
Secondary modulators: sex, age, and hemisphere.....	142
Discussion	142
Presence of sulci.....	142
Age-related changes	143
The role of the ventral paracingulate sulcus in social cognition.....	144
Conclusion	145
Supplementary	147
<i>Chapitre 5 : Étude IRMf au repos des différences de connectivité selon les grades de tolérance sociale chez les macaques.....</i>	149
Article 3 : Resting-state fMRI correlates of functional connectivity variation across social tolerance grades in macaques	150
Introduction.....	150
General background: the social brain and functional connectivity.....	150
Social tolerance and brain connectivity: a comparative approach	151
Limitations of previous approaches and contributions of the present study.....	152
Objectives and Hypotheses	152
Material and Methods	154
Animals	154
MRI data acquisition	155
MRI Data Preprocessing	156
Independent Component Analysis (ICA) for Network Extraction	157
Behavioural data collection.....	157
Results.....	158
Hierarchy and social networks.....	158
Results — ICA	161
Discussion	164
Conclusion	167
<i>Chapitre 6 : Revue de la littérature sur la notion de confiance chez les primates</i>	169
Article 4 : Investigating Trust in Non-Human Primates: Insights from Comparative Social Cognition	170
<i>Chapitre 7 : Discussion générale.....</i>	191

Discussion générale.....	191
1. Synthèse des résultats : vers un modèle intégré de la tolérance sociale.....	191
2. Le cerveau social des macaques : au-delà de l'amygdale	194
3. Apports de l'approche comparative interspécifique.....	199
4. Enjeux méthodologiques et perspectives	201
5. Perspectives écologiques et évolutives de la cognition sociale.....	203
Conclusion & Perspectives.....	205
<i>Bibliographie</i>	209
<i>Annexes</i>.....	253
Annexe 1 : Tableau des critères éthologiques de la tolérance sociale (d'après Thierry, 2021)	
.....	253
Annexe 2 : <i>Post-mortem</i> brain valorization–dissection protocol and optimization of MRI	
acquisitions.	255
1. Abstract	255
2. Introduction	256
3. MRI in neuroscience	256
4. MRI technique.....	256
5. MRI vs gold standard methods.....	257
6. Comparative neuroscience & NHP	258
7. <i>Post-mortem</i> MRI.....	259
8. Uniformizing methods: brain extraction and treatment is key in MRI images acquisition.	260
9. Overview of the <i>post-mortem</i> brain fixation in neuroscience research.....	261
9.1. Purpose of <i>post-mortem</i> brain fixation	261
9.2. Advantages of <i>post-mortem</i> brain fixation	262
9.3. Challenges of <i>post-mortem</i> brain fixation	262
10. Materials and method	264
10.1. Materials and equipment.....	264
10.2. Brain extraction sequence.....	267
MRI acquisitions	271
11. Results and applications of the technique.....	272
11.1. Anticipated results	272
11.2. Validation of the <i>post-mortem</i> brain fixation	274
11.3. Other types of artefacts	274
12. Discussion.....	275
13. Conclusion.....	277
Annexe 3 : Programme d'habituation des animaux (macaques rhésus et macaques de	
Tonkean) à la capture pour les IRMf.....	279

1.	Habitude des macaques rhésus (<i>Macaca mulatta</i>)	279
1.1.	Contexte et enjeux	279
1.2.	Objectifs et méthodologie.....	280
1.3.	Étapes du protocole.....	281
1.4.	Résultats et limites	281
1.5.	Influence des dynamiques sociales sur l'habitude.....	282
2.	Habitude des macaques de Tonkean (<i>Macaca tonkeana</i>).....	282
3.	Discussion et perspectives d'amélioration	284

Liste des figures

Figure 1: Illustration d'un comportement de lipsmacking chez des macaques de Tonkean (<i>Macaca tonkeana</i>).	34
Figure 2: Comportements de toilettage (grooming) chez deux espèces de macaques.	37
Figure 3: Représentation des grades de tolérance sociale chez différentes espèces de macaques.	39
Figure 4: Arbre phylogénétique du genre <i>Macaca</i> représentant 28 espèces, construit à partir de la base TimeTree (Kumar S et al., 2022).	41
Figure 5 Schéma conceptuel de la tolérance sociale structurelle (SST) et de la tolérance sociale comportementale (BST).	42
Figure 6: Anatomie macroscopique du cerveau humain représentée selon quatre vues principales : (A) vue dorsale, (B) vue ventrale, (C) vue latérale, (D) vue médiane.	44
Figure 7: Comparaison entre un cerveau de macaque (<i>M. mulatta</i>) et un cerveau humain en termes de masse et de nombre total de neurones.	46
Figure 8 : Localisation anatomique et subdivisions de l'amygdale chez le macaque rhésus.	53
Figure 9 : Séquence comportementale entre un juvénile et une femelle adulte de macaque de Tonkean (<i>M. tonkeana</i>), illustrant une interaction post-conflictuelle., (d'après (L'Univers social des macaques, 1990)).	61
Figure 10 : Exemple de coalition chez les macaques de Barbarie (<i>M. sylvanus</i>), grade 3 de tolérance sociale.	63
Figure 11 : Séquence de jeu social entre jeunes macaques de Tonkean (<i>M. tonkeana</i>).	67
Figure 12: Silent bared-teeth chez deux espèces de macaques à style social tolérant.	72
Figure 13 : Comportements d'allomaternage chez deux espèces de macaques.	79
Figure 14: Premières images produites par trois grandes techniques d'imagerie médicale, marquant des avancées majeures dans la visualisation du corps humain.	86
Figure 15: Première démonstration expérimentale du contraste BOLD (Blood Oxygen Level Dependent) par IRM fonctionnelle chez le rat.	88
Figure 16 : Proportion of sulcus presence across macaque species differing in social grade.	140
Figure 17: Corrected sulcus length as a function of social grade.	141
Figure 18 : Corrected sulcus length as a function of sex. Violin plots show sulcal lengths (mm) across males (2) and females (1) for each sulcus. While most sulci showed no reliable sex effect, the central sulcus (CTS) was significantly longer in males.	148
Figure 19 : Corrected sulcus length as a function of age. Scatterplots show sulcal length (mm) against age (years) for each sulcus, with generalized linear fits. Only the anterior ventral paracingulate sulcus (VPCGS-A) displayed a trend toward reduced length with increasing age.	148
Figure 20: 3D rendering of anatomical MRI data.	156
Figure 21: Social grooming network of rhesus macaques based on face-to-face grooming proximity.	160
Figure 22: Social grooming network of Tonkean macaques based on face-to-face grooming proximity.	161
Figure 23: Group ICA (MO = 15) in the two macaque groups (rhesus and Tonkean): spatial maps of the fifteen resting-state components.	163
Figure 24: Panels showing the sequence of dissection steps.	270
Figure 25: Set of photographs of the preparation of the fixed brain for MRI acquisitions.	271

<i>Figure 26: Anatomical MRI sequences and representative artifacts in the macaque brain.....</i>	<i>273</i>
<i>Figure 27: Anatomical MRI sequence showing fixation-related artifacts in the macaque brain.</i>	<i>274</i>
<i>Figure 28: Representative schematic examples of artefacts observed in post-mortem anatomical MRI acquisitions.</i>	<i>275</i>
<i>Figure 29: Espaces d'habitation des macaques rhésus au sein de l'installation expérimentale.....</i>	<i>280</i>
<i>Figure 30 : Volières d'hébergement des macaques de Tonkean (M. tonkeana) au Centre de Primatologie.</i>	<i>283</i>

Figures supplémentaires

<i>Figure S1: Total brain volume across macaque species categorized by social grade.....</i>	<i>120</i>
<i>Figure S2: Sequence of dissection steps and MRI acquisition.....</i>	<i>126</i>
<i>Figure S3: Set of photographs of the preparation of the fixed brain for MRI acquisitions.</i>	<i>127</i>
<i>Figure S4: Schematic comparison of vertical sulci locations in the dorsal medial frontal cortex (MFC) across four primate species.....</i>	<i>147</i>

Liste des tableaux

<i>Table 1: Cognitive and neuroanatomical categorization of behavioral traits associated with macaque social tolerance</i>	<i>98</i>
<i>Table 2: Necessary materials – name and description.....</i>	<i>265</i>
<i>Table 3: Summary table of MRI features and post-mortem brain preparation protocol.....</i>	<i>273</i>

Tableaux supplémentaires

<i>Table S1: Species and data collection centers in the dataset.....</i>	<i>121</i>
<i>Table S2: Necessary materials for NHP brain extraction– name and description.</i>	<i>122</i>
<i>Table S3: Information relating to the acquisition of anatomical MRI images and the procedures for fixing and preserving post-mortem samples according to the different centers.....</i>	<i>129</i>

Liste des abréviations

BLA : Amygdale Basolatérale

DMN : Default Mode Network

IRM (f) : Imagerie par Résonnance Magnétique (fonctionnelle)

PNH : Primate(s) non-humain(s)

SARM : Subcortical Atlas of the Rhesus Monkey

Avant-Propos

Observer, comprendre, relier.

Trois verbes simples, mais qui résument l'élan qui m'a conduite vers la recherche, puis vers ce travail de thèse. Trois verbes qui, depuis l'enfance, se sont exercés au contact du monde animal. Ce sont les animaux, avant tout, qui ont nourri ma curiosité, structuré mes choix d'études et orienté mes engagements.

Formée initialement à la médecine vétérinaire, j'ai appris à appréhender les individus dans leur intégrité biologique, à interpréter les signes cliniques et à raisonner en termes de causalité fonctionnelle. Cette expérience m'a cependant rapidement confrontée à une limite : les comportements observés chez les animaux ne pouvaient pas toujours se réduire à une explication physiologique ou pathologique. Pourquoi un même signe comportemental se manifestait-il différemment selon le contexte, l'histoire individuelle ou l'identité des partenaires impliqués ? Quels déterminants écologiques, sociaux ou cognitifs façonnent l'organisation des interactions sociales ? Et de quelle manière ces dynamiques relationnelles s'inscrivent-elles dans des trajectoires évolutives plus larges ?

Ces interrogations m'ont menée vers les primates, et plus spécifiquement vers les macaques. Leur diversité sociale — allant de despote à plus tolérante — constitue un modèle comparatif particulièrement fécond pour étudier les liens entre organisation sociale et architecture cérébrale. Pourquoi certaines espèces tolèrent-elles davantage la proximité ou la coopération ? Ces différences sont-elles associées à des signatures neuroanatomiques spécifiques ?

Ce travail s'inscrit dans une perspective comparative, à l'interface de l'éthologie, des neurosciences et de la biologie évolutive. Il s'efforce de mobiliser des outils et des concepts issus de champs disciplinaires complémentaires, dans le but de mieux comprendre les fondements cérébraux des interactions sociales chez les macaques. Ce manuscrit est le résultat d'un cheminement à la fois scientifique et personnel. Il témoigne d'un intérêt constant pour la complexité des comportements animaux, et d'un attachement durable à une approche intégrative du vivant, visant à appréhender la diversité des organisations sociales, les mécanismes neurobiologiques qui les sous-tendent, ainsi que les processus évolutifs qui en ont permis l'émergence. J'espère que la lecture de ce manuscrit vous offrira une part de la curiosité et du plaisir qui m'ont accompagnée tout au long de ce travail, tant dans la recherche que dans l'écriture.

Chapitre 1 : Introduction générale

Introduction

Afin de mieux comprendre les enjeux contemporains de l'étude du comportement social chez les primates, il est essentiel de revenir sur les fondements historiques qui ont façonné les approches actuelles. Ainsi, nous retracerons dans un premier temps l'évolution des cadres théoriques et méthodologiques qui ont permis l'émergence d'une science du comportement animal : des origines de la méthode scientifique aux grands courants du XX^e siècle, de la formalisation de l'éthologie à la naissance de la primatologie. Nous montrerons ensuite comment les neurosciences se sont progressivement intégrées à ces approches, en particulier dans l'étude des primates non humains (PNH), jusqu'à devenir un outil central pour explorer les bases biologiques de la cognition sociale.

1. Cadre historique

Notre projet de recherche s'inscrit dans une discipline émergente, à la croisée de trois champs scientifiques : l'éthologie, la cognition sociale et les neurosciences. Pour en saisir pleinement la portée, il est pertinent de revenir sur les fondements historiques qui ont progressivement façonné cette approche intégrative du comportement animal.

1.1. Des naturalistes à l'éthologie : émergence d'une science du comportement

C'est au XVII^e siècle, dans un contexte de bouleversement des savoirs et de censure scientifique (notamment la condamnation de Galilée en 1633), que René Descartes publie en 1637 son Discours de la méthode (Descartes, 1902; Heilbron, 2012). Ce texte marque un tournant épistémologique : Descartes y expose une logique rigoureuse de construction du savoir, articulée autour de quatre principes méthodologiques dont l'influence perdure encore aujourd'hui. L'idée maîtresse est que la méthode doit précéder la découverte, instaurant une forme de rationalité nouvelle au cœur de la démarche scientifique.

« [...] au lieu de ce grand nombre de préceptes dont la logique est composée, je crus que j'aurois assez des quatre suivants [...] :
Le premier, de ne recevoir jamais aucune chose pour vraie que je ne la connusse évidemment être telle [...].
Le second, de diviser chacune des difficultés [...] en autant de parcelles qu'il se pourroit.
Le troisième, de conduire par ordre mes pensées, en commençant par les objets les plus simples [...].
Et le dernier, de faire partout des dénombrements si entiers [...] que je fusse assuré de ne rien omettre. »
— Descartes, Discours de la méthode, 1637/1902

Cette rationalisation progressive des savoirs s'accompagne d'un renouveau dans l'observation et notamment dans celle du vivant. Délaissant les interprétations mystiques, de nombreux naturalistes du XVII^e siècle (Drickamer, 2009) – tels que John Ray, Maria Sibylla Merian ou Jan Swammerdam – s'engagent dans une description minutieuse des comportements animaux (Arber, 1943; Cobb, 2002; Egerton, 2008). Parallèlement, les progrès techniques comme le microscope et son utilisation scientifique par Antoni van Leeuwenhoek (Robertson, 2015) ou les travaux sur la circulation sanguine de William Harvey (Harvey, 1628) élargissent les perspectives d'étude du vivant dans toutes ses dimensions.

Ce foisonnement scientifique aboutit à la naissance de sociétés savantes et de premières revues, d'abord sous forme de bulletins courts, qui évolueront vers des publications spécialisées au XIX^e siècle (Drickamer, 2009). Il faut attendre le début du XX^e siècle pour qu'apparaisse une première tentative de revue dédiée au comportement animal avec le *Journal of Animal Behavior*, fondé par Robert Yerkes mais publié seulement entre 1911 et 1917 (Burkhardt Jr., 1987).

Au XVIII^e siècle, les ménageries royales et les premiers jardins zoologiques européens (comme celui du Jardin des Plantes à Paris, ouvert au public en 1793) permettent une observation prolongée des animaux en captivité (Baratay and Hardouin-Fugier, 1998). Des figures telles que Carl von Linné et Georges-Louis Leclerc, comte de Buffon, proposent des classifications systématiques du vivant et des descriptions riches de comportements animaux, jetant les bases de l'histoire naturelle moderne (Corsi, 1988; Koerner, 1999). Jean-Baptiste Lamarck introduit quant à lui une idée nouvelle : la transmission héréditaire de caractères acquis, une hypothèse qui influencera durablement la pensée évolutionniste, jusqu'au milieu du XIX^e siècle, lorsque

Charles Darwin et Alfred Russel Wallace co-présentent en 1858 la théorie de la sélection naturelle à la Linnean Society (Burkhardt, 1977; Darwin and Wallace, 1858).

C'est également à cette époque que Charles-Georges Le Roy, garde-chasse à Versailles et proche des Encyclopédistes, propose ce qui peut être considéré comme l'une des premières formes d'éthogrammes. Par une observation attentive et systématique des comportements animaux, il adopte une perspective non mécaniste, s'écartant ainsi des conceptions cartésiennes qui réduisaient les animaux à de simples automates dénués de sensibilité (Baratay, 2003; Leroy, 1768). Ses écrits, empreints d'empirisme, ouvrent déjà la voie à une réflexion sur les relations complexes entre l'inné et l'acquis dans le comportement animal, anticipant des débats qui resteront centraux dans l'éthologie moderne (Boakes, 1984).

C'est à la fin du XVIII^e et du début du XIX^e qu'un débat fondamental marque un tournant dans l'étude de l'évolution des espèces : l'opposition entre Georges Cuvier, partisan du fixisme, et Étienne Geoffroy Saint-Hilaire, défenseur d'un certain transformisme. Cette divergence culmine lors de la célèbre confrontation publique de février à mars 1830 à l'Académie des Sciences de Paris (Drickamer, 2009), au cours de laquelle les deux naturalistes débattent vigoureusement de l'unité du plan d'organisation des êtres vivants et de la possibilité d'une transformation des espèces (Corsi, 2001; Cuvier, 1817). Cette controverse, tout autant scientifique que philosophique, reflète les tensions épistémologiques de l'époque sur la stabilité ou la variabilité des formes vivantes, préfigurant les bouleversements théoriques du darwinisme.

Ainsi, au XIX^e siècle, la publication de *L'Origine des espèces* par Charles Darwin (Darwin, 1859) révolutionne l'étude du comportement animal. Elle est complétée par les travaux de Douglas Spalding, qui étudie l'instinct chez les jeunes oiseaux, posant les bases de la notion d'empreinte (Nature, 1877).

C. Lloyd Morgan formule, selon une approche comparative, le canon suivant : "In no case may we interpret an action as the outcome of the exercise of a higher psychical faculty, if it can be interpreted as the outcome of the exercise of one which stands lower in the psychological scale" (Morgan, 1894). Historiquement, ce principe a surtout servi de pierre angulaire au behaviorisme, en privilégiant des explications parcimonieuses fondées sur des mécanismes d'apprentissage simples (Boakes, 1984). L'éthologie moderne, tout en restant parcimonieuse, s'en distingue en intégrant explicitement les causes proximales et ultimes dans un cadre

évolutionniste, tel que systématisé par les quatre questions (Tinbergen, 1963). Morgan soulignera d'ailleurs que la parcimonie n'implique pas de refuser des processus plus élaborés lorsque les données l'exigent (Morgan, 1903). Ainsi, le canon de Morgan a contribué à structurer une base comparative rigoureuse, mais son statut et son usage diffèrent selon les traditions (Shettleworth, 2010).

Parallèlement, Jakob von Uexküll introduit à la même période le concept d'*Umwelt*, soulignant que chaque espèce perçoit son environnement à partir de ses propres filtres sensoriels et cognitifs. Cela invite à une posture d'étude centrée sur la perspective de l'animal lui-même.

À la charnière du XIXe et du XXe siècle, l'étude scientifique du comportement animal s'est structurée autour de trois grandes traditions (Bolhuis and Giraldeau, 2005; Greenberg, 2012):

1. L'**observation naturaliste européenne**, centrée sur l'étude des comportements instinctifs en milieu naturel, qui donnera naissance à l'**éthologie moderne** avec des figures comme Konrad Lorenz et Nikolaas Tinbergen (Lorenz, 1950; Tinbergen, 1963).
2. La **psychologie comparée nord-américaine**, axée sur l'expérimentation en laboratoire pour étudier les processus d'apprentissage et de conditionnement, préfigurant puis structurant le *behaviorisme*, s'appuyant notamment sur le **conditionnement classique** décrit par Ivan Pavlov (travaux réalisés en Russie) et poursuivi par des chercheurs tels qu'Edward Thorndike, John B. Watson et B.F. Skinner (Pavlov, 1927; Skinner, 1938; Thorndike, 1898; Watson, 1913).
3. L'**approche physiologique**, développée en France, en Allemagne et en Russie, qui relie le comportement à ses **mécanismes neurophysiologiques et endocriniens** ; les notions de **milieu intérieur**, de **réflexe** et d'**intégration nerveuse** en constituent des jalons majeurs (Bernard, 1865; Sechenov and Belsky, 1863; Sherrington, 1906).

Les trois courants, issus de contextes intellectuels distincts, sont aux fondements de l'étude et de notre compréhension du comportement animal (Bolhuis and Giraldeau, 2005). En Europe, l'éthologie s'affirme progressivement comme cadre théorique majeur, tandis qu'en Amérique du Nord, la psychologie comparée et le behaviorisme occupent le premier plan (Boakes, 1984; Drickamer, 2009; Tinbergen, 1963). La primatologie se développe en parallèle, à l'interface de ces traditions, en s'appuyant à la fois sur l'observation naturaliste et les approches expérimentales (Morell, 1996; Strier, 2011a).

1.2. De l'éthologie à la primatologie : vers une psychologie comparée naturaliste

Au XX^e siècle, l'éthologie européenne s'institutionnalise grâce aux travaux d'Oskar Heinroth, Konrad Lorenz, Niko Tinbergen, Karl von Frisch et Gerard Baerends. En 1963, Tinbergen structure l'analyse comportementale en quatre questions fondamentales : les causes immédiates (mécanismes proximaux), le développement (ontogenèse), la fonction adaptative et l'évolution phylogénétique (Tinbergen, 1963).

1. **Les causes immédiates (mécanismes proximaux)** : quels sont les stimuli internes ou externes qui déclenchent le comportement, et par quels mécanismes physiologiques ou neurologiques s'expriment-ils ?
2. **Le développement (ontogenèse)** : comment le comportement se développe-t-il au cours de la vie de l'individu, en interaction avec ses gènes, son environnement et son apprentissage ?
3. **La fonction adaptative (valeur de survie)** : en quoi ce comportement augmente-t-il les chances de survie ou de reproduction de l'individu dans un contexte donné ?
4. **L'évolution phylogénétique (histoire évolutive)** : comment ce comportement a-t-il évolué au fil des générations, et quelles formes apparentées observe-t-on chez des espèces proches ?

Ces quatre niveaux d'analyse sont encore aujourd'hui mobilisés dans les recherches en psychologie comparative, éthologie moderne et neurosciences du comportement.

En Amérique du Nord, le *behaviorisme* domine la psychologie animale avec des figures telles qu'Edward Thorndike, B.F. Skinner et John B. Watson, centrants l'approche sur l'apprentissage, les renforcements et les comportements observables (Drickamer, 2009). Robert Yerkes joue un rôle pivot en reliant ces travaux aux primates, notamment par la création du Yale Laboratories of Primate Biology en 1930, qui devient un centre majeur pour l'étude du comportement des primates (Yerkes, 1925).

Par ailleurs, en zoologie comportementale, Warder Clyde Allee introduit des notions clés sur la coopération, la communication et la reproduction, mettant en évidence l'importance des interactions sociales chez les animaux (Allee, 1951). Gladwyn Kingsley Noble, quant à lui, contribue à la compréhension des comportements reproductifs et de communication chez les

amphibiens, en intégrant des approches expérimentales en endocrinologie et neurologie (Noble, 1931).

La primatologie s'est structurée à l'intersection de l'anthropologie et de la zoologie, s'inscrivant dans une perspective évolutionniste initiée par Charles Darwin. Dans *The Descent of Man* (1871), Darwin propose que l'humain partage un ancêtre commun avec les grands singes, ouvrant ainsi la voie à une approche comparative entre espèces (Darwin, 1871). Au XX^e siècle, le paléoanthropologue Louis Leakey joue un rôle déterminant dans la formalisation de la primatologie de terrain (Drickamer, 2009). Convaincu que l'étude des grands singes dans leur habitat naturel pouvait éclairer l'évolution humaine, il soutient les recherches pionnières de Jane Goodall sur les chimpanzés (*Pan troglodytes*), de Dian Fossey sur les gorilles (*Gorilla beringei beringei*), et de Biruté Galdikas sur les orangs-outans (*Pongo pygmaeus*) (Morell, 1996).

Les travaux de Goodall, menés au Gombe Stream National Park dès 1960, ont profondément transformé la compréhension du comportement des chimpanzés tels que l'utilisation d'outils (Goodall, 1964), des formes de coopération, d'agression structurée, et la complexité des liens sociaux, fondés sur la filiation et les alliances (Goodall, 1986). De son côté, Fossey a documenté la richesse du répertoire vocal des gorilles (Fossey, 1972) ou encore leur organisation spatiale sur leur territoire (Fossey, 1974). Galdikas, quant à elle, a décrit la vie semi-solitaire des orangs-outans, leur écologie comportementale, ainsi que leurs interactions sociales et reproductives (Galdikas, 1985a, 1985b, 1983). Ces recherches de longue durée, menées dans des environnements naturels, ont fondé une méthode d'observation centrée sur l'individu et la dynamique sociale, qui constitue aujourd'hui l'un des piliers de la primatologie contemporaine.

La primatologie s'est développée à l'interface de l'éthologie, de l'anthropologie et de la psychologie. Elle se distingue par une observation naturaliste à long terme, individualisée (identification, nomination, suivi), au service d'analyses fines des dynamiques sociales, reproductives et cognitives en milieu naturel (Strier, 2011a). Cette pratique ne concerne pas uniquement les grands singes : elle s'est constituée de façon structurante sur des modèles de singes — babouins (*Papio spp.*), Macaques (*Macaca spp.*), Vervets (*Chlorocebus spp.*), Capucins (*Cebus/Sapajus spp.*)— avec des programmes de terrain de longue durée (p. ex. Amboseli baboon research project, Cayo Santiago Field Station, Arashiyama Monkey Park) qui ont établi des standards méthodologiques et conceptuels (Altmann, 1974; Cheney and Seyfarth, 1990a; Fragaszy et al., 2004, 2004; Rawlins and Kessler, 1986).

Cette approche s'est historiquement construite en dialogue étroit avec les sciences humaines, en particulier l'anthropologie, donnant lieu à des méthodologies mêlant rigueur comportementale, contextualisation écologique et attention aux biographies individuelles (Haraway, 2010; Strum and Fedigan, 2002). Plus qu'une rupture avec l'éthologie, la primatologie en constitue une extension comparative et intégrative, appliquée à des espèces phylogénétiquement proches de l'humain et à leurs formes complexes de vie sociale.

Aussi, cette progression historique dessine une trajectoire scientifique fondée sur la convergence de plusieurs traditions : description naturaliste, expérimentations comparatives, analyse psychologique et explorations biologiques. L'intégration croissante de ces approches dans l'étude du comportement a ouvert la voie à une nouvelle articulation disciplinaire. Celle-ci a permis d'explorer les bases neurobiologiques du comportement social, à travers les apports croisés de l'éthologie, de la primatologie, la cognition et des neurosciences contemporaines (Adolphs, 2009).

1.3. L'avènement des neurosciences appliquées à la primatologie

Dans *The Cultural Origins of Human Cognition*, Tomasello (1999) souligne une distinction : les humains semblent uniques dans leur capacité à envisager les autres comme des êtres dotés d'intentions, de pensées, de croyances similaires aux leurs. C'est à travers cette quête de compréhension des mécanismes mentaux partagés que s'est développée, de manière exponentielle, la recherche comparative entre humains et PNH. Un jalon décisif de cette démarche a été posé par l'étude fondatrice de Premack et Woodruff (1978), qui posait pour la première fois la question de la « théorie de l'esprit » chez un chimpanzé, ouvrant ainsi la voie à des décennies d'expérimentations sur la cognition sociale des PNH (Premack and Woodruff, 1978; Tomasello, 1999). Dans ce cadre, l'hypothèse de travail est que certaines dimensions de la cognition sociale — telles que l'attention partagée, l'apprentissage, la mémoire sociale ou la prise de décision sociale — pourraient reposer, au moins en partie, sur des mécanismes cognitifs communs. La question demeure toutefois ouverte : dans quelle mesure ces processus sont-ils conservés, réorganisés ou issus de convergences au cours de l'évolution ? Nous les considérons donc comme des hypothèses à éprouver empiriquement, plutôt que comme des conclusions établies.

Dans cette perspective, l'éthologie cognitive vise à inférer des représentations et opérations mentales à partir de conduites observables, en combinant validité écologique et contrôle expérimental. Elle documente des capacités de catégorisation, d'abstraction et de représentation sociale, sans postuler d'emblée l'identité des mécanismes entre espèces (Vauclair, 1997; Zayan and Vauclair, 1998). Cette démarche articule primatologie et cognition comparée : les trajectoires sociales individuelles et les contraintes écologiques fournissent les contextes d'expression, tandis que des protocoles expérimentaux contrôlés précisent la nature des traitements mobilisés.

Par exemple, l'apprentissage social n'est pas propre aux espèces grégaires ou à fort lien social. Il a été mis en évidence chez la tortue charbonnière à pattes rouges (*Geochelone carbonaria*), une espèce solitaire, que des individus naïfs sont capables de modifier leur trajectoire afin de contourner un obstacle pour atteindre une récompense alimentaire après avoir observé un congénère démonstrateur (Wilkinson et al., 2010). Cette démonstration concerne une espèce particulière et, la lignée des tortues ayant divergé très en amont de celle des mammifères — au Carbonifère supérieur, il y a ~320–310 Ma (Kumar et al., 2017) —, il n'est pas acquis que les mêmes processus cognitifs soient en jeu ; une convergence évolutive est envisageable (Goffinet, 2017).

Les PNH, et en particulier les macaques, constituent un modèle de référence en neurosciences en raison de leur proximité phylogénétique avec l'humain, d'homologies fines des architectures cortico-sous-corticales et de la possibilité d'articuler comportement, enregistrements, perturbations causales et imagerie. Ils ont permis de cartographier l'organisation visuelle (voies ventrale/dorsale) (Felleman and Van Essen, 1991; Hubel and Wiesel, 1968; Mishkin et al., 1983), d'élucider les boucles cortico-ganglio-thalamo-corticales impliquées dans l'action, l'apprentissage et la décision (Alexander et al., 1986; DeLong, 1990), et de préciser les fonctions exécutives du cortex préfrontal (mémoire de travail, contrôle) (Funahashi et al., 1989; Goldman-Rakic, 1995; Miller and Cohen, 2001). Sur ce socle, il devient naturel d'interroger les mécanismes des interactions sociales : c'est l'objet de la section suivante consacrée au cerveau social.

Le concept de « cerveau social » émerge comme une interface puissante entre les disciplines précédemment évoquées. Il désigne l'ensemble des structures cérébrales impliquées dans le traitement des informations sociales – telles que la reconnaissance des congénères, la perception des intentions, ou encore la régulation des émotions dans un contexte interactif (Brothers, 1990;

Dunbar, 1998). Ce cadre théorique vise à comprendre comment le cerveau soutient les capacités cognitives nécessaires à la vie en groupe. L'essor des neurosciences, combiné à l'accumulation de données comportementales chez les primates, a permis de faire le lien entre cognition, comportements et substrats neuronaux.

D'autre part, les neurotransmetteurs jouent également un rôle central dans la modulation des comportements sociaux. La sérotonine a été identifiée comme un acteur clé dans la régulation de comportements affiliatifs et hiérarchiques chez les singes vervets (Raleigh et al., 1991, 1980). Ces résultats pionniers ont montré que des manipulations pharmacologiques pouvaient influencer des comportements aussi complexes que la dominance ou l'épouillage. Chez les macaques, des travaux convergents relient la fonction sérotoninergique centrale (p. ex. 5-HIAA dans le LCR) à l'impulsivité, à l'agression sévère et au statut social, en milieu naturel comme en captivité (Higley et al., 1996a, 1996b; Shively et al., 1995). Des manipulations expérimentales de la disponibilité en 5-HT (augmentation par 5-HTP; déplétion en tryptophane) modulent l'orientation du regard social, la prise de risque et des comportements affiliatifs chez *M. mulatta* et *M. fascicularis* (Long et al., 2009; Weinberg-Wolf et al., 2018, 2022). Chez l'humain, la sérotonine intervient également dans l'apprentissage social, la perception de soi et la régulation émotionnelle dans les contextes d'interaction (Duerler et al., 2022). L'ocytocine, une autre neurohormone, est connue pour ses rôles dans les liens sociaux et la parentalité. Elle est corrélée chez l'humain à l'établissement du lien parent-enfant (Gordon et al., 2010). Chez les chimpanzés, elle augmente après une session de toilettage, qu'elle ait lieu entre individus apparentés ou non (Crockford et al., 2013). Ces résultats suggèrent une fonction de renforcement des liens sociaux dans des contextes d'interactions positives.

Ces données plaident pour l'existence de mécanismes neurochimiques transversaux à de nombreuses espèces sociales, voire au-delà. Ils offrent un cadre biologique à des comportements longtemps étudiés sous un angle strictement éthologique ou psychologique. Dans ce contexte, la distinction entre traitement automatique et traitement contrôlé (Bargh and Ferguson, 2000; Braver et al., 2009) offre une clé de lecture précieuse des comportements sociaux :

- Les traitements automatiques sont rapides, inconscients, émotionnels, et souvent partagés avec d'autres espèces.

- Les traitements contrôlés, plus lents et coûteux cognitivement, mobilisent des régions préfrontales (ex. cortex préfrontal dorsolatéral) et sont impliqués dans la planification, la régulation émotionnelle, ou la prise de décision complexe (Ochsner and Gross, 2008).

Cette dichotomie se retrouve également dans des situations sociales chez les primates. Certaines espèces sont capables d'ajuster leurs comportements en fonction de la perspective ou des contraintes de leurs congénères (Hare et al., 2001), suggérant une forme de traitement intentionnel – certes rudimentaire, mais révélateur d'une sophistication cognitive. Ces processus ne sont pas cloisonnés : ils interagissent en permanence. Chez l'humain, par exemple, des jugements moraux complexes mobilisent à la fois des émotions automatiques (Haidt, 2007) et des régulations conscientes. La théorie du marqueur somatique (Damasio, 1994) illustre cette synergie : les émotions, à travers des signaux corporels issus d'expériences passées – appelés *marqueurs somatiques* – agissent comme une boussole affective, guidant les décisions rationnelles en signalant inconsciemment les options bénéfiques ou risquées.

Chez les PNH, ces interactions entre niveaux de traitement façonnent également les comportements sociaux. La capacité à inhiber une réponse impulsive ou à moduler son comportement en fonction du contexte social ou hiérarchique est un indicateur précieux de cette articulation entre cognition et émotion (Amici et al., 2018; Loyant et al., 2023). La convergence des données issues de la biologie, du comportement et de la neuroanatomie a favorisé le développement d'approches interdisciplinaires visant à explorer les bases cérébrales des comportements sociaux chez les primates (Brothers, 1990). Comprendre ces comportements en termes de bases neuronales implique de les analyser à travers les opérations cognitives qu'ils mobilisent — par exemple attention, mémoire, contrôle inhibiteur ou traitement émotionnel — afin d'identifier les mécanismes neuronaux correspondants (Shettleworth, 2010; Vauclair, 1997). En mobilisant des outils tels que la neuroimagerie, l'électrophysiologie et l'anatomie comparée, ces recherches permettent d'établir des correspondances entre structures cérébrales et fonctions sociales. En particulier, des structures comme l'amygdale et le cortex préfrontal ont été identifiées comme jouant un rôle pivot dans la régulation sociale, la reconnaissance émotionnelle, et la gestion des relations interindividuelles (Adolphs, 2003). Ces régions, bien conservées dans l'évolution, forment le socle du cerveau social dont nous détaillerons plus précisément la constitution ci-après.

2. L'organisation sociale des macaques

2.1. Le genre *Macaca*

Le genre *Macaca*, appartenant à la famille des *Cercopithecidae*, constitue l'un des groupes de primates non-humains (PNH) les plus étudiés, tant pour leur valeur modèle en neurosciences que pour la richesse de leurs comportements sociaux. Il comprend 25 espèces selon les classifications phylogénétiques actuelles, réparties principalement en Asie du Sud et du Sud-Est, à l'exception notable du macaque berbère (*Macaca sylvanus*), seule espèce présente sur le continent africain (Thierry, 2021).

Les macaques partagent un ensemble de caractéristiques écologiques et morphologiques, parmi lesquelles un régime alimentaire omnivore à dominante frugivore, une locomotion mixte arboricole et terrestre, ainsi qu'un dimorphisme sexuel modéré. Sur le plan social, le patron le plus fréquent au sein des Cercopithécoïdes (*Cercopithecoidea*) et majoritaire chez les macaques, est celui de groupes multimâles–multifemelles structurés par des lignées matrilineaires, conséquence de la philopatrie des femelles, tandis que les mâles dispersent à la maturité sexuelle (Strier, 2011b; Thierry, 2007, 2000). Cette organisation n'est toutefois ni exclusive ni uniforme : la taille et la cohésion des groupes, la linéarité hiérarchique, le degré de népotisme et les niveaux de tolérance varient sensiblement selon les espèces et les contextes écologiques (Duboscq et al., 2013; Thierry, 2021). À l'échelle des Catarrhini, il convient de distinguer Cercopithécoïdes et Hominoïdes, ces derniers n'exhibant pas d'organisation matrilineaire comparable (Strier, 2011b).

À ce modèle organisationnel, bien que largement partagé au sein du genre, s'ajoute une hétérogénéité comportementale significative. Les différentes espèces se distinguent par des nuances parfois profondes dans la structure hiérarchique, la fréquence et la gestion des interactions sociales, la cohésion intra-groupe, ou encore l'expression des comportements affiliatifs. C'est précisément cette diversité interne, observée chez des espèces relativement proches phylogénétiquement, qui fait des macaques un modèle de choix pour analyser, en premier lieu, les stratégies sociales et leurs mécanismes cognitifs.

2.2. La vie sociale des macaques

Chez les macaques, la vie sociale constitue un pilier central de l'organisation comportementale. La plupart des espèces vivent en groupes sociaux stables, structurés autour de lignées maternelles et incluant un nombre variable de mâles adultes, généralement immigrés. Ces groupes peuvent compter quelques individus à plusieurs dizaines selon les espèces et les conditions écologiques (Thierry, 2021). Les relations sociales y sont complexes, organisées selon des règles de dominance, de parenté, d'affinité, mais aussi de réciprocité ou de coopération.

L'organisation collective repose sur un large éventail de mécanismes cognitifs et comportementaux : la reconnaissance individuelle, la mémoire sociale, la gestion des conflits, mais aussi l'expression codifiée d'intentions ou d'émotions à travers un répertoire gestuel et vocal particulièrement développé. Des comportements tels que l'épouillage, les étreintes, les mimiques faciales affiliatives (e.g. *lipsmacking*, voire Figure 1) ou les vocalisations de contact jouent un rôle crucial dans la cohésion du groupe et la régulation du stress social, en particulier chez les femelles philopatriques (Sueur et al., 2011; Thierry, 2021).

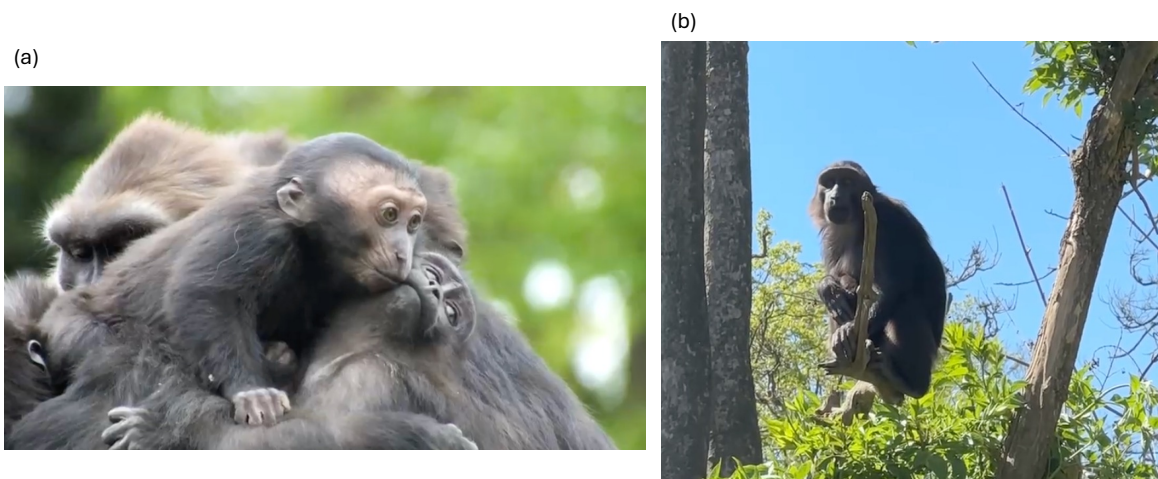


Figure 1: Illustration d'un comportement de lipsmacking chez des macaques de Tonkean (*Macaca tonkeana*).

(a) Interaction affiliative au sein d'un groupe captif : un jeune individu émet un lipsmacking en direction d'un congénère dans un contexte de contact rapproché (crédits photographique : Mathieu Legrand). (b) Lipsmacking observé en milieu naturel, depuis une position arboricole (crédits photographique : Sarah Silvère). Ce comportement facial, caractérisé par des

mouvements rapides des lèvres, est présent chez toutes les espèces de macaques mais sa signification n'est pas uniforme entre elles : chez les espèces tolérantes, il apparaît fréquemment en contexte affiliatif, tandis que chez les espèces intolérantes, il constitue plutôt un signal de soumission.

Cette organisation est loin d'être uniforme entre espèces. Certaines sociétés se caractérisent par une hiérarchie très marquée, une faible propension à la réconciliation après conflit, et une forte centralité des individus dominants. D'autres présentent une structure plus flexible, avec des interactions plus symétriques, un recours accru aux comportements affiliatifs et une tolérance plus importante à la proximité entre individus, y compris de statuts hiérarchiques différents (Balasubramaniam et al., 2017; Duboscq et al., 2014).

Parmi les comportements saillants du répertoire social des macaques, on retrouve les coalitions, les comportements de soutien lors de conflits, l'allomaternalité — c'est-à-dire la prise en charge d'un jeune par une femelle autre que sa mère biologique — ainsi que diverses formes de salutations ritualisées (*ritualized greetings*, i.e. interactions ritualisées impliquant l'approche d'un individu accompagné de signaux affiliatifs (comme le *lipsmacking*, la présentation de la croupe ou des contacts physiques brefs), acceptés par le partenaire. Souvent observées entre mâles, notamment chez les babouins (*Papio* spp.) et certains macaques tolérants, ces salutations peuvent aussi concerner d'autres types de dyades et servent à renforcer ou tester la relation sociale, à réguler la tension ou à exprimer la tolérance dans un contexte potentiellement compétitif (Dal Pesco and Fischer, 2020; De Marco et al., 2014; Marco, 2017). Ces dernières désignent des gestes sociaux codifiés et souvent stéréotypés, servant à initier, rétablir ou entretenir les interactions sociales, en particulier dans des contextes de tension relationnelle ou d'incertitude hiérarchique.

Chez plusieurs espèces, on observe notamment des présentations anogénitales (*hindquarter presentations*), où un individu expose sa croupe à un congénère — un comportement bien documenté chez *M. nemestrina* (Gouzoules et al., 1984), *M. fascicularis* et *M. tonkeana* (De Marco et al., 2014; Marco, 2017; Thierry, 2007). Un autre comportement ritualisé fréquemment observé dans les espèces les plus tolérantes est le *clasping*, soit l'enlacement du corps ou du tronc d'un partenaire (souvent par la nuque ou les flancs), utilisé dans des contextes d'apaisement, de réconciliation ou de protection non-agonistique (i.e. un individu tiers intervient lors d'une interaction agonistique) (Thierry, 2007, 2000, 1984). Chez *M. tonkeana*,

en particulier, le *clasp* constitue un comportement affiliatif central, intervenant fréquemment après un conflit ou lors de retrouvailles entre individus proches.

La fréquence, la forme et la fonction de ces comportements varient significativement selon les espèces. Les macaques à style social plus égalitaire tendent à présenter une plus grande diversité de signaux affiliatifs, ainsi qu'un répertoire facial plus riche et plus flexible (Rincon et al., 2023; Zannella et al., 2017). Cette complexité accrue dans l'expression sociale pourrait refléter des exigences cognitives plus élevées dans la régulation des relations interindividuelles au sein de groupes moins structurés par la dominance.

Ainsi, qu'ils soient affiliatifs, coopératifs ou ritualisés, ces comportements ne sont ni aléatoires ni anecdotiques : ils reflètent des dynamiques relationnelles façonnées par des contraintes écologiques, des histoires évolutives et des capacités cognitives différenciées (Balasubramaniam et al., 2017; Joly et al., 2017; Thierry, 2021).

Il est important de souligner que certains comportements sociaux, bien que similaires en apparence, ne revêtent pas nécessairement la même fonction ni la même signification selon l'espèce considérée. C'est notamment le cas du *silent bared-teeth* signal facial muet caractérisé par une rétraction des lèvres découvrant les dents, dirigé vers un partenaire : il sert surtout de marque de soumission/subordination dans des espèces peu tolérantes (i.e. *Macaca mulatta*), tandis qu'il est souvent bidirectionnel et associé à des contextes affiliatifs ou de régulation de tension dans des espèces plus tolérantes (i.e. *Macaca tonkeana*) (Clark et al., 2020; Flack and de Waal, 2007; Maestripieri, 1994; Scopa and Palagi, 2016; Thierry, 2007).

De même, les comportements d'épouillage (*grooming*, voir Figure 2), universels chez les macaques, peuvent servir des fonctions différentes selon les styles sociaux : dans les sociétés despotiques, ils sont souvent dirigés de façon unilatérale, des subordonnés vers les dominants, et jouent un rôle de stratégie d'apaisement ou de consolidation de l'ordre hiérarchique. À l'inverse, dans les sociétés plus égalitaires, ils tendent à être plus réciproques, reflétant une structuration des liens sociaux moins contrainte par la dominance (Duboscq et al., 2013; Schino and Aureli, 2008; Thierry, 2021).

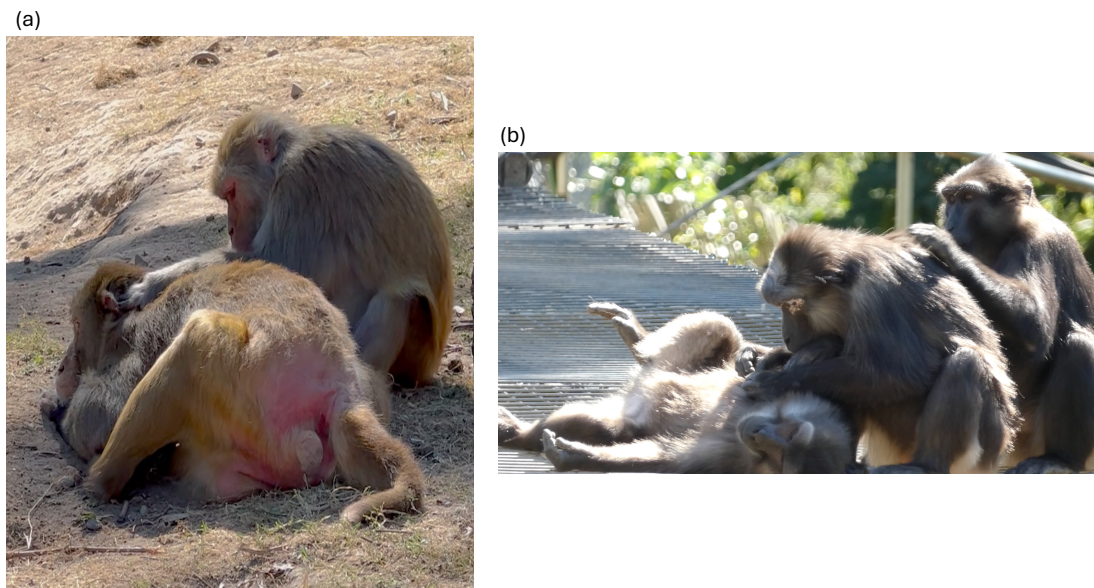


Figure 2: Comportements de toilettage (grooming) chez deux espèces de macaques.

*(a) Interaction dyadique de toilettage entre deux macaques rhésus (*M. mulatta*), une espèce caractérisée par une organisation sociale hiérarchique et peu tolérante (crédits photographiques : Rūta Vaicekauskaitė). (b) Grooming collectif impliquant plusieurs individus chez les macaques de Tonkean (*M. tonkeana*), une espèce tolérante où le toilettage s'inscrit dans un réseau social plus souple et coopératif (crédits photographiques : Fannie Beurrier). Le toilettage est un comportement affiliatif central dans la régulation des relations sociales chez les macaques, jouant un rôle à la fois hygiénique et relationnel.*

Enfin, certains gestes ou contacts sociaux, comme les embrassades frontales observées chez *M. tonkeana*, n'ont pas d'équivalent direct dans les espèces plus despotiques — ou alors sous des formes plus restreintes ou contextuellement limitées. Cette variabilité illustre l'idée que les comportements sociaux ne peuvent être compris que dans leur écosystème relationnel propre, et que leur interprétation doit toujours tenir compte du style social global de l'espèce (Thierry, 2000, 1984).

2.3. Notion de tolérance sociale

Le concept de tolérance sociale a émergé comme un outil central pour décrire, catégoriser et comparer les styles relationnels entre espèces de macaques. Il s'inscrit dans une tradition d'étude des comportements post-conflituels et de la régulation sociale initiée par Frans de Waal dans les années 1980, notamment à travers ses travaux sur la réconciliation chez les PNH

(de Waal, 1986; De Waal and Luttrell, 1989). En soulignant que l'agression n'est pas inéluctable et que certains primates disposent de mécanismes sociaux pour maintenir la cohésion du groupe, De Waal et ses collègues ont ouvert la voie à une vision plus nuancée des interactions sociales, où la capacité à tolérer la proximité, à inhiber l'agression ou à réparer les conflits devient un objet d'étude à part entière.

Ces observations ont été prolongées et approfondies par les travaux de Bernard Thierry, qui fut le premier à comparer de manière systématique les styles sociaux de différentes espèces de macaques élevées en conditions contrôlées (Thierry, 1985a, 1985b, 1984). Il a notamment montré que des espèces comme *M. tonkeana* présentaient des niveaux d'agression plus faibles, une symétrie accrue des interactions agonistiques, une plus grande fréquence des comportements réparateurs, et une socialisation des jeunes moins restrictive que chez *M. mulatta*. B. Thierry propose que ces traits ne soient pas indépendants, mais qu'ils co-évoluent sous forme de styles relationnels cohérents, adaptatifs à des contextes écologiques particuliers. Cette perspective a jeté les bases du cadre des « grades sociaux » formalisé ultérieurement (Thierry, 2021, 2007, 2000).

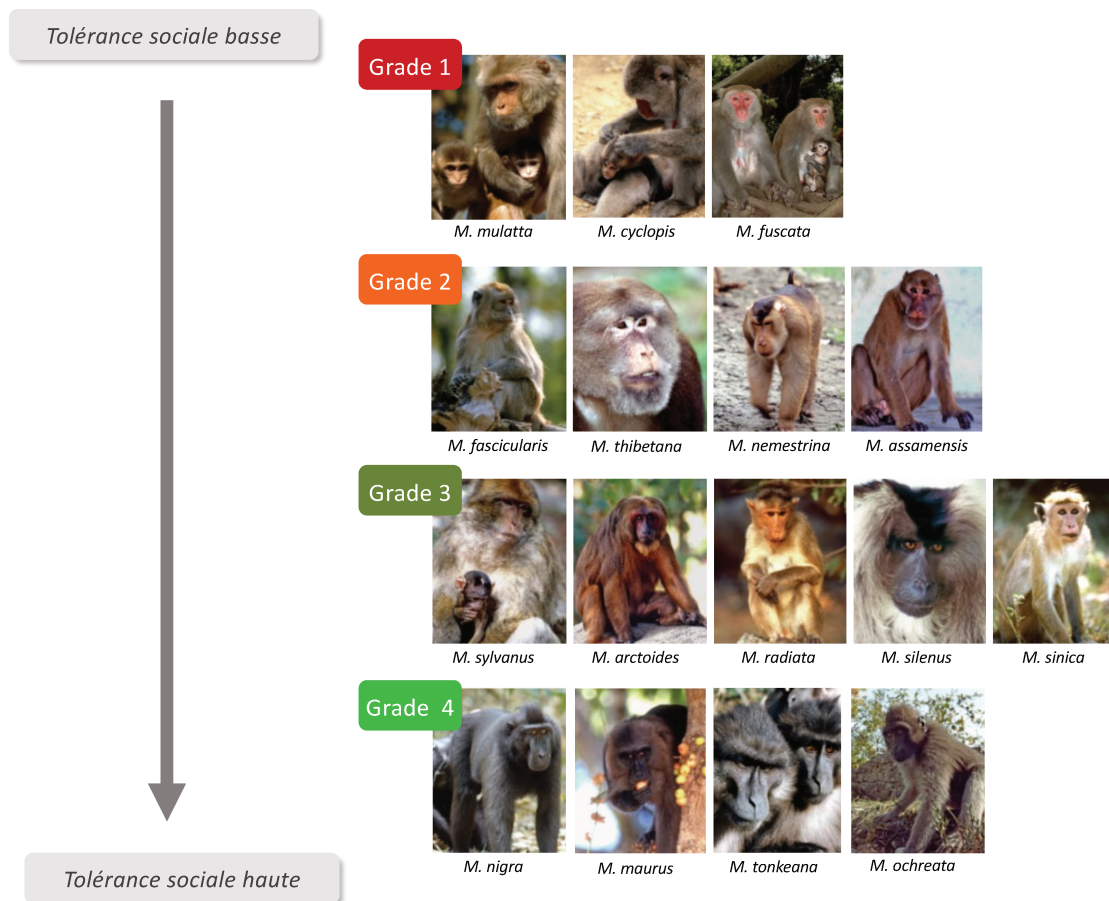


Figure 3: Représentation des grades de tolérance sociale chez différentes espèces de macaques.

Ce schéma illustre la classification de 16 des 25 espèces du genre *Macaca* selon les quatre grades de tolérance sociale définis par Bernard Thierry. Les espèces sont organisées de haut en bas selon un gradient croissant de tolérance, allant des sociétés les plus despotiques (grade 1, en rouge) aux sociétés les plus tolérantes (grade 4, en vert clair). Chaque grade reflète un style social distinct en termes de hiérarchie, de réciprocité des interactions et de résolution des conflits. Cette classification repose sur des observations comportementales comparées entre espèces.

B. Thierry et ses collègues ont proposé une classification en quatre grades de style social (Figure 3), fondée sur l'analyse conjointe de 18 traits comportementaux co-variants entre espèces (cf. Annexe 1). Cette classification distingue les espèces dites despotiques (grade 1) — où la hiérarchie est rigide, les agressions fréquentes et peu contestées, les comportements de soumission très marqués, et la réconciliation rare — des espèces tolérantes (grade 4), dans

lesquelles les conflits sont plus modérés, plus souvent bidirectionnels, suivis de comportements réparateurs fréquents, et où l'accès aux ressources ou aux partenaires sociaux est plus équitablement réparti (Thierry, 2021, 2007).

Par exemple, dans les sociétés de faible grade de tolérance sociale comme celles de *M. mulatta* (grade 1) ou *M. fascicularis* (grade 2), les agressions sont souvent unilatérales, dirigées vers des individus de rang inférieur, et s'accompagnent de comportements de fuite ou de soumission formelle (e.g. présentation anogénitale, grimace silencieuse) (Thierry, 2021, 2007). À l'inverse, dans des espèces comme *M. tonkeana* ou *M. nigra* (grade 4), les conflits sont plus souvent interrompus ou contestés, et suivis de réconciliations dans plus de 50 % des cas, contre moins de 20 % chez les espèces despotiques (Duboscq et al., 2014; Thierry, 2007).

La tolérance sociale se manifeste aussi dans la distribution des comportements affiliatifs, dans la formation de coalitions moins biaisées par la parenté, ou encore dans le développement de comportements coopératifs complexes (Joly et al., 2017; Thierry, 2000). De manière remarquable, les espèces les plus tolérantes montrent également un répertoire communicatif plus riche et flexible, notamment au niveau des mimiques faciales et de la gestuelle, ce qui suggère une plus grande plasticité sociale (Rincon et al., 2023; Zannella et al., 2017). Il est important de noter que cette classification n'est ni linéaire ni strictement déterministe : certaines espèces présentent des traits mixtes, ou des expressions plus nuancées selon les contextes écologiques, démographiques ou développementaux. Par ailleurs, le style social décrit à l'échelle de l'espèce n'exclut pas l'existence d'une variabilité interindividuelle importante : des individus plus ou moins tolérants peuvent coexister au sein d'un même groupe (Duboscq et al., 2013), et les styles sociaux peuvent être influencés par l'expérience sociale ou le statut. À cet égard, des expériences d'adoption expérimentale d'espèces différentes de macaques dans de nouveaux groupes sociaux montrent la plasticité et ses limites : l'exposition précoce de jeunes *M. mulatta* (espèce de grade 1 de tolérance sociale) à *M. arctoides* (espèce de grade 3 de tolérance sociale) augmente la propension à la réconciliation (De Waal and Johanowicz, 1993), tandis que, dans des lignées rhésus, des femelles élevées par des mères d'accueil ressemblent davantage à leurs mères biologiques pour des dimensions d'affiliation et d'agression (Maestripieri, 1998, 1994). À une autre échelle, des analyses comparatives multi-groupes et phylogénétiques confirment un signal de « style social » (pente hiérarchique, contre-agression) au sein du genre *Macaca*, tout en mettant en évidence des différences entre groupes d'une même espèce (Balasubramaniam et al., 2017, 2012).

Par ailleurs, la focalisation sur le genre *Macaca* offre un contrôle phylogénétique particulièrement précieux. Ce genre comprend une vingtaine d'espèces étroitement apparentées (voir Figure 4), mais présentant une diversité sociale remarquable, formalisée dans le gradient de tolérance en quatre grades proposé par Thierry (2000, 2007, 2021). Cette configuration en fait un modèle idéal pour dissocier les effets des styles sociaux des effets de l'éloignement phylogénétique : les différences observées ne reflètent pas seulement des trajectoires évolutives distantes, mais des variations adaptatives au sein d'un même genre. Ainsi, l'étude des macaques permet de relier la diversité des organisations sociales à des différences neuroanatomiques fines, dans un cadre comparatif contrôlé, et constitue un levier puissant pour comprendre comment l'évolution module le cerveau social.

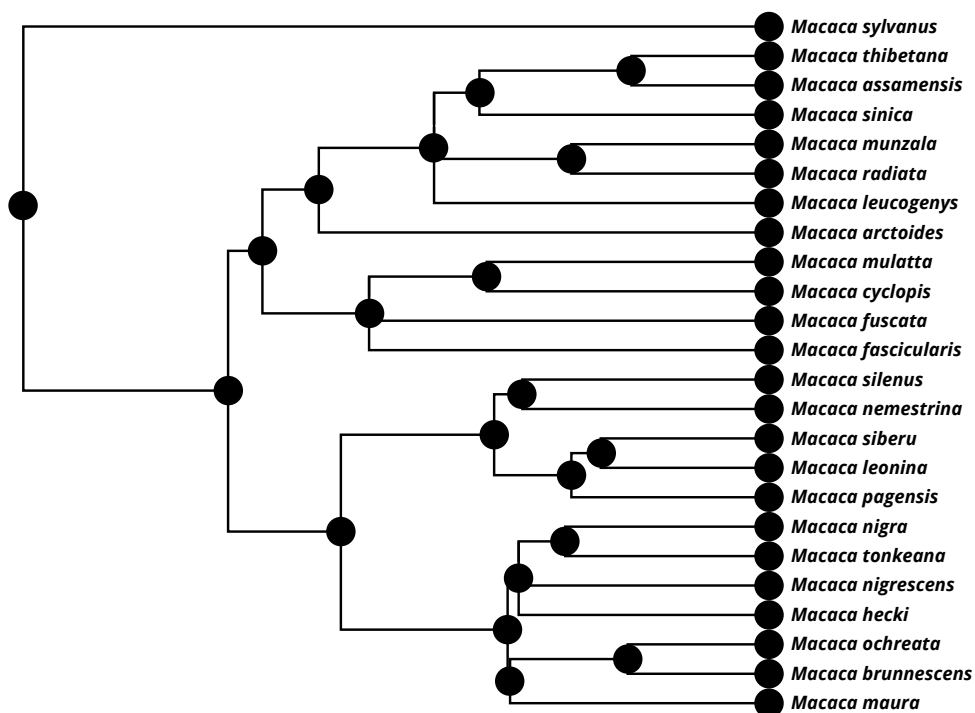


Figure 4: Arbre phylogénétique du genre *Macaca* représentant 28 espèces, construit à partir de la base TimeTree (Kumar S et al., 2022).

Cet arbre illustre les relations évolutives entre les principales espèces du genre. Le nombre total d'espèces varie selon les classifications : certains taxons, comme *Macaca cyclopis* (souvent considéré comme sous-espèce de *M. fuscata*) ou *M. leonina* (longtemps rattaché à *M. nemestrina*), sont ici reconnus comme espèces distinctes sur la base de données génétiques récentes (Groves, 2016; Li et al., 2009). Leur inclusion reflète les choix taxonomiques de TimeTree, qui adopte une approche relativement fine de la délimitation spécifique.

Ainsi, la notion de tolérance sociale fournit un cadre conceptuel structurant pour étudier la diversité des organisations sociales chez les macaques. Elle permet non seulement de comparer les espèces entre elles, mais aussi de poser des hypothèses mécanistiques — en psychologie comparée ou en neurobiologie — sur les fondements cognitifs, hormonaux ou neuronaux de ces différences comportementales.

Chez les macaques, la notion de tolérance sociale a été utilisée pour décrire aussi bien des comportements observés au cours d'interactions spécifiques que des styles relationnels caractéristiques d'une espèce. Cette pluralité d'usages recouvre en réalité deux concepts distincts : la tolérance comportementale (*Behavioral Social Tolerance*, ou BST) et la tolérance structurelle (*Structural Social Tolerance*, ou SST) (DeTroy et al., 2021) (voir Figure 5).

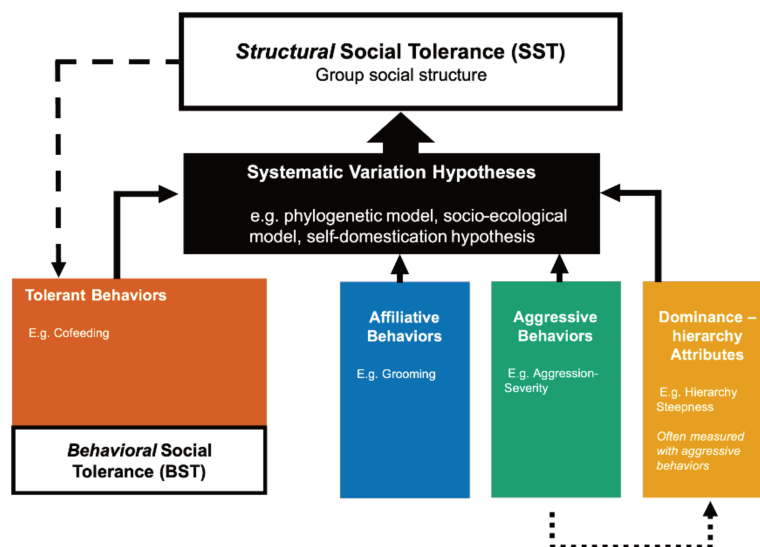


Figure 5 Schéma conceptuel de la tolérance sociale structurelle (SST) et de la tolérance sociale comportementale (BST).

La **SST** représente la covariation systématique entre divers comportements sociaux (tolérants, affiliatifs, agressifs) et les attributs de la hiérarchie de dominance. Les flèches pleines indiquent les relations entre comportements, tandis que la flèche pointillée relie les comportements agressifs aux propriétés de la hiérarchie. Le sens et la force de ces covariations dépendent de l'espèce considérée et de son style social. La **BST** correspond à l'expression observable de comportements tolérants à l'échelle dyadique ou collective. Elle est rendue possible par la structure sociale sous-jacente (SST), comme le suggère la flèche en pointillés. Figure provenant de DeTroy, Haun & van Leeuwen (2021), *Evolutionary Anthropology*, 30(1), 30–44. <https://doi.org/10.1002/evan.21923> (licence CC BY 4.0).

La **BST** désigne l'expression comportementale directe de tolérance, c'est-à-dire des interactions pacifiques dans des contextes potentiellement compétitifs ou asymétriques. Elle est généralement mesurée à travers des indices comme la co-alimentation sans agression, la tolérance de proximité autour de ressources attractives, ou encore la manipulation tolérée des petits par des individus non apparentés (De Waal and Luttrell, 1989). Ces mesures peuvent s'effectuer au niveau dyadique, individuel ou groupal, mais ne décrivent pas à elles seules la structure sociale globale de l'espèce.

En revanche, la **SST** désigne un ensemble de traits co-variants à l'échelle du groupe ou de l'espèce, incluant à la fois des comportements tolérants (BST), des comportements affiliatifs (comme le toilettage ou la réconciliation), des comportements agressifs (fréquence et sévérité des conflits, contre-agression), ainsi que des attributs hiérarchiques (linéarité, pente de la hiérarchie) (Balasubramaniam et al., 2012; Duboscq et al., 2013; Thierry, 2007). Dans ce cadre, la tolérance sociale est considérée comme une propriété émergente de la structure sociale, et non comme un simple agrégat de comportements isolés.

Chez les macaques, le modèle phylogénétique développé par B. Thierry repose sur l'hypothèse que ces différents traits co-varient de manière cohérente au sein de chaque espèce, permettant de les classer selon un gradient à quatre niveaux allant du style despotique (grade 1) au style tolérant (grade 4) (Thierry, 2021, 2007, 2000). Ce cadre théorique est aujourd'hui le plus utilisé dans les études comparatives sur les macaques, notamment pour prédire les dynamiques de conflits, les styles d'interaction, ou les corrélats cognitifs et neuroanatomiques associés à chaque style social (Jones et al., 2021a).

Dans le présent manuscrit, c'est la tolérance sociale structurelle (SST) qui sera retenue comme cadre de référence. Ce choix permet d'adopter une approche comparative entre espèces, en s'appuyant sur un ensemble cohérent de traits comportementaux et organisationnels. Cela n'exclut en rien la pertinence des mesures de tolérance comportementale (BST), qui apportent des informations précieuses à l'échelle individuelle ou dyadique, mais le cadre SST offre ici un appui plus adapté à l'étude des variations interspécifiques du style social chez les macaques.

En synthèse, ce cadre comportemental décrit la diversité des styles sociaux et leurs régulations. Pour en comprendre les déterminants, nous passons maintenant au niveau des mécanismes : la section suivante définit le « cerveau social » et en explicite les bases neurales du cerveau social chez les macaques.

3. Rappels anatomiques et fonctionnels du cerveau

3.1. Anatomie du cerveau

L'encéphale, qui comprend le cerveau, le cervelet et le tronc cérébral, constitue, avec la moelle épinière, le système nerveux central (SNC). Il peut être comparé à une tour de contrôle assurant en permanence la régulation des fonctions physiologiques de l'organisme. Il reçoit des informations de nature variée : **intéroceptives**, lorsqu'elles proviennent de stimuli internes (faim, douleur viscérale, tension musculaire), et **extéroceptives**, lorsqu'elles émanent de l'environnement extérieur (vue, audition, toucher, odorat, goût) (Kandel et al., 2013).

L'organisation macroscopique du cerveau repose sur deux hémisphères cérébraux, chacun subdivisé en quatre lobes externes – frontal, pariétal, temporal et occipital – et un lobe interne, l'insula (voir Figure 6). Ces deux hémisphères sont interconnectés par le corps calleux, un faisceau de substance blanche constitué d'axones myélinisés, assurant la communication bidirectionnelle et la coordination des informations entre les deux parties du cerveau (Nieuwenhuys et al., 2008).

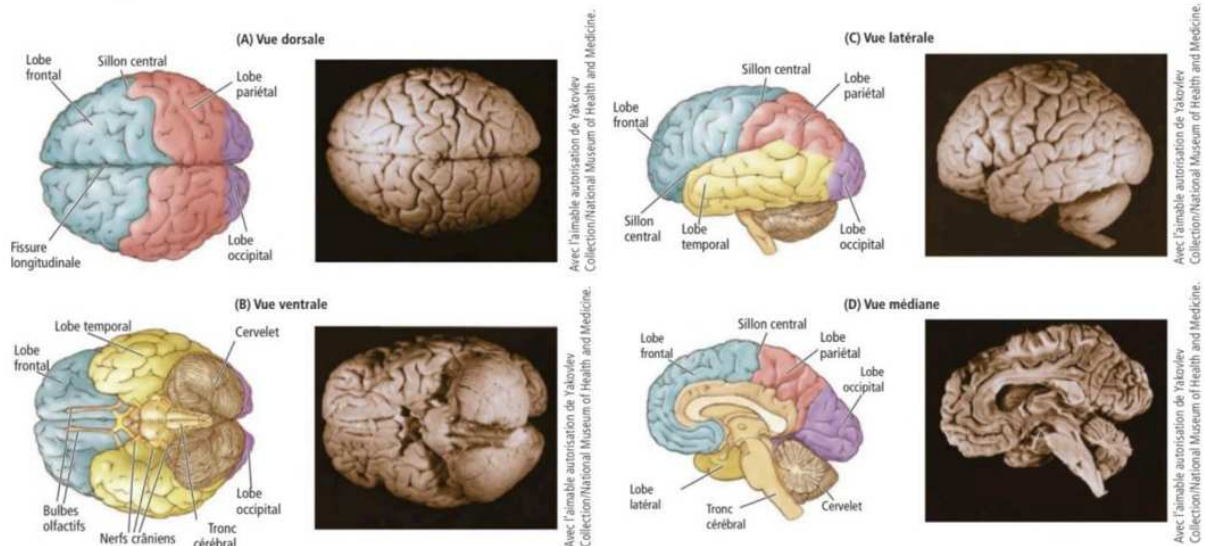


Figure 6: Anatomie macroscopique du cerveau humain représentée selon quatre vues principales : (A) vue dorsale, (B) vue ventrale, (C) vue latérale, (D) vue médiane.

Chaque illustration anatomique identifie les principaux lobes cérébraux (frontal, pariétal, temporal, occipital), les sillons majeurs (central, longitudinal), ainsi que les structures sous-corticales visibles comme le tronc cérébral, le cervelet, les bulbes olfactifs ou les nerfs crâniens.

Les photographies réelles de cerveau permettent une correspondance visuelle avec les schémas théoriques. Schéma provenant de (Kolb et al., 2025).

Au niveau cellulaire, le tissu cérébral est principalement composé de deux grands types cellulaires : les **neurones**, qui traitent et transmettent l'information par voie électrochimique, et les **cellules gliales**, qui assurent des fonctions de soutien, de régulation et de défense. Les neurones se caractérisent par deux structures principales :

- Le corps cellulaire, organisé en couches corticales à la surface du cerveau (substance grise), ou regroupé en noyaux dans les régions profondes ;
- Les axones, longs prolongements du corps cellulaire, généralement recouverts de gaine de myéline, permettant une conduction rapide de l'influx nerveux. L'agrégation de ces fibres forme la substance blanche, qui connecte les différentes régions cérébrales entre elles (Kandel et al., 2013; Mai and Paxinos, 2011).

D'un point de vue neuroanatomique, cette distinction entre substance grise (regroupements neuronaux) et substance blanche (faisceaux d'axones) est essentielle pour comprendre les fondements fonctionnels de l'IRM. Les structures périphériques telles que le système ventriculaire – où circule le liquide cébrospinal (LCS) – les méninges et le crâne doivent également être mentionnées pour leur visibilité spécifique en imagerie et leur rôle protecteur.

Enfin, bien que le cerveau des macaques diffère de celui de l'humain par sa taille et certains aspects de son organisation gyrale (voir Figure 7), il présente une architecture neuroanatomique largement similaire, avec des homologues structurelles et fonctionnelles fortes. Cette continuité évolutive en fait un modèle privilégié pour les études comparatives du cerveau social et émotionnel (Nieuwenhuys et al., 2008; Saleem and Logothetis, 2006).

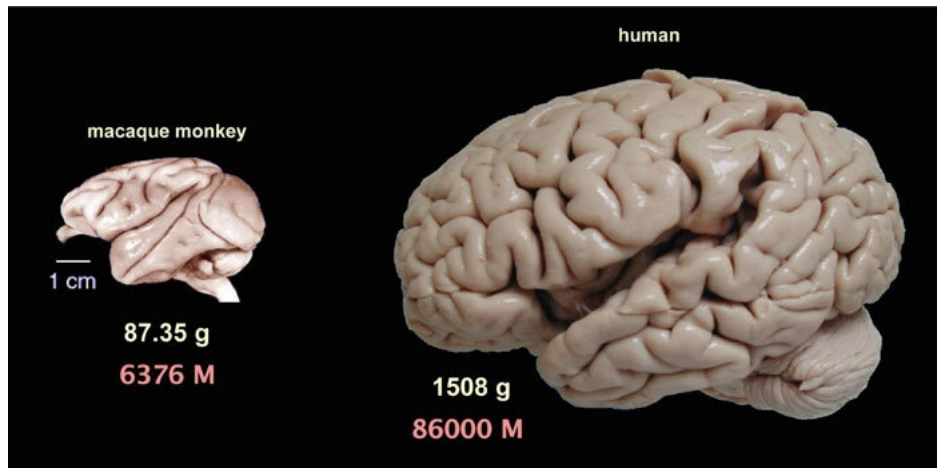


Figure 7: Comparaison entre un cerveau de macaque (*M. mulatta*) et un cerveau humain en termes de masse et de nombre total de neurones.

Le cerveau humain (1508 g) contient environ 86 milliards (86 000 M) de neurones, contre environ 6,4 milliards (6 376 M) pour le cerveau de macaque (87,35 g). Cette différence quantitative reflète un processus d'expansion neuronale linéaire chez les primates, sans rupture qualitative, selon l'analyse de Herculano-Houzel (2009). Le cerveau humain apparaît ainsi comme un cerveau de primate agrandi, et non fondamentalement différent dans son organisation. Figure provenant de l'article de (Herculano-Houzel, 2009).

3.2. Connectivité cérébrale

La connectivité cérébrale désigne l'ensemble des interactions entre différentes régions du cerveau. En neuroimagerie, on distingue généralement trois types de connectivité : **structurelle**, **fonctionnelle** et **effective**. Les principes de ségrégation et d'intégration fonctionnelle, décrits notamment par Mesulam (1990), constituent deux piliers conceptuels de l'étude de la connectivité cérébrale (Mesulam, 1990). Le principe de ségrégation repose sur la spécialisation fonctionnelle de certaines régions cérébrales, souvent organisées en aires corticales adjacentes partageant des fonctions similaires. La célèbre délimitation de Brodmann, fondée sur la structure cytoarchitectonique du cortex, illustre une approche anatomique des contours des régions cérébrales, qui ne recoupe pas toujours les frontières fonctionnelles révélées par les méthodes de neuroimagerie (Brodmann, 1909; Nieuwenhuys et al., 2008).

Parmi les subdivisions les mieux établies, on retrouve :

- Le **lobe frontal**, impliqué dans la motricité volontaire, la planification et le contrôle émotionnel,
- Le **lobe pariétal**, siège du traitement sensoriel corporel et de l'orientation spatiale ;
- Le **lobe temporal**, essentiel pour la mémoire, l'audition et la reconnaissance des visages,
- Le **lobe occipital**, dédié au traitement visuel,
- L'**insula**, liée à la conscience corporelle et à l'intéroception,
- Les structures **sous-corticales**, centrales pour la régulation des émotions, de la mémoire, des mouvements et des fonctions autonomes.

L'intégration fonctionnelle, quant à elle, désigne la coopération dynamique entre différentes aires corticales et sous-corticales pour produire une réponse comportementale coordonnée. Elle repose sur un traitement hiérarchisé de l'information : des **aires primaires**, qui reçoivent les données sensorielles brutes, aux **aires secondaires**, qui assurent un premier niveau d'analyse, jusqu'aux **aires associatives**, capables d'intégrations complexes et de traitements cognitifs élaborés.

Ces dynamiques d'interactions sont étudiées selon plusieurs approches :

- La **connectivité structurelle**, ou anatomique, repose sur la mise en évidence des faisceaux de substance blanche via l'imagerie de diffusion (tractographie). Ces connexions structurelles constituent l'architecture physique du cerveau et peuvent être représentées sous forme de graphes, appelés connectomes, qui permettent une modélisation fine des réseaux cérébraux (Sporns, 2011; Van Essen et al., 2013).
- La **connectivité effective** quantifie l'influence causale ou dirigée d'une région sur une autre, souvent à l'aide de modèles dynamiques tels que le *Structural Equation Modeling* (SEM) ou le *Dynamic Causal Modeling* (DCM) (Friston et al., 2003).
- La **connectivité fonctionnelle** explore les corrélations temporelles spontanées entre régions cérébrales éloignées, à partir des signaux BOLD obtenus en IRMf au repos

(*resting-state*). Deux approches principales sont utilisées : les analyses basées sur des **régions d'intérêt** (*seed-based correlation analysis*) et l'**analyse en composantes indépendantes** (*Independent Component Analysis*, ICA), qui décompose le signal global en réseaux spatiaux distincts (Beckmann et al., 2005). Cette approche a permis d'identifier chez l'humain comme chez plusieurs espèces de PNH des réseaux cérébraux fonctionnels conservés, notamment le *Default Mode Network* (DMN), souvent associé aux processus introspectifs, sociaux et auto-référentiels (Mantini et al., 2011; Vincent et al., 2007). Des travaux réalisés sur les macaques ont mis en évidence une structuration en réseaux proches de ceux observés chez l'espèce humaine, suggérant une conservation évolutive des grands axes fonctionnels du cerveau social (Hutchison et al., 2011; Sallet et al., 2011).

Ces rappels anatomiques et les principes de connectivité (ségrégation/intégration, structurelle, fonctionnelle, effective) nous permettent désormais d'aborder le « cerveau social » comme une organisation distribuée de nœuds et de réseaux impliqués dans le traitement de l'information sociale. Cette transition est guidée par la question directrice de la thèse : si les styles sociaux des macaques sont bien décrits sur le plan comportemental, les bases cérébrales de la tolérance **sociale** restent, elles, mal connues. La section suivante précise donc les composantes neurales pertinentes (corticales et sous-corticales) et leurs interactions, afin d'établir le cadre conceptuel nécessaire aux analyses comparatives menées dans les chapitres 3, 4 et 5.

4. Le cerveau social

4.1. Bases neurales du cerveau social

Le terme de « cerveau social » (*social brain*) désigne un ensemble de structures cérébrales impliquées dans le traitement des informations sociales : reconnaissance des congénères, perception des intentions, régulation des interactions, mémoire relationnelle ou encore anticipation des comportements d'autrui. Ce concept émerge dans les années 1990, à la suite des travaux de Leslie Brothers (Brothers, 1990) et a été théorisé plus largement dans une perspective évolutionniste par Robin Dunbar, qui propose une corrélation entre la taille du néocortex et la taille du groupe social chez les primates (Dunbar, 2009, 1998).

Ce réseau social ne correspond pas à une structure anatomique unique, mais à une organisation fonctionnelle distribuée impliquant plusieurs régions corticales et sous-corticales interconnectées. Les principales structures classiquement associées au cerveau social incluent :

- Le **cortex préfrontal médian** (impliqué dans la représentation de soi et d'autrui, la prise de perspective et l'évaluation sociale) (Amodio and Frith, 2006) ;
- Le **cortex cingulaire antérieur** (traitement des conflits sociaux, douleur sociale, suivi des interactions) (Apps et al., 2016) ;
- Les **jonctions temporo-pariétales** (attribution d'intention, théorie de l'esprit chez l'humain) (Saxe and Kanwisher, 2003) ;
- Les **régions temporales antérieures** (identité sociale, mémoire des partenaires) (Olson et al., 2007) ;
- Certaines **structures sous-corticales** comme l'amygdale (évaluation de la saillance émotionnelle des stimuli sociaux, apprentissage associatif), le striatum ventral (valeur sociale et récompense), l'hippocampe (mémoire contextuelle et sociale) (Adolphs, 2009; Bickart et al., 2014).

Loin d'être figé, ce réseau dépend du niveau d'analyse choisi : anatomique, fonctionnel ou connectomique. Plusieurs de ces régions participent également à d'autres réseaux cognitifs, comme le *Default Mode Network* (DMN), dont les chevauchements avec le cerveau social suggèrent une implication dans le traitement de l'information relative au soi, mémoire autobiographique et cognition sociale (Mars et al., 2012). Chez les PNH, la mise en évidence de ce réseau repose sur une combinaison de méthodes anatomiques (traçages, IRM structurelle), fonctionnelles (IRMf de repos, tâches sociales) et comportementales. Des études comparatives ont permis d'identifier des homologues fonctionnelles avec l'espèce humaine, notamment pour certaines régions frontales et temporales (Mantini et al., 2011; Mars et al., 2013). Il est essentiel de souligner que le cerveau social ne doit pas être compris comme un module spécifique uniquement dédié à la cognition sociale, mais plutôt comme une constellation de régions dont la co-activation permet de traiter la complexité des interactions sociales. L'amygdale, bien qu'importante pour certaines dimensions (évaluation émotionnelle, attention sociale), n'en constitue pas nécessairement le « centre », mais l'un des nœuds parmi d'autres, comme le

cortex préfrontal, dont le rôle dans la régulation sociale et la prise de décision peut varier selon les espèces et les contextes (e.g. Miller and Cohen, 2001; Sallet et al., 2011).

Enfin, la diversité des styles sociaux observés chez les espèces du genre *Macaca* fournit un terrain d'étude idéal pour examiner la flexibilité, le fonctionnement et l'évolution de ce réseau. Cette thèse examine, à l'échelle interspécifique, les correspondances entre organisation sociale, fonctions cognitives et marqueurs neuroanatomiques et fonctionnels.

4.2. État de l'art des neurosciences sociales chez le macaque

Le développement des neurosciences sociales chez les PNH repose sur la possibilité d'explorer les bases neurales des comportements sociaux complexes dans un cadre expérimental contrôlé. Le genre *Macaca* joue un rôle central dans ce champ de recherche, en raison de sa proximité phylogénétique avec l'espèce humaine, de la richesse de ses comportements sociaux, et de la diversité interspécifique de ses structures sociales.

Les premiers travaux neurophysiologiques chez le macaque ont mis en évidence, dès les années 1970, la réactivité de certaines structures à des signaux sociaux ou issus de congénères, tels que les expressions faciales et l'orientation du regard, notamment au niveau de l'amygdale et du cortex temporal (Brothers, 1990; Leonard et al., 1985; Perrett et al., 1985). Ces observations ont jeté les bases du concept de cerveau social, formalisé par Leslie Brothers dans les années 1990 (Brothers, 1990). Par la suite, des populations neuronales spécialisées ont été décrites de manière plus fine :

- Des neurones de reconnaissance des visages dans le cortex temporal inférieur, identifiés dès les années 1970 (Gross et al., 1972), regroupés plus récemment en « *face patches* » sensibles à l'identité ou à la direction du regard (Freiwald et al., 2009; Tsao et al., 2006) ;
- Des neurones miroirs, identifiés dès les années 1990 dans les régions prémotrices et pariétales, activés lors de l'exécution et de l'observation d'une action (di Pellegrino et al., 1992; Gallese et al., 1996) ;

D'autres jalons essentiels ont également été décrits dans le cortex préfrontal, où certaines populations neuronales reflètent la valeur sociale des partenaires et les processus de décision

sociale (Azzi et al., 2012; Ballesta and Duhamel, 2015; Chang et al., 2013; Platt and Glimcher, 1999).

Ensemble, ces découvertes fondatrices ont ouvert la voie à des approches contemporaines, qui ne se limitent plus à l'étude de neurones isolés mais visent à cartographier l'organisation de réseaux sociaux entiers. Plusieurs études en IRMf de repos ont révélé, chez le macaque, une organisation en réseaux fonctionnels largement homologues à ceux identifiés chez l'humain, en particulier un précurseur du Default Mode Network (DMN) impliqué dans les processus auto-référentiels et sociaux (Hutchison et al., 2011; Mantini et al., 2011; Vincent et al., 2007). Les travaux comparatifs ont montré que certaines dimensions de l'organisation sociale – telles que la taille du groupe ou la densité des réseaux d'interaction – sont associées à des variations morphologiques ou fonctionnelles dans des régions clés du cerveau social. Par exemple, des corrélations ont été établies entre la taille de l'amygdale ou du cortex temporal antérieur et le nombre de partenaires sociaux chez le macaque rhésus vivant en laboratoire (*M. mulatta*) (Bickart et al., 2011; Sallet et al., 2011) mais également sur des populations de macaques rhésus vivant en liberté (Cayo Santiago) (Testard et al., 2022). Dans cette thèse, nous adoptons une approche comparative intra-genre, consistant à mettre en relation les variations de tolérance sociale observées entre plusieurs espèces de macaques avec leurs corrélats neuroanatomiques. Cette démarche permet de dépasser le cadre restreint des études centrées sur le macaque rhésus ou à longue queue, en intégrant les contraintes écologiques, sociales et évolutives propres à chaque système social. L'étude des bases neurales de la tolérance sociale au sein du genre *Macaca*, telle que proposée dans cette thèse, s'inscrit dans cette dynamique, en mobilisant des données *post-mortem*, des IRMf *in vivo* et des modèles phylogénétiques pour explorer les relations entre organisation sociale et architecture cérébrale.

La diversité des styles sociaux observée au sein du genre *Macaca* — du despotisme rigide à des formes plus tolérantes — constitue un cadre privilégié pour interroger les bases évolutives des comportements sociaux. Des indices convergents existent déjà : sur le plan morpho-expressif, des espèces plus tolérantes présentent un répertoire facial plus riche et des particularités de la musculature mimétique compatibles avec une plus grande mobilité (Burrows et al., 2016; Rincon et al., 2023) ; sur le plan neuroanatomique et fonctionnel, des marqueurs de structure et de connectivité covarient avec la taille ou l'intégration du réseau social chez le macaque rhésus, en laboratoire comme en milieu naturel (Sallet et al., 2011; Testard et al., 2022). Pourtant, il manque encore un cadre explicatif unifié reliant explicitement organisation sociale, capacités socio-cognitives et architecture cérébrale.

La présente thèse propose d'adresser ce manque par une approche comparative multi-espèces au sein de *Macaca*. En mobilisant des données d'IRM anatomique et fonctionnelle acquises chez plusieurs espèces et en s'appuyant sur l'amygdale comme nœud pivot du traitement socio-émotionnel (Adolphs, 2003), elle vise à explorer les fondements neuroanatomiques de la tolérance sociale et à mettre à l'épreuve l'hypothèse d'un modèle neurocognitif de la tolérance articulant comportements observés, exigences cognitives et signatures cérébrales.

5. Description de l'amygdale chez le macaque

L'amygdale constitue un candidat privilégié pour relier style social, exigences cognitives et architecture cérébrale. D'une part, elle s'interface étroitement avec les systèmes visuel et préfrontal et participe à l'évaluation rapide de la valence/saillance sociale (Adolphs, 2003; Amaral and Price, 1984; Stefanacci and Amaral, 2002). D'autre part, des études lésionnelles et électrophysiologiques chez le macaque montrent son rôle dans l'ajustement comportemental en contexte d'ambiguïté sociale et le codage d'informations hiérarchiques (Baxter and Murray, 2000; Munuera et al., 2018). Enfin, des corrélations entre organisation sociale et morphométrie/connectivité amygdalienne ont été rapportées chez le macaque et l'humain (Bickart et al., 2011; Sallet et al., 2011; Testard et al., 2022). C'est sur cette base que la section suivante caractérise l'amygdale chez le macaque.

5.1. Anatomie générale de l'amygdale chez les primates

L'amygdale est une structure bilatérale en forme d'amande située dans la portion antéromédiale du lobe temporal, à la jonction entre les systèmes olfactif, limbique et visuel. Elle a été décrite pour la première fois par l'anatomiste allemand Karl Friedrich Burdach en 1822, à partir d'observations réalisées sur cerveau humain, qui la nomma *corpus amygdaloideum* en raison de sa forme d'amande. Chez les primates, l'amygdale est classiquement divisée en trois grands ensembles de noyaux : le **complexe basolatéral** (BLA), le **groupe centromédial** (ou centromédian), et le **groupe cortical**. À ces groupes s'ajoutent parfois d'autres structures fonctionnelles ou anatomiques, comme le **noyau médial** – impliqué dans le traitement olfactif – et les **noyaux intercalés** (*intercalated cell masses*), localisés entre les principaux complexes et jouant un rôle inhibiteur important (Janak and Tye, 2015; Sah et al., 2003).

Cette organisation, bien que relativement stable d'une espèce à l'autre, présente une complexité particulière chez les primates, notamment au sein du BLA, qui comprend plusieurs noyaux (latéral, basal, accessoire basal) fortement impliqués dans la cognition socio-émotionnelle (Bzdok et al., 2013; Stefanacci and Amaral, 2002). Cette complexité se manifeste par une différenciation cytoarchitectonique plus fine et une connectivité corticale étendue, en particulier chez le macaque, où le BLA occupe une proportion volumique plus importante que chez les rongeurs, en lien avec ses fonctions associatives plus développées (Barton and Aggleton, 2000; Pitkänen et al., 1997) (Figure 8).

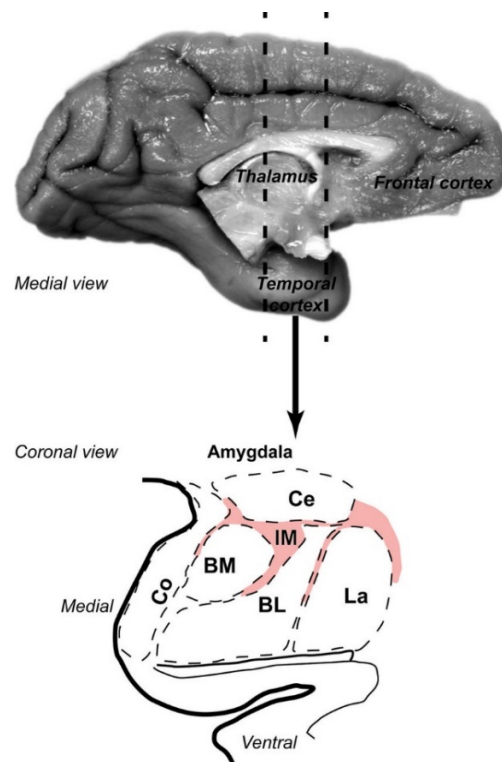


Figure 8 : Localisation anatomique et subdivisions de l'amygdale chez le macaque rhésus.

En haut : vue médiale du cerveau du macaque montrant l'étendue rostro-caudale approximative de l'amygdale dans le lobe temporal (lignes pointillées). En bas : schéma en coupe coronale représentant l'amygdale à un niveau central de son axe antéro-postérieur. Les principaux noyaux sont délimités : noyau latéral (La), basolatéral (BL), basomédial (BM), cortical (Co) et central (Ce). Les masses intercalées (IM, en rose) forment un réseau inhibiteur continu interposé entre ces noyaux majeurs. Adapté de (Zikopoulos et al., 2016).

5.2. Organisation cytoarchitectonique chez le macaque

Chez le macaque, l'amygdale est constituée de plus d'une dizaine de noyaux distincts, organisés selon des critères cytoarchitectoniques et de connectivité (Amaral and Price, 1984). Le BLA regroupe les noyaux latéral, basal et accessoire basal. Le noyau latéral (ou dorsolatéral) reçoit des afférences sensorielles multimodales en provenance du cortex temporal inférieur (informations visuelles), du cortex auditif et du thalamus sensoriel, tandis que le noyau basal projette vers des régions corticales associatives impliquées dans la planification de l'action et la prise de décision, telles que le cortex préfrontal ventrolatéral et le cortex orbitofrontal (Carmichael and Price, 1995; Stefanacci and Amaral, 2002). Le groupe centromédian, incluant les noyaux central et médian, est quant à lui davantage impliqué dans les réponses viscérales et autonomes, en lien avec l'hypothalamus et le tronc cérébral. Cette architecture fine a été décrite en détail par des études histologiques et de traçage chez deux espèces de macaques, *M. fascicularis* et *M. mulatta* (Amaral and Price, 1984; Stefanacci and Amaral, 2002). La précision anatomique de ces travaux a permis l'élaboration d'atlas numériques comme le Subcortical Atlas of the Rhesus Macaque (SARM) (Hartig et al., 2021).

5.3. Connectivité fonctionnelle et structurale

L'amygdale du macaque s'inscrit au sein d'un vaste réseau d'intégration socio-affective, grâce à une connectivité structurelle dense et bidirectionnelle. Elle reçoit des projections sensorielles issues du thalamus, du cortex temporal inférieur, de l'insula et du cortex orbitofrontal, et envoie en retour des projections vers le cortex préfrontal médian et ventrolatéral, l'hippocampe, le striatum ventral, ainsi que l'hypothalamus et le tronc cérébral (Amaral and Price, 1984; Carmichael and Price, 1995). Cette architecture connectomique, définie par la réciprocité des échanges avec des régions corticales et sous-corticales impliquées dans la perception, la mémoire et la régulation émotionnelle, se répercute sur le plan fonctionnel, comme en témoignent les études en IRM de diffusion et en IRMf (Pessoa, 2010). Celles-ci ont mis en évidence des corrélats fonctionnels robustes, notamment entre le noyau basal et le cortex orbitofrontal, soutenant le rôle de l'amygdale dans l'évaluation contextuelle et dynamique des signaux sociaux (Barger et al., 2014; Grèzes et al., 2014).

5.4. Fonctions principales de l'amygdale chez le macaque

Chez les macaques, l'amygdale intervient dans un large éventail de processus socio-affectifs, allant de la perception émotionnelle à la régulation comportementale en contexte social. Elle joue un rôle central dans l'évaluation de la valence émotionnelle des stimuli, la reconnaissance des signaux sociaux, la détection de la nouveauté, ainsi que dans l'orientation de l'attention vers autrui (Amaral et al., 2003). De plus, chez le rongeur, des travaux complémentaires soulignent que l'amygdale n'est pas uniquement sociale : elle module la douleur et ses composantes émotionnelles (Veinante et al., 2013) et intègre des signaux neuropeptidergiques, tels que l'ocytocine et la vasopressine, via des populations spécifiques du noyau central impliquées dans la régulation des réponses de peur et d'anxiété (Huber et al., 2005).

Chez le macaque rhésus (*M. mulatta*), des lésions bilatérales de l'amygdale entraînent une réduction marquée de la vigilance sociale et une désinhibition comportementale, ce qui suggère un rôle central de cette structure dans l'ajustement social et la lecture des signaux émotionnels (Machado and Bachevalier, 2006). Ces fonctions – de l'apprentissage associatif émotionnel à la régulation des interactions sociales complexes, telles que l'ajustement comportemental en fonction du statut hiérarchique ou des signaux émotionnels – reposent principalement sur l'activité du complexe basolatéral, dont les connexions étendues avec les régions préfrontales et l'hippocampe permettent une intégration fine des expériences sociales (Amaral et al., 2003; Bickart et al., 2014; Pessoa, 2010).

Le volume de l'amygdale varie également en fonction de paramètres sociaux tels que la taille du groupe ou le statut hiérarchique, comme l'ont montré des études en neuroimagerie chez le macaque rhésus et chez l'espèce humaine (Bickart et al., 2011; Sallet et al., 2011). L'importance fonctionnelle de l'amygdale chez le macaque a également été mise en évidence par des études expérimentales, notamment à travers l'induction de lésions précoces, chirurgicales ou neurotoxiques. Ces altérations entraînent des perturbations marquées de la réactivité émotionnelle, de la communication non verbale et des comportements affiliatifs (Aggleton and Passingham, 1981; Bachevalier, 2000). Ces résultats convergent avec les observations en neuroimagerie chez l'humain, où l'amygdale montre une hypoactivation lors de tâches impliquant la reconnaissance des visages ou l'attribution d'intentionnalité sociale dans le trouble du spectre autistique (Adolphs et al., 2001; Baron-Cohen et al., 1999). Ainsi, l'amygdale apparaît comme un nœud majeur de la cognition sociale, à la fois sensible aux perturbations développementales et impliqué dans la lecture dynamique du contexte interactionnel.

Enfin, la portée fonctionnelle exacte de l'amygdale a été affinée par des études méthodologiques comparant différents types de lésions. En distinguant les effets de lésions par aspiration, souvent étendues, de ceux induits par des lésions neurotoxiques ciblant uniquement les corps cellulaires, il a été montré que plusieurs déficits comportementaux traditionnellement associés à l'amygdale – tels que les troubles de mémoire de reconnaissance ou les erreurs d'apprentissage associatif – pourraient en réalité résulter de dommages collatéraux au cortex temporal ou de déconnexions fonctionnelles avec d'autres structures comme le thalamus ou le cortex périrhinal (Baxter and Murray, 2000; Eacott et al., 1994; Gaffan and Parker, 2000). Ces résultats n'infirment pas l'implication de l'amygdale, mais en précisent les contours : son rôle semble moins déterminant dans les fonctions mnésiques ou de récompense que dans l'évaluation de la valence émotionnelle des stimuli et l'ajustement rapide des réponses comportementales, notamment dans les situations sociales ambiguës (Baxter and Murray, 2000). Dans le même sens, des enregistrements unitaires chez le macaque montrent que l'amygdale code le rang hiérarchique d'autrui dans les mêmes ensembles neuronaux que ceux qui encodent la valeur de récompense pour des stimuli non sociaux, suggérant un codage partagé valeur-hiérarchie et un traitement sensible à l'ambiguïté sociale (Munuera et al., 2018). Cette relecture méthodologique souligne l'importance de considérer l'amygdale non pas comme une entité isolée, mais comme un hub dynamique aux fonctions distribuées et interconnectées.

5.5. Perspectives comparatives intraspécifiques et interspécifiques

Les données morphométriques disponibles indiquent que l'amygdale représente une fraction modeste du volume cérébral total chez le macaque (quelques dixièmes de pour cent), avec une dominance du noyau basolatéral dans la composition totale (Barger et al., 2014; Hartig et al., 2021). Bien que des données anatomiques existent pour plusieurs espèces du genre *Macaca*, notamment *M. mulatta*, *M. fascicularis* et *M. fuscata*, il n'existe pas à ce jour d'études comparatives systématiques permettant de quantifier précisément les variations interspécifiques. Néanmoins, certaines différences d'organisation ou de connectivité peuvent être suggérées à partir des descriptions disponibles. De plus, les espèces plus tolérantes socialement, telles que *M. tonkeana*, demeurent largement sous-étudiées. Cette absence de données comparatives systématiques sur la volumétrie et la connectivité amygdalienne au sein du genre *Macaca* souligne la nécessité d'un travail ciblé, comme celui entrepris dans cette thèse.

5.6. Perspectives évolutives et expérimentales

L'analyse comparative menée par Barton et Aggleton (2000) sur plus de 80 espèces de primates et d'Eulipotyphla (ancien clade Insectivora) met en évidence une trajectoire évolutive en mosaïque de l'amygdale. Certaines de ses composantes, comme le groupe centromédian, semblent avoir évolué indépendamment, tandis que d'autres, notamment l'ensemble cortico-basolatéral (cortico-BLA), montrent une co-évolution significative avec le néocortex – particulièrement avec les aires visuelles du cortex temporal. Cet ensemble est particulièrement développé chez les Haplorrhiniens (sous-ordre de primates comprenant tarsiers, singes et grands singes et certains auteurs l'interprètent comme cohérent avec l'importance des signaux sociaux visuels dans ce clade, sans en établir la cause évolutive (Amaral, 1992; Kling et al., 1979).

Comme mentionné précédemment, plusieurs travaux suggèrent que la taille du groupe social serait positivement corrélée à celle de certaines subdivisions de l'amygdale, en particulier le BLA, impliqué dans le traitement des signaux socio-émotionnels (Barton and Dunbar, 1997; Bickart et al., 2011). Ce lien, observé chez différentes espèces de primates, soutient l'hypothèse d'un rôle adaptatif de l'amygdale dans la gestion de la complexité relationnelle (Barton and Dunbar, 1997; Bickart et al., 2011). À une échelle évolutive, plusieurs travaux suggèrent que l'amygdale s'est progressivement spécialisée en fonction des modalités sensorielles privilégiées par les espèces. Chez les primates diurnes et sociaux, une pression sélective accrue sur la reconnaissance des signaux visuels – notamment faciaux – aurait favorisé une expansion des voies visuelles et de leurs connexions avec les noyaux amygdaliens, en particulier au sein du complexe basolatéral (Amaral, 1992; Kling et al., 1979).

L'ensemble de ces éléments souligne l'importance centrale de l'amygdale dans la régulation des comportements sociaux chez les macaques, tout en mettant en lumière le manque de données comparatives systématiques sur sa structure et sa connectivité. C'est dans ce contexte que le présent travail de thèse s'est établi : il vise à explorer les bases cérébrales de la tolérance sociale à travers une approche neuroanatomique comparative.

6. Objectifs et plan de la thèse

Alors que les différences comportementales entre espèces de macaques — du despotisme à la tolérance — sont bien documentées et que le cadre du cerveau social a identifié des réseaux clés de la cognition sociale, les bases cérébrales spécifiques de la tolérance sociale demeurent largement méconnues. Cette thèse examine cette question en mobilisant la neuroanatomie comparative pour éclairer les styles sociaux chez les macaques. Partant du cadre théorique proposé par B. Thierry, enrichi d'inférences cognitives et de données issues des neurosciences sociales, l'objectif est de déterminer dans quelle mesure certaines structures ou dynamiques cérébrales — en particulier l'amygdale, l'hippocampe et les régions frontales — reflètent ou contraignent la diversité des organisations sociales observée au sein du genre *Macaca*. Il s'agit, plus largement, de contribuer à une meilleure compréhension des mécanismes neuronaux impliqués dans la régulation des interactions sociales, leur plasticité, et leur évolution.

Le manuscrit, dont le chapitre 1 constitue l'introduction générale, se compose de sept chapitres. Le chapitre 2 présente le cadre conceptuel et empirique de l'organisation sociale chez les macaques, précise la notion de tolérance sociale et ses dimensions comportementales, et situe l'approche comparative adoptée. Le chapitre 3 examine la variation du volume de l'amygdale et de l'hippocampe chez 12 espèces de macaques, à partir d'acquisitions IRM *post-mortem*. Le chapitre 4 s'intéresse à l'organisation sulcale du cortex frontal médian, région impliquée dans l'évaluation sociale et la régulation du comportement, en lien avec les styles de tolérance. Le chapitre 5 porte sur les différences de connectivité fonctionnelle cérébrale au repos, en comparant deux espèces aux styles sociaux contrastés (grade 1 vs grade 4), avec une attention particulière portée à l'ensemble des réseaux identifiés par ICA. Le chapitre 6 clarifie la notion de confiance chez les primates non humains, en propose une définition opérationnelle et recense ses indicateurs comportementaux et paradigmes expérimentaux, avec un focus sur les macaques ; il met ces éléments en regard des dimensions cognitives pertinentes pour l'étude de la tolérance sociale. Enfin, le chapitre 7 discute l'ensemble des résultats dans une perspective intégrative, en examinant leurs implications cognitives et évolutives, ainsi que les pistes qu'ils ouvrent pour de futures recherches.

Chapitre 2 : Tolérance sociale chez les macaques : vers un modèle neurocognitif (comportement–cognition–cerveau)

Ce chapitre établit le cadre conceptuel qui a servi de socle à l'ensemble de cette thèse. Afin de situer notre démarche, il convient d'abord de rappeler le cadre éthologique qui structure aujourd'hui l'étude des différences interspécifiques de tolérance sociale chez les macaques. L'étude des différences interspécifiques de tolérance sociale chez les macaques repose sur une tradition éthologique solidement établie. Le cadre proposé par Bernard Thierry, fondé sur l'analyse de 18 traits comportementaux observés dans plus de vingt espèces du genre *Macaca*, permet de classer ces espèces le long d'un gradient de tolérance sociale, allant de sociétés fortement hiérarchisées et peu permissives (grade 1) à des structures plus égalitaires, ouvertes et coopératives (grade 4). Ces traits – qu'ils concernent la gestion des conflits, la structure hiérarchique, les comportements affiliatifs ou les stratégies de soins parentaux – offrent une base rigoureuse et reproductible pour caractériser les styles sociaux propres à chaque espèce.

Toutefois, pour étudier les bases cérébrales de ces variations comportementales, une simple description éthologique ne suffit pas. Il est nécessaire d'établir un pont explicite entre le comportement observable, les processus cognitifs qui le sous-tendent, et les régions cérébrales susceptibles de les soutenir. Cette articulation permet de formuler des hypothèses comparatives testables sur les liens entre style social, cognition et neuroanatomie. Dans ce but, nous avons élaboré un cadre complémentaire, visant à inférer, pour chaque trait comportemental identifié par B. Thierry., les fonctions cognitives mobilisées et les structures cérébrales potentiellement impliquées. Ce travail d'inférence repose sur l'organisation des traits comportementaux selon trois dimensions cognitives principales :

- (i) les **demandes socio-cognitives**, c'est-à-dire les capacités nécessaires pour communiquer, traiter et adapter son comportement dans des environnements sociaux complexes ;
- (ii) le **contrôle inhibiteur**, entendu comme la capacité à réguler ses réponses émotionnelles et comportementales lors des interactions sociales ;

(iii) et la **prédictibilité de l'environnement social**, qui renvoie à la stabilité, la lisibilité et la structure des relations au sein du groupe.

Ces trois axes ne redéfinissent pas la notion de tolérance sociale, mais constituent un cadre opératoire pour mieux comprendre les exigences cognitives associées à chaque style social, et générer des prédictions neuroanatomiques sur les structures sous-corticales impliquées.

Il est important de souligner que certains traits – notamment ceux relatifs à la protection maternelle, à l'allomaternage ou au délai de dispersion des mâles – ne se laissent pas aisément catégoriser dans une seule de ces dimensions. Ils semblent impliquer des configurations intégrées de régulation émotionnelle, de motivation sociale et de plasticité contextuelle, potentiellement mieux appréhendées à travers des cadres comme la théorie de l'attachement (Suomi, 2008). Par cohérence, ces comportements sont décrits ici selon la logique du triptyque (comportement–cognition–cerveau), mais ne font pas partie des comportements que nous utiliserons par la suite dans notre étude.

Nous proposons ici un **modèle cognition–tolérance**, qui vise à articuler les styles sociaux interspécifiques aux capacités cognitives qu'ils supposent, et aux structures cérébrales susceptibles de les soutenir. Ce modèle repose sur un triptyque : comportement observable – fonction cognitive sous-jacente – corrélat neuroanatomique. Il permet de générer des prédictions testables quant aux bases cérébrales de la tolérance sociale. Dans les fiches suivantes, chaque trait comportemental est ainsi analysé à la lumière de ce cadre : d'abord dans sa définition éthologique, puis dans les processus cognitifs qu'il engage, et enfin dans sa place au sein du modèle cognition–tolérance.

1. Taux de réconciliation

Définition éthologique : La réconciliation désigne un contact affiliatif qui survient peu de temps après un conflit ou comportements agonistiques. Elle constitue un comportement clé dans la régulation sociale et permet de restaurer les relations perturbées. Dans le concept de tolérance sociale selon les critères éthologiques, le taux de réconciliation – c'est-à-dire la proportion de conflits suivis d'une réconciliation – est plus élevé dans les sociétés tolérantes (voir Figure 9). Ce comportement est typiquement observé chez *M. tonkeana* ou *M. nigra* à une fréquence dépassant les 50% contre 10% chez *M. mulatta* (Aureli et al., 1989; De Waal and Aureli, 1997; Thierry, 2007, 2000).



Figure 9 : Séquence comportementale entre un juvénile et une femelle adulte de macaque de Tonkean (*M. tonkeana*), illustrant une interaction post-confliktuelle., (d'après (*L'Univers social des macaques*, 1990).

De gauche à droite : un conflit éclate entre les deux individus ; s'ensuit une phase de réconciliation initiée par un comportement de lipsmacking (claquement des lèvres), suivie d'un contact corporel affiliatif sous forme d'étreinte. Ce type de dynamique illustre les mécanismes de régulation sociale sophistiqués présents chez les espèces de macaques dites tolérantes.

Capacités cognitives impliquées : La réconciliation implique la capacité à reconnaître un ancien partenaire de conflit, à évaluer la nécessité de restaurer le lien, et à moduler son comportement en conséquence. Elle repose donc sur une mémoire sociale à court terme, une forme de régulation émotionnelle (notamment de l'agressivité résiduelle), et peut-être une capacité à anticiper les conséquences négatives de la non-réparation. Ces processus ont été bien documentés chez les macaques : *M. tonkeana* présente une forte tendance à la réconciliation, y compris entre individus non apparentés, ce qui suppose une évaluation flexible du contexte social (Demaria and Thierry, 2001; Thierry, 2007).

Justification dans le modèle cognition–tolérance : Le taux de réconciliation est un indice comportemental direct de la valeur relationnelle attribuée à un partenaire et de la capacité à maintenir la cohésion du groupe après un conflit. Dans les espèces tolérantes, il traduit une stratégie de régulation sociale proactive, impliquant des capacités cognitives d'identification, de mémoire relationnelle et de modulation émotionnelle. Intégré dans un cadre neurocomparatif, ce critère permet d'explorer les circuits neuronaux liés à la mémoire sociale, à la flexibilité comportementale et à la gestion du stress social. Ce comportement engage fortement la **socio-cognition**, par la reconnaissance individuelle, la mémoire des interactions passées et l'évaluation de la valeur relationnelle du partenaire. Il mobilise également le **contrôle inhibiteur**, nécessaire pour surmonter l'impulsion agressive résiduelle et initier un rapprochement. Enfin, la **prédictibilité sociale** intervient dans la mesure où la réconciliation suppose une anticipation des réactions du partenaire et une certaine stabilité des liens sociaux.

2. Complexité du système de communication

Définition éthologique : Ce critère renvoie à la diversité, la flexibilité et le degré de codification des signaux sociaux utilisés dans la communication entre congénères. Il inclut les vocalisations, les expressions faciales, les postures corporelles et les gestes. Dans les sociétés plus tolérantes, le système de communication est plus riche, moins stéréotypé et plus contextuellement ajusté, permettant une modulation plus fine des interactions sociales (Rincon et al., 2023; Thierry, 2007).

Capacités cognitives impliquées : L'utilisation d'un système de communication flexible repose sur des compétences avancées de traitement et de lecture des signaux sociaux, de reconnaissance contextuelle, et de mémoire sociale. Une étude morphofonctionnelle comparant *M. mulatta* et *M. nigra* a montré que les espèces tolérantes possèdent une musculature faciale plus développée, en particulier au niveau des muscles zygomatiques et du front, ce qui leur permettrait de produire une plus grande variété d'expressions faciales (Burrows et al., 2016). Ce contraste anatomique ne reflète pas seulement des différences d'expressivité, mais pourrait constituer une **adaptation périphérique** à des **exigences communicationnelles plus complexes**, elles-mêmes liées à une **cognition sociale plus élaborée**. Cette richesse expressive implique une capacité accrue à **ajuster les signaux** en fonction du contexte social et du partenaire, et suggère l'implication de circuits cérébraux spécialisés dans la perception, la production et l'interprétation de signaux sociaux dynamiques.

Justification dans le modèle cognition–tolérance : Un système de communication complexe reflète une structuration sociale plus souple et moins contrainte, dans laquelle les individus doivent s'adapter à des relations fluctuantes et à des normes interactionnelles moins rigides. Il implique potentiellement une activation renforcée des circuits fronto-temporaux impliqués dans la perception et la production de signaux sociaux, et constitue ainsi un point d'entrée pertinent pour explorer les bases neuronales de la cognition sociale dans les sociétés à haute tolérance. Ce comportement mobilise principalement la **socio-cognition**, à travers la lecture des signaux subtils, leur contextualisation et leur adaptation. Il engage également la **prédictibilité sociale**, car une communication efficace suppose la capacité à anticiper les réactions du partenaire. Le **contrôle inhibiteur** peut aussi être sollicité, par exemple pour ajuster ou retenir certains signaux dans des contextes relationnels ambigus ou potentiellement conflictuels.

La mise en relation des traits comportementaux avec des dimensions cognitives et des structures cérébrales candidates nous a permis de formuler des hypothèses précises sur les bases neuroanatomiques de la tolérance sociale chez les macaques. Parmi ces structures, l'amygdale se distingue comme notre région d'intérêt principale, en raison de son rôle central dans la cognition socio-émotionnelle. Avant d'en explorer les variations interspécifiques, il convient d'en décrire l'organisation anatomique, fonctionnelle et évolutive chez le macaque.

3. Développement des coalitions entre mâles adultes

Définition éthologique : Les coalitions entre mâles désignent les alliances temporaires (voir Figure 10) ou durables formées entre deux ou plusieurs mâles pour agir conjointement dans un contexte compétitif, souvent lors de conflits ou d'accès à des ressources sociales (e.g.. femelles, statut). Dans le concept de tolérance sociale selon les critères éthologiques, ces coalitions sont plus fréquentes dans les espèces de grade élevé, notamment chez *M. tonkeana* et *M. nigra*, et beaucoup plus rares ou inexistantes chez des espèces despotiques comme *M. mulatta* (Thierry, 2021). Leur présence reflète une moindre compétition intra-mâle et une plus grande capacité à entretenir des relations coopératives entre adultes de même sexe.



Figure 10 : Exemple de coalition chez les macaques de Barbarie (*M. sylvanus*), grade 3 de tolérance sociale.

Un mâle (à gauche) approche en soutien d'un allié impliqué dans un affrontement (à droite). Ce type d'intervention, typique des coalitions triadiques, reflète une stratégie sociale où les mâles forment des alliances pour renforcer leur position hiérarchique ou accéder à des ressources reproductives. Photographie extraite de l'article de (Bissonnette et al., 2009).

Capacités cognitives impliquées : La formation de coalitions suppose des compétences sociales avancées : évaluation des relations tierces (qui est allié à qui), mémoire sociale des interactions passées, anticipation des bénéfices futurs, et régulation de comportements compétitifs. Les mâles doivent être capables de choisir des partenaires fiables, d'intervenir de manière coordonnée, et parfois de stabiliser des alliances au-delà du conflit immédiat. Ces comportements témoignent d'une forme de cognition stratégique, documentée chez plusieurs espèces tolérantes de macaques (Demaria and Thierry, 2001; Petit et al., 1997).

Justification dans le modèle cognition–tolérance : Les coalitions mâles incarnent un niveau élevé de coopération au sein d'un sexe fortement soumis aux pressions de la compétition reproductive. Leur développement dans les sociétés tolérantes suggère une orientation cognitive vers la négociation sociale, la gestion des alliances, et la reconnaissance des relations affiliatives indirectes. Ce type de comportement constitue une fenêtre privilégiée sur les réseaux cérébraux impliqués dans la représentation des relations sociales complexes, en particulier les régions impliquées dans la représentation des interactions sociales complexes, impliquant plus de deux individus (ex. cortex préfrontal, gyrus temporal supérieur). Ce comportement sollicite intensément la **socio-cognition**, notamment la mémoire sociale, la compréhension des relations triadiques et la capacité à évaluer la fiabilité d'un partenaire. Il engage aussi la **prédictibilité sociale**, puisqu'il suppose une stabilité minimale des alliances. Le **contrôle inhibiteur** est également mobilisé, notamment pour différer des réponses compétitives ou opportunistes au profit d'une coordination stratégique.

4. Développement des comportements coopératifs

Définition éthologique : Les comportements coopératifs incluent toutes les actions concertées entre individus visant un but commun, ou impliquant un alignement comportemental bénéfique à l'un ou aux deux partenaires. Dans le concept de tolérance sociale selon les critères éthologiques, le développement de la coopération est mesuré par la fréquence des comportements de coordination (i.e. déplacements conjoints, vigilance partagée) et de recrutement (i.e. appels ou gestes incitant à une action collective). Ces comportements sont plus fréquents et plus diversifiés chez les espèces à haut grade de tolérance sociale, où les individus s'engagent plus volontiers dans des actions conjointes sans lien de parenté immédiat (Thierry, 2007).

Capacités cognitives impliquées : La coopération repose sur des compétences de compréhension des intentions d'autrui, d'ajustement mutuel, et parfois de mémoire sociale permettant de prendre en compte des interactions passées. Chez les macaques, les espèces les plus tolérantes, comme *M. tonkeana*, sont capables de coordonner leurs actions lors d'interactions sociales complexes, notamment dans des contextes de coalition ou d'alerte partagée contre des prédateurs (Micheletta et al., 2012). Ces comportements supposent un traitement dynamique des signaux sociaux et une capacité à évaluer la fiabilité ou l'intérêt du partenaire. La coopération entre individus non-apparentés est notamment interprétée comme un indice de flexibilité cognitive et de sophistication des processus d'évaluation sociale.

Justification dans le modèle cognition–tolérance : La capacité à coopérer reflète un degré élevé de complexité sociale et cognitive. Elle nécessite de percevoir les opportunités d'action partagée, de coordonner ses comportements en temps réel et de maintenir une stabilité relationnelle malgré les risques de compétition. Chez les espèces les plus tolérantes, ces interactions sont fréquentes, ce qui suggère une implication renforcée des réseaux cérébraux liés à l'anticipation sociale, à la synchronisation motrice et à l'évaluation du partenaire. Le développement des comportements coopératifs constitue ainsi un point d'ancrage pertinent pour explorer les bases neurocognitives de la cognition sociale avancée dans un cadre comparatif. Ce comportement mobilise de manière centrale la **socio-cognition**, à travers la compréhension des intentions d'autrui, l'évaluation du partenaire et la coordination comportementale. Il engage également la **prédictibilité sociale**, puisque la coopération repose sur une relative stabilité des relations et la fiabilité perçue des partenaires. Enfin, le **contrôle inhibiteur** peut être sollicité dans les contextes de coopération compétitive, lorsqu'il s'agit d'inhiber des réponses égoïstes ou impulsives au profit d'une action conjointe.

5. Intensité de l'agression

Définition éthologique : L'intensité de l'agression désigne la gravité des comportements agressifs exprimés au cours d'un conflit. Elle est généralement mesurée par la proportion de conflits impliquant des morsures, qui représentent une escalade physique coûteuse. Dans le concept de tolérance sociale selon les critères éthologiques, ce trait distingue les sociétés despotiques, comme celles de *M. mulatta*, où les agressions sont fréquentes et intenses, des sociétés plus tolérantes, comme celles de *M. tonkeana*, où les conflits sont aussi fréquents et

peuvent être dommageables dans leurs formes graves mais se solvent généralement en réconciliations (Petit et al., 1997; Thierry, 2007).

Capacités cognitives impliquées : La régulation de l'intensité agressive repose sur des mécanismes de contrôle inhibiteur, de régulation émotionnelle et d'évaluation contextuelle des conséquences sociales. Ces capacités permettent d'ajuster ses réponses dans les situations conflictuelles sans recourir systématiquement à la violence physique. Une étude comparative récente a démontré que les espèces les plus tolérantes, notamment *M. tonkeana*, sont moins impulsives et moins réactives émotionnellement que des espèces comme *M. fascicularis* ou *M. mulatta*. Ces résultats, obtenus par des tâches comportementales d'inhibition et d'évaluation de la réactivité, soulignent l'association entre tolérance sociale et maîtrise des réponses impulsives (Loyant et al., 2023).

Justification dans le modèle cognition–tolérance : Une agressivité modérée ou ritualisée indique une capacité d'autorégulation accrue dans les interactions sociales. Cette modulation comportementale est révélatrice d'un traitement social plus flexible et d'une anticipation des effets relationnels des comportements impulsifs. En tant que critère comportemental, l'intensité de l'agression constitue ainsi un point d'entrée pertinent vers l'étude des réseaux fronto- limbiques associés au contrôle de l'agression et à l'inhibition (Blair, 2004; Pawliczek et al., 2013), dans le cadre d'une approche neurocomparative de la tolérance sociale. Ce comportement implique prioritairement le **contrôle inhibiteur**, dans la mesure où la réduction de l'intensité des agressions traduit une capacité à moduler ses réponses émotionnelles. Il mobilise également la **socio-cognition**, notamment pour anticiper les conséquences relationnelles d'un comportement agressif, et s'inscrit dans la dimension de **prédictibilité sociale**, puisque des formes ritualisées de conflit reflètent un environnement interactionnel relativement stable et lisible.

6. Degré de confiance dans le jeu social

Définition éthologique : Le jeu social, observé majoritairement chez les immatures mais parfois également chez les adultes, représente un marqueur comportemental pertinent de la qualité des relations sociales. Dans le concept de tolérance sociale selon les critères éthologiques, le degré de confiance dans le jeu est évalué à partir de la durée des contacts physiques, de l'usage de postures détendues (telles que l'exposition ventrale ou les gestes

d'auto-contact apaisants), ainsi que de la diversité des partenaires impliqués (Thierry, 2007) (voir Figure 11). Des études comparatives ont montré que les espèces à forte tolérance sociale, comme *M. nigra*, présentent des jeux plus fréquents, plus prolongés, et engageant un plus grand nombre de partenaires que les espèces plus despotiques comme *M. fuscata* (Petit et al., 2008). Le jeu y est moins restreint par les règles hiérarchiques et constitue un espace d'expression comportementale plus libre.



Figure 11 : Séquence de jeu social entre jeunes macaques de Tonkean (*M. tonkeana*).

Cette série d'images montre une interaction ludique caractérisée par des comportements corporels relâchés, des contacts répétés et un engagement mutuel. Le jeu social chez cette espèce tolérante s'inscrit dans un environnement relationnel souple, propice aux interactions prolongées et à l'exploration sociale. Ce type de comportement contribue au développement des compétences sociales et au renforcement des liens affiliatifs (crédits photographiques : Fannie Beurrier).

Capacités cognitives impliquées : La capacité à maintenir une interaction ludique stable repose sur des compétences socio-cognitives spécifiques : reconnaissance des intentions de l'autre, ajustement comportemental, inhibition des réponses agressives, régulation émotionnelle. Ces compétences permettent de distinguer un comportement ludique d'un comportement agressif, d'ajuster ses signaux corporels, et de maintenir l'interaction dans un cadre coopératif. Une étude chez *M. thibetana* souligne l'importance des signaux de jeu pour prévenir les malentendus sociaux, montrant que les macaques adaptent leur communication gestuelle pour maintenir l'engagement dans l'interaction (Tang et al., 2021). Ces ajustements impliquent une lecture fine des états et des intentions de l'autre, et témoignent de capacités sociales raffinées.

Justification dans le modèle cognition–tolérance : Dans les sociétés les plus tolérantes, le jeu social devient un espace de socialisation active, d'apprentissage des codes relationnels et d'intégration précoce dans le réseau social. Il traduit une confiance implicite dans la stabilité des échanges, mais également une capacité cognitive à gérer des interactions dynamiques et symétriques. Le jeu révèle ainsi l'acquisition précoce de compétences sociales fondamentales, potentiellement liées à des variations interspécifiques dans le développement cérébral, notamment dans les réseaux impliqués dans la régulation des interactions sociales. Ce comportement mobilise avant tout la socio-cognition, à travers la reconnaissance des intentions du partenaire, l'ajustement comportemental et la lecture fine des signaux sociaux. Il engage également le contrôle inhibiteur, nécessaire au maintien d'interactions non agressives en contexte ludique, ainsi que la **prédictibilité sociale**, dans la mesure où le jeu repose sur une relative stabilité et lisibilité des relations entre partenaires.

7. Partage des ressources et tolérance alimentaire

Définition éthologique : Ce critère évalue la tendance des individus dominants à permettre l'accès à la nourriture aux subordonnés, soit en abandonnant une ressource, soit en tolérant leur présence à proximité immédiate. Dans les sociétés tolérantes, la distribution de la nourriture est plus équitable, tandis que dans les sociétés despotiques, l'accès aux ressources est plus strictement contrôlé par les individus dominants. Ce comportement est mesuré par la proportion de nourriture partagée ou laissée aux subordonnés dans des contextes de compétition (Thierry, 2021, 2007).

Capacités cognitives impliquées : Ce comportement implique des compétences d'évaluation sociale, de contrôle de l'accès aux ressources, et potentiellement une forme de compréhension des bénéfices relationnels à long terme. La tolérance alimentaire peut nécessiter une inhibition des impulsions de monopolisation et une sensibilité à la dynamique de groupe. Cela implique des processus de régulation socio-émotionnelle et d'estimation contextuelle des risques sociaux.

Justification dans le modèle cognition–tolérance : Le partage de nourriture reflète une capacité à modérer les comportements compétitifs en fonction du contexte social, ce qui engage des systèmes neuronaux associés à la régulation de l'impulsivité et à l'évaluation sociale. Ce comportement mobilise principalement le **contrôle inhibiteur**, nécessaire pour moduler

l'impulsion de monopolisation des ressources en fonction du contexte social. Il engage également la **socio-cognition**, à travers l'évaluation du partenaire (statut, relation antérieure) et la lecture des signaux sociaux. Enfin, il implique la **prédicibilité sociale**, puisque la tolérance alimentaire suppose une certaine stabilité des interactions et la capacité à anticiper les réactions d'autrui en situation de compétition.

8. Népotisme (biais en faveur des individus parentés)

Définition éthologique : Le népotisme désigne une tendance à favoriser les membres de sa parentèle dans les interactions sociales, en particulier dans les actes d'alliance, de toilettage ou de soutien en cas de conflit. Dans le concept de tolérance sociale selon les critères éthologiques, ce biais est évalué par la proportion des interactions affiliatives ou coopératives dirigées préférentiellement vers des apparentés. Il est plus marqué dans les espèces despotiques, comme *M. mulatta*, où les relations sociales sont fortement structurées autour des lignées matrilineaires. En revanche, dans les espèces tolérantes telles que *M. tonkeana*, les interactions sont plus distribuées et le népotisme moins prononcé (Silk, 2002a; Thierry, 2021).

Capacités cognitives impliquées : Le biais népotique repose sur la **reconnaissance de la parenté**, qui peut s'effectuer par association (via la familiarité) ou par des processus de reconnaissance phénotypique. Il implique également une mémoire relationnelle et une capacité à maintenir des relations différenciées selon le statut familial. Des études sur *M. mulatta* ont montré que les femelles dirigent préférentiellement leur grooming vers leurs parentes proches, et s'allient avec elles lors de conflits, en suivant des règles matrilineaires strictes (Silk, 2002a). Cette structuration sociale fondée sur la parenté est moins marquée dans les espèces à faible népotisme, où les alliances peuvent s'étendre au-delà du cercle familial.

Justification dans le modèle cognition–tolérance : Le népotisme, en tant que stratégie sociale, influence la répartition des ressources sociales dans un groupe. Une forte préférence pour les apparentés peut simplifier les choix relationnels mais limiter la plasticité des interactions. À l'inverse, un biais faible reflète une capacité à établir des liens plus ouverts, reposant sur des critères d'expérience sociale plutôt que de filiation. Intégré au modèle cognition–comportement–cerveau, ce critère éclaire les bases neuronales de la reconnaissance sociale, de la hiérarchisation des liens et de la flexibilité relationnelle. Ce comportement repose avant tout sur la **socio-cognition**, notamment la capacité à reconnaître les individus, à distinguer les liens

de parenté et à hiérarchiser les relations sociales. Il engage également la **prédictibilité sociale**, puisque les relations fondées sur la parenté offrent un cadre interactionnel relativement stable. Le **contrôle inhibiteur** est en revanche peu sollicité dans les contextes à fort népotisme, mais pourrait l'être davantage dans les configurations relationnelles plus ouvertes où les choix sociaux requièrent un ajustement dynamique.

9. Degré d'asymétrie de dominance

Définition éthologique : Le degré d'asymétrie de dominance renvoie à la structure hiérarchique des relations sociales au sein d'un groupe. Dans le concept de tolérance sociale selon les critères éthologiques, il est mesuré par la pente de la hiérarchie de dominance, c'est-à-dire le degré avec lequel les relations de domination sont univoques, claires et non contestées (de Vries et al., 2006). Dans les sociétés despotiques, comme celles de *M. mulatta*, les interactions agonistiques sont fortement asymétriques : les subordonnés évitent les confrontations et émettent fréquemment des signaux de soumission. À l'inverse, chez les espèces plus tolérantes comme *M. tonkeana*, les comportements de domination sont plus flexibles, les échanges agonistiques plus équilibrés, et la hiérarchie moins rigide (Balasubramaniam et al., 2012; Thierry, 2007).

Capacités cognitives impliquées : Comprendre et intégrer la structure hiérarchique d'un groupe social nécessite des capacités socio-cognitives spécifiques. Les individus doivent être capables de reconnaître les autres membres du groupe, d'évaluer leur statut relatif et de se souvenir d'interactions antérieures. Des études sur *M. mulatta* ont montré que les individus modifient leurs comportements en fonction du rang hiérarchique de leurs partenaires, même en l'absence de menace directe, ce qui implique une mémoire sociale active et une représentation implicite des relations sociales (Cheney and Seyfarth, 1990a; Datta, 1988). Ces compétences sont essentielles pour ajuster finement ses interactions, éviter les conflits coûteux et maintenir sa position dans le groupe.

Justification dans le modèle cognition-tolérance : Dans les sociétés tolérantes, où les asymétries de dominance sont moins marquées, les individus doivent faire preuve d'une flexibilité comportementale accrue pour naviguer dans un système moins prévisible. Cela suppose une capacité d'ajustement dynamique et contextuel, fondée sur une interprétation constante des signaux sociaux. Le degré d'asymétrie de dominance est donc plus qu'un indicateur de structuration sociale : il révèle le niveau d'exigence cognitive requis pour

maintenir l'équilibre relationnel dans des environnements où les hiérarchies sont souples et négociées en permanence. Cette complexité interactionnelle justifie son intégration dans un modèle cognition–comportement–cerveau visant à explorer les corrélats neuroanatomiques de la tolérance sociale. Ce comportement engage fortement la **socio-cognition**, notamment pour reconnaître les statuts relatifs et interpréter les signaux hiérarchiques contextuels, mais il mobilise aussi le **contrôle inhibiteur**, nécessaire à l'ajustement flexible des réponses sociales en l'absence de règles fixes. Enfin, il reflète une faible **prédictibilité sociale** chez les espèces tolérantes, les hiérarchies étant plus fluides et nécessitant une mise à jour constante des relations interindividuelles.

10. Développement de signaux de soumission formelle

Définition éthologique : Les signaux de soumission formelle sont des comportements codifiés exprimant la reconnaissance explicite d'un rapport hiérarchique. Dans le concept de tolérance sociale selon les critères éthologiques, leur développement est évalué par la fréquence et la signification univoque de signaux comme l'exposition silencieuse des dents (*silent bared-teeth display*, voir Figure 12). À noter que ce comportement peut être réalisé dans différents contextes sociaux tels que des contextes affiliatifs, de jeux, de soumission ou de copulation (Clark et al., 2020). Ce type de communication est structurant dans les sociétés despotiques, où il permet d'éviter les agressions en affichant clairement son statut. À l'inverse, dans les sociétés plus tolérantes, ces signaux sont moins fréquents, ambigus ou absents, en lien avec des hiérarchies plus flexibles.

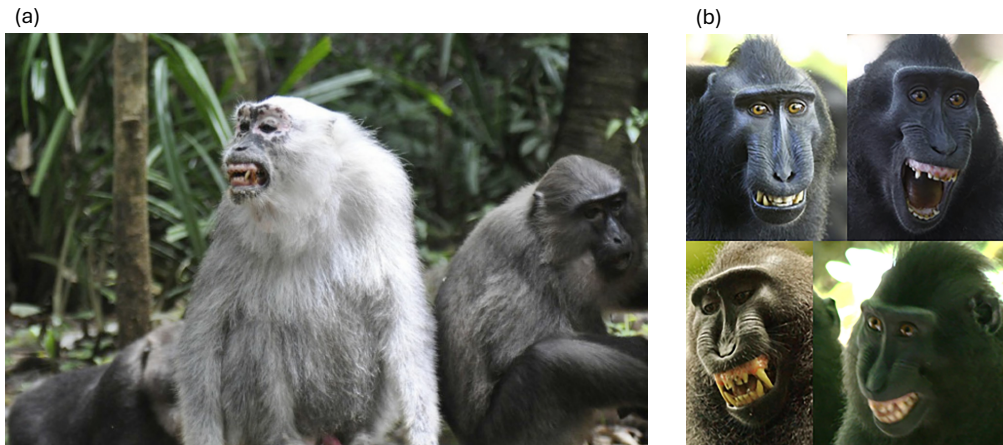


Figure 12: Silent bared-teeth chez deux espèces de macaques à style social tolérant.

(a) Chez le macaque Maure (*M. maura*), une expression de type bared-teeth est observée lors d'une interaction paisible entre mâles, dans un contexte de tolérance relationnelle en milieu naturel (photo extraite de Riley et al., 2014). (b) Chez le macaque à crête (*M. nigra*), un individu présente un silent bared-teeth dont l'expression faciale pourrait correspondre à un contexte de soumission ou d'interaction apaisante (photo extraite de Clark et al., 2020). L'étude souligne que ces expressions, bien que morphologiquement proches, varient subtilement selon les contextes sociaux dans lesquels elles apparaissent (affiliation, jeu, soumission, copulation), illustrant la flexibilité et la richesse du répertoire communicatif particulièrement développé chez les espèces les plus tolérantes.

Capacités cognitives impliquées : Cela implique aussi une compréhension implicite des normes sociales propres au groupe, que l'on peut rapprocher de compétences dites *pragmatiques sociales* : c'est-à-dire la capacité à ajuster l'usage des signaux en fonction du statut du partenaire, du contexte de l'interaction et des règles implicites de communication propres à l'espèce (Preuschoft et al., 2001). Dans les espèces de grade 1 et 2, comme *M. mulatta* ou *M. fascicularis*, le signal d'exposition silencieuse des dents est généralement utilisé de manière unidirectionnelle, exprimant une soumission explicite à un partenaire dominant. En revanche, dans les espèces de grade 4, comme *M. tonkeana*, ce signal est souvent absent ou son usage plus contextuel, traduisant une hiérarchie plus souple et une moindre ritualisation des rapports de dominance (Thierry, 2007).

Justification dans le modèle cognition–tolérance : La présence ou l’absence de signaux de soumission formelle reflète le degré de codification des rapports hiérarchiques, et donc la charge cognitive associée à leur gestion. Leur usage intensif dans les sociétés despotiques limite l’ambiguïté sociale, tandis que leur absence dans les sociétés tolérantes impose un suivi plus fin et plus contextualisé des relations interindividuelles. Ce trait comportemental traduit donc des stratégies cognitives différentielles et constitue un levier d’exploration des régions cérébrales impliquées dans la reconnaissance sociale, la mémoire des statuts et la flexibilité communicationnelle. Ce comportement sollicite en premier lieu la **socio-cognition**, à travers la reconnaissance des individus, la mémoire des statuts hiérarchiques et l’ajustement contextuel des signaux. Il mobilise également la **prédictibilité sociale**, puisque l’ambiguïté ou la raréfaction des signaux formels exige une lecture plus fine et dynamique des interactions. Le **contrôle inhibiteur** peut aussi être requis, notamment dans les contextes où l’expression ou l’absence de ces signaux doit être régulée en fonction du partenaire ou de la situation.

11. Règles d’héritage du rang chez les femelles

Définition éthologique : Chez les macaques, le rang des femelles est fréquemment transmis de manière matrilineaire. Dans les sociétés despotiques, cette transmission peut suivre des régularités, comme l’intervention de la mère dans les conflits pour soutenir sa fille, ou des dynamiques d’ascendance plus spécifiques, telles que la règle dite de « *youngest ascendancy* » – où les filles cadettes peuvent surpasser leurs aînées dans l’ordre hiérarchique. Toutefois, cette règle n’est pas systématique, même parmi les espèces de grade social bas : son expression varie selon les espèces (i.e. peu marqué chez les macaques japonais), les groupes, les conditions sociales et les lignées (Hill and Okayasu, 1995; Kutsukake, 2000). Dans les sociétés plus tolérantes, la hiérarchie selon la matriligne est moins franche, et l’héritage du rang tend à être moins prononcé voire s’effacer (Thierry, 2021).

Capacités cognitives impliquées : Le maintien de l’ordre hiérarchique par héritage repose sur la mémoire sociale, la reconnaissance des statuts individuels au sein des lignées, et une certaine forme d’apprentissage social ou d’observation des normes implicites. Des études sur *M. mulatta* ont montré que les mères participent activement à la structuration du rang de leurs filles en intervenant lors des conflits intra- ou interlignées (Datta, 1988). Le respect de ces règles, même partiellement exprimées, suppose chez les jeunes une capacité à internaliser les positions sociales sans affrontement direct.

Justification dans le modèle cognition–tolérance : L'intensité de l'héritage du rang est un bon indicateur du degré de rigidité structurale dans l'organisation sociale. Son aspect plus 'relâché' chez les espèces tolérantes s'accompagne d'une individualisation des parcours hiérarchiques, ce qui peut engager des processus cognitifs plus flexibles d'évaluation sociale et de navigation dans l'incertitude statutaire. L'étude de cette dimension permet donc de relier des traits sociaux hérités à des capacités de suivi relationnel et de mise à jour des statuts, potentiellement soutenues par des réseaux neuronaux impliqués dans la mémoire sociale et le traitement des hiérarchies dynamiques. Ce comportement mobilise principalement la **socio-cognition**, à travers la mémoire sociale, la reconnaissance des statuts individuels et la compréhension des dynamiques hiérarchiques implicites. Il engage également la **prédictibilité sociale**, dans la mesure où un héritage rigide du rang rend les interactions plus lisibles, tandis qu'un système hiérarchique flexible exige une actualisation constante des positions sociales. Le **contrôle inhibiteur** peut aussi intervenir dans les systèmes plus tolérants, lorsque les individus doivent s'adapter à des hiérarchies moins normées et plus négociables.

12. Taux de contact affiliatif

Définition éthologique : Le contact affiliatif regroupe l'ensemble des comportements positifs non sexuels entre deux individus, tels que les approches amicales, les gestes d'apaisement, les salutations ritualisées ou encore le toilettage social (*grooming*). Dans le concept de tolérance sociale selon les critères éthologiques, ce taux se mesure par la fréquence des interactions amicales initiées, reçues ou échangées. Les espèces de grade social élevé présentent un taux de contacts affiliatifs plus élevé et plus réparti entre les individus du groupe, notamment en dehors des liens de parenté (Thierry, 2007). À l'inverse, les espèces despotiques comme *M. mulatta* tendent à restreindre ces comportements à quelques partenaires proches, souvent apparentés.

Capacités cognitives impliquées : Les comportements affiliatifs impliquent des compétences de reconnaissance individuelle, de mémoire sociale, et une sensibilité contextuelle permettant d'évaluer le bon moment pour initier un contact (éviter l'interruption d'une interaction tierce, reconnaître l'état émotionnel du partenaire, etc.). Dans les espèces tolérantes, les affiliatifs sont souvent utilisés pour moduler les tensions sociales ou renforcer des alliances potentielles, ce qui suggère un certain contrôle social stratégique. Le toilettage, en particulier, joue un rôle central dans l'entretien des relations sociales et implique une attention soutenue à la réciprocité, à l'alternance des rôles et à la hiérarchie implicite (Massen et al., 2010; Silk et al., 2003).

Justification dans le modèle cognition–tolérance : Un taux élevé de comportements affiliatifs diversifiés et distribués reflète une organisation sociale dans laquelle les interactions positives sont activement recherchées et socialement régulées. Ces comportements sont cognitivement exigeants, car ils nécessitent une gestion fine des relations multiples, une mémoire des partenaires et une sensibilité aux signaux sociaux subtils. Le taux de contact affiliatif constitue ainsi un marqueur pertinent pour explorer les régions cérébrales impliquées dans la régulation sociale positive, notamment au sein du réseau limbique et des régions frontales associées au suivi relationnel. Ce comportement mobilise prioritairement la **socio-cognition**, à travers la reconnaissance individuelle, la mémoire sociale et l’ajustement des interactions selon le contexte. Il sollicite également la **prédictibilité sociale**, car l’engagement dans des contacts affiliatifs repose sur une certaine stabilité des relations et la capacité à anticiper des réponses positives. Enfin, un **contrôle inhibiteur** modulé peut être requis pour maintenir des interactions harmonieuses, notamment dans les situations de tension sociale ou entre partenaires de statuts différents.

13. Taux de contre-agression

Définition éthologique : Le taux de contre-agression désigne la fréquence à laquelle une victime d’agression réagit activement par une protestation ou une riposte plutôt que par une soumission passive. Dans le concept de tolérance sociale selon les critères éthologiques, ce comportement est un indicateur de la bidirectionnalité des interactions agressives. Il est généralement bas dans les sociétés despotiques, où les subordonnés n’ont que peu de latitude pour répondre, et plus élevé dans les sociétés tolérantes, où les conflits peuvent être plus symétriques et les statuts hiérarchiques plus souples (Balasubramaniam et al., 2012; Thierry, 2007). Ce critère est donc directement lié au style social d’une espèce et à la distribution du pouvoir dans le groupe.

Capacités cognitives impliquées : La contre-agression suppose une évaluation du rapport de force, une mémoire des interactions précédentes, une représentation du partenaire (son niveau d’agressivité, les signaux émis) (Ferrucci et al., 2022), et une capacité à estimer les risques liés à une riposte. Elle implique également la reconnaissance des intentions de l’agresseur et la possibilité d’ajuster son comportement en fonction du contexte. Chez les macaques, il a été montré que les espèces tolérantes comme *M. tonkeana* présentent des taux de contre-agression significativement plus élevés que *M. mulatta*, traduisant une réciprocité plus forte dans les

échanges conflictuels (Balasubramaniam et al., 2012; Demaria and Thierry, 2001; Petit et al., 1997). Cela suggère une capacité accrue à moduler ses réponses selon les caractéristiques du partenaire et la nature de la relation.

Justification dans le modèle cognition–tolérance : Un taux élevé de contre-agression peut être interprété comme un indice de flexibilité sociale et de prise de décision contextuelle. Dans les sociétés tolérantes, les individus ne se contentent pas d'un comportement de soumission automatique, mais ajustent leurs réactions selon les enjeux relationnels et la dynamique du moment. Cette souplesse repose sur des mécanismes cognitifs de reconnaissance individuelle, d'évaluation sociale et d'auto-régulation émotionnelle. L'intégration de ce critère dans le modèle cognition–comportement–cerveau permet d'identifier les structures impliquées dans la régulation des réponses agressives et dans la perception sociale du conflit. Ce comportement mobilise à la fois la **socio-cognition**, à travers la reconnaissance des partenaires et l'évaluation du contexte relationnel, et le **contrôle inhibiteur**, indispensable pour réguler les réponses agressives et ajuster sa réaction en fonction de la situation. Il est également lié à la **prédictibilité sociale**, dans la mesure où une contre-agression implique une anticipation des conséquences sociales possibles et une certaine confiance dans la possibilité d'une issue non punitive. Ce comportement mobilise à la fois la **socio-cognition**, à travers la reconnaissance des partenaires et l'évaluation du contexte relationnel, et le **contrôle inhibiteur**, indispensable pour réguler les réponses agressives et ajuster sa réaction en fonction de la situation. Il est également lié à la **prédictibilité sociale**, dans la mesure où une contre-agression implique une anticipation des conséquences sociales possibles et une certaine confiance dans la possibilité d'une issue non punitive. Il convient toutefois de noter que certaines contre-agressions peuvent aussi résulter d'une lecture immédiate de signaux sociaux perçus comme permissifs — tels qu'un faible niveau d'agressivité de l'attaquant — et ne pas toujours impliquer une planification cognitive élaborée.

14. Taux d'interférence des immatures dans les copulations

Définition éthologique : Ce critère désigne la fréquence à laquelle des individus immatures (souvent des juvéniles) interrompent ou interfèrent dans les copulations entre adultes, en particulier en s'interposant physiquement entre les partenaires. Dans le concept de tolérance sociale selon les critères éthologiques, ce comportement est plus fréquemment observé dans les sociétés de grade élevé (Thierry, 2021, 1986). Il est interprété comme un marqueur de permissivité sociale, dans laquelle les jeunes peuvent interagir librement avec les adultes, même dans des contextes à forte valence émotionnelle comme les accouplements.

Capacités cognitives impliquées : Ce type d'interférence implique une capacité à détecter une interaction sociale saillante, à interpréter son contenu émotionnel, et à s'autoriser une action non inhibée en dépit de la hiérarchie ou des risques de sanctions. Cela suppose une certaine tolérance perçue de la part des adultes, mais aussi une maîtrise de la lecture sociale des situations : reconnaissance des partenaires, des statuts relatifs, et du type d'interaction en cours.

Chez *M. tonkeana*, par exemple, les jeunes montrent fréquemment des comportements d'interférence dans divers contextes sociaux sans répression forte de la part des adultes, ce qui suggère une latitude comportementale acquise dans un cadre relationnel stable (Thierry, 1986). À mesure que les individus grandissent, ils interfèrent davantage à distance de l'interaction copulatoire : un tel comportement reflète une volonté de participer, même indirectement, aux interactions impliquant des partenaires socialement importants. De plus, ce type de comportement n'est pas décrit chez les espèces de macaques de faible grade de tolérance sociale et semble être déterminé par le degré de tolérance des mâles adultes (Thierry, 1986).

Justification dans le modèle cognition–tolérance : La capacité des immatures à intervenir dans des contextes aussi sensibles que la reproduction reflète une intégration sociale précoce, une relative perception de sécurité dans l'environnement social, et une faible contrainte hiérarchique. Elle peut être interprétée comme un indice indirect de cognition sociale émergente : la reconnaissance des situations sociales pertinentes, l'identification de figures adultes tolérantes, et la régulation de ses propres comportements en fonction du contexte. Cette liberté d'action chez les jeunes témoigne d'une représentation relationnelle flexible, où les individus sont capables de moduler leur comportement en fonction du contexte et du partenaire, plutôt que de se conformer à des règles hiérarchiques rigides. Ce comportement peut ainsi être rattaché prioritairement à la socio-cognition, via la reconnaissance des partenaires et des

situations sociales pertinentes, ainsi qu'à la prédictibilité sociale, dans la mesure où l'immatrice agit dans un environnement perçu comme peu menaçant. Le contrôle inhibiteur est en revanche peu sollicité ici, l'interférence s'exprimant précisément dans un contexte de relâchement des contraintes sociales.

15. Degré de protection maternelle

Définition éthologique : Ce critère fait référence à la fréquence avec laquelle une mère intervient activement pour récupérer son petit, notamment en cas d'éloignement ou de contact avec d'autres individus. Il est mesuré par la proportion de récupérations actives (*retrievals*) opérées par la mère. Un degré élevé de protection est observé dans les espèces peu tolérantes (grade 1), tandis qu'un comportement plus permissif est typique des espèces tolérantes (grade 4).

Capacités cognitives impliquées : Ce comportement reflète une évaluation sociale de l'environnement immédiat du jeune, mais la nature précise des capacités mobilisées peut varier selon le moment de l'intervention maternelle. Lorsque la mère récupère son petit en réponse à un signal de détresse (vocalisation, posture), cela suppose la détection et l'interprétation de signaux émotionnels, relevant d'une sensibilité socio-affective spécifique. En revanche, lorsqu'elle intervient de manière préventive, en l'absence de signal émis par l'enfant, cela implique une évaluation contextuelle proactive du risque social : reconnaissance individuelle (distinction fine entre congénères), anticipation d'une menace potentielle (e.g. présence d'un individu peu affilié ou agressif), et ajustement du comportement en fonction. Dans les deux cas, le retrait actif engage des capacités de cognition sociale basique et de flexibilité comportementale, mais avec un degré d'inférence sociale variable selon le type de déclencheur.

Justification dans le modèle cognition-tolérance : Dans les sociétés à forte tolérance, la moindre intervention maternelle pourrait refléter une confiance implicite dans la stabilité de l'environnement social immédiat, ce qui implique une capacité à traiter les signaux sociaux contextuels et à moduler son comportement en fonction. Des études chez *M. mulatta* montrent que les mères ajustent leur comportement de protection en fonction de la nature des partenaires sociaux présents (Maestripieri, 1994). Cela implique une mémoire sociale et une reconnaissance des relations affiliatives dans le groupe. Ce comportement peut ainsi être rattaché principalement à la dimension de prédictibilité sociale, en ce qu'il reflète une

évaluation implicite de la stabilité des interactions sociales. Il mobilise également des éléments de socio-cognition, à travers la reconnaissance individuelle et la lecture des signaux sociaux émis par les congénères. Le contrôle inhibiteur est quant à lui peu sollicité dans ce contexte, sauf peut-être dans les cas de régulation émotionnelle maternelle face à des signaux ambigus.

16. Développement du comportement de l'allomaternage

Définition éthologique : Le développement de l'allomaternage, c'est-à-dire la prise en charge partielle d'un nourrisson par un individu autre que sa mère biologique, constitue un indicateur comportemental essentiel dans le concept de tolérance sociale selon les critères éthologiques. Il peut prendre la forme de portage, de toilettage ou d'interactions ludiques, et se mesure indirectement à travers la fréquence de récupération active du jeune par sa mère (voir Figure 13): plus cette fréquence est faible, plus le comportement allomaternel est développé. Ce trait est caractéristique des espèces de grade social élevé, où les jeunes circulent plus librement et bénéficient d'un réseau social plus large dès les premières étapes de leur développement.



Figure 13 : Comportements d'allomaternage chez deux espèces de macaques.

(a) Exemple d'allomaternage chez deux femelles macaque rhésus (*M. mulatta*). L'allomaternage se manifeste ici par une interaction affiliative (grooming) entre une femelle et un nourrisson, sous la surveillance directe de la mère, qui le tient (crédits photographiques : Théo Lemeux). (b) Dans cet exemple d'allomaternage chez des macaque de Tonkean (*M. tonkeana*), la mère se tient au premier plan, tandis qu'une autre femelle porte et manipule le nourrisson (crédits photographiques : Sarah Silvére).

Capacités cognitives impliquées : La mise en œuvre de ce comportement suppose des capacités cognitives précises, telles que la reconnaissance individuelle, la compréhension des statuts sociaux et des relations affiliatives, ainsi qu'une certaine sensibilité aux états émotionnels d'autrui. Plusieurs travaux indiquent que les individus engagés dans l'allomaternalité adaptent leur comportement en fonction des réactions du nourrisson ou des signaux émis par la mère, traduisant une forme d'interprétation socio-affective de la situation (Fairbanks, 1990).

Justification dans le modèle cognition–tolérance : Dans le cadre d'une modélisation des liens entre tolérance sociale et cognition, la présence marquée d'allomaternalité dans certaines espèces peut être interprétée comme un indicateur de stabilité relationnelle et d'intégration coopérative. Ce comportement témoigne d'une forme d'anticipation sociale et d'évaluation contextuelle, en lien avec un environnement cognitif propice à la coordination sociale. Les contrastes observés entre *M. tonkeana* (grade 4) et *M. mulatta* (grade 1) renforcent cette lecture différenciée du soin coopératif à la lumière du gradient de tolérance sociale (Demaria and Thierry, 2001). Ce comportement mobilise prioritairement des capacités de socio-cognition, notamment la reconnaissance des partenaires et la lecture des signaux affectifs, tout en engageant également la dimension de prédictibilité sociale, puisque la permissivité de la mère suppose une certaine stabilité perçue du contexte relationnel. Le contrôle inhibiteur peut aussi être sollicité chez l'autre femelle, notamment pour réguler son comportement face aux signaux émis par le nourrisson ou par la mère.

17. Retard de dispersion des mâles

Définition éthologique : Chez les macaques, la dispersion des mâles – c'est-à-dire leur départ du groupe natal à la maturité sexuelle – constitue un phénomène central dans l'organisation sociale. Le « retard de dispersion » fait référence à l'âge plus avancé auquel les mâles quittent leur groupe d'origine. Dans le concept de tolérance sociale selon les critères éthologiques, un départ plus tardif est typique des espèces tolérantes (grades 3 et 4), tandis que les espèces plus despotiques présentent une dispersion précoce des mâles, souvent dès l'adolescence (Thierry, 2021). Ce délai dans la dispersion a été observé notamment chez *M. tonkeana* et *M. nigra*, où les mâles peuvent rester plusieurs années dans leur groupe natal sans tensions majeures.

Capacités cognitives impliquées : Un retard dans la dispersion suppose la capacité des mâles à maintenir des relations stables avec des individus dominants, à moduler leurs comportements en fonction des contraintes sociales du groupe, et à éviter les conflits directs tout en consolidant leur statut. Cela implique une flexibilité comportementale, une lecture fine des relations de pouvoir, et une capacité à inhiber ou différer des stratégies compétitives. Les mâles doivent aussi naviguer dans des environnements sociaux complexes sans provoquer d'instabilité, ce qui exige des compétences de régulation sociale accrues (Thierry, 2021).

Justification dans le modèle cognition–tolérance : Le retard de dispersion peut être vu comme un indice comportemental de cohésion sociale intersexuée, et de compétence adaptative à long terme dans des structures sociales souples. Il suggère que les individus sont capables de s'intégrer durablement à un système relationnel tolérant sans menacer l'ordre établi. Sur le plan neurocognitif, ce comportement implique vraisemblablement des réseaux liés à la gestion du stress social, à l'inhibition comportementale et à l'évaluation des risques sociaux, ce qui en fait un critère pertinent pour relier la tolérance sociale aux corrélats cérébraux du contrôle social et de la stratégie adaptative. Toutefois, il convient de souligner que ce retard pourrait également être influencé par des différences interspécifiques dans le rythme de développement pubertaire — les mâles Tonkean atteignant la maturité sexuelle plus tardivement que les rhésus. Des données comparatives précises sur l'âge de maturité sexuelle et l'âge réel de dispersion seraient nécessaires pour évaluer dans quelle mesure ce trait reflète une stratégie sociale ou un simple décalage ontogénique. Ce comportement mobilise potentiellement la **prédictibilité sociale**, en ce qu'il suppose une capacité à rester dans un environnement social stable sans provoquer de perturbations, ainsi que le **contrôle inhibiteur**, dans la gestion des interactions compétitives et la retenue de comportements reproductifs ou agressifs. Il peut aussi impliquer la **socio-cognition**, si les mâles retardataires adaptent leur positionnement social en fonction des relations hiérarchiques et affiliatives établies.

18. Centralité des mâles dominants dans le réseau social

Définition éthologique : La centralité des mâles dominants fait référence à leur position structurelle dans le réseau d'interactions sociales du groupe. Elle se mesure par des indicateurs comme la fréquence des interactions initiées et reçues, le nombre de partenaires, ou encore l'*eigenvector centrality* (Bonacich, 1972) — une mesure qui reflète à quel point un individu est connecté à d'autres individus eux-mêmes bien connectés. Dans les espèces despotiques comme

M. mulatta, les mâles dominants occupent des positions centrales, concentrant les interactions sociales et contrôlant l'accès aux ressources. Dans les espèces plus tolérantes, comme *M. tonkeana*, les réseaux sont plus distribués et les mâles dominants sont moins centraux, laissant davantage de place à des interactions horizontales (Sueur et al., 2011; Thierry, 2007).

Des travaux récents ont montré que chez les macaques japonais (*M. fuscata*) en milieu naturel, un *eigenvector centrality* plus élevée dans le réseau de toilettage est associée à de meilleures performances en tâche d'inhibition comportementale, suggérant qu'occuper une position sociale centrale pourrait requérir – ou favoriser – un meilleur contrôle de soi (Kaigaishi and Yamamoto, 2024).

Capacités cognitives impliquées : La capacité à occuper ou à partager une position centrale dans un réseau social repose sur des compétences de suivi relationnel, de régulation comportementale, et de stratégie d'interaction. Dans les groupes où la centralité est partagée, les individus doivent entretenir des relations diversifiées, gérer leur image sociale et interagir avec des partenaires de différents statuts. Cela implique une représentation cognitive des dynamiques sociales globales, allant au-delà des relations dyadiques. L'analyse de la centralité permet ainsi de capturer indirectement les compétences socio-cognitives liées à la navigation dans des structures sociales complexes.

Justification dans le modèle cognition–tolérance : La position d'un individu dans le réseau social reflète les contraintes et les opportunités offertes par son environnement relationnel. Dans les sociétés tolérantes, la décentralisation des réseaux suggère une plus grande fluidité sociale et la nécessité d'une gestion relationnelle répartie entre plusieurs acteurs. Ce critère permet de faire le lien entre structure sociale globale, capacités cognitives distribuées, et organisation cérébrale des systèmes de représentation sociale. Il est particulièrement pertinent pour explorer les corrélats neuronaux du suivi des relations multiples et de la représentation des réseaux sociaux à grande échelle. Ce comportement mobilise fortement la **socio-cognition**, en particulier la capacité à suivre simultanément plusieurs relations sociales, à ajuster ses interactions selon les statuts relatifs, et à représenter la structure globale du groupe. Il engage également la **prédictibilité sociale**, car occuper une position centrale ou décentralisée suppose une perception fine de la stabilité et des dynamiques du réseau. Enfin, le **contrôle inhibiteur** peut être requis pour maintenir une posture flexible et appropriée vis-à-vis de partenaires multiples aux attentes diverses.

En synthèse, le chapitre 2 a posé un cadre conceptuel opératoire de la tolérance sociale en articulant, pour chaque trait décrit chez les macaques, le triptyque *comportement observable – exigences socio-cognitives – cibles neurales candidates*. Ce cadre relie explicitement les styles sociaux (du grade 1 au grade 4) à des processus cognitifs (socio-cognition, contrôle inhibiteur, prédictibilité sociale) et formule des hypothèses sur l'implication de systèmes fronto-limbiques, notamment amygdalo-hippocampiques. Le chapitre 3 traduit ces prédictions en un protocole comparatif d'IRM *post-mortem* chez 12 espèces du genre *Macaca*, en focalisant d'abord sur les structures sous-corticales (amygdale, hippocampe) : il ouvre par les rappels anatomiques et de connectivité nécessaires, puis quantifie la variabilité interspécifique de ces volumes et examine leur lien avec le style social, préparant les analyses de réseaux développées ultérieurement.

Chapitre 3 : Étude des corrélats neuroanatomiques sous-corticaux de la tolérance sociale chez les macaques

Introduction

Ce chapitre est dédié à l'étude *post-mortem* des données d'IRM obtenues sur douze espèces du genre *Macaca*. Il s'ouvre par un rappel des fondements anatomiques et fonctionnels du cerveau, ainsi que des concepts de connectivité indispensables à la compréhension de cette recherche. L'étude de la variabilité de l'anatomie cérébrale, qu'elle soit interindividuelle ou interspécifique, s'inscrit dans une réflexion plus large sur le lien entre structure et fonction du cerveau. Ce principe fondamental, au cœur des neurosciences contemporaines, éclaire la manière dont les différences morphologiques influencent les capacités cognitives, les comportements et l'adaptation des espèces à leur environnement.

Une première partie abordera les principes physiques de l'imagerie par résonance magnétique fonctionnelle (IRMf) puis, nous exposerons la problématique spécifique de cette étude, replacée dans le contexte de la tolérance sociale interspécifique chez les macaques.

1. Théorie IRM

1.1. Histoire de l'IRM

Parmi les technologies d'imagerie médicale, l'IRM est relativement récente, si on la compare aux rayons X (Röntgen, 1896), aux premières utilisations de l'échographie dans les années 1940 (Viard et al., 2021), ou à la tomодensitométrie (Hounsfield, 1973) (voir Figure 14). Son développement repose sur une série d'avancées conceptuelles et techniques issues de la physique fondamentale, qui ont progressivement été mises au service de la médecine et des neurosciences (Viard et al., 2021).

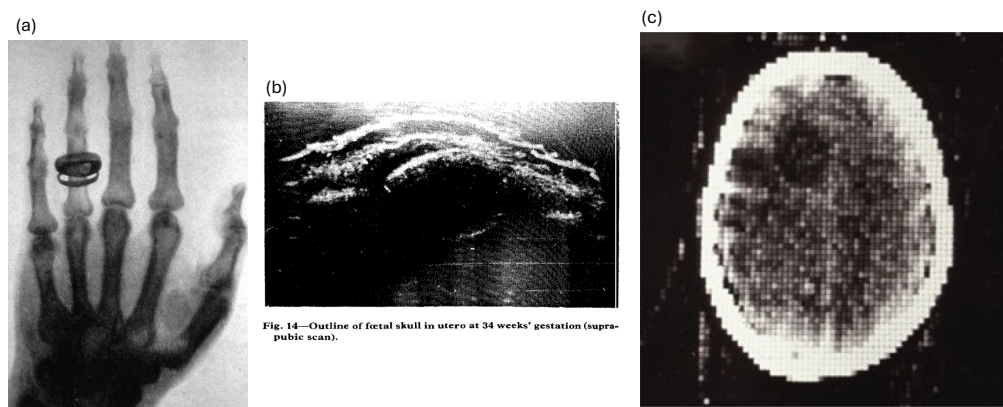


Figure 14: Premières images produites par trois grandes techniques d'imagerie médicale, marquant des avancées majeures dans la visualisation du corps humain.

(a) Première radiographie : image de la main gauche d'Albert von Kölliker, prise par Wilhelm Röntgen lors d'une conférence publique en 1896, peu après sa découverte des rayons X en 1895 (source : Haase et al., 1997). (b) Première image échographique documentée en médecine humaine : image fœtale obtenue en 1958 par Ian Donald, pionnier de l'échographie obstétricale (Donald et al., 1958). (c) Première image obtenue par tomodensitométrie (CT scan) en 1971, réalisée par Godfrey Hounsfield et Allan Cormack, permettant pour la première fois une reconstruction tridimensionnelle à partir de coupes transversales (source : Taubmann et al., 2018).

Le phénomène de résonance magnétique nucléaire (RMN), à la base de l'IRM, s'appuie sur la théorie du *spin*, démontrée pour la première fois en 1938 par Rabi, qui mit en évidence qu'un faisceau de particules pouvait émettre un signal dépendant du champ magnétique appliqué. Ce principe est ensuite appliqué aux solides et liquides par Bloch et Purcell, posant les bases expérimentales de la RMN (Bloch et al., 1946; Purcell et al., 1946). L'organisme, riche en molécules d'eau, constitue un terrain idéal pour ces mesures, puisque les noyaux d'hydrogène possèdent un moment magnétique qui les rend sensibles aux variations de champ.

Sous l'effet d'un champ magnétique externe (B_0), ces noyaux adoptent des états d'énergie distincts. Une impulsion radiofréquence à la fréquence de Larmor permet de les exciter, et le

retour à l'équilibre génère un signal mesurable, le *free induction decay* (FID) (Hahn, 1950). Ce signal varie selon la nature chimique des tissus, ce qui permet leur différenciation. L'application de la transformée de Fourier permet de convertir ces signaux temporels en spectres fréquentiels exploitables (Carr and Purcell, 1954).

Une avancée décisive est réalisée en 1973 lorsque Lauterbur introduit les gradients de champ magnétique, permettant de localiser les signaux dans l'espace et de générer des images (Lauterbur, 1973). Mansfield perfectionne cette approche en développant l'imagerie écho-planar (EPI), réduisant considérablement les temps d'acquisition (Mansfield, 1977). En parallèle, Damadian démontre que la RMN permet de différencier les tissus sains et tumoraux, et produit l'un des premiers scanners corporels complets (Damadian, 1971).

Les décennies suivantes voient l'essor de séquences spécialisées : l'introduction du gadolinium comme agent de contraste améliore les images T1, tandis que les séquences FLAIR et DIR permettent respectivement de supprimer les signaux du liquide céphalorachidien et de la substance blanche, facilitant la détection de lésions corticales et sous-corticales (Bydder and Young, 1985). L'IRM de diffusion, en particulier, marque une avancée majeure, permettant de cartographier la direction des faisceaux de matière blanche grâce au tenseur de diffusion (Basser et al., 1994; Le Bihan et al., 1986).

Dans les années 1990, une transformation conceptuelle s'opère avec le développement de l'IRM fonctionnelle (IRMf), fondée sur le contraste BOLD (*Blood Oxygen Level Dependent*), qui détecte les variations locales d'oxygénation sanguine en réponse à l'activité neuronale (Bandettini et al., 1992; Ogawa et al., 1992) (voir Figure 15). Ce signal, reflet indirect de l'activation neuronale, permet d'étudier le cerveau en action de façon non invasive et avec une bonne résolution spatiale (Logothetis et al., 2001). L'IRMf permet ainsi de cartographier les réseaux cérébraux associés aux fonctions cognitives, sensorielles ou émotionnelles, aussi bien lors de tâches que dans des états de repos (Raichle et al., 2001).

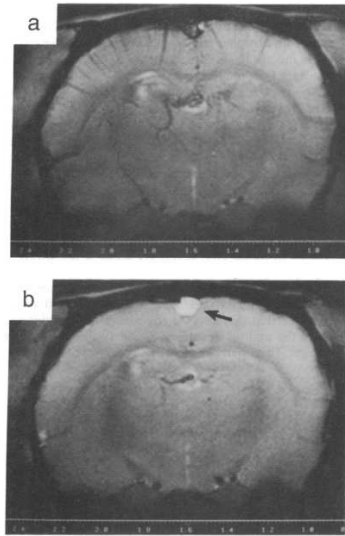


Figure 15: Première démonstration expérimentale du contraste BOLD (Blood Oxygen Level Dependent) par IRM fonctionnelle chez le rat.

(a) Image coronale obtenue chez un rat anesthésié à l'uréthane, ventilé avec 100 % d'oxygène, mettant en évidence un contraste BOLD cortical bien marqué. (b) Même coupe après ventilation au mélange 90 % O₂ / 10 % CO₂ : le contraste BOLD est fortement diminué. La flèche indique le sinus sagittal supérieur, dont l'intensité de signal est accrue en lien avec l'augmentation de l'oxygénation sanguine. Cette figure historique, extraite de l'article fondateur (Ogawa et al., 1990), illustre pour la première fois que les variations locales d'oxygénation du sang modulent le signal IRM, jetant les bases de l'IRM fonctionnelle BOLD. Données acquises avec un champ magnétique perpendiculaire au plan de coupe, un temps de répétition de 260 ms, un temps d'écho de 12 ms, une durée d'acquisition de 9 minutes, une résolution de $117 \times 117 \mu\text{m}$ par pixel et une épaisseur de coupe de $550 \mu\text{m}$. Température corporelle maintenue entre 35 et 36,5 °C.

L'IRM offre aujourd'hui une visualisation fine des structures cérébrales et un accès dynamique à leur fonctionnement, sans recours aux rayonnements ionisants (Mansfield and Morris, 1982). Grâce à la diversité des pondérations (T1, T2, diffusion, FLAIR...), elle permet de détecter une grande variété d'anomalies cérébrales (Bydder and Young, 1985). Elle présente toutefois des limites, notamment son coût, sa sensibilité aux mouvements, et le fait que l'IRMf reste une mesure indirecte de l'activité neuronale (Jezzard et al., 2003).

1.2. Propriétés de l'IRM

L'imagerie par résonance magnétique (IRM) repose sur des propriétés physiques bien spécifiques, qui permettent d'obtenir des images anatomiques et fonctionnelles du cerveau avec une grande précision spatiale, sans recours aux rayonnements ionisants. Ces propriétés dépendent principalement de l'interaction des noyaux d'hydrogène avec un champ magnétique fort et homogène, ainsi que de la réponse de ces noyaux à des impulsions radiofréquence.

Le signal IRM varie selon plusieurs paramètres intrinsèques des tissus, notamment les temps de relaxation longitudinale (T1) et transversale (T2), qui décrivent la vitesse à laquelle les protons excités retrouvent leur état d'équilibre après l'impulsion. Ces différences de relaxation permettent de générer des images pondérées en T1 (mettant en valeur la substance grise) ou en T2 (faisant ressortir les structures riches en eau, comme les ventricules ou les lésions inflammatoires) (Bydder and Young, 1985; Viard et al., 2021). D'autres séquences, comme les FLAIR, DIR ou la diffusion (DTI), exploitent ces propriétés pour renforcer le contraste entre types tissulaires ou révéler les trajets des fibres de substance blanche.

La résolution spatiale des images IRM dépend de plusieurs facteurs : l'intensité du champ magnétique (exprimée en Tesla), la durée de l'acquisition, la qualité des gradients, et le rapport signal/bruit (SNR). Des scanners à haut champ (3T, 7T ou plus) offrent un meilleur SNR et une résolution plus fine, permettant de visualiser des structures de petite taille, comme les noyaux sous-corticaux ou certaines subdivisions de l'amygdale (Keuken et al., 2018; Sladky et al., 2013). En contrepartie, ces hautes résolutions nécessitent des temps d'acquisition plus longs et sont plus sensibles aux artéfacts (inhomogénéités de champ, mouvements, susceptibilité magnétique...) (Jezzard et al., 2003).

En IRM fonctionnelle (IRMf), ces principes sont appliqués pour détecter les variations du signal BOLD (Blood Oxygen Level Dependent), reflétant les modifications locales de l'oxygénation sanguine en réponse à l'activité neuronale. La résolution temporelle y est plus limitée (souvent de l'ordre de 1 à 3 secondes), mais suffisante pour observer les dynamiques lentes des réseaux cérébraux en condition de repos (Logothetis et al., 2001; Raichle et al., 2001). La sensibilité du signal BOLD varie selon la profondeur des structures et leur vascularisation : les régions corticales sont en général mieux représentées que les noyaux profonds. L'imagerie *post-mortem*, utilisée dans cette étude, présente des spécificités techniques. L'absence de circulation sanguine empêche l'usage du contraste BOLD, mais autorise des temps d'acquisition très longs,

optimisant la résolution spatiale (jusqu'à 300 μm isotrope pour certaines séquences). Les tissus peuvent cependant subir des modifications (réduction de l'eau libre, rigidification) en fonction des conditions de fixation, ce qui influence la relaxation et nécessite des ajustements de séquence (D'Arceuil and de Crespigny, 2007). Enfin, l'IRM appliquée au cerveau de PNH notamment aux macaques, implique des adaptations particulières : plus petite taille du cerveau, rapport signal/bruit plus faible, nécessité d'utiliser des antennes adaptées à la morphologie animale, parfois couplée à des systèmes de maintien pour minimiser les artéfacts de mouvement. Ces contraintes sont contrebalancées par la qualité des scanners à haut champ disponibles en recherche préclinique, qui permettent aujourd'hui une visualisation fine et fiable des structures cérébrales de ces espèces.

Article 1 : Neuroanatomical foundations of social tolerance across macaque species

Publié au journal *eLife* :

Neuroanatomical foundations of social tolerance across macaque species

Sarah Silvère, Julien Lamy, Chrystelle Po, Mathieu Legrand, Jerome Sallet, Sébastien Ballesta (2025), *eLife***14**:RP106424, doi.org/10.7554/eLife.106424.1

La version présentée ci-dessous correspond à la dernière version de l'article après réponse aux *reviews*.

Toward neuroanatomical and cognitive foundations of macaque social tolerance grades

S. Silvēre^{1,2}, J. Lamy³, C. Po³, M. Legrand^{1,2}, J. Sallet^{4,5}, S. Ballesta^{1,2}

1. Laboratoire de Neurosciences Cognitives et Adaptatives, UMR 7364, Strasbourg, France

2. Centre de Primatologie de l'Université de Strasbourg, Niederhausbergen, France

3. ICube (UMR 7357), Université de Strasbourg-CNRS, Strasbourg, France

4. Univ Lyon, Université Lyon, Inserm, Stem Cell and Brain Research Institute, U1208, Bron, France

5. Wellcome Center for Neuroimaging, Dpt of Experimental Psychology, University of Oxford, Oxford, UK.

Abstract

The macaque genus includes 25 species with diverse social systems, ranging from low to high social tolerance grades. Such interspecific behavioral variability provides a unique model to tackle the evolutionary foundation of primate social brain. Yet, the neuroanatomical correlates of these social tolerance grades remain unknown. To address this question, we expressed social tolerance grades within a novel cognitive framework and analyzed *post-mortem* structural scans from 12 macaque species. Our results show that amygdala volume is a subcortical predictor of macaques' social tolerance, with high tolerance species exhibiting larger amygdala than low tolerance ones. We further investigated the developmental trajectory of amygdala across social grades and found that intolerant species showed a gradual increase in relative amygdala volume across the lifespan. Unexpectedly, tolerant species exhibited a decrease in relative amygdala volume across the lifespan, contrasting with the age-related increase observed in intolerant species—a developmental pattern previously undescribed in primates. Taken together, these findings provide valuable insights into the cognitive, neuroanatomical and evolutionary basis of primates' social behaviors.

Keywords: non-human primate, social tolerance, social brain, amygdala, MRI, comparative neuroanatomy

Introduction

Complex social environment implies a greater cognitive demand of social representations and interactions, which is one of the driving forces behind the evolution of the primate brain (Dunbar, 2009; Freeberg et al., 2012; Heldstab et al., 2022). Correlations between social environment and variations in brain structures volumes have been reported, both in humans (Kanai et al., 2012; Maguire et al., 2000; Parkinson et al., 2017) and in non-human primates (NHP) (Noonan et al., 2014a; Sallet et al., 2011; Meguerditchian et al., 2021; Testard et al., 2022). In rhesus macaques (*M. mulatta*), previous studies have demonstrated that interindividual variation in social characteristics—such as hierarchical status (Noonan et al., 2014b) or group size (Sallet et al., 2011; Testard et al., 2022) – is associated with grey matter volume in core regions of the social brain, including the amygdala, the hippocampus, the superior temporal sulcus (STS), and the rostral prefrontal cortex (rPFC). Supporting the broader relevance of these findings across *Cercopithecinae*, a study in olive baboons (*Papio anubis*) revealed that individuals living in larger social groups exhibited greater total brain volumes, with an effect primarily driven by white matter (Meguerditchian et al., 2021).

Despite the existence of 25 species within the *Macaca* genus (Cooper et al., 2022; Cords, 2012; Ghosh et al., 2022; Thierry, 2007; Thierry et al., 2004), most neuroscience research focuses on two species, *M. mulatta* and *M. fascicularis* (and in rare cases *M. nemestrina* and *M. fuscata* (Carlo et al., 2010; Isa et al., 2009; Maranesi et al., 2014)). In spite of the relatively short evolutionary divergence time within this genus (6 to 8 million years (Perelman et al., 2011)), the various macaque species display a considerable interspecific variety of social behaviors while usually maintaining a multi-male, multi-female, and multi-generational social structure (Balasubramaniam et al., 2017; Thierry, 2007, 2000). These behavioral differences are characterized by different styles of dominance (Balasubramaniam et al., 2012), severity of agonistic interactions (Duboscq et al., 2014), nepotism (Berman and Thierry, 2010; Duboscq et al., 2013; Sueur et al., 2011) and submission signals (De Waal and Luttrell, 1985; Rincon et al., 2023), among the 18 covariant behavioral traits described in Thierry's classification of social tolerance (Thierry, 2021, 2017, 2000).

Despite this large behavioral variability, macaque species display broadly similar general cognitive abilities (ManyPrimates et al., 2022). Specific differences observed in domains such as inhibitory control or social flexibility are thus more likely to reflect adaptive responses to species-specific social constraints, rather than intrinsic disparities in overall intelligence (Joly

et al., 2017; Loyant et al., 2023). Altogether, the socio-behavioral diversity within the *Macaca* genus provides a compelling model to investigate how social ecology shapes cognition and its neural substrates.

The concept of social tolerance, central to this comparative approach, has sometimes been used in a vague or unidimensional way. As Bernard Thierry (2021) pointed out, the notion was initially constructed around variations in agonistic relationships – dominance, aggressiveness, appeasement or reconciliation behaviors – before being expanded to include affiliative behaviors, allomaternal care or male–male interactions (Thierry, 2021). These traits do not necessarily align along a single hierarchical axis but rather reflect a multidimensional complexity of social style, in which each trait may have co-evolved with others (Thierry, 2021, 2000; Thierry et al., 2004). Moreover, the lack of a standardized scientific definition has sometimes led to labeling species as “tolerant” or “intolerant” without explicit criteria (Gumert and Ho, 2008; Patzelt et al., 2014). These behavioral differences are characterized by different styles of dominance (Balasubramaniam et al., 2012), severity of agonistic interactions (Duboscq et al., 2014), nepotism (Berman and Thierry, 2010; Duboscq et al., 2013; Sueur et al., 2011) and submission signals (De Waal and Luttrell, 1985; Rincon et al., 2023), among the 18 covariant behavioral traits described in Thierry's classification of social tolerance (Thierry, 2021, 2017, 2000).

To ground the investigation of social tolerance in a comparative neuroanatomical framework, we introduced a tentative working model that articulates behavioral traits, cognitive dimensions, and their potential subcortical neural substrates. Drawing upon 18 behavioral traits identified in Thierry's comparative analyses (Thierry, 2021, 2007), we organized these traits into three core dimensions: socio-cognitive demands, behavioral inhibition, and the predictability of the social environment (Table 1). This conceptualization did not aim to redefine social tolerance itself, but rather to provide a structured basis for testing neuroanatomical hypotheses related to the volume of relevant subcortical areas and social style variability. It echoes recent efforts to bridge behavioral ecology and cognitive neuroscience by linking specific mental abilities – such as executive functions or metacognition – with distinct prefrontal regions shaped by social and ecological pressures (Bouret et al., 2024; Testard 2022).

Navigating social life in primate societies requires substantial cognitive resources: individuals must not only track multiple relationships, but also regulate their own behavior, anticipate others' reactions, and adapt flexibly to changing social contexts. Taken advantage of databases

of magnetic resonance imaging (MRI) structural scans, we conducted the first comparative study integrating neuroanatomical data and social behavioral data from closely related primate species of the same genus to address the following questions: To what extent can differences in volumes of subcortical brain structures be correlated with varying degrees of social tolerance? Additionally, we explored whether these dispositions reflect primarily innate features, shaped by evolutionary processes, or acquired through socialization within more or less tolerant social environments.

The first category, socio-cognitive demands, refers to the cognitive resources needed to process, monitor, and flexibly adapt to complex social environments. Linking those parameters to neurological data is at the core of the social brain theory (Dunbar, 2009). Macaques' social systems require advanced abilities in social memory, perspective-taking, and partner evaluation (Freeberg et al., 2012). This is particularly true in tolerant species, where the increased frequency and diversity of interactions may amplify the demands on cognitive tracking and flexibility. Tolerant macaque species typically live in larger groups with high interaction frequencies, low nepotism, and a wider range of affiliative and cooperative behaviors, including reconciliation, coalition-building, and signal flexibility (Thierry, 2021, 2000). Tolerant macaque species also exhibit a more diverse and flexible vocal and facial repertoire than intolerant ones which may help reduce ambiguity and facilitate coordination in dense social networks (Rincon et al., 2023; Scopa and Palagi, 2016; Rebout 2020). Experimental studies further show that macaques can use facial expressions to anticipate the likely outcomes of social interactions, suggesting a predictive function of facial signals in managing uncertainty (Micheletta et al., 2012; Waller et al., 2016). Even within less tolerant species, like *M. mulatta*, individual variation in facial expressivity has been linked to increased centrality in social networks and greater group cohesion, pointing to the adaptive value of expressive signaling across social styles (Whitehouse et al., 2024).

The second category, inhibitory control, includes traits that involve regulating impulsivity, aggression, or inappropriate responses during social interactions. Tolerant macaques have been shown to perform better in tasks requiring behavioral inhibition and also express lower aggression and emotional reactivity than intolerant macaques both in experimental and in natural contexts (Joly et al., 2017; Loyant et al., 2023). These features point to stronger self-regulation capacities in species with egalitarian or less rigid hierarchies. More broadly, inhibition – especially in its strategic form (self-control) – has been proposed to play a key role in the cohesion of stable social groups. Comparative analyses across mammals suggest that this

capacity has evolved primarily in anthropoid primates, where social bonds require individuals to suppress immediate impulses in favour of longer-term group stability (Dunbar and Shultz, 2025). This view echoes the conjecture of Passingham and Wise (2012), who proposed that the expansion of lateral prefrontal area BA10 in anthropoids enabled the kind of behavioural flexibility needed to navigate complex social environments (Passingham et al., 2012).

The third category, social environment predictability, reflects how structured and foreseeable social interactions are within a given society. In tolerant species, social interactions are more fluid and less kin-biased, leading to greater contextual variation and role flexibility, which likely imply a sustained level of social awareness. In fact, as suggested by recent research, such social uncertainty and prolonged incentives are reflected by stress-related physiology : tolerant macaques such as *M. tonkeana* display higher basal cortisol levels, which may be indicative of a chronic mobilization of attentional and regulatory resources to navigate less predictable social environments (Sadoughi et al., 2021).

Each behavioral trait was individually evaluated based on existing empirical literature regarding the types of cognitive operations it likely involves. When a primary cognitive dimension could be identified, the trait was assigned accordingly. However, some behaviors – such as maternal protection, allomaternal care, or delayed male dispersal – do not map neatly onto a single cognitive process. These traits likely emerge from complex configurations of affective and social-motivational systems, and may be better understood through frameworks such as attachment theory (Suomi, 2008), which emphasizes the integration of social bonding, emotional regulation, and contextual plasticity. While these dimensions fall beyond the scope of the present framework, they offer promising directions for future research, particularly in relation to the hypothalamic and limbic substrates of social and reproductive behavior.

Rather than forcing these traits into potentially misleading categories, we chose to leave them unclassified within our current cognitive framework. This decision reflects both a commitment to conceptual clarity and the recognition that some behaviors emerge from a convergence of cognitive demands that cannot be neatly isolated. This tripartite framework, leaving aside reproductive-related traits, provides a structured lens through which to link behavioral diversity to specific cognitive processes and generate neuroanatomical predictions.

We therefore associated these three categories with neuroanatomical hypotheses regarding variations in the volume of two subcortical structures of interest, the amygdala and the

hippocampus. Based on existing literature on the effects of the socio-cognitive demands, inhibitory control and social unpredictability – particularly when it induces sustained activation of stress-related systems – on the volume of these two regions (Bickart et al., 2011; Caetano et al., 2021; Coplan et al., 2014; Haley et al., 2012; Howell et al., 2014; Lyons et al., 2001; Sallet et al., 2011), we hypothesized that increased cognitive demands from the social environment could lead to a differential effect on amygdala and hippocampus volumes (Bickart et al., 2011; Haley et al., 2012; Lyons et al., 2001; Sallet et al., 2011). We summarized our working hypotheses into a table comparing grade 4 and grade 1 species (Table 1).

Table 1: Cognitive and neuroanatomical categorization of behavioral traits associated with macaque social tolerance

Social trait	Underlying social consequences	Cognitive dimension	Neural correlate
Rate of reconciliation	Demands in recognizing partners, recalling social history and regulate affiliation ¹ .	Higher socio-cognitive demands	Amygdala volume higher ^{7,8,9} ; Hippocampus volume higher ^{9,10,11}
Level of complexity of the communication system	Demands in interpreting social signals and adjusting communication to context ² .		
Development of male-to-male coalitions	Demands in social knowledge and strategic social decision ^{3,4} .		
Development of cooperative behaviors	Demands in understanding intentions and coordinating actions during interactions ^{5,6} .		
Intensity of aggression	Demands in inhibiting impulsive behaviors and regulating emotional responses ^{12,13} .	Better inhibitory control	Amygdala volume lower ^{9,17} ; Hippocampus volume unchanged ¹⁷ .
Degree of confidence of social play	Demands in adjusting behavior and inhibiting responses in mutual interactions ^{14,15} .		
Resource distribution evenness	Demands in regulating emotions and adjusting behavior during competitive interactions ¹⁶ .		
Kin bias (nepotism)	Kin knowledge is less informative to predict social relationships ^{18,19} .	Lower predictability of social environment	Amygdala volume higher ^{7,8,9,17} ; Hippocampus volume lower ^{29,30,31} .
Degree of dominance asymmetry	Conflicts are not always won by dominant individuals, making social outcomes less predictable ^{16,20} .		
Development of formal submission signals	Social communication during conflict is less informative to predict conflict outcomes ^{21,22} .		
Intensity of female rank inheritance	Matrilinear knowledge is less informative to predict social relationship ^{23,24} .		
Rate of affiliative contact	Affiliative network is denser and therefore harder to predict ^{25,26,27} .		
Rate of counter-aggression	Subordinates are more likely to retaliate making social outcomes less predictable ^{3,28} .		
Rate of immature interference in mating	Mounting behaviour trigger more social interactions which induce ‘erratic’ interaction ¹⁴ .		
Degree of mother protectiveness	Recognizing individuals and anticipating social risks in interaction ³² .	Unclassified	/
Development of allomothering behavior	Understanding social roles and interpreting socio-affective cues ³³ .		
Delayed male dispersal	Navigating hierarchies through flexible behavior and inhibition ¹⁶ .		
Centrality of top-ranking males	Tracking relationships and managing distributed social networks ³⁴ .		

1. Thierry and Sapolsky, 2000; 2. Liebal et al., 2014; 3. Petit et al., 1997; 4. Silk, 1999; 5. Demaria and Thierry, 2001; 6. Micheletta et al., 2012; 7. Bickart et al., 2011; 8. Sallet et al., 2011; 9. Testard et al., 2022; 10. Kanai et al., 2012; 11. Todorov et al., 2019; 12. Adams et al., 2015; 13. Loyant et al., 2023; 14. Petit et al., 2008; 15. Scopa and Palagi, 2016; 16. Thierry, 2007; 17. Tottenham et al., 2010; 18. Silk, 2002; 19. Silk et al., 2003; 20. de Vries et al., 2006; 21. Flack et al., 2006; 22. Waller et al., 2013; 23. Hill and Okayasu, 1995; 24. Kutsukake, 2000; 25. Duboseq et al., 2013; 26. Massen et al., 2010; 27. Silk et al., 2003; 28. Balasubramaniam et al., 2012; 29. Kim et al., 2015; 30. Lyons et al., 2001; 31. Meyer and Hamel, 2014; 32. Maestripieri, 1994; 33. Fairbanks, 1990; 34. Sueur et al., 2011;

This table summarizes the 18 behavioral traits used to characterize social tolerance grades in the *Macaca* genus, based on Thierry's comparative framework. Each trait is associated with a description of its underlying cognitive implications and assigned—when applicable—to one of three cognitive dimensions: (i) socio-cognitive demands (e.g., tracking partners, coordinating actions), (ii) behavioral inhibition (e.g., regulating impulsivity), or (iii) predictability of the social environment (e.g., anticipating interaction outcomes). The final column presents the hypothesized effects of these dimensions on the volume of two subcortical structures: the amygdala and the hippocampus. Traits that could not be clearly assigned to a specific cognitive dimension—often related to maternal or reproductive strategies—are marked as “unclassified”. This framework is used to generate testable predictions about the neural substrates of social style diversity in macaques.

We tested our hypothesis using 43 *post-mortem* MRI acquisitions of 12 macaque species representing the four grades of social tolerance. The dataset was both composed of samples from open access databases (Milham et al., 2018; Navarrete et al., 2018; Sakai et al., 2018) as well as newly and unpublished samples from the collection of the Centre de Primatologie de l'Université de Strasbourg (CdP) and INSERM-Oxford University. These samples include brain images of *M. tonkeana* and *M. thibetana*, two macaque species that have never been scanned before as well as scan of *M. nigra* that is rare in the existing literature (Navarrete et al., 2018; Sakai et al., 2023). Up to this date, only one study has included tolerant species of macaque monkeys in such neuroanatomical comparative framework (Jones et al., 2021). While Jones et al. (2020) identified interspecific differences in amygdala microstructure and serotonergic innervation, their histological approach did not assess structural volumes at the whole-brain level. To our knowledge, our study is the first to report neuroanatomical correlates of social tolerance grades of the *Macaca* genus based on *post-mortem* MRI volumetric analysis. This approach reveals two key findings. First, across species, amygdala volume is positively correlated with social tolerance grades, with more tolerant macaque species exhibiting larger amygdala volumes. Second, developmental trajectories of the amygdala diverge according to social style: in intolerant species, amygdala volume increases with age – as commonly reported in the literature (Schumann et al., 2019) – whereas in tolerant species, we observe an unexpected marked decrease over the lifespan. This study offers a novel and valuable perspective by comparing inter-species brain structures to investigate the functioning of the social brain, while accounting for key socio-cognitive variables.

Results

We obtained structural MRI scans of 43 macaques of 12 macaque species. Using a semi-automated registration to an atlas (SARM, Hartig et al., 2021), we extracted amygdala and hippocampus volumes and analyzed whether these covaried with social grade and age, using a Bayesian model. The raw relations between the main response variables (the amygdala's and hippocampus volumes) are depicted in **Figure 1**.

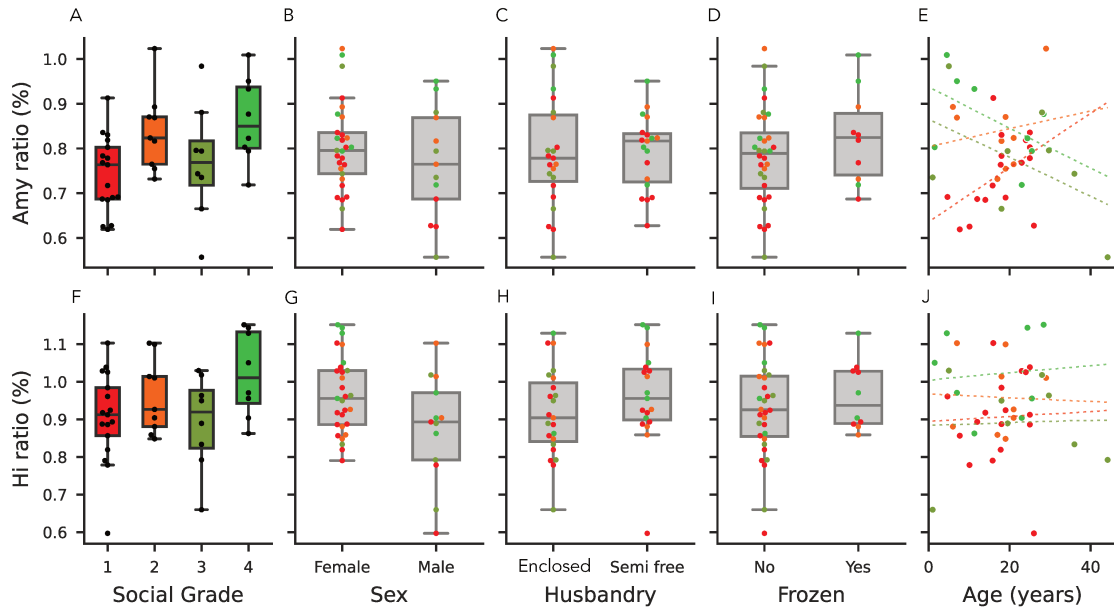


Figure 1: Model predictors of the amygdala and hippocampus, and volume predictions across social tolerance grades. First row (A–D): Model predictors and responses for amygdala volume. The volume ratio is calculated as the amygdala volume divided by the total brain volume (excluding the myelencephalon and cerebellum). (A) Distribution of amygdala volume ratios across social tolerance grades. (B) Distribution of amygdala volume ratios by sex. (C) Distribution of amygdala volume ratios by husbandry condition (enclosed vs. semi-free). (D) Distribution of amygdala volume ratios by the frozen status. (E) Distribution of amygdala volume ratios by age. Second row (F–J): Model predictors and responses for hippocampal volume. The volume ratio is calculated as the hippocampal volume divided by the total brain volume (excluding the myelencephalon and cerebellum). (F) Distribution of hippocampal volume ratios across social tolerance grades. (G) Distribution of hippocampal volume ratios by sex. (H) Distribution of hippocampal volume ratios by husbandry condition (enclosed vs. semi-free). (I) Distribution of hippocampal volume ratios by the frozen status. (J) Distribution of hippocampal volume ratios by age. Panels A–E et F–J share the same y-axis.

Model quality and coefficients

The R^2 coefficient of determination of the model indicated a large proportion of variability accounted for by the model (90% credible interval: [0.87, 0.97]). The effect of sex was minimal for the amygdala but more pronounced for the hippocampus (**Figure 1, 2**), whereas husbandry

had a limited effect on both regions of interest. Amygdala volume increased with social grade (independently of its interaction with age) and with age (independently of its interaction with social grade). However, the interaction between social grade and age suggested that the trajectory of amygdala volume over the lifespan differs across social grades, as detailed below. Total brain volume was included as a covariate in the model to account for interindividual differences in brain size. For descriptive purposes, its distribution across social grades is shown in Figure S1.”

Despite limited sample size, the interaction between social grade and age suggested a differential trajectory of amygdala volume across the lifespan among different social grades (Figure 1,2).

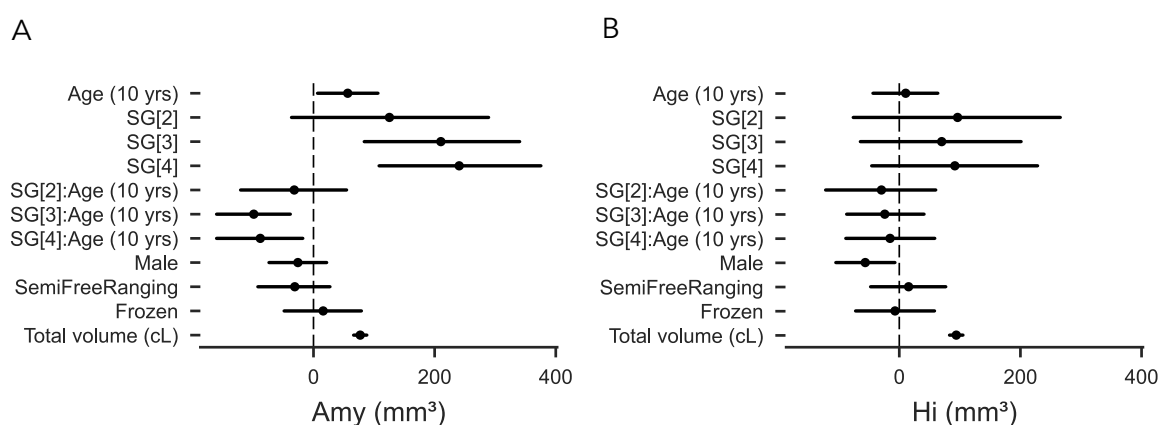


Figure 2: Parameters of the model. (A) Parameters of the model for the amygdala volume. (B) Parameters of the model for the hippocampal volume. SG [x]: Social Grade [x] vs Social Grade [1]; SG[x]:Age (10 years): Social Grade-Age interaction.

To further assess group differences, we implemented Bayesian hypothesis testing using a Region of Practical Equivalence (ROPE, (Kruschke, 2015)) approach, with the ROPE defined as $\pm 0.1 \times \sigma$. This method allows classification of results into three categories: (a) a credible difference if the entire posterior interval lies outside the ROPE; (b) an absence of difference if it lies entirely within the ROPE; and (c) inconclusive if it overlaps the ROPE. For the amygdala, social grade 4 (SG4, i.e. tolerant) individuals had credibly larger volumes than social grade 1 (SG1, i.e. intolerant) individuals up to 19 years of age. For the hippocampus, the posterior distribution of the SG4–SG1 difference briefly exceeded the ROPE between approximately 13

and 18 years of age, indicating a credible difference in this age window. Outside this range, the intervals overlapped the ROPE, resulting in inconclusive evidence. However, the 90% posterior intervals remained entirely above zero at all ages, indicating that SG1 individuals never had larger hippocampal volumes than SG4 (**Figure 3**).

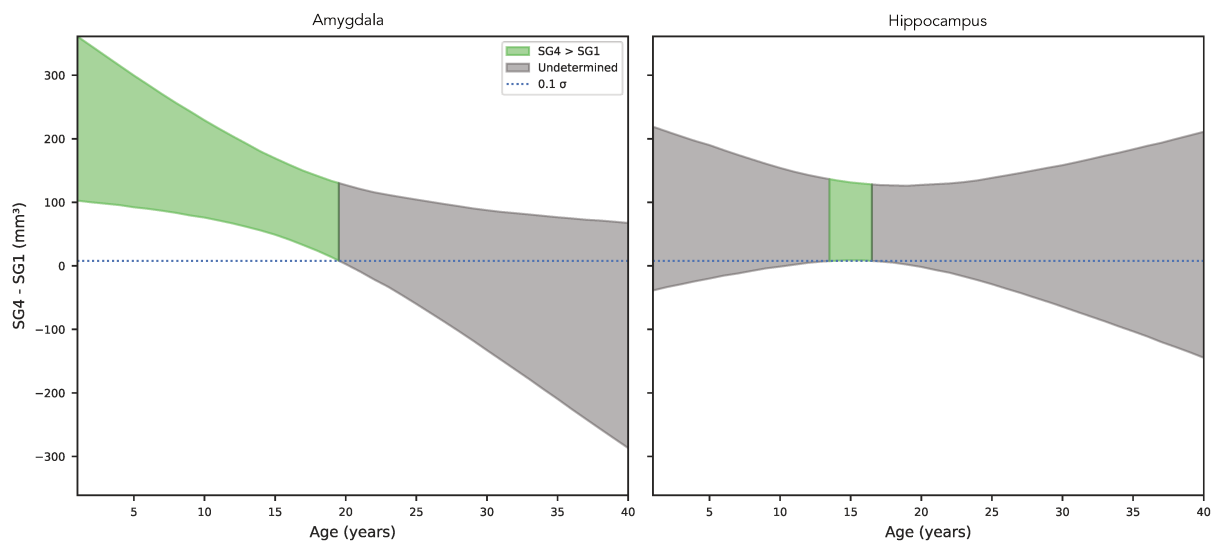


Figure 3 : Bayesian hypothesis testing using a Region of Practical Equivalence (ROPE) to assess volume (in mm^3) differences between Social Grade 4 (SG4; tolerant) and Social Grade 1 (SG1; intolerant) across age, for the amygdala (left) and hippocampus (right). Curves represent median posterior estimates, and shaded areas show 90% credible intervals. Gray bands indicate the ROPE ($\pm 0.1\sigma$). For the amygdala, the difference is credible until ~ 19 years. For the hippocampus, a credible effect is observed only between ~ 13 and 18 years.

Predicted data

Figure 4 illustrates how amygdala's volume development varies with an individual's social grade over their lifespan. Two results stand out: first, individuals in Social Grade 1 showed a distinct pattern of amygdala volume development compared to other social grades. Although Grade 1 individuals had a smaller amygdala volume in early years compared to the other Social Grades, the amygdala's volume variation slope was steeper than for the other Grades (slope with 90% credible intervals [0.6, 11.0]). This increase contrasted with trends observed in

Grades 3 (slope with 90% CI [-7.6, -0.9]) and 4 (slope with 90% CI [-8.0, 1.9]), which showed a decrease in volume over time. Individuals in Grade 2 also showed a slight increase in amygdala volume (slope with 90% CI [-4.4, 9.3]), similar to grade 1 but not as steep.

When comparing Grade 1 and Grade 4, individuals in Grade 4 showed larger amygdala volumes until approximately 19 years of age (**Figure 4**).

As expected from model predictions, hippocampal volume showed limited variation across age and social grades. ROPE-based hypothesis testing revealed that hippocampal volume in SG1 individuals was never greater than in SG4 individuals, supporting a consistent asymmetry in favor of more tolerant species.

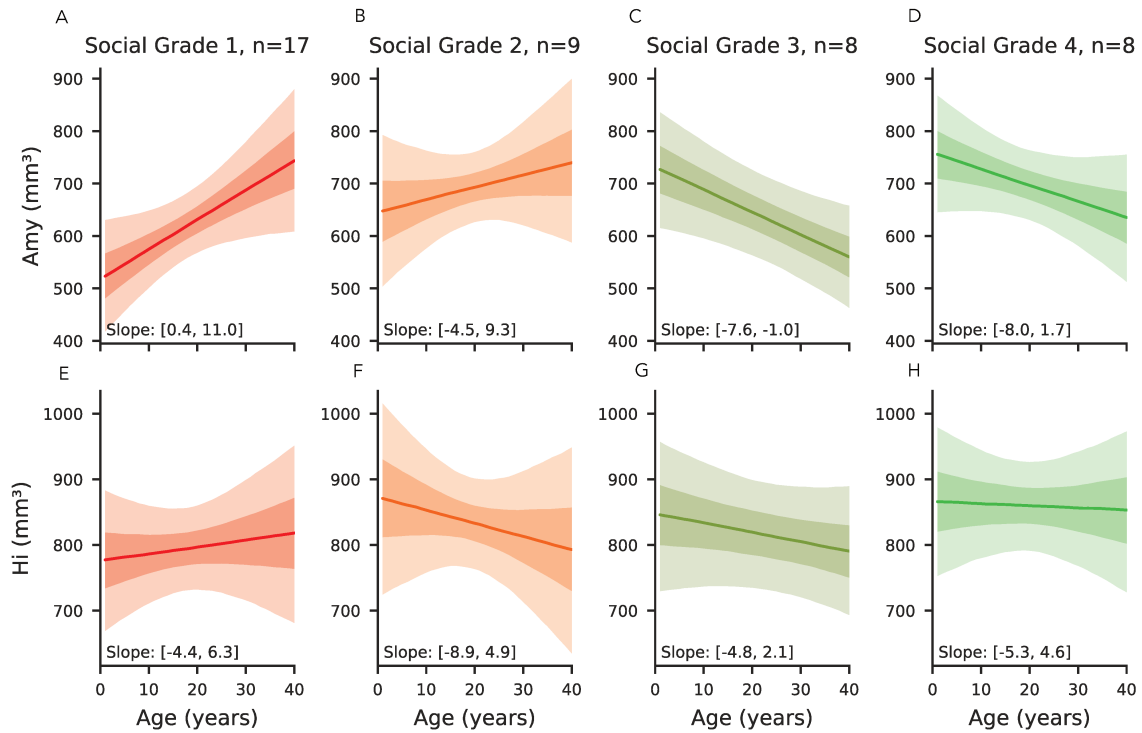


Figure 4: Volume predictions across social tolerance grades of the amygdala and hippocampus. All panels represent the predictions of the multivariate Bayesian linear model, where all the variables are kept constant (including total brain volumes) in order to represent the effect of age only on the volume of amygdala and hippocampus in mm³. First row (A–D): Predicted amygdala volume across social tolerance grades over the lifespan. (A) Predicted amygdala volume as a function of age for grade 1 (intolerant) individuals. (B) Predicted amygdala volume as a function of age for grade 2 individuals. (C) Predicted amygdala volume as a function of age for grade 3 individuals. (D) Predicted amygdala volume as a function of

age for grade 4 (tolerant) individuals. Second row **(E–H)**: Predicted hippocampal volume across social tolerance grades over the lifespan. **(E)** Predicted hippocampal volume as a function of age for grade 1 individuals. **(F)** Predicted hippocampal volume as a function of age for grade 2 individuals. **(G)** Predicted hippocampal volume as a function of age for grade 3 individuals. **(H)** Predicted hippocampal volume as a function of age for grade 4 individuals. In the plots, the solid lines represent the mean predicted values, and the shaded areas indicate the 90% credible intervals, with each social grade shown in a distinct color.

Discussion

We studied for the first time the neuroanatomical foundation of the naturally observed diversity of behavioral traits within the *Macaca* genus. We have assembled a unique database representing nearly half of the known macaque species, with a variety of ages, sexes, and origins. 12 species of them had never been scanned prior to our study. Our investigation focused on the subcortical structures of the brain and more especially the amygdala. This set of nuclei sometimes referred to as a hub of brain networks related to sociality and their social lives are well known for their roles in the stress response (Hölzel et al., 2010), emotional regulation and social cognition (Noonan et al., 2014b; Bickart et al., 2014; Amaral et al., 2003). Based on *post-mortem* MRI acquisitions from 12 of the 25 macaque species, we showed that amygdala volume correlated with the social tolerance grade and increased with the level of the social grade. Secondly, grade 4 species had a significantly higher amygdala volume at the start of their lives, which decreased over time, compared with grade 1 species, which showed the opposite trend. Finally, further hypothesis testing suggested that species of grade 1 never exhibited larger hippocampus and may have smaller hippocampus around age 15 when compared to those of grade 4. In accordance with our hypotheses (**Table 1**), our findings substantiated the assertions that (i) social tolerance is rooted in neuroanatomical differences that can be detected at an early stage of individuals' development, (ii) social styles exert differential influence on subcortical structures throughout individuals' lifespan and (iii) such phenomenon should be mainly driven by the socio-cognitive demands that vary with species social style (as evidenced by the higher amygdala and hippocampus volumes in higher tolerance species).

A neuroanatomical account for social tolerance differences

The social tolerance grades are based on previous ethological observations of behaviors across different species of the genus (Thierry, 2021, 2007). From these observations, we identified three major cognitive processes—socio-cognitive demands, social predictability, and inhibitory control (see **Table 1**)—that underpin the observed behaviors. Among the behaviors we classified with “high social-cognitive demand”, several have been previously described in the literature as particularly discriminating between grades 1 and 4. It included greater social network density in grade 4 species (a consequence of, *inter alia*, low nepotism in tolerant species, facilitating interactions between unaffiliated conspecifics) (Balasubramaniam et al., 2017; Sueur et al., 2011), more complex facial mimics as well as a more complex

communication system (Dobson, 2012; Rincon et al., 2023; Scopa and Palagi, 2016; Zannella et al., 2017), a significantly higher rate of reconciliation (Thierry, 2007), and a higher frequency of cooperative behaviors, including male-to-male coalition behaviors (De Waal and Luttrell, 1989; Thierry et al., 2008) in grade 4 species.

At first glance, ones may presume that species of lower social tolerance level, that displayed more overall aggressive behaviours, would have a larger amygdala when compared to more tolerant species. In fact, amygdala ablation or activity modulation in macaque monkeys showed that animals displayed less aggressive and different patterns of social behaviours (Amaral, 2002; Bliss-Moreau 2013, Wellman et al., 2016, Forcelli et al., 2016, Raper et al, 2019), supporting the idea that amygdala activity can promote aggressive behaviours. Our study revealed an opposite trends, amygdala was found to be larger in more tolerant species, and this apparent contradiction invites a more integrative view of the amygdala (Adolphs, 2009; Amaral et al., 2003; Pessoa, 2010), not only as a relay for emotional reactivity, but as a multifunctional hub embedded in complex social networks (Bickart et al., 2014). Such complex patterns of behavioural implications are also reflected at the cellular level, as amygdala is composed of several different nuclei that are broadly connected with other brain areas that may displayed opposite functions (Zikopoulos et al, 2017; Giacometti et al., 2023). Rather than opposing social cognition and emotion, our results support the view that emotional processing is deeply intertwined with social function—both being subserved by overlapping neural circuits (Domínguez-Borràs and Vuilleumier, 2022). It also suggests that additional neural mechanisms, particularly those involving prefrontal and anterior cingulate regions implicated in the top-down regulation of affect and social behavior, may contribute to shaping species differences in social tolerance (Ochsner and Gross, 2008). While our analysis compares social tolerance grades with variations in brain structure, the originality of our framework also lies in introducing three cognitive dimensions that bridge behavioral traits and neural substrates. This intermediate level of interpretation allows us to move beyond simple grade-to-structure associations, toward a more mechanistic understanding of the links between social behavior, cognition, and neuroanatomy.

Amygdala volume has also been shown to correlate positively with social network complexity in grade 1 species, as measured by the social network size of individuals (Sallet et al., 2011; Testard et al., 2022), or by the social status of the animals (Noonan et al., 2014b). This supports the idea that the amygdala is sensitive to both structural social features and dynamic aspects of social networks.

Developmental trajectories and life-history plasticity

We are then led to question the origin of the social tolerance effect on amygdala volume, not in terms of a rigid nature versus nurture dichotomy, but in terms of differential developmental trajectories. Cross-fostering experiments (De Waal and Johanowicz, 1993), along with our own results, suggest that social tolerance grades reflect both early, possibly innate predispositions and later environmental shaping. Moreover, the behavioral shifts observed in cross-fostered individuals underscore the plasticity of social style acquisition and the role of early social environment in shaping neural substrates of social behavior. Notably, tolerant species exhibit larger amygdala volumes early in life, while intolerant species show a progressive increase across the lifespan—a pattern that suggests a dual influence of biological programming and cumulative social experience. These environmental influences likely arise from both species-specific social dynamics—such as variations in affiliative behavior and social play (Beltrán Francés et al., 2020)—and broader ecological conditions that structure the demands of social life. The age-related volumetric changes we observed, particularly the divergence in developmental trajectories between tolerant and intolerant species, reinforce this idea and echo previous reports of amygdala growth patterns in humans and macaques (Schumann et al., 2019; Uematsu et al., 2012). Taken together, these elements support the view that social tolerance is not fixed but emerges from the interplay between inherited developmental programs and the specific socio-ecological environments in which individuals mature.

Notably, the developmental trajectory of the amygdala in tolerant species does not align with that of intolerant species or with human developmental patterns (Schumann et al., 2019; Uematsu et al., 2012). This finding suggests that neurodevelopmental pathways may exhibit significant variation among phylogenetically closely related primate species, potentially serving as an effective evolutionary target for adapting socio-ecological behaviours to environmental demands. Moreover, we observed that in old individuals (typically above 19 years), relative amygdala volume in grade 1 species could match that of grade 4 species — despite being significantly smaller earlier in life. Due to a limited sample size of our study, this crossing trend, already accounted for by our continuous age model, should be further investigated. These results call for cautious interpretation of age-related variation and further emphasize the importance of longitudinal studies integrating both behavioral, cognitive and anatomical data in non-human primates, which would help to better understand the link between social environment and brain development (Song et al., 2021).

Hippocampal Volume and Social Cognitive Demands in Tolerant Species

A credible difference in hippocampal volume favoring SG4 individuals was only revealed between approximately 13 and 18 years of age by our hypothesis testing using a ROPE framework. Outside this range, the difference remained overall positive but inconclusive. This restricted window of significance, along with the unidirectional trend across the lifespan, suggests that increased hippocampal volume may nonetheless be associated with higher social tolerance, at least adulthood. At first glance, this observation may appear to contrast with literature linking chronic stress to reduced hippocampal size (Kim et al., 2015; Lyons et al., 2007). However, as previously discussed, *M. tonkeana* (a high-tolerance species) combines elevated basal cortisol levels with a relatively large hippocampus (Sadoughi et al., 2021; Vandeleest et al., 2016), which suggests that glucocorticoid exposure alone does not account for hippocampal variation in this context. Instead, our findings are more consistent with the idea that hippocampal structure reflects species-specific cognitive demands associated with navigating complex and tolerant social environments—such as spatial memory, social recognition, or contextual learning (Han et al., 2021; Sallet et al., 2011). Within the conceptual framework introduced in this study, these results point to the importance of socio-cognitive requirements—rather than social environmental unpredictability or behavioral inhibition abilities—as potential drivers of interspecific variation in hippocampal anatomy. Comparative measurements and observations at individual level along with in vivo MRI from these same considered individuals may help to further understand how social tolerance can relate to cognitive abilities and its neural underpinning.

Limits of the study and future directions

While our dataset is comprehensive in terms of the number of macaque species included certain limitations must be acknowledged. For instance, phylogenetic analyses were beyond the reach of this study and integrating these statistical approaches could clarify the extent to which interspecific differences in brain structure and social behavior are due to shared ancestry or convergent evolution (Ghosh et al., 2022; Heuer et al., 2025).

Although we explained some interspecies variability, adding subjects to our database will increase statistical power and will help addressing potential confounding factors such as age or sex in future studies. One will benefit from additional information about each subject. While

considered in our modelling, the social living and husbandry conditions of the individuals in our dataset remain poorly documented. The living environment has been considered, and the size of social groups for certain individuals, particularly for individuals from the CdP, have been recorded. However, these social characteristics have not been determined for all individuals in the dataset. As previously stated, the social environment has a significant impact on the volumetry of certain regions. Furthermore, there is a lack of data regarding the hierarchy of the subjects under study and the stress they experience in accordance with their hierarchical rank and predictability of social outcomes position (McCowan et al., 2022). In addition, our treatment of sex differences was limited. Although sex was included as a covariate in the Bayesian models, the strong imbalance in our dataset—favoring females (2:1 ratio)—precludes robust conclusions about sex-specific trajectories. Some trends, particularly regarding hippocampal volume, suggest potential interactions between sex, age, and social grade, but these effects remain exploratory. Addressing them adequately would require larger and more balanced samples, along with behavioral or hormonal data to capture intra-sexual variability. It is therefore important to recognize that confirmation of our findings should be achieved by analyzing datasets in which all of these confounding factors can be controlled more effectively.

While our study identifies the amygdala as a key subcortical structure associated with interspecific variation in social tolerance, it is important to acknowledge several neuroanatomical limitations. First, our analyses were conducted on the amygdala as a whole, without distinction between its internal nuclei. Although we used the SARM atlas (Hartig et al., 2021), which offers a high-quality parcellation for *Macaca mulatta*, the precision of this template does not allow for fully reliable automatic segmentation of amygdala subnuclei across the diverse species included in our dataset. As a result, our volumetric measures may conflate distinct functional subregions, potentially masking more localized effects. In this context, histological approaches remain essential for characterizing fine-grained neuroanatomical differences, as illustrated by Jones et al. (2021), who reported interspecific variation in cell density and serotonergic innervation within the amygdala (Jones et al., 2021). Future studies combining MRI-based volumetry with *post-mortem* histology would allow more precise identification of which subregions underlie the observed differences in social tolerance.

Future directions linking behavior, cognition and neuroanatomy could deepen our understanding of the roots of social tolerance among macaque species. This could lead to a better operationalization of the concept that could be applied to a wider range of non-human primate species. From a neural perspective, studying the cortical regions associated with social tolerance represents a promising yet ambitious goal. In fact, there is a variability within primate species in cerebral organization (Amiez et al., 2023, 2019) which is likely to be found across the *Macaca* genus. Considering this cerebral variability would require extensive efforts to properly assess interspecies differences, making it beyond the scope of the current study that focus on subcortical areas. However, as a starting point, exploring the connections between the amygdala, hippocampus, and medial prefrontal cortex could provide crucial insights into the neural correlates of social tolerance. These regions are central to stress regulation, socio-cognitive processing, and decision-making, all of which are likely impacted by social tolerance grades (Caetano et al., 2021; Coplan et al., 2014; Kim et al., 2015; Phelps and LeDoux, 2005; Sapolsky et al., 1990). In humans, repeated positive or stressful experiences have been demonstrated to alter the size of subcortical brain areas such as the hippocampus or amygdala (Davidson and McEwen, 2012) and impair neuroplasticity (Phelps, 2006). Neuronal plasticity and learning have been identified as contributing factors to variations in the ROI volume, including the amygdala and hippocampus, particularly in humans (Maguire et al., 2000; Taren et al., 2013). Additionally, our conceptual framework opens avenues for advanced neuroimaging techniques such as diffusion tensor imaging (DTI) (Howard et al., 2023; Zhang et al., 2013) or multiparametric MRI (Mulholland et al., 2024), which could be used to explore white matter connectivity or microstructural changes. Our findings also emphasize the need to develop individual-level measures of social tolerance (Dubuc et al., 2012; DeTroy et al., 2021). Fine-tuning these measures would allow more precise correlations between behavioral data and neuroanatomical features. By operationalizing the concept of social tolerance on cognitive dimensions, our work aims at enriching the framework through which primate sociality is currently studied.

Conclusion

Our study provides novel insights into the relationship between amygdala volume and social tolerance in macaques, offering an innovative perspective on the neuroanatomical basis of social cognition. Using a comparative approach across 12 macaque species, we uncovered a revealing relationship: low-tolerance species start their life with a smaller amygdala compared to their socially tolerant counterparts. In addition, intolerant species show an increase in amygdala volume, whereas highly tolerant species show the opposite trend. These findings refine conventional views of the amygdala by highlighting its broader role in both emotional regulation and complex social cognition. The observed differences in amygdala volume with respect to social tolerance grades suggest that the development and plasticity of the amygdala seem to be intricately linked to the social environment and experiences of the species. Larger amygdala in socially tolerant species may reflect an enhanced capacity to process complex social information, facilitating better social interactions, cooperative behavior, and conflict management. Alternatively, the observed increase in amygdala volume in socially intolerant species over time may be explained by heightened socio-cognitive demands, rather than being solely attributed to chronic stress or emotional reactivity. While earlier studies emphasized the role of the amygdala in stress response, recent findings are in lines with our results which suggest that amygdala's functions extend to broader aspects of social cognition. These findings have profound implications for our understanding of social brain evolution as well as underscoring the importance of developmental stage and the social environment being crucial drivers of neuroanatomical adaptations. In addition, although hippocampal volume showed less pronounced and more variable differences across social grades, a credible effect was observed between 13 and 18 years of age. Across all ages, SG4 individuals consistently exhibited larger hippocampal volumes than SG1, supporting the possibility that this region also contributes to social cognitive processes in tolerant species—especially during developmental phases associated with social maturation. This study, at the interface of primatology and cognitive neuroscience, also provides a framework for investigating the impact of the social environment on brain development and pave the way for future research to unravel the complexities of brain evolution and sociality.

Material & Methods

Brain specimen collection

To allow comprehensive cross-species comparisons in the *Macaca* genus, a dataset of 43 *post-mortem* specimens has been constituted through collaborations with multiple research centers, each contributing unique expertise and resources (**Table 2**). The collaborating institutions included (**Table S1**):

The **Centre de Primatologie de l'Université de Strasbourg (CdP)**: provided valuable brain data derived from 20 brain samples. Among those, one sample (*M. nigra*) was obtained as part of a collaboration with the zoo of Mulhouse (<https://www.zoo-mulhouse.com/>).

Samples from INDI-PRIME-DE (Milham et al., 2018): **The Japan Monkey Center** provided 5 *post-mortem* MRI acquisitions to the dataset (Sakai et al., 2018). **Utrecht University**: contributed to the dataset with 13 *post-mortem* MRI acquisitions (Navarrete et al., 2018).

INSERM-Oxford University: 5 *post-mortem* MRI acquisitions came from this collaboration. This addition offered more variety of acquired data mostly in age and sex (Milham et al., 2018).

Ethical considerations

The study was conducted in accordance with ethical guidelines and was approved by the ethical committee of the Centre de Primatologie de l'Université de Strasbourg which is authorized to house NHP (registration B6732636). The research further complied with the EU Directive 2010/63/EU for animal experiments. All subjects from the CdP died of natural or accidental cause; no macaque was euthanized in the sole frame of the project. These specimens originated from CdP, and their collection followed rigorous ethical considerations. The specimens were either obtained from previous collections—where full bodies were preserved in dedicated freezers—or from individuals of the CdP that had died from natural causes. The *post-mortem* MRI data from INSERM- Oxford University were acquired from deceased animals that died of causes unrelated to the present research project. As such, the research did not require a Home Office License as defined by the Animals (Scientific Procedures) Act 1986 of the United Kingdom.

Brain extraction technique

Post-mortem MRI images acquisition of macaque brains is central to our study, more specifically, in translational studies of homologous brain regions. Brain extraction is a crucial process in neuroscience research for studying the internal brain structure of animals. Through the acquisition at the CdP of 20 *post-mortem* anatomical MRI scans of brains from six different species of macaques, we were able to refine a brain extraction technique - whether previously frozen or fresh - to minimize specimen handling artefacts and obtain image quality suitable for optimal use by the scientific community. The detailed extraction technique protocol established and used for our brain extractions is available in **Document S1**. Briefly, the head is reclined forward to expose the neck, muscles are removed to access the atlanto-occipital junction, which is then incised to allow head dislocation (**Figure S1**). An osteotome and hammer are used, ensuring no cerebellar herniation. The skull cap is carefully drilled using a rotary tool and removed (see **Figure S1. A, B** and **Table S2** for required tools), and the brain is extracted by severing the olfactory peduncles, internal carotid arteries, and cranial nerves. Specimens are then fixed in 10% buffered formaldehyde for 7 days (see **Figure S1. D.**) and in phosphate buffered saline (PBS) for 3-4 days before being placed in Fluorinert™ for MRI acquisition, ensuring minimal air bubbles and optimal image quality (Sébille et al., 2019) see **Figure S2**).

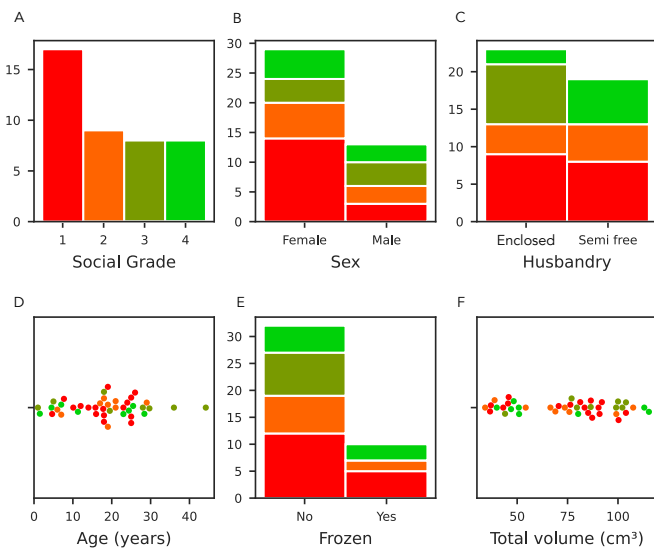
Sampling methods & measurements

Structural images were collected through both the open access databases and collaborations (Milham et al., 2018; Navarrete et al., 2018; Sakai et al., 2018), but also carried out at the IRIS platform of the ICube laboratory in Strasbourg for *post-mortem* samples kept at the CdP (see **Table S3** for the information relating to the acquisition of anatomical MRI images). The final dataset consists of 43 anatomical scans after pruning data with missing age or sex information (10 individuals), with both T₁ and T₂-weighted images. Due to their different origins, the images in the dataset did not follow the exact same acquisition protocols (different scanners and acquisition parameters, **Table 2**). In addition, *post-mortem* brain preservation and perfusion protocols are different, which may also influence the images obtained. Volume measurements were performed using a semi-automatic method to register individual images to the Subcortical Atlas of the Rhesus Macaque (SARM) (Hartig et al., 2021) (**Figure S1.E.**). Due the large orientation discrepancies across the research centers, the images were first manually realigned

(translation and rotation) with the atlas using ITK-SNAP (Yushkevich et al., 2006), then non-linearly registered using ANTs (Avants et al., 2011). The segmentation maps of the atlas were then transported to the subject space to extract the volume of the regions of interest. **Figure S1** details the image processing for volume extractions (see **Figure S2**). To ensure the accuracy of the SARM on our dataset, which includes 11 species other than *M. mulatta* (the species used for SARM development (Hartig et al., 2021)), we calculated the Dice Similarity Coefficient (DSC) (Zou et al., 2004). This was done by manually segmenting, using a tablet (Wacom Cintiq® 16 and ITK SNAP software), the amygdala in each acquisition and comparing the overlapping voxels between the manual segmentation and the SARM segmentation. With a DSC of 0.96, we confirm the robust performance of the SARM across our entire dataset.

Final dataset characteristics

The dataset is composed of 12 distinct macaque species with a total of 43 individual specimens for analysis. There is a strong sex imbalance with more females than males. The age range spans from 1 to 44.20 years, with an average age of 18.2 ± 9.4 years (standard deviation) (**Figure 5. B, D.**) with two outliers above 35 years old. Most importantly, based on our research question, the social grade distribution of our dataset (**Figure 5. A.**) is more represented by grade 1 than grade 4 species as these species are very rare in zoo or in research centers and most of them protected as endangered species. The MRI acquisitions from the 43 individuals were standardized to the NMT template (Jung et al., 2021). Data included amygdala or hippocampus



volume and a computed brain “total volume” which only excludes the myelencephalon and the cerebellum for reliability. In fact, the integrity of these subcortical structures heavily depends on the quality and techniques used for brain extraction methods.

Figure 5: Dataset characteristics relative to the social grade. In red: social tolerance grade 1, orange: grade 2, olive: grade 3, and green: grade 4. **(A)** Social tolerance grade distribution, where grade 1 is overrepresented

due to the prevalence of *Macaca mulatta* in laboratories. **(B)** Sex distribution: There was a significant imbalance in the sample, with females outnumbering males (2:1 ratio). **(C)** Husbandry distribution of the individuals (enclosed and semi-free ranging conditions) **(D)** Age distribution: The cohort had a relatively even age distribution with a notable peak in the 20s. **(E)** The frozen status distribution. **(F)** Total brain volume distribution, excluding the myelencephalon and cerebellum due to variation in their preservation.

Modelling approach

To investigate the subcortical correlates of social tolerance in macaques, we used a multivariate Bayesian linear model with normal likelihood, the observed data being the amygdala and hippocampus volume. The predictors in our model were the intercept, social grade, age, sex,

husbandry, whether the brain had been previously frozen, total volume, the interaction between social grade and age, and the covariance between the observations. We used wide priors, whose locations and scales were derived from the data. We assessed the quality of the model by comparing the predicted data to the observed data, and by checking the R^2 of the model. New data was predicted to study the interaction and the age-social grade trajectory, and the difference in volume between social grades. The predictions were made using the model on all social grades, on females aged from 1 to 40, with a total volume of 85 cm³.

Acknowledgement

The authors are grateful to the University of Strasbourg, the CNRS and Silabe (<https://silabe.com/>) for supporting this research and providing expert animal care. This work was further funded by ANR-21-CE37-0016 to S.B and J. S. This work is co funded by the French State Region contract CPER I2MT (2014-2021), R-IRM (2021-2027) and by the European Union through the European Regional Development Fund “FEDER Grand Est”. This work was performed on IRIS platform of ICube lab, member of France Life Imaging network (grant ANR 11 INBS 0006). We extend our gratitude to the PRIME-DE open science initiative, particularly the Utrecht database, as well as the Japan Monkey Center for providing access to their open science resources. Warm thanks are extended to Brice Lefaux and his staff at Mulhouse Zoo for the collection of brain samples being made possible. Additionally, we sincerely thank Aurore de Cauwer (from ICube) for her invaluable assistance at the early stages in the MRI data acquisition. The Wellcome Centre for Integrative Neuroimaging is supported by core funding from the Wellcome Trust (203139/Z/16/Z).

Author’s contribution

S.B. and S.S. conceptualized the research; C.P., S.B., J.S. and S.S. developed the methodology, S.S. performed the data curation, J.L. performed the formal analysis, S.S., S.B. C.P., J.S. and M.L. performed the investigation; S.S., J.L. and S.B. wrote the original manuscript; S.B. and J.S. acquired the funding. All the authors reviewed the manuscript.

Declaration of interests

The authors declare no competing interests.

Data availability

The data associated with this study are available at DOI : 10.17605/OSF.IO/AQMSW) or at this link <https://doi.org/10.17605/OSF.IO/AQMSW> .

Supplemental information

Table S1: Species and data collection centers in the dataset.

Document S1: Detailed brain extraction procedure. Table S2, Figures S1-S2.

Table S3: Information relating to the acquisition of anatomical MRI images and the procedures for fixing and preserving *post-mortem* samples according to the different institutes.

Supplementary

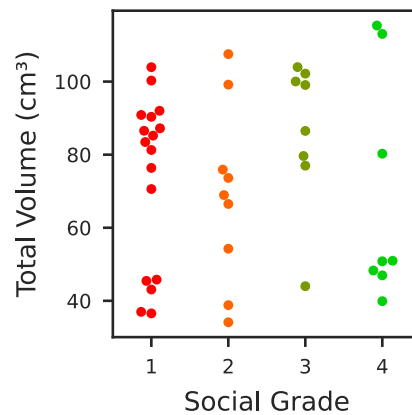


Figure S1: Total brain volume across macaque species categorized by social grade.

Distribution of total brain volumes (in cm³) across the four social tolerance grades of the *Macaca* genus. Each dot represents an individual (n=42), and colors indicate social grade: red (grade 1, intolerant), orange (grade 2), olive (grade 3), and green (grade 4, tolerant). Total brain volume was computed from *post-mortem* MRI scans, excluding the cerebellum and myelencephalon to control for inter-individual variation in preservation quality. While total volume was included as a covariate in the statistical model, this figure provides a complementary descriptive overview of its distribution across social grades.

Table S1: Species and data collection centers in the dataset

	CdP	Utrecht University	Inserm Oxford University	Japan Monkey Center	Total
<i>M. arctoides</i> [3]		3			3
<i>M. fascicularis</i> [2]	3	1	1	1	6
<i>M. fuscata</i> [1]		2		2	4
<i>M. mulatta</i> [1]	8	1	4		13
<i>M. nemestrina</i> [2]	1	1			2
<i>M. nigra</i> [4]	1	1			2
<i>M. silenus</i> [3]		1			1
<i>M. sinica</i> [3]				1	1
<i>M. sylvanus</i> [3]		2			2
<i>M. thibetana</i> [2]	1				1
<i>M. tonkeana</i> [4]	6				6
<i>M. radiata</i> [3]				1	1
Total	20	12	5	5	42

Summary table of our dataset detailing the macaque species, the social grades [x] and the centers they originate from.

The dataset includes brain imaging data from 42 individuals across 12 macaque species. Columns represent the collection centers: CdP (Centre de Primatologie de l'Université de Strasbourg, France), Utrecht University (Netherlands), INSERM-Oxford University (Fr/UK), and Japan Monkey Center (Japan). Each row corresponds to a macaque species, with the number of individuals collected from each center. The total count per species and per center is indicated in the final column and row, respectively. The social grade of the species is indicated between brackets.

Document S1: Detailed brain extraction procedure

The first part of the acquisition of brain MRI images relies on the extraction of brain specimens. All the required materials are listed in **Table S1** and have been curated through literature recommendations (Brown et al., 2009; Davenport et al., 2014; King et al., 2013; Shatil et al., 2016) as well as through the realization of the procedure itself.

Table S2: Necessary materials for NHP brain extraction– name and description.

Materials	Description
Multifunctional rotary tool (Dremel type) associated with a sawing disc	To precisely cut out and remove the skull and have access to the brain.
Osteotome	To separate the skull from the atlas.
Mallet	Used with the osteotome.
Hammer-axe	To separate the skull from the atlas and to enlarge the space between the muscular planes and the skull.
Autopsy knife	To cut out the flesh and muscles.
Scalpel handle and blade	To dissect the scalp, muscles of the head, the dura, and the facial nerves.
Grooved probe	To dissect the dura without damaging the underlying tissues.
Pair of curved scissors with round tip	To cut out flesh at various steps of the dissection.
Dissecting forceps with and without claws	To hold tissues without damaging them to perform sections (skin, muscles, dura, nerves).
Graded beakers	To measure and transfer formaldehyde into the bucket for the brain fixation.
Funnel	To transfer the various liquids without spilling.
Test tube with graduation	To measure out the required amount of distilled water for the PBS.
Buckets (x4)	Containers for the brain fixation.

Hemispheric receptacles	With holes at regular intervals, to hold the brain spherical shape whilst it is immersed in formaldehyde.
Plastic jar with screw lid	Transparent, 7 centimeters in diameter (adapted to the size of the MRI antenna used). Container for brain during MRI acquisitions.
Fluorinert™ FC-770	Fluorocarbon-based fluid, helps to displace air bubbles ^[1] and improves brain/background image delineation.
Distilled water	To dissolve the PBS tabs to make PBS solution.
Parafilm	To seal the MRI containers and prevent any leakage.
Cotton batting/aquarium foam squares	To place inside the MRI container at the bottom, the top and on one side. Used to pad the brain specimen and contain the bubble at the top of the container.
FFP2 mask	Safety measures for zoonosis.
Latex or nitril surgical gloves	For handling specimen brains.
Lab coats (or surgical gowns)	For individual protection whilst performing the dissection.
Marker	To label the various containers (mentioning if it has contained formaldehyde), label the brain specimen.
7T MRI Antenna	For the MRI acquisition (whole brain acquisition). Check the internal diameter to choose the adequate container.
Material for the use of paraformaldehyde	
Formaldehyde solution 4 %	pH 6,9 solution for histological tissue fixation. Ordered from Sigma-Aldrich (Product ID: HT501640-19L).] At least 10 x volume of a macaque brain (roughly 3 liters per brain).
Formaldehyde spill response kits	Used for safety in case of any formaldehyde spilling.
Fume hood	To manipulate formaldehyde ensuring the safety of the experimenter.

Face shield	For the experimenter's safety in case of any spilling.
Mask	For the experimenter's safety in case of any spilling.
Gloves (chemical resistant)	For the experimenter's safety for handling the formaldehyde.
Baritainer	For discarding waste

^[1] (Iglesias et al., 2018)

Summary table of the tools required for the brain extraction we performed, including their names and descriptions.

As it was the first time at the CdP that brain specimens were extracted, the development of a refined brain extraction technique played a central role in optimizing the quality of the acquired brain images. This technique, based on the literature, was meticulously applied to 17 *post-mortem* anatomical and DTI (if the specimen was not frozen) MRI scans. We optimally prepared through familiarizing with the technique and handling instruments such as the oscillating saw with a first brain extraction of a poor conditioned brain specimen (bad freezing condition). Through this first trial, we were able to adjust the following procedure as well as the chosen cutting landmarks. The brain extraction sequence consists of the following steps:

Head Dislocation: The animal is in supine position, with its head pulled dorsally to extend the neck (Brown et al., 2009). Then, the muscle mass of the neck has to be removed to expose the atlantooccipital junction. The junction is then incised, employing a back-and-forth motion to enable the passage of a knife or hammer-axis between the cartilage (Brown et al., 2009).

Adjustment for Frozen Specimens: For frozen specimens, a distinct approach through the atlantooccipital junction must be adopted. The section is performed with an osteotome and hammer (**Figure S1, A**). Subsequently, confirmation of the absence of cerebellar protrusion through the foramen magnum is required and essential for ensuring the integrity of the specimens. If not, it would indicate cerebellar herniation and the presence of associated lesions in this brain structure (Davenport et al., 2014).

The head circumference was measured using a measuring tape during data collection. The average circumference of a macaque brain in our dataset is 30.5 ± 8.7 cm. We determined the

amount of formaldehyde required based on the average volume of a macaque brain. This average volume is of 89.2 ± 1.9 (SEM) for male individuals and of 70.8 ± 0.72 cm³ for female individuals (Franklin et al., 2000; Scott et al., 2016). The amount of 4 % formaldehyde buffered solution (pH = 6.9, Sigma-Aldrich) required to fix the brain should follow the volume ratio of tissue to be fixed to formaldehyde of 1:10 (Thavarajah et al., 2012), that is, a minimum of one liter of formaldehyde.

Skull Cap Removal: The removal of the skull cap is the most meticulous part of the procedure aimed at providing access to the brain. This process starts with a longitudinal incision of the scalp from the anterior fontanel cranial suture to the foramen magnum. A second incision is made perpendicular to the first, along the coronal suture. The exposed skull surface underwent thorough cleaning with 70% ethanol, followed by drying with gauze pads. The bony skull cap was then delicately excised using a rotary tool (**Figure S1. B**).

Brain Extraction: The extraction of the brain from the skull was conducted with care especially for fresh specimens as the tissues are very soft and breakable. Removal of the dura mater, cerebellum tent, and false brain is performed using a bony cap (Brown et al., 2009). Afterwards, the head is positioned vertically and some gentle taps on the table to facilitate the gradual detachment of the brain from the skull. Employing a fluted probe, the olfactory peduncles, internal carotid arteries, and cranial nerves are delicately severed (King et al., 2013). The pineal gland is commonly found as a single white firm conical mass suspended at the midline of the skull cap and attached to the meninges (King et al., 2013). In addition, in many animals, the choroid plexus is visible as two reddish masses in a position similar to or slightly in front of the pineal gland (King et al., 2013). Once the brain is fully extracted, it is placed in one of the hemispheric cups. Frozen specimens are thawed in water at room temperature before placing them in the cup (frozen tissue combined with formaldehyde fixation creates an aqueous insulating layer, altering fixation of the internal brain structures) (**Figure S1. D**).

Fixation and Brain Preparation for MRI

The fixation and preparation of brain specimens for MRI acquisitions is a crucial phase to ensure high quality images and low prevalence of artefacts. The chosen fixative was a 10 % formaldehyde buffered solution. Ensuring complete immersion of the brain in the fixative is crucial. To achieve this, a carefully calculated volume of the solution is added to a labelled container (usually around 3L). The brain is then placed within the container, submerged to

guarantee full coverage. Sealing the container prevents contamination. The container remains for 7 days under the fume hood, and we check and gently stir every day to ensure the good repartition of the formaldehyde on the tissue. Once the brain is fixed, it is immersed the brain in a 0.5 L jar filled with PBS for 48 hours before MRI.

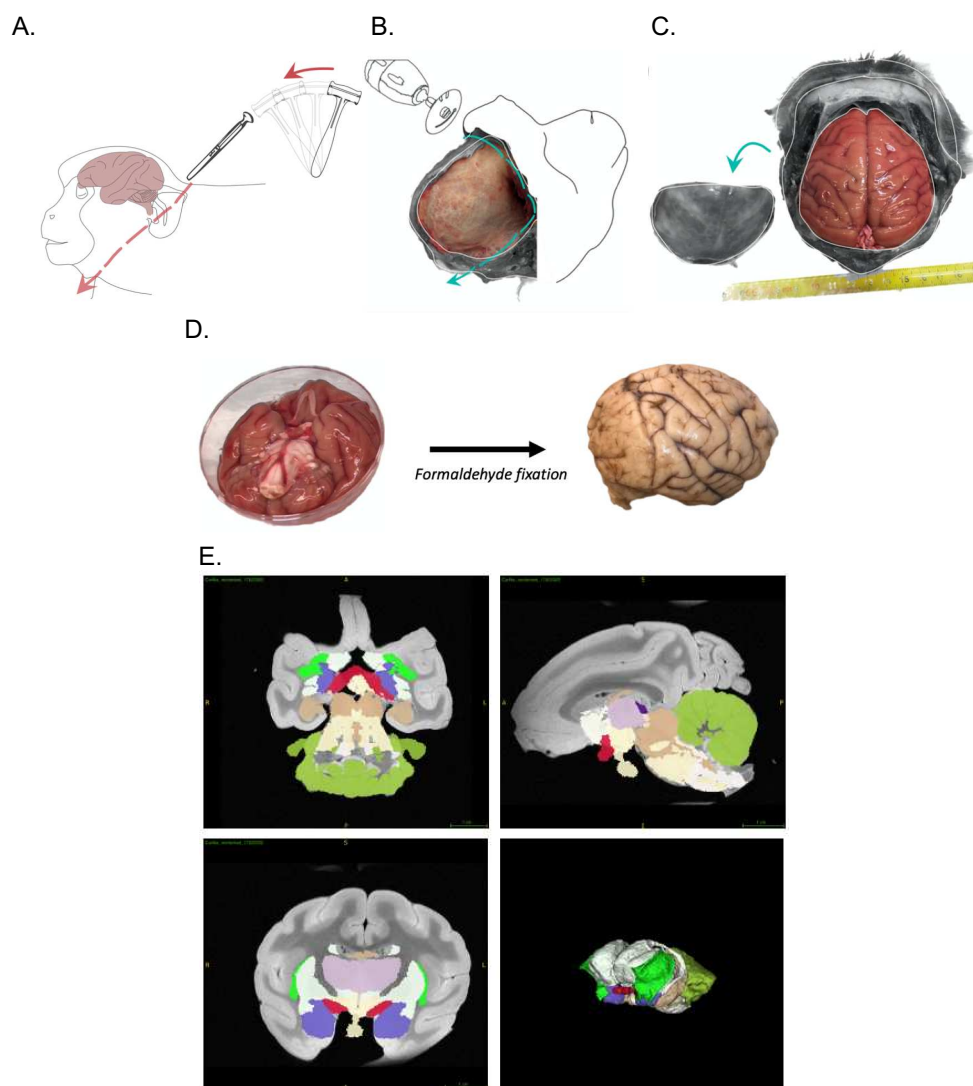


Figure S2: Sequence of dissection steps and MRI acquisition.

(A) Craniotomy step: Position of the cadaver and cut site. (B) Steps of scalp and skull removal using a Dremel tool[®] associated with a flex shaft rotary tool. (C) View of the skull after skull and dura removal. (D) Extraction and formaldehyde fixation of the brain. Right lateral view of the brain after a 7 day-formaldehyde-fixation. (E) SARM Regions (SARM2) and 3D MRI acquisition with atlas (bottom right). Amygdala (purple) (Hartig et al., 2021).

1. *MRI acquisitions*

The diameter of the plastic container was chosen based on the diameter of the MRI antenna used (8,6 cm in diameter).

· The sample is placed in a spherical container. The orientation in which the brain is placed (for future reference during the MRI acquisitions) was registered. Aquarium foam squares are placed around the brain to minimize the residual movements from the MRI's vibrations and to contain the remaining air bubble at the top of the container (**Figure S2. B**).

· The container is filled to the brim with Fluorinert™ FC-770, a liquid that optimizes the contrast of the MRI signal and allows the wobble adjustment.

· The container is placed in a vacuum chamber (negative pressure of -0,1 Pa.), to limit the presence of air bubbles on the images, for up to three hours to remove air bubbles (Shatil et al., 2016) (**Figure 1, A**). If needed, some Fluorinert™ FC-770 can be added up to the brim.

· The container is sealed with parafilm (**Figure S2. B**).

2. *Recommended 7T-MRI scanning setup*

Place the container with an elevating foam square to contain the remaining bubble at the top of the jar and limit the superimposition of the bubble on the brain (**Figure S2. C and D**).

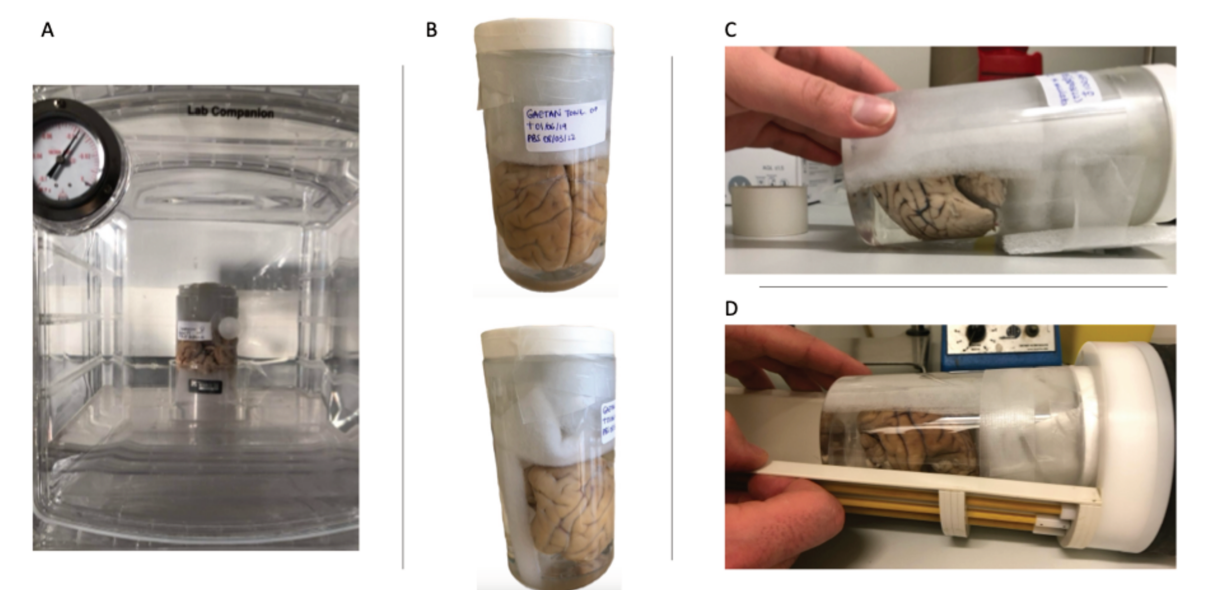


Figure S3: Set of photographs of the preparation of the fixed brain for MRI acquisitions.

(A) Air bubble removal stages in a vacuum chamber. The brain is immersed in FluorinertTM FC-770 and held in position by the aquarium foam squares. The container is placed in a receptacle to catch any FluorinertTM FC-770 that may spill out of the container during the procedure; (B) Placement of the aquarium foam squares inside the container of brain immersed in FluorinertTM FC-770 and sealed with parafilm; (C) Placement of the container with a lift foam square to contain the residual air bubble in the top third of the container; (D) Placement of the container in the MRI antenna.

Once in the MRI, it is recommended to perform a sequence of localizer scans with the purpose of: (1) identifying significant distortions caused by air bubbles in the brain or MRI-compatible container, (2) accurately positioning the brain, and (3) establishing the slice positions necessary for subsequent data acquisition (Shatil et al., 2016).

Table S3: Information relating to the acquisition of anatomical MRI images and the procedures for fixing and preserving post-mortem samples according to the different centers.

MRI Center	Primate Center (with ICube laboratory)	Utrecht University	Japan Monkey Center	Oxford University
Number of individuals	19	14	4	4
MRI	Bruker Biospec 7T 70/30 UR	Agilent Variant 9.4T	Bruker Biospec 9.4T 90/20 UR	Clinical Horizontal 3T
Antenna	Volume coil	Surface coil	Volume coil	Volume coil
MRI weighting	T2 Sequence: Turbo_RARE_3D	T1	T2	T2
Spatial resolution	0.20 x 0.20 x 0.20 mm	0.25 x 0.25 x 0.25 mm	0.25 x 0.25 x 0.25 mm	0.6 x 0.6 x 0.6 mm
Brain fixation characteristics	Immersion: Formaldehyde 4%	Perfusion: Formaldehyde 4%	Immersion: formaline 10%	Perfusion: Formaldehyde 4%
Fluid used for scanning	Fluorinert® FC-770	Sucrose 15%, 4°C	3M™ Fluorinert	Fomblin or Fluorinert® FC-770

Summary table of the MRI acquisitions parameters and *post-mortem* sample preservation protocols across centers.

Chapitre 4 : Organisation sulcale du cortex frontal médian chez les macaques : une approche comparative selon les grades de tolérance sociale

Après avoir analysé la variabilité interspécifique des structures sous-corticales et mis en évidence leur lien avec les grades de tolérance sociale, cette partie se tourne vers les régions corticales qui pourraient également contribuer à ces différences interspécifiques. Le cortex frontal médian joue un rôle central dans l'intégration des signaux socio-affectifs et dans l'ajustement flexible des interactions. Ce chapitre s'intéresse à la manière dont son organisation sulcale varie entre espèces de macaques appartenant à des grades contrastés de tolérance sociale. À travers une approche comparative fine de la morphologie corticale, il cherche à déterminer si certaines configurations anatomiques constituent des signatures associées à ces différents grades.

Article 2 : Comparative sulcal organization of the medial frontal cortex across macaque species differing in social tolerance

(En préparation)

S. Silvére^{1,2}, A. Baumann^{1,2}, C. Po³, J. Sallet^{4,5}, S. Ballesta^{1,2}

1. Laboratoire de Neurosciences Cognitives et Adaptatives, UMR 7364, Strasbourg, France

2. Centre de Primatologie de l'Université de Strasbourg, Niederhausbergen, France

3. ICube (UMR 7357), Université de Strasbourg-CNRS, Strasbourg, France

4. Univ Lyon, Université Lyon, Inserm, Stem Cell and Brain Research Institute, U1208, Bron, France

5. Wellcome Center for Neuroimaging, Dpt of Experimental Psychology, University of Oxford, Oxford, UK.

Introduction

Cortical morphology as a window into social brain evolution

Primate brain evolution has been profoundly shaped by the cognitive demands of complex social life (Dunbar, 2009; Freeberg et al., 2012; Heldstab et al., 2022a). Beyond volumetric differences, the shape and organization of the cortex – particularly its sulcal morphology – offer a fine-grained anatomical window into the functional architecture of the social brain (Amiez et al., 2023b, 2019b; Zilles et al., 2013). Far from being random folds, sulci result from intricate developmental processes (Tallinen et al., 2014; Van Essen and Dierker, 2007), influenced by cytoarchitectonic differentiation, axonal tension, and biomechanical constraints during cortical growth (Rakic, 1988; Toro and Burnod, 2005). In humans, interindividual variability in specific sulci of the medial prefrontal cortex has been associated with individual differences in functional connectivity, cognitive performance, and social behaviour (Amiez et al., 2018, 2013; Lopez-Persem et al., 2019). Morphological variations in sulcal structure, also observed across species, are increasingly considered as informative markers of brain evolution and its adaptive specializations, especially in the social domain.

In this context, the dorsal frontal cortex (DFC) plays a pivotal role in high-level cognitive control, including planning, decision-making, behavioural regulation, and the interpretation of others' mental states (Koechlin, 2011; Koechlin et al., 2003; Passingham and Wise, 2012; Petrides, 2000). In humans, its anterior portion is activated during theory of mind tasks – that is, the ability to represent others' beliefs and intentions (Frith and Frith, 2012; Sallet et al., 2013). These processes involve both medial and lateral areas of the DFC and are particularly engaged during complex social interactions (Yoshida et al., 2010). While the functional implications of these regions in non-human primates remain under debate, several studies support the notion of an evolutionarily conserved anatomo-functional organization, especially within the medial frontal cortex (Amiez et al., 2023b, 2019b; Procyk et al., 2016).

A conserved but differentiated sulcal organization across primates

In a comparative study including humans, chimpanzees, baboons, and macaques, Amiez et al. (2019) documented a systematic sulcal organization within the medial frontal cortex (MFC), revealing evolutionary continuity from Old World monkeys to hominoids. While some sulci – such as the cingulate sulcus (CGS) – are consistently present across all species, others, notably the paracingulate sulcus (PCGS), vary in occurrence: frequently observed in humans and chimpanzees (*Pan troglodytes*), but absent in baboons (*Papio* spp.) and macaques (*Macaca* spp.) (Amiez et al., 2019b; Paus et al., 1996). The presence of the PCGS has been linked to higher-order cognitive functions, including mentalizing abilities (Amodio and Frith, 2006).

In their analysis, Amiez and colleagues introduced a refined sulcal nomenclature for four vertically oriented sulci in the MFC, defined by their position relative to invariant anatomical landmarks: the paracentral sulcus (PACS), the pre-paracentral sulcus (PRPACS), the vertical paracingulate sulcus – posterior (VPCGS-P), and anterior (VPCGS-A). These sulci branch dorsally from the CGS – or the PCGS when present – and may appear as full sulci, spurs (incomplete sulci), or dimples (shallow indentations), depending on the species (see supplementary figure 1). They are consistently identifiable in humans and chimpanzees, but appear more sporadically and often in rudimentary forms in macaques and baboons (Amiez et al., 2019b), suggesting a phylogenetically modulated yet topographically conserved sulcal framework (Petrides et al., 2012; Procyk et al., 2016). The distribution of these vertical sulci across primate species may reflect underlying constraints of cortical morphology and connectivity, rather than being incidental features. Their comparative analysis offers a unique opportunity to investigate how cortical morphology may relate to social-cognitive adaptations across primates.

The *Macaca* genus: a natural model for social style diversity

The *Macaca* genus, composed of 25 Old World monkey species, exhibits a characteristic multi-male, multi-female social structure with strong group cohesion and frequent social interactions. Despite this shared social foundation, macaque species differ substantially in their styles of social organization, particularly in terms of hierarchy steepness, conflict management, affiliative behaviour, and nepotism. These interspecific differences led Thierry B. to propose a

classification into four social tolerance grades, ranging from despotic species (grade 1) – defined by steep hierarchies, low affiliation, and rare reconciliation – to tolerant species (grade 4), marked by egalitarian interactions, low aggression, greater cooperation, and a more flexible use of social signals (Thierry, 2021, 2007, 2000).

This rich behavioural diversity, combined with the ecological and phylogenetic coherence of the genus, makes *Macaca* a compelling model for exploring how social styles may be reflected in neural architecture. Crucially, this gradient offers a structured framework to test hypotheses on the neural bases of social cognition, while limiting confounding effects of phylogeny or brain size. Prior work has shown that amygdala volume correlates positively with social tolerance grade, suggesting a stronger engagement of this limbic structure in the most tolerant species (Bickart et al., 2011; Caetano et al., 2021; Silvére et al., 2025).

Hypothesis: a more differentiated sulcal organization in tolerant species

While most comparative studies have focused on large-scale interspecies differences (Amiez et al., 2019b; Sallet et al., 2013), the relationship between sulcal morphology and social style diversity within a single genus remains largely unexplored. Yet several lines of evidence suggest that MFC morphology may be shaped by the specific social demands of different macaque species. In particular, the vertical sulci described by Amiez et al. – PACS, PRPACS, VPCGS-P, and VPCGS-A – could serve as potential anatomical markers of behavioural flexibility, emotional regulation, and inhibitory control, all of which are especially relevant in the more tolerant macaque societies (Joly et al., 2017; Loyant et al., 2023; Thierry, 2007).

Aim of the study

This study tests the hypothesis that the sulcal organization of the medial frontal cortex varies according to social tolerance grade among macaques. Using a dataset of 43 *post-mortem* MRI scans from 12 *Macaca* species representing the full range of social tolerance (grades 1 to 4), we examined the presence, asymmetry, and topographical localization of the four main vertical sulci in the MFC. Our objective was to determine whether tolerant species (grade 4) show a more differentiated sulcal pattern – either in frequency or in spatial organization – than intolerant ones (grade 1). By adopting a cross-species (within the same genus) comparative perspective, this work aims to deepen our understanding of the relationship between cortical

morphology and social organization. It offers a novel framework to investigate the neural foundations of social tolerance, at the intersection of neuroanatomy, ethology, and evolutionary cognition.

Material and Methods

Post-mortem samples

All specimens were obtained *post-mortem* and scanned using high-resolution anatomical MRI (T1-weighted). Sex and housing conditions (semi-free ranging vs. laboratory) were documented for all individuals, while age information was available for most but not all specimens, 4 had missing data.

The species represented included *M. mulatta*, *M. fascicularis*, *M. nemestrina* (grade 1); *M. fuscata*, *M. sylvanus*, *M. radiata*, *M. assamensis* (grades 2–3); and *M. tonkeana*, *M. nigra*, *M. maura*, *M. leonina*, *M. arctoides* (grade 4). Only brains that were structurally intact and free from major artefacts were retained in the final sample (1 sample had major artefacts preventing its use in the analysis).

The 37 brain specimens used in this study are a subset of a broader dataset of 43 macaque brains previously assembled to explore subcortical neuroanatomical correlates of social tolerance. These specimens were collected through collaborations with several institutions, each providing distinct species and contributing to the diversity of age, sex, and origin.

- **Centre de Primatologie of the University of Strasbourg (CdP, France):** contributed 20 brains from 6 species. All animals died of natural or accidental causes; no individual was euthanized specifically for this study. One *M. nigra* specimen was obtained through a local collaboration with the Mulhouse Zoo.
- **Utrecht University (Netherlands):** provided 12 *post-mortem* MRI scans across several species.
- **INSERM–University of Oxford collaboration (France/UK):** added 5 brain scans, enriching the sample in terms of age and sex diversity.

- **Japan Monkey Centre (JMC, Japan):** contributed 5 *post-mortem* specimens from their open-access repository.

MRI acquisition protocols varied slightly between institutions (see Silvére et al., 2025 for full details), including differences in scanners, fixatives, and coil types. All images were manually reoriented and subjected to the same sulcal labelling procedures described below.

Ethical approval for the use of primate specimens was obtained from the CdP ethical committee (authorization B6732636), and all procedures complied with EU Directive 2010/63/EU. Specimens from other institutions were acquired in full compliance with local and international ethical guidelines.

MRI acquisition processing

All MRI volumes were manually reoriented in ITK-SNAP to align the corpus callosum horizontally and ensure consistent anatomical reference planes across subjects. Each scan was in the software and registered linearly by aligning anatomical landmarks in all three spatial dimensions.

Sulcal identification in the medial frontal cortex

We performed manual sulcal annotation on sagittal slices using ITK-SNAP, based on the sulcal nomenclature introduced by Amiez et al. (2019) (see Figure S4). In each hemisphere, the following four vertical sulci were identified and labelled (see supplementary S1 for the schematic used):

- **PACS** (paracentral sulcus) – light blue
- **PRPACS** (pre-paracentral sulcus) – dark blue
- **VPCGS-P** (vertical paracingulate sulcus – posterior) – pink
- **VPCGS-A** (vertical paracingulate sulcus – anterior) – purple

The cingulate sulcus (CGS), used as the main anatomical reference, was traced in red. Each sulcus was categorized as a complete sulcus, a spur (short incomplete fold), a dimple (shallow indentation), or absent.

Anatomical landmarks

Four anatomical landmarks were manually annotated on sagittal views for each hemisphere (see supplementary S1):

1. Rostral limit of the pons (yellow)
2. Anterior commissure (red)
3. Caudal limit of the genu of the corpus callosum (blue-green)
4. Rostral limit of the genu of the corpus callosum (dark blue)

The spatial position of each vertical sulcus was then calculated relative to its corresponding landmark (e.g., PACS to landmark 1), allowing inter-individual and interspecies comparison after normalization.

Morphometric measurements

In 3D Slicer (Fedorov et al., 2012), we measured the length and depth of each sulcus, and the distance from each vertical sulcus to the anterior commissure (AC). Depth was estimated on the axial slice with maximal sulcal indentation. Data were recorded in a standardized Excel sheet.

Three control sulci—the parieto-occipital sulcus (OPS), central sulcus (CTS), and calcarine sulcus (CCS)—were also labelled in each hemisphere to ensure segmentation consistency. All segmentations were archived along with screenshots at 100% label opacity.

Results

Variability in sulcal presence across species

To assess interspecific variability in the occurrence of each sulcus, we used generalized linear mixed models (GLMMs) with a binomial distribution (presence/absence as response variable). Social grade, sex, age, and hemisphere were included as fixed effects, while lineage was entered as a random intercept to account for phylogenetic relatedness.

Several sulci were systematically present across all individuals, including the cingulate sulcus (CGS), the caudal cingulate sulcus (CCS), the central sulcus (CTS), the arcuate sulcus, the principal sulcus, and the orbital precentral sulcus (OPS). In contrast, inter-individual variability was observed for sulci of the paracingulate region, namely the paracingulate sulcus (PACS), the ventral paracingulate sulci (VPCGS-P and VPCGS-A), and the rostral paracingulate sulcus (PRPACS).

GLMMs revealed that the probability of sulcus presence tended to vary with social grade for several of these regions (see Figure 16). For the PACS, the linear component of social grade approached significance (estimate = 1.20, $p = 0.055$). A similar trend was observed for the VPCGS-P (estimate = 1.11, $p = 0.098$) and VPCGS-A (estimate = 1.17, $p = 0.069$). For the PRPACS, the linear component was not significant (estimate = 0.95, $p = 0.148$). These results suggest that sulci in the paracingulate region may be more frequently expressed in species of higher social tolerance, although the effects did not reach conventional statistical thresholds.

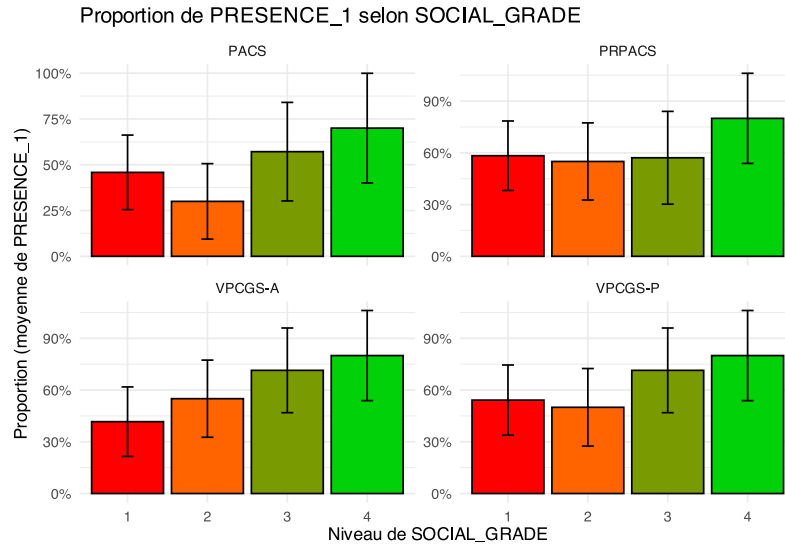


Figure 16 : Proportion of sulcus presence across macaque species differing in social grade.

Bars indicate the mean proportion of individuals in which each sulcus was detected, with error bars showing 95% confidence intervals. Sulci displayed include PACS, PRPACS, VPCGS-P, and VPCGS-A. Bars represent the proportion of individuals in which the sulcus was present, shown separately for each social grade (1–4)

Quantitative variability in sulcal length

To assess interspecific differences in sulcal length, we used linear mixed models (LMMs) with corrected sulcal length as the dependent variable, excluding sulcus where length cannot be measured. Social grade, sex, age, and hemisphere were included as fixed effects, and lineage was entered as a random intercept to account for phylogenetic relatedness.

Overall, sulcal length varied substantially across species and sulci. In the paracingulate region, several sulci displayed significant effects of social grade. For the PACS, a quadratic effect of social grade was detected ($p = 0.014$), indicating a non-linear modulation of sulcal length across tolerance levels. The ventral paracingulate sulcus posterior (VPCGS-P) exhibited both linear ($p = 0.003$) and quadratic ($p = 0.004$) effects of social grade, with a tendency for a hemispheric modulation ($p = 0.090$). The anterior ventral paracingulate sulcus (VPCGS-A) showed a significant intercept effect ($p = 0.016$) and a trend for decreasing length with age ($p = 0.074$). The rostral paracingulate sulcus (PRPACS) showed only a quadratic trend ($p = 0.065$).

Outside the paracingulate region, the arcuate sulcus displayed the strongest modulation by social grade, with robust linear ($p < 0.001$), quadratic ($p = 0.002$), and cubic ($p = 0.006$) components. A significant quadratic effect was also found for the principal sulcus ($p = 0.003$). The CGS and CCS showed weaker quadratic trends ($p = 0.093$ and $p = 0.101$, respectively). The central sulcus (CTS) was the only sulcus showing a clear secondary modulation, with greater length in males ($p = 0.018$). Finally, the orbital precentral sulcus (OPS) exhibited a cubic effect of social grade ($p = 0.023$).

Taken together, these results indicate that the morphology of both paracingulate and frontal sulci varies with social grade, with particularly robust effects in the arcuate and principal sulci. In contrast, secondary modulators such as sex and age had only limited and sulcus-specific influences.

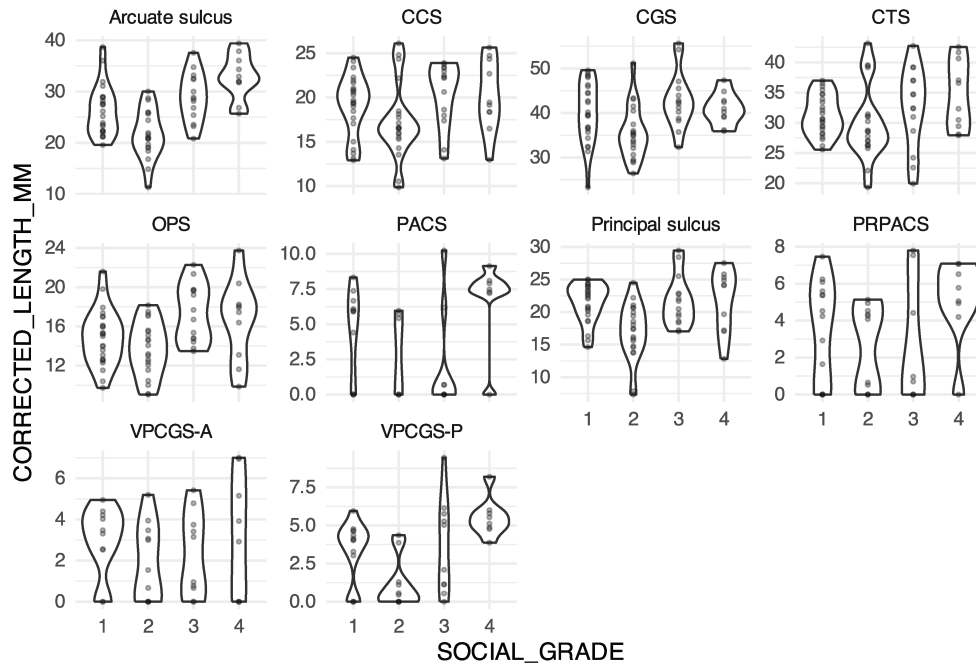


Figure 17: Corrected sulcus length as a function of social grade.

Violin plots show the distribution of corrected sulcal lengths (mm) for each sulcus, grouped by social grade (1–4). Sulci displayed include PACS, PRPACS, VPCGS-P, VPCGS-A, CCS, CGS, CTS, OPS, arcuate sulcus, and principal sulcus.

Secondary modulators: sex, age, and hemisphere

To examine the role of secondary modulators, we tested for the effects of sex, age, and hemisphere in the linear mixed models described above. Across sulci, these factors had only limited, and sulcus-specific influences compared to the effects of social grade.

Sex significantly affected sulcal length only in the central sulcus (CTS) (see Figure 18 in the supplementary), which was longer in males than in females ($p = 0.018$). A similar, though non-significant, tendency was observed for the cingulate sulcus (CGS) ($p = 0.155$).

Age effects were generally weak (see Figure 19 in the supplementary). A trend toward reduced length with increasing age was detected for the anterior ventral paracingulate sulcus (VPCGS-A; $p = 0.074$), while all other sulci showed no significant modulation.

Hemispheric asymmetries were minimal. Only the posterior ventral paracingulate sulcus (VPCGS-P) exhibited a tendency for hemispheric differences ($p = 0.090$), with slightly greater length in the right hemisphere. No other sulcus showed reliable lateralization effects.

Overall, these findings highlight that while sex, age, and hemisphere can exert local influences on sulcal morphology, their effects remain minor in comparison to the robust associations between sulcal length and social grade.

Discussion

Presence of sulci

A first striking result of our study is the variability in the presence of certain sulci, contrasted with the invariance of others. Primary sulci such as the cingulate sulcus (CGS) or the paracingulate sulcus (PACS) were consistently present across individuals, while secondary or tertiary sulci, particularly those in the ventral paracingulate region (e.g., VPCGS), exhibited marked variability. This pattern echoes the findings of Amiez et al. (2019), who highlighted that the medial frontal cortex sulci in primates can be divided into highly conserved primary landmarks and more variable secondary folds, the latter often reflecting developmental or evolutionary plasticity. The fact that such variability is observed in macaques indicates that it is not limited to humans or apes but rather constitutes a shared feature across primate evolution.

From a comparative perspective, sulcal variability has also been reported in baboons. Roumazeilles et al. (2020) demonstrated that the sulcal organization of the medial frontal cortex in *Papio* shows both conserved landmarks and variable configurations, particularly in regions linked to higher-order social cognition (Roumazeilles et al., 2020). This resonates with the idea that the presence or absence of certain sulci is not random noise but may instead reflect meaningful variation in the structural substrates that may support flexible socio-cognitive processes.

The baboon model provides an especially interesting parallel because of their complex and flexible social systems. Guinea baboons (*Papio papio*) live in a multilevel society characterized by one-male units that periodically fuse and fission depending on ecological conditions (Patzelt et al., 2014). This social structure is markedly more tolerant and cohesive compared to other baboon species, suggesting that variability in their sulcal organization may support such flexibility. Similarly, in yellow baboons (*Papio cynocephalus*), collective movements during group fissions follow relatively democratic decision-making processes rather than strictly hierarchical ones, promoting cohesion within large groups (Strandburg-Peshkin et al., 2015). These observations illustrate that baboons combine the maintenance of affiliative bonds with ecological constraints in ways that reflect high levels of social flexibility. Our observation of sulcal variability in macaques—particularly in regions associated with social monitoring and executive control—may therefore mirror such socio-cognitive adaptations and invite broader comparative work across primate taxa.

Age-related changes

Our analyses revealed limited but noteworthy age-related modulations of sulcal morphology. Although most sulci did not show significant age effects, a trend emerged in the anterior ventral paracingulate sulcus (VPCGS-A), where sulcal length tended to decrease with increasing age. Such a pattern may reflect age-associated plasticity or remodelling in medial frontal regions, consistent with the notion that cortical morphology remains sensitive to lifespan changes. Previous work in humans has documented age-related thinning and sulcal shallowing in frontal regions, particularly in association with executive and social cognitive decline (Fjell and Walhovd, 2010; Kochunov et al., 2005). While our data cannot directly address cortical thickness, the observed sulcal variation may indicate subtle remodelling processes in macaques.

In addition, the positive (albeit non-significant) association between age and sulcal presence in some regions suggests that sulcal detectability may fluctuate across development. Longitudinal studies in humans and non-human primates have shown that secondary sulci can emerge late in ontogeny and may continue to deepen into adulthood before stabilizing (Chi et al., 1977; Sawada et al., 2009). This possibility aligns with the interpretation that inter-individual variability in sulcal presence does not merely reflect fixed anatomical constraints but may also involve developmental trajectories extending into adulthood.

From a functional perspective, age-related changes in sulcal expression could carry implications for social cognition. The medial frontal cortex, where most of the variable sulci are located, plays a central role in monitoring social signals, perspective-taking, and flexible behaviour (Amiez et al., 2019b; Sallet et al., 2013). The trend toward reduced VPCGS-A length with age may parallel age-related declines in behavioural flexibility observed in older macaques, particularly in contexts requiring fine-grained social coordination (Rathke and Fischer, 2020). Although our findings remain preliminary, they highlight the importance of considering ontogenetic dynamics in the study of sulcal morphology and its link to social cognition.

The role of the ventral paracingulate sulcus in social cognition

Our analyses suggest that the ventral paracingulate sulcus (VPCGS), particularly its posterior subdivision, shows some sensitivity to variation in social grade. Although the effects did not reach conventional levels of significance, this tendency is consistent with previous reports linking medial frontal sulci to social cognitive functions (Amiez et al., 2019b, 2018). In humans, inter-individual variability in the paracingulate sulcus has been linked to differences in medial prefrontal morphology, which in turn have been associated with executive flexibility and higher-order social cognition (Amiez et al., 2018; Fornito et al., 2007). A similar interpretation could apply to tolerant macaque species, whose social systems demand greater behavioural flexibility and conflict management.

Beyond linear trends, our analyses also revealed cubic effects of social grade on the morphology of some frontal sulci, notably the arcuate and principal sulci. These patterns suggest that the relationship between sulcal organization and social style does not follow a simple monotonic trajectory. Instead, socio-cognitive demands may vary in a non-linear fashion across the tolerance gradient: despotic (grade 1) and tolerant (grade 4) species both face strong but

qualitatively distinct challenges, such as the need for strict hierarchical monitoring in the former and conflict regulation in the latter, whereas intermediate grades may entail comparatively heterogeneous socio-cognitive demands, reflecting an unstable balance between hierarchical constraints and emerging tolerance. In this view, cubic effects may capture how different socio-ecological pressures shape cortical morphology at specific points along the gradient, rather than reflecting a single continuum of flexibility. Although preliminary, this interpretation highlights the value of considering non-linear trajectories in comparative neuroanatomy to refine models of how social systems influence brain organization.

However, these findings remain preliminary. The effect sizes were modest, and our sample size limits the power to detect subtle sulcal-behavioural associations. Moreover, sulcal presence and length provide only indirect markers of underlying cytoarchitectonic organization. Future work combining sulcal mapping with functional imaging and connectivity analyses will be necessary to establish whether morphological variation in the VPCGS reliably indexes social cognitive specialization across primates.

Conclusion

This comparative study provides novel evidence that the sulcal organization of the medial frontal cortex varies across macaque species as a function of their social tolerance. While several primary sulci were invariant across species, secondary sulci of the paracingulate region displayed marked inter-individual and interspecific variability. Both the probability of sulcal occurrence and their quantitative morphology showed trends consistent with an increased differentiation in more tolerant species, suggesting that the medial frontal cortex may constitute an anatomical substrate of social flexibility. Among these regions, the ventral paracingulate sulcus (VPCGS-P) emerged as a candidate marker linking sulcal variability to socio-cognitive demands, although effects remained modest.

Importantly, our findings also revealed limited influences of sex, age, and hemisphere, indicating that interspecific variation in social style exerts a stronger effect on sulcal morphology than these secondary modulators. This highlights the potential of sulcal anatomy as a comparative tool to investigate how social systems shape the primate brain.

Nevertheless, these conclusions remain preliminary. The modest effect sizes and uneven sample distribution across species limit the generalizability of our results. Sulcal presence and length

provide only indirect indices of underlying cytoarchitectonic or functional specialization. Future work should integrate sulcal morphology with measures of cortical thickness, white matter connectivity (e.g. diffusion tractography), and functional activity to clarify the contribution of the medial frontal cortex to social cognition. Progress will come from combining morphometric analyses with functional and connectivity approaches, to clarify how variability in sulcal landmarks translates into differences in neural processing.

Supplementary

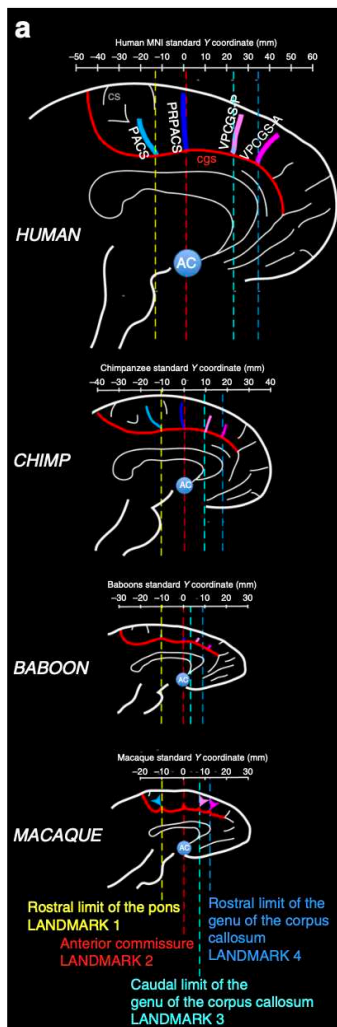


Figure S4: Schematic comparison of vertical sulci locations in the dorsal medial frontal cortex (MFC) across four primate species.

Sagittal representations of the brain of humans, chimpanzees, baboons, and macaques in their respective standard stereotaxic spaces, aligned along the anteroposterior (Y) axis. The vertical sulci are shown in distinct colours and localized relative to conserved anatomical landmarks across species:

- **Landmark 1 (yellow):** rostral limit of the pons
- **Landmark 2 (red):** anterior commissure
- **Landmark 3 (light blue):** caudal limit of the genu of the corpus callosum
- **Landmark 4 (dark blue):** rostral limit of the genu of the corpus callosum

This alignment illustrates the relative displacement and conservation of sulcal organization in the dorsal MFC across primate evolution.

From: Amiez, C., Sallet, J., Hopkins, W.D., Meguerditchian, A., Hadj-Bouziane, F., Ben Hamed, S., Wilson, C.R.E., Procyk, E., & Petrides, M. (2019). *Sulcal organization in the medial frontal*

cortex provides insights into primate brain evolution. **Nature Communications**, 10, 3437. <https://doi.org/10.1038/s41467-019-11347-x>

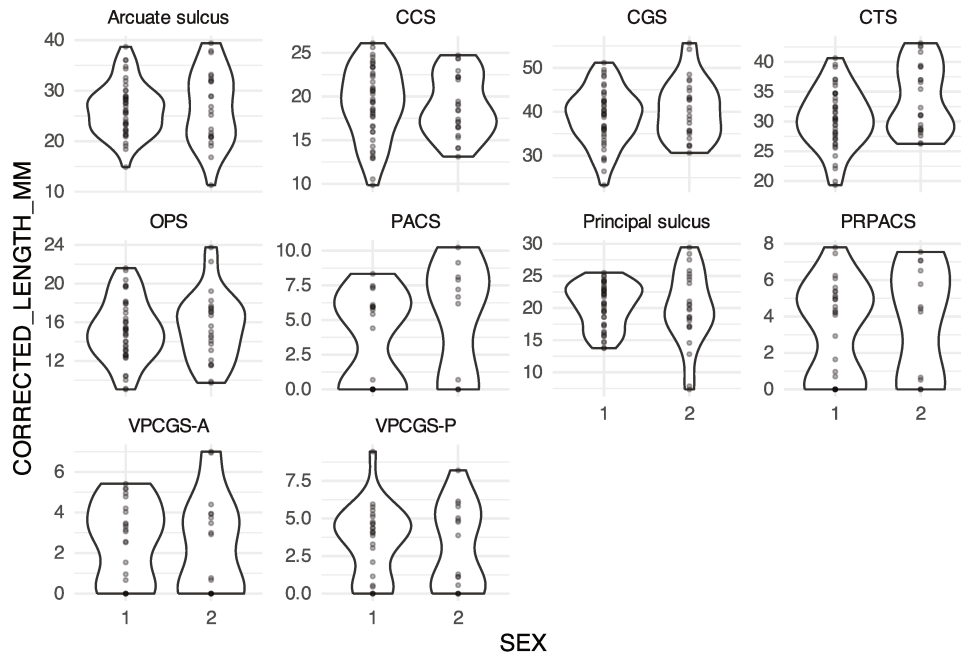


Figure 18 : Corrected sulcus length as a function of sex. Violin plots show sulcal lengths (mm) across males (2) and females (1) for each sulcus. While most sulci showed no reliable sex effect, the central sulcus (CTS) was significantly longer in males.

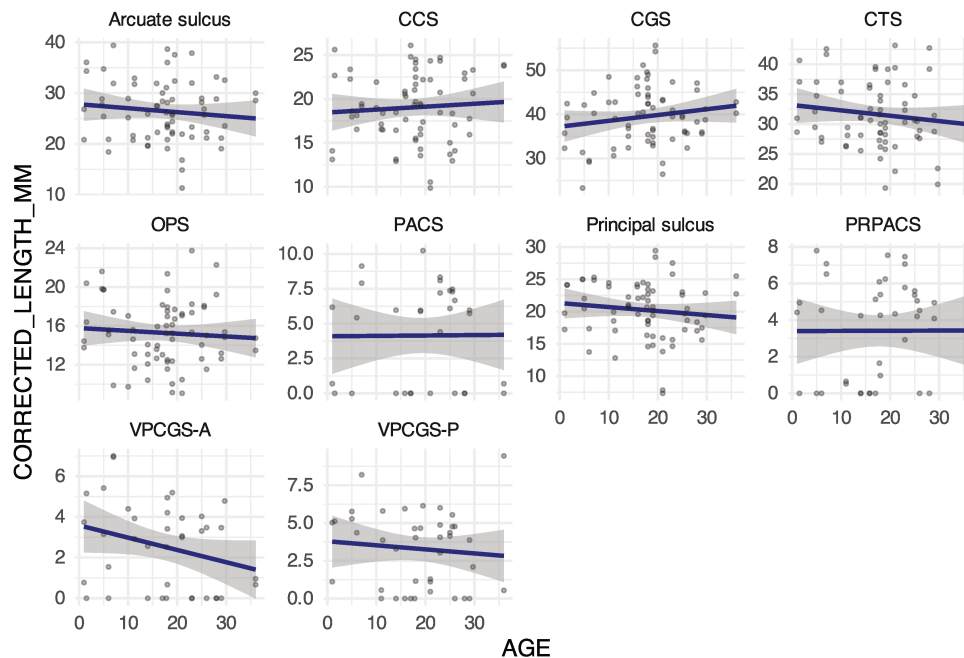


Figure 19 : Corrected sulcus length as a function of age. Scatterplots show sulcal length (mm) against age (years) for each sulcus, with generalized linear fits. Only the anterior ventral paracingulate sulcus (VPCGS-A) displayed a trend toward reduced length with increasing age.

Chapitre 5 : Étude IRMf au repos des différences de connectivité selon les grades de tolérance sociale chez les macaques

L'analyse de la morphologie sulcale du cortex frontal médian met en lumière des variations potentielles liées aux grades de tolérance sociale chez les macaques. Pour comprendre comment ces différences anatomiques s'inscrivent dans l'architecture fonctionnelle du cerveau social, il est nécessaire de se tourner vers l'imagerie fonctionnelle au repos (IRMf). L'IRMf permet de révéler les réseaux intrinsèques qui soutiennent l'intégration socio-cognitive et la coordination des comportements. Ce chapitre se concentre sur la comparaison de la connectivité fonctionnelle entre espèces despotiques et tolérantes vivant en semi-liberté, afin d'identifier quelles organisations de réseaux prolongent et complètent les contrastes structurels et comportementaux établis dans les chapitres précédents.

Article 3 : Resting-state fMRI correlates of functional connectivity variation across social tolerance grades in macaques

(En préparation)

S. Silvére^{1,2}, J. Lamy³, M. Sourty³, S. Ballesta^{1,2}

1. Laboratoire de Neurosciences Cognitives et Adaptatives, UMR 7364, Strasbourg, France

2. Centre de Primatologie de l'Université de Strasbourg, Niederhausbergen, France

3. ICube (UMR 7357), Université de Strasbourg-CNRS, Strasbourg, France

Introduction

General background: the social brain and functional connectivity

Navigating the complexities of social life requires a wide range of cognitive abilities, including individual recognition, memory for past interactions, emotional regulation, effective communication, and the inference of others' intentions (Cheney and Seyfarth, 1990b). These abilities rely on a distributed network of brain regions collectively referred to as the “social brain” (Adolphs, 2009). In primates, key nodes of this network include the medial prefrontal cortex, anterior cingulate cortex, anterior temporal cortex, amygdala, and ventral striatum—regions involved in emotional evaluation, social memory, and decision-making in social contexts (Bickart et al., 2014; Sliwa and Freiwald, 2017).

Resting-state functional magnetic resonance imaging (rs-fMRI) has become a powerful tool to investigate the intrinsic functional architecture of the brain. By measuring spontaneous fluctuations in the BOLD signal in the absence of a task, rs-fMRI allows the study of functional connectivity (i.e. co-variation of neural activity), revealing coherent patterns of activity across distant brain areas—called resting-state networks (RSNs) (Biswal et al., 1995; Fox and Raichle, 2007). Among these, the Default Mode Network (DMN) has been particularly linked to social cognition, including self-referential processing, social memory, and perspective-taking (Li et al., 2014; Mars et al., 2012).

Importantly, rs-fMRI studies in non-human primates (NHPs) have demonstrated that several large-scale RSNs are evolutionarily conserved. For instance, homologs of the human DMN have been identified in macaques, suggesting deep evolutionary roots of introspective and social processes (Mantini et al., 2011; Vincent et al., 2007). This convergence opens new avenues for comparative studies on the neural basis of social behaviour, especially across species that differ in social structure and interaction patterns.

Social tolerance and brain connectivity: a comparative approach

Among Old World monkeys, macaques (genus *Macaca*) exhibit striking interspecific variation in social style, ranging from highly hierarchical and restrictive to more tolerant and egalitarian systems. This variation has been formalized into a four-grade scale of social tolerance based on 18 co-varying behavioural traits—including aggression asymmetry, conciliatory tendencies, grooming reciprocity, and the flexibility of dominance relationships (Thierry, 2021, 2007, 2000). Grade 1 species, such as *M. mulatta* (rhesus macaques), are characterized by steep linear hierarchies, intense aggression, and low rates of reconciliation. In contrast, grade 4 species like *M. tonkeana* (Tonkean macaques) display higher levels of affiliative behaviour, more symmetrical dominance interactions, and a greater capacity to repair social relationships after conflict.

This socio-behavioural diversity offers a powerful natural experiment to investigate how differences in social style may be mirrored by differences in brain architecture and connectivity. Previous studies have shown that both the size of social networks and the complexity of social behaviours are linked to the morphology and functional connectivity of brain regions associated with social cognition (Bickart et al., 2011; Sallet et al., 2011). However, most research has focused on intra-species variation, particularly in *M. mulatta*, leaving open the question of whether interspecific differences in social style are also reflected in distinct patterns of functional connectivity.

The present study adopts a comparative approach to examine this question, focusing on *M. mulatta* and *M. tonkeana* as model species. These two macaques share close phylogenetic proximity but differ markedly in their social tolerance grade, making them ideal candidates for investigating whether the neural substrates of social behaviour are shaped by evolutionary divergence in social organization.

Limitations of previous approaches and contributions of the present study

Despite increasing interest in the neural underpinnings of social behaviour, the majority of functional neuroimaging studies in non-human primates have focused mainly on two species—typically *M. mulatta* and *M. fascicularis*—and have been conducted under highly controlled laboratory conditions. While this approach ensures experimental precision, it often sacrifices ecological validity. Captivity can limit social interaction, reduce behavioural complexity, and alter stress responses—all factors known to influence brain development, neural plasticity, and functional connectivity (Harlow et al., 1964; Snyder et al., 2011).

Moreover, most interspecific comparative studies have relied on *post-mortem* structural data, leaving functional connectivity largely unexplored across species that differ in social organization. When functional imaging is used, socio-ecological factors such as dominance style, group composition, or relational dynamics are often poorly documented or experimentally controlled. This limits the capacity to link intrinsic brain organization to meaningful variation in naturalistic social behaviour.

The present study addresses these limitations by leveraging a unique design: high-resolution resting-state fMRI data were acquired from two macaque species—*M. mulatta* (grade 1) and *M. tonkeana* (grade 4)—housed in large, socially complex, semi-free-ranging groups at the same primate facility. All individuals were well characterized with respect to age, sex, kinship, and dominance status, allowing us to control for demographic confounds. Importantly, both species were scanned using identical equipment and acquisition protocols, minimizing methodological variability.

This design allows us to isolate species-typical differences in functional brain architecture associated with contrasting social styles, while preserving ecological relevance. It contributes to a growing body of work emphasizing the need for comparative, context-sensitive approaches to the neuroscience of sociality.

Objectives and Hypotheses

This study aims to investigate whether species differences in social tolerance are reflected in distinct patterns of intrinsic functional connectivity. Specifically, we compare *M. mulatta* (grade 1, low tolerance) and *M. tonkeana* (grade 4, high tolerance), two closely related species

with markedly different social styles, using resting-state functional MRI (rs-fMRI) data acquired under identical conditions.

To capture both global and region-specific connectivity profiles, we employ two complementary analysis techniques:

- **Independent Component Analysis (ICA):** a data-driven method that decomposes the fMRI signal into spatially independent components —or spatial maps— each corresponding to a temporally coherent brain networks, associated with a time course showing presence of this network over time. ICA has been extensively applied to identify large-scale resting-state networks, including the Default Mode Network (DMN), salience network, and fronto-limbic circuits (Beckmann et al., 2005; Calhoun et al., 2001). Its capacity to uncover intrinsic functional organization without requiring a priori regions of interest makes it particularly well-suited for cross-species comparisons of functional architecture.
- **Seed-based analysis:** a hypothesis-driven approach in which a predefined region of interest (ROI)—in this case, the amygdala—is used to compute voxel-wise connectivity maps based on temporal correlations. The amygdala was selected as a seed region due to its central role in social evaluation, affective regulation, and its established structural and functional variability across species differing in social style (Adolphs, 2009; Bickart et al., 2011; Dal Monte et al., 2015).

We hypothesize that:

1. **ICA will reveal species-specific differences in the spatial extent or functional coherence** of key social brain networks, particularly the DMN, medial prefrontal cortex, and anterior temporal regions—structures implicated in social cognition, affiliative behavior, and mentalization (Mars et al., 2012; Sliwa and Freiwald, 2017).
2. **Amygdala seed-based connectivity will differ between species**, with *M. tonkeana* expected to show stronger or more extensive coupling between the amygdala and medial prefrontal or anterior cingulate regions, consistent with enhanced socio-emotional flexibility and conflict resolution capacities in more tolerant species (Dal Monte et al., 2020; Sallet et al., 2011).

Together, these complementary approaches allow us to test whether differences in social tolerance are associated with distinct patterns of functional connectivity, and to assess whether these differences reflect broad network-level reorganization or localized modulation of key socio-affective circuits.

Material and Methods

Animals

Since all animals in this study live in semi-free-ranging conditions, the preparation for image acquisition was adapted from previous studies on primates in laboratory settings. For each weekly MRI session, the selected group (rhesus or Tonkean macaques) underwent fasting: no pellets or fruits were distributed 12 hours before capturing the targeted individual. However, animals still had access to water and potential food sources in their environment. Notably, only two cases of minor regurgitation were observed at the end of anaesthesia and extubation.

The capture protocol was facilitated by daily and weekly training routines that greatly reduced the stress associated with capture. While the actual capture procedure required human intervention, the voluntary isolation of individuals from the group was achieved through reinforcement-based training (see supplementary 3). The rhesus macaque group (n=13) underwent a rigorous daily training protocol to habituate them to temporary confinement in the outdoor enclosure, as they were no longer accustomed to it. In contrast, the Tonkean macaques (n=26) were already accustomed to confinement due to their participation in multiple ethological and cognitive studies, facilitated by an existing weekly training regimen. Captures followed a reinforcement-based protocol, gradually habituating the animals to confinement in the outdoor enclosure, then the indoor animal house, and finally the handling tunnel.

Once captured, animals were sedated via intramuscular ketamine injection (Ketamine® 1000 - 5-20 mg/kg). An intravenous catheter was placed in the saphenous vein. In larger individuals, ketamine was combined with medetomidine (Domitor® - 2 mg/kg) to enhance muscle relaxation and prolong sedation during transit to the MRI facility (<12 km, 20-minute journey in a vehicle licensed for animal transport). Each animal was transported in a certified cage equipped with a hot water bottle and a survival blanket. During colder months, auxiliary heating was used in the transport vehicle's loading area to maintain body temperature.

At the MRI facility, if needed, additional intramuscular injections of previously administered sedatives were used to maintain sedation. General anaesthesia was induced with an intravenous injection of propofol (Propovet® - 5-10 mg/kg). Anaesthesia was maintained via inhaled isoflurane (0.5-2.5%). The animal was positioned supine, intubated with an endotracheal tube (pre-treated with Lidocaine® 1.6% spray for local tracheal anaesthesia), and secured on the MRI bed with the head coil placed. Monitoring included an MRI-compatible intra-rectal temperature probe (OpSens® Optical OTG-M1400), a digital SpO2 and heart rate sensor (Nonin® 7500FO-3), and continuous visual surveillance via an MRI-compatible video camera.

During MRI acquisition (< 3 hours), animals were placed under assisted mechanical ventilation (30-50 breaths/min) adjusted to weight and physiological parameters. Key respiratory parameters were:

- Tidal volume (Vt): 10-20 mL/kg
- Minute ventilation (QT): 20-40 cycles/min
- Inspiration/Expiration ratio (I/E): 1:3 (to prevent auto-PEEP)

Ventilation began at 20 cycles/min and increased to 40 cycles/min. Isoflurane concentration was reduced from 1.5% to 1% during the 20-minute anatomical sequence preceding rs-fMRI to align with literature recommendations (0.8-1%) (Zhang et al., 2017) for preserving brain activity close to wakefulness.

MRI data acquisition

Imaging was performed using a Siemens Magnetom Vida 3T scanner equipped with a 32-channel human head coil pre-tested on *post-mortem* macaque brains (Siemens, Erlangen, Germany). Anatomical MRI covering the whole brain (see Figure 20), the 3D-T1 weighted image, was acquired using the magnetization-prepared rapid gradient-echo (MPRAGE) sequence with the following parameters: TE/TR = 2.71/2400ms; flip angle = 9°; field of view = 160 × 160 × 112 mm³; 0.5-mm isotropic voxels. Resting-state functional MRI was then performed with whole-brain T2*-weighted echo planar images with the following parameters: multiband acceleration factor MB = 4; TE/TR = 50/1450ms; flip angle = 67°; field of view = 120 × 120 × 72 mm³ (dimension: 80 x 80 x 48 voxels); 1.5-mm isotropic voxels; duration = 830 volumes (approx. 20 minutes). In the full dataset, most subjects were scanned

with the same protocol (830 volumes, 20 minutes), except for the first 9 macaques, for which the acquisition was limited to 630 volumes (approx. 15 minutes) due to an initial version of the protocol.

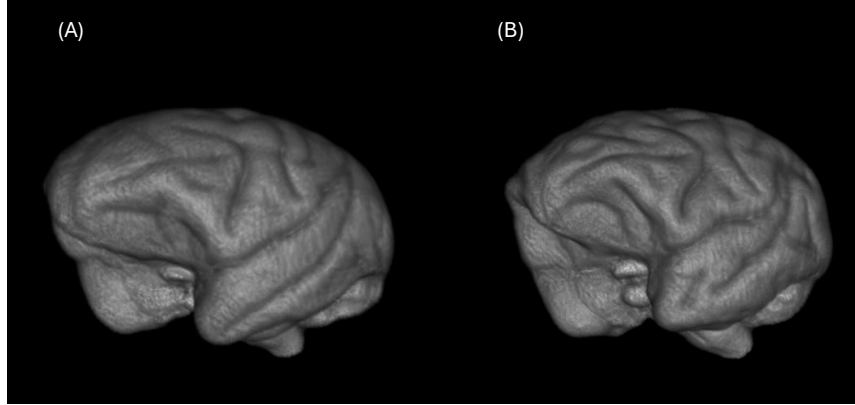


Figure 20: 3D rendering of anatomical MRI data.

(A) Rhesus macaque (Macaca mulatta) female, 11 years old. (B) Tonkean macaque (M. tonkeana) female, 11 years old. Both individuals were of similar age, sex, and body size, illustrating the type of anatomical datasets acquired in this study.

MRI Data Preprocessing

Functional images were pre-processed using in-house pipeline base following these steps : B0 field inhomogeneity correction (topup algorithm, FSL (Smith et al., 2004)); motion correction (3dvolreg function, AFNI (Cox and Hyde, 1997)), spike correction (movements exceeding [1 voxel / $\pm 1^\circ$ were interpolated to correct sudden motion spikes, ArtRepair), spatial normalisation to a common template (antsMultivariateTemplateConstruction2 function, ANTs (Avants et al., 2011)), smoothing with an 4-mm full-width at a half maximum Gaussian kernel (SPM12, The Wellcome Trust Centre for Neuroimaging, London, UK)); high pass filter at 0.01Hz and regression of 24 motion parameters (the six rigid body motion parameters and their first and second derivative).

The preprocessing steps applied on functional images included: B0 field inhomogeneity correction (topup algorithm, FSL, Smith et al., 2004); motion correction (3dvolreg function, AFNI, Cox and Hyde, 1997), spike correction (movements exceeding [1 voxel / $\pm 1^\circ$ were interpolated to correct sudden motion spikes, ArtRepair), spatial normalisation to a common template (antsMultivariateTemplateConstruction2 function, ANTs, Avants et al., 2011),

smoothing with an 4-mm full-width at a half maximum Gaussian kernel high pass filter at 0.01Hz and regression of 24 motion parameters (the six rigid body motion parameters and their first and second derivative).

Independent Component Analysis (ICA) for Network Extraction

Group ICA: We applied group Independent Component Analysis (ICA) (GIFT toolbox, MATLAB) to preprocessed rs-fMRI series to identify spatially independent intrinsic shared across the entire group. We explored several model orders (MO)—7, 15, and 30—to balance network granularity and component stability. For the main description we retain MO = 15 (good compromise between readability and granularity), while MO = 7 (coarse overview) and MO = 30 (finer decomposition, especially frontal/subcortical) are reported as complementary analyses. Spatial component maps are shown in z-scores; for illustration we display $z \geq 1.2$ and, more conservatively, $|z| \geq 2.047$ ($\approx$ two-tailed $p < .05$ with $df = 29$) to localize network cores. We also provide Functional Network Connectivity (FNC) correlation matrices (between component time courses) without statistical inference, to depict inter-network organization. Subject-specific spatial maps and their associated time courses were estimated using back-reconstruction.

Exploratory component-wise statistics: Subject-level component loadings (back-reconstruction) were entered into models including species, age, sex, hierarchy (species-normalized), and age $\times$ species. Outputs include F-maps for omnibus effects (e.g., main effect of species) and T-maps for directional contrasts (e.g., Rhesus > Tonkean). In this manuscript we do not elaborate these maps (no robust effects after correction); they are provided for illustration in the appendix and can be overlaid on the NMT template with $|z| \geq 2.047$. Cluster-extent corrections were not applied here.

Behavioural data collection

Ethological data were collected in parallel with the MRI acquisition phase, over a nine-month period for rhesus macaques (January to September 2024) and five months for Tonkean macaques (January to May 2025). Observations were conducted directly in the animals' naturalistic enclosures at the Primate Center of the University of Strasbourg. The rhesus macaque group ($n = 13$) lived in a 3 100 m² wooded outdoor area with access to a 23 m² heated

indoor shelter, while the Tonkean macaque group ($n = 26$) occupied a 3 700 m² outdoor enclosure and a 19 m² indoor space. Group compositions are detailed in the supplementary materials (Table S1). All animals had continuous access to water and were provisioned with monkey pellets daily, and fresh fruits and vegetables weekly.

Behavioural observations were performed using a Samsung Galaxy Tab A tablet equipped with the BORIS application (Friard and Gamba, 2016). Data were recorded *ad libitum* across the entire group during the day, with observation schedules adapted to logistical constraints: full-day sessions were conducted with the Tonkean group, while observations of the rhesus macaques generally took place over half-day periods due to other ethological studies carried on.

Only spontaneous interactions occurring naturally within the group were recorded, focusing on both affiliative and agonistic behaviours. The ethogram of affiliative behaviours included body grooming, face-to-face grooming, close proximity (within ~1 meter), and social play. Agonistic interactions included displacements, threats, physical aggression, and fights. These behaviours were selected as core indicators of social bonding, group cohesion, and dominance relationships, and followed an ethogram adapted from Thierry (2000) and previous work on these populations (Legrand et al., Under review).

The dataset thus consisted of detailed qualitative and quantitative records of naturally occurring social interactions, allowing the construction of group-level sociometric profiles. These ethological observations were subsequently integrated with neuroimaging results to examine associations between social structure and brain functional connectivity.

Results

Hierarchy and social networks

Social hierarchies were assessed in both macaque groups using the Elo-rating method (Neumann et al., 2011), which dynamically updates individuals' ranks based on dyadic agonistic interactions with clearly defined winners and losers. Each subject started with a baseline score of 1000, which increased or decreased depending on the outcome of observed interactions. A total of 1 180 such events were recorded in the rhesus group and 3 710 in the

Tonkean group. These interactions were observed both directly by human observers and indirectly through automated monitoring of displacement events at the MALT modules, which the animals interact with during daily (Ballesta et al., 2021; Gullstrand et al., 2021).

Final Elo scores were normalized between 0 and 1 within each group, where 1 represents the highest-ranking individual and 0 the most subordinate (rank normalization). Hierarchy steepness, estimated using de Vries' method (de Vries et al., 2006), was significantly higher in rhesus macaques (steepness = 0.31, $p = 0.001$) compared to Tonkean macaques (steepness = 0.28, $p = 0.001$). As expected for a social grade 1 species, the rhesus macaques exhibited a steeper dominance hierarchy, with highly polarized Elo values and fewer intermediate ranks. In contrast, Tonkean macaques (social grade 4 species) displayed a more continuous and evenly distributed social ranking.

Affiliative network structure was examined using grooming interactions performed in a face-to-face position, a behaviour known to reflect strong social bonds in macaques. Social networks were constructed based on the frequency and symmetry of these interactions

The rhesus macaque grooming network exhibited a modular structure, with three clearly distinguishable clusters of individuals. While the red cluster (e.g., *gab*, *rad*, *mar*) appeared tightly bonded and highly cohesive, the yellow cluster (e.g., *eow*, *qui*, *isi*) showed higher internal density and multiple central individuals. A few individuals, such as *eow* and *sam*, played intermediary roles between clusters, potentially facilitating intergroup cohesion despite an overall stratified social structure (Figure 21).

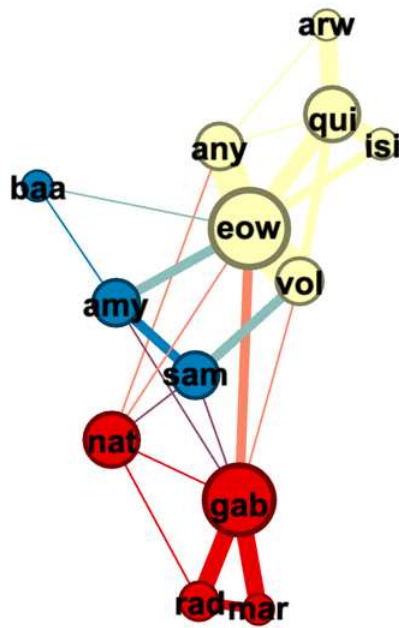


Figure 21: Social grooming network of rhesus macaques based on face-to-face grooming proximity.

Nodes represent individual macaques ($n = 13$) and edges represent the frequency of grooming interactions observed between each dyad. The thickness of edges is proportional to the number of grooming events, and node size reflects eigenvector centrality, indicating the degree to which an individual is connected to other well-connected individuals. Colors indicate community membership as detected by modularity clustering (Louvain algorithm), revealing three main social clusters (red, yellow, and blue). Intermediary individuals such as eow and sam served as bridges between modules, while individuals like gab and vol occupied central roles within their respective subgroups.

In contrast, the Tonkean macaque grooming network exhibited a highly cohesive and densely interconnected structure, with no sharply defined subgroups. Most individuals were directly or indirectly connected through frequent face-to-face grooming interactions, forming a saturated affiliative web with broadly distributed links. Although some individuals (e.g., *nema*, *ken*, *yin*) showed slightly higher centrality, the overall network displayed a low degree of centralization and a high level of mutual connectivity, reflecting the socially tolerant nature of this species (Figure 22).

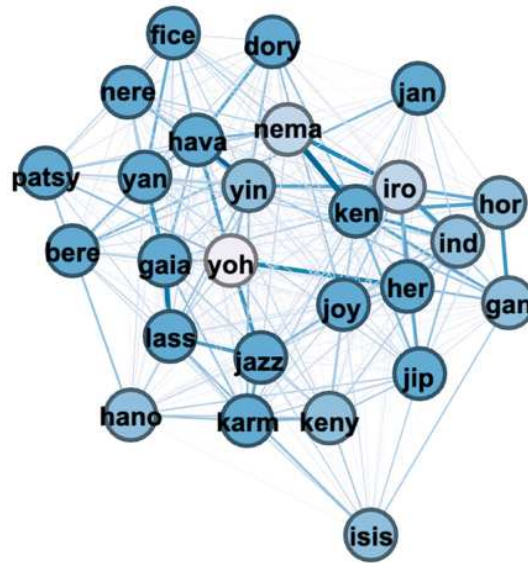


Figure 22: Social grooming network of Tonkean macaques based on face-to-face grooming proximity.

Each node represents an individual macaque ($n = 26$), and each line (link) represents the occurrence of face-to-face grooming interactions between two individuals. The thickness of the lines is proportional to the frequency of observed grooming events. Node size corresponds to eigenvector centrality, indicating the extent to which individuals are connected to other central individuals in the network. Unlike the rhesus network, the Tonkean macaque network shows high overall cohesion, low modularity, and a broad distribution of connections, reflecting the more tolerant and integrated social style characteristic of this species.

Results — ICA

Networks recovered at Model Order (MO) = 7, 15 and 30. Group ICA at MO = 15 retrieves the expected resting-state networks in macaques (Hutchison et al., 2011; Mantini et al., 2011), including (Figure 23):

1. Somatomotor component, covering the Primary somatosensory cortex (SI) and the Secondary somatosensory cortex (SII)
2. The cerebellum
3. The Basal Ganglia (BG), including the left putamen
4. The posterior Default Mode Network (DMNp), with the Posterior Cingulate Gyrus (PCGg), the lateral Primary motor

cortex (M1) and the Premotor cortex (PM)

5. The right Basal Ganglia
6. The left visual area
7. The temporal pole
8. The lateral visual area
9. The dorsomedial somatomotor component
10. The left auditory area
11. The Anterior Cingulate Area (ACA), corresponding either to the anterior DMN (DMNa) or to the Salience Network (SN)
12. The right auditory area
13. The right visual area
14. The thalamus
15. The primary visual cortex (V1)

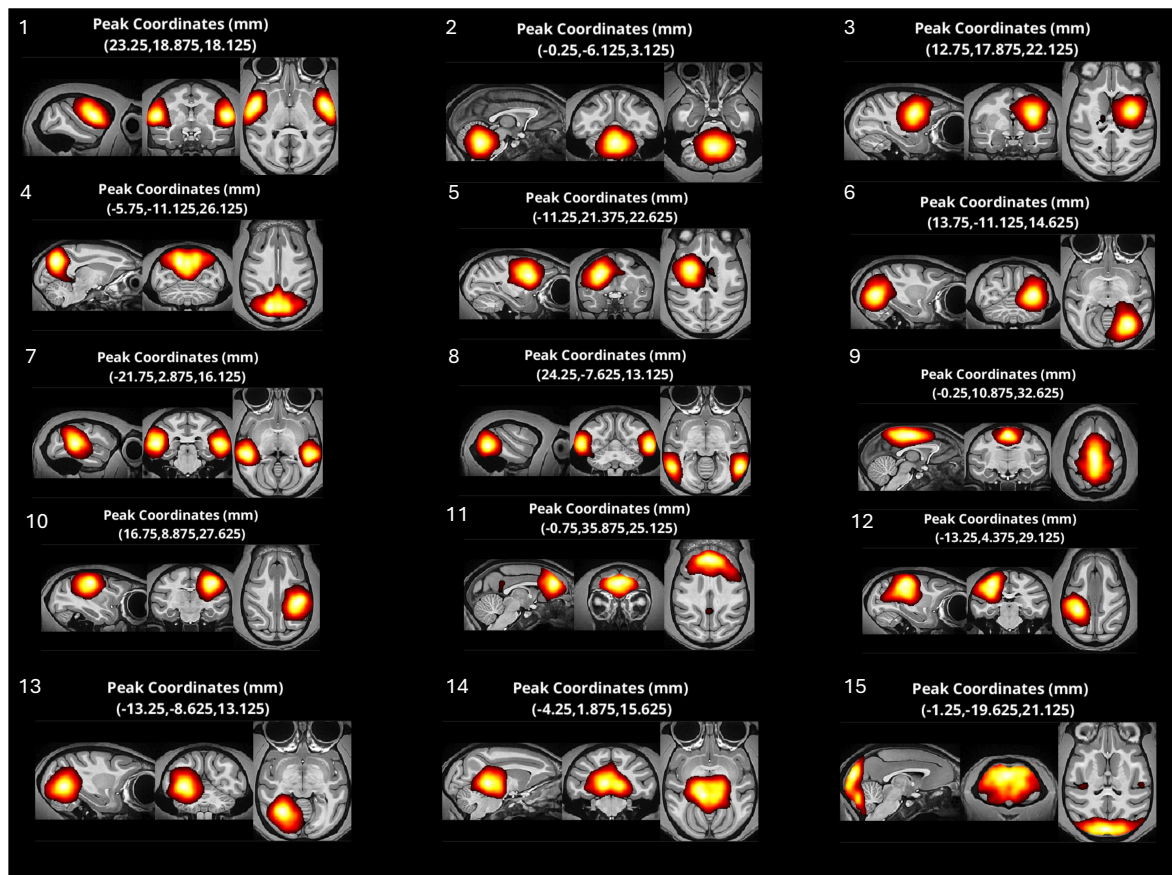


Figure 23: Group ICA ($MO = 15$) in the two macaque groups (rhesus and Tonkean): spatial maps of the fifteen resting-state components.

Components are numbered as in the panel: (1) a ventral somatomotor component, covering the Primary somatosensory cortex (SI) and the Secondary somatosensory cortex (SII); (2) the cerebellum; (3) the Basal Ganglia (BG), including the left putamen; (4) the posterior Default Mode Network (DMNp), comprising the Posterior Cingulate Gyrus (PCGg) as well as the lateral Primary motor cortex (M1) and Premotor cortex (PM); (5) the right BG; (6) the left visual area; (7) the temporal pole; (8) the lateral visual area; (9) the dorsomedial somatomotor component; (10) the left auditory area; (11) the Anterior Cingulate Area (ACA), corresponding either to the anterior DMN (DMNa) or to the Salience Network (SN); (12) the right auditory area; (13) the right visual area; (14) the thalamus; and (15) the primary visual cortex (VI). Maps are displayed as z-scored spatial weights for descriptive purposes (no statistical inference).

Functional Network Connectivity (FNC) correlograms show the expected block structure (sensorimotor/visual groupings, DMN–salience relations), presented without inference.

Between-species comparisons: Component-wise statistical images (F- and T-maps) were computed from subject-specific back-reconstructed maps using a voxel wise general linear model including species, age, sex, normalized hierarchy rank, and the age $\times$ species interaction. We examined an omnibus F-test for the main effect of species and directional T-contrasts (Rhesus > Tonkean; Tonkean > Rhesus). For descriptive purposes, we displayed spatial maps at $z \geq 1.2$ (to visualize network cores) and, more conservatively, at $|z| \geq 2.047$, corresponding to $p < .05$ (two-tailed, $df = 29$). No component showed robust species-level differences after multiple-comparison correction. Descriptively, the posterior DMN (Comp 4) exhibited the most consistent trends, with additional age-related effects in some components, but these analyses remain preliminary and are interpreted with caution.

Discussion

The present study provides the first descriptive resting-state fMRI comparison between rhesus macaques (*M. mulatta*, grade 1) and Tonkean macaques (*M. tonkeana*, grade 4), two closely related species that differ markedly in their social tolerance. Using group ICA, we consistently recovered canonical resting-state networks—including sensorimotor, visual, auditory, and subcortical components—alongside a posterior Default Mode Network (DMN) and an anterior ACC/salience node. These findings replicate and extend previous work showing the evolutionary conservation of large-scale intrinsic networks in macaques (Hutchison et al., 2011; Mantini et al., 2011; Vincent et al., 2007). The clear identification of these networks in animals living in semi-free-ranging social groups underscores the robustness of rs-fMRI as a tool to investigate comparative social neuroscience under ecologically relevant conditions. Importantly, this work also represents the first acquisition of rs-fMRI data in semi-free-ranging macaques at Strasbourg, and, to our knowledge, among the first acquisitions worldwide of resting-state functional imaging in anesthetized non-human primates living in such ecologically valid conditions.

Although formal species-level contrasts did not yield significant corrected effects in this iteration, the incidence maps and functional network connectivity matrices provide a valuable descriptive baseline. The consistent recovery of a posterior DMN centered on the precuneus and posterior cingulate cortex is particularly noteworthy, as this network has been linked to self-referential thought, autobiographical memory, and perspective-taking in both humans and non-human primates (Li et al., 2014; Mars et al., 2012; Sliwa and Freiwald, 2017). The presence

of anterior components compatible with ACC and salience-related regions further suggests that circuits involved in social monitoring and conflict resolution are reliably captured in both species, aligning with behavioural evidence that macaques flexibly regulate social interactions through attention to social signals (Dal Monte et al., 2020; Rushworth et al., 2013).

Our ethological data highlight the expected differences in social structure: rhesus macaques displayed a steep dominance hierarchy and modular affiliative networks, while Tonkean macaques showed flatter hierarchies and densely interconnected affiliative structures. These results resonate with Thierry's framework of macaque social styles (Thierry, 2021, 2000) and provide a socio-behavioural context for interpreting neural findings. Although statistical comparisons remain exploratory and preliminary, future analyses may reveal that species with more tolerant social styles exhibit stronger integration between amygdala–prefrontal circuits and DMN components, consistent with enhanced socio-emotional flexibility (Bickart et al., 2014; Dal Monte et al., 2015; Sallet et al., 2011). Such patterns would parallel human data showing that the size and quality of social networks are linked to the structural and functional connectivity of the amygdala, medial prefrontal cortex, and anterior cingulate cortex (Bickart et al., 2011; Mars et al., 2012).

Several methodological strengths of our study support the reliability of these findings. First, both species were housed in large, semi-naturalistic groups at the same facility, ensuring that behavioural variation reflects genuine socio-ecological differences rather than husbandry conditions. Second, identical MRI protocols were applied across species, reducing technical confounds. Finally, the integration of ethological and neuroimaging data provides an opportunity to bridge behavioural ecology with neuroscience—a necessary step to understand how brain networks support social diversity across closely related species.

Nevertheless, some limitations must be acknowledged. The sample size remains modest. However, it is comparable to, or even larger than, those typically reported in resting-state fMRI studies in non-human primates (e.g., Hutchison et al., 2011; Mantini et al., 2011), and thus represents a relative strength in this context. The use of anaesthesia—although necessary for animal welfare—may alter resting-state dynamics, particularly in higher-order association networks (Grandjean et al., 2014; Hutchison et al., 2011). While we followed protocols designed to minimize anaesthetic suppression of neural activity (Zhang et al., 2017), future studies could benefit from awake imaging paradigms or longitudinal training to obtain more naturalistic data. Moreover, inter-individual variability in dominance status and kinship may

modulate functional connectivity, and while our models included these covariates, statistical power to detect subtle effects was limited. Future studies could therefore benefit from awake imaging paradigms or longitudinal training to obtain more naturalistic data. fMRI investigations in awake macaques engaged in social perception and interaction tasks (e.g., Sliwa and Freiwald, 2017) have shown robust activation of socio-cognitive networks, suggesting that combining resting-state and task-based designs in awake, socially interacting subjects could reveal species-specific profiles that remain undetectable under anaesthesia. Moreover, inter-individual variability in dominance status and kinship may modulate functional connectivity, and while our models included these covariates, statistical power to detect subtle effects was limited. Expanding the dataset and applying more advanced inference methods (e.g., Bayesian hierarchical modelling, network-based statistics) will be essential to confirm whether social style is indeed reflected in species-typical connectivity profiles.

Taken together, our findings demonstrate that macaque rs-fMRI reliably recovers canonical intrinsic networks under semi-free-ranging conditions and lay the groundwork for comparative analyses of social brain connectivity. By linking neuroimaging to well-characterized social structures, this work contributes to a broader effort to understand how the evolution of social systems is mirrored in the functional architecture of the primate brain. The recovery of highly similar resting-state components in both species also highlights the general similarity of brain functional organization despite approximately six million years of evolutionary divergence. This echoes behavioural results showing that rhesus and Tonkean macaques exhibit largely comparable cognitive abilities, with the notable exception of behavioural inhibition (Joly et al., 2017), a dimension whose neural correlates in rs-fMRI remain to be explored.

Conclusion

This study provides a first step toward mapping the functional architecture of the social brain across macaque species with contrasting social styles. By combining high-resolution rs-fMRI with detailed ethological observations, we show that canonical networks such as the DMN and ACC/salience circuits can be robustly identified in semi-free-ranging animals, and that their organization can be studied in relation to behavioural diversity. While species-level contrasts remain preliminary, the integration of neural and social data offers a powerful comparative framework to investigate the evolutionary roots of social tolerance. Future work expanding sample sizes, refining statistical models, and focusing on key socio-affective circuits (amygdala, medial prefrontal cortex, anterior cingulate) will be crucial to test whether tolerant macaque species exhibit distinct patterns of functional integration. Ultimately, such comparative approaches promise to illuminate the neural mechanisms that support the diversity of primate social life and their evolutionary trajectories.

Chapitre 6 : Revue de la littérature sur la notion de confiance chez les primates

Au fil des chapitres précédents, l'étude des bases cérébrales de la tolérance sociale a mobilisé plusieurs niveaux d'analyse, depuis l'exploration des bases sous-corticales de la tolérance sociale jusqu'à l'examen de son organisation corticale et fonctionnelle. Ces approches complémentaires montrent que les grades de tolérance sociale s'accompagnent de différences neuroanatomiques et organisationnelles qui touchent à la fois les circuits socio-affectifs et les réseaux impliqués dans la régulation des interactions. Pour prolonger cette perspective, il est nécessaire de replacer ces résultats dans un cadre conceptuel plus large, en interrogeant les notions qui sous-tendent notre compréhension des relations sociales. Parmi elles, la confiance occupe une place particulière : centrale dans les sciences humaines, mais encore insuffisamment définie et opérationnalisée chez les primates non humains. Ce chapitre propose une revue critique de ce concept, afin d'examiner ses usages, ses limites et ses possibilités dans l'étude de la cognition sociale chez les primates non-humains.

Article 4 : Investigating Trust in Non-Human Primates: Insights from Comparative Social Cognition

(En préparation)

S. Silvére^{1,2}, S. Ballesta^{1,2}

1. Laboratoire de Neurosciences Cognitives et Adaptatives, UMR 7364, Strasbourg, France

2. Centre de Primatologie de l'Université de Strasbourg, Niederhausbergen, France

Abstract

Despite its centrality in human life, trust remains absent from studies of animal behaviour. This conceptual blind spot reflects the difficulty of mobilising a construct that involves internal states beyond the reach of verbal report. In this review, we ask whether trust, understood as a partner-specific engagement under uncertainty involving voluntary exposure to potential cost, can be meaningfully investigated in non-human primates. We revisit the theoretical foundations of trust across disciplines and examine why ethology has historically favoured more pragmatically defined constructs such as cooperation or tolerance. Building on recent advances in comparative cognition, we propose a working definition of trust tailored to non-verbal species, grounded in observable features of interaction such as temporal asymmetry, behavioural persistence, and selective engagement under risk. We argue that several primate species possess the cognitive prerequisites for such trust-based strategies and that interspecific variation within the genus *Macaca* offers a natural laboratory to test their expression and flexibility. Rather than asking whether animals “have” trust, we suggest a shift toward identifying the socio-ecological conditions under which trust becomes a functional strategy. By doing so, we invite a broader reassessment of how constructs traditionally reserved for humans may illuminate the diversity of minds across species.

Keywords: Trust, Non-human primates, Comparative cognition, Social motivation, Risk-sensitive cooperation, Inhibitory control, Social memory

Introduction

Trust is a central component of human social life. It governs how individuals interact, evaluate others' intentions, and make decisions in situations involving uncertainty or risk. Trust can be described as “an individual's calculated exposure to the risk of harm from the actions of an influential other.” (Hancock et al., 2023, 2011). This notion highlights both the vulnerability inherent in trusting relationships and the expectation that others will act in a reliable and/or benevolent manner.

In psychology and the social sciences, trust is recognized as a multifaceted and dynamic construct. It can be cognitive, affective, interpersonal, institutional, or strategic, depending on the context and the theoretical lens (Gambetta, 2000; Lewicki and Bunker, 1996; Rousseau et al., 1998). Within interpersonal relationships, trust is usually built over time, influenced by personal traits (e.g., openness, emotional state, personality), past experiences, and the perceived reliability of the other (Mayer et al., 1995; Rotter, 1967).

Yet, despite its ubiquity and importance in human interactions, the concept of trust remains marginal in animal behaviour studies. This absence is particularly striking given the growing interest in social cognition and cooperation, especially among non-human primates. This raises a key question: why has trust—so central to human social dynamics—remained largely absent from ethological discourse? One of the main obstacles to applying the concept of trust in non-human animals lies in its inherent complexity. As shown in the psychological and philosophical literature, trust is often defined as an expectation-based relationship that entails a voluntary exposure to risk (Hancock et al., 2023; Hardin, 1999). This implies a cognitive capacity to evaluate risk, form expectations, and update them based on previous interactions — all of which could be difficult to infer without verbal reports. Moreover, trust is not a discrete, easily observable behaviour. Instead, it is an internal state inferred from behavioural patterns such as persistence in cooperation in the face of setbacks, tolerance toward partners in asymmetrical situations, or a willingness to engage when outcomes remain uncertain. These behaviours are often indistinguishable from simpler processes such as associative learning or reinforcement history. For example, if an animal continues to cooperate with a partner, is it because it trusts them, or simply because previous cooperation was rewarded? Furthermore, trust involves subjective expectations that may be shaped by past experiences, personality traits, emotional regulation, and cultural context. While some of these elements have parallels in animal cognition (e.g., individual temperament, memory for social partners, affective modulation), the

lack of access to animals' introspective abilities makes it difficult to determine trust as a belief, as an emotion, or as a social strategy.

Several reasons may explain this gap. First, the very definition of trust implies internal states (e.g. expectations, beliefs, willingness to take risks) that are difficult to access in animals. Second, many behaviours that could be interpreted as manifestations of trust—such as proximity tolerance, cooperative exchange, or delayed reciprocity—are often described using alternative concepts like social tolerance, attachment, or mutualism. Finally, the historical focus of ethology on observable behaviour over inferred cognition may have discouraged the use of terms perceived as too anthropocentric or abstract. Yet, as studies increasingly highlight the complexity and flexibility of primate social life, it may be time to reconsider whether the concept of trust could offer a valuable framework for investigating social cognition in non-human primates. Given the increasing evidence for complex and flexible social behaviours in non-human primates, re-examining whether trust can be applied in a relevant and productive way beyond our species becomes a timely and necessary step. Could trust—understood as a willingness to accept vulnerability based on positive expectations about a partner's behaviour—be meaningfully identified and measured in non-human primates?

This review aims to address this question offering a structured exploration of trust as a candidate construct for comparative cognition. We begin by examining how trust is defined, modelled, and measured in the human sciences, and how it differs from related constructs such as cooperation or attachment. We then analyse the conceptual and methodological obstacles that have so far limited the application of this concept to non-human animals. Focusing on behavioural evidence and conceptual models, we argue that non-human primates provide a particularly relevant framework for investigating how trust — as a socio-cognitive construct — can be defined and studied outside the human context. This review aims to lay the groundwork for such an approach by proposing an operational definition of trust tailored to non-human primates, identifying measurable behavioural indicators, and outlining testable hypotheses for future research.

What is Trust? Clarifying the Concept in Human Sciences

Trust is a polysemic and context-dependent concept that resists a single, unified definition. Academic literature has documented over 60 distinct definitions across fields such as sociology, psychology, economics, political science, and communication studies (McKnight and Chervany, 2000). This definitional diversity reflects deep epistemological tensions between disciplines and paradigms. Etymologically, the Latin roots of *trust* — *confidere* (to rely on) and *confidentia* (shared belief) — reveal its moral and relational origins. Tazdaït (2008) notes that the word evolved from “having confidence” in the 13th century to “faithfulness and reliability” in the 15th, before being reframed by 17th-century natural law thinkers as a voluntary engagement based on individual autonomy (Tazdaït, 2008).

This semantic and historical richness has inspired a range of theoretical models in human sciences, each attempting to capture the multiple facets of trust. Hardin (1999) proposes the notion of encapsulated interest trust, which rests on the idea that we trust others not because they are inherently moral or reliable, but because they have an interest in acting in ways that align with our expectations. In other words, I trust you because I believe that fulfilling my trust is in your own best interest — for example, because you value our relationship, your reputation, or the benefits of continued cooperation (Hardin, 1999). This conception frames trust as a calculated judgment, based on the assumption that the other’s motivations are “encapsulated” within the relationship. Luhmann (1979), on the other hand, views trust as a heuristic mechanism — a mental shortcut that helps individuals deal with the overwhelming complexity of the social world (Luhmann, 1979). In everyday life, we cannot constantly analyse every possible outcome or motive in our interactions. Trust, in this view, simplifies decision-making by allowing us to act “as if” others will behave in expected ways, without exhaustive evaluation. For instance, trusting a colleague to complete their part of a joint task lets us proceed without constantly monitoring their actions or intentions. Although these perspectives emphasize different dimensions — Hardin focuses on strategic alignment of interests, Luhmann on cognitive simplification — both converge on the idea that trust reduces uncertainty in social interaction. It enables individuals to move forward without complete information, by forming expectations about others’ likely behaviour, and thus functions both as a relational commitment and as a practical tool for navigating complexity. This relational dimension has been further developed in sociological approaches. Trust is increasingly seen as embedded within dense networks of social and institutional relations, rather than as an isolated phenomenon

(Granovetter, 1985). From this viewpoint, trust not only allows individuals to manage the unpredictability of others' behaviour but also reflects broader patterns of social interdependence.

Trust is often juxtaposed with related concepts, and clarifying these distinctions is crucial for comparative studies. Unlike altruism, which does not presume a return benefit, trust implies a specific expectation of reciprocity (Cox, 2004). It also differs from simple risk management: trust entails voluntary vulnerability in the absence of guarantees. Also, trust is not necessarily the consequence of repeated cooperation. It may in fact precede it — a kind of 'pure promise' that does not rely on external enforcement (Schelling, 1990; Tazdaït, 2008). This interpretation invites us to consider whether some non-human interactions, when marked by stability and mutual engagement, might reflect a similar dynamic in the absence of institutions. These conceptual boundaries are essential when attempting to investigate trust outside the human context.

Other authors emphasize the regulatory role of trust in small, tightly knit communities. Mechanisms such as loyalty, reputation, and social sanction (Kandori, 1992; Kreps, 1990) contribute to the stabilization of cooperation over time. In multi-male, multi-female primate groups, often composed of 20 to 50 individuals, such dynamics allow for the maintenance of social bonds through memory, identity tracking, and iterative interaction — even without formal rules. Whether such mechanisms suffice to explain non-human primate sociality, or whether a richer concept like trust is required, remains an open and debated question. From a parsimonious perspective, one might argue that low-level cognitive processes are enough; yet others contend that certain patterns of expectation, risk-taking, and emotional commitment observed in these interactions may call for a broader conceptual framework.

Psychology, meanwhile, has largely approached trust as both a dispositional trait and a dynamic process. Rotter (1967) defined interpersonal trust as the generalized expectancy that others' promises or statements can be relied upon. His 'Interpersonal Trust Scale' laid the foundation for examining how early caregiver relationships shape trust throughout adulthood, influencing both personality and psychological resilience (Rotter, 1967). More recent psychological models have sought to describe how trust builds, shifts, and deepens across repeated interactions, highlighting its cognitive and affective underpinnings.

Trust has been described as a dynamic process that deepens over time through increasing emotional and cognitive engagement. Lewicki and Bunker (1996) propose a three-stage model: from deterrence-based trust, grounded in expectations of sanctions or rewards, to knowledge-based trust, built on reliability and predictability, and finally to identification-based trust, rooted in emotional closeness and shared values. Mayer et al. (1995) further articulate three key dimensions of trustworthiness — ability, benevolence, and integrity — that shape how individuals assess and respond to social risk (Mayer et al., 1995). These models highlight a crucial distinction: while cooperation can emerge from calculated self-interest, trust entails a willingness to accept vulnerability based on the belief that the other will act in a benevolent and consistent way.

Finally, economists and evolutionary theorists have examined how trust intersects with cooperation, often through models from game theory. In repeated games such as the iterated prisoner's dilemma, agents must choose between cooperating or defecting over multiple rounds, with trust becoming essential for sustained cooperation. Axelrod and Hamilton (1981) showed that the “*tit for tat*” strategy — cooperating initially, then mirroring the partner's previous action — promotes stable cooperation among individuals capable of memory and social recognition, conditions found in both human and non-human primates (Axelrod and Hamilton, 1981). Trivers (1971) and Hamilton (1964) further laid the foundations for theories of reciprocal altruism and kin selection, revealing how cooperative behaviour can emerge from strategic incentives (Hamilton, 1964; Trivers, 1971). Yet these mechanisms differ fundamentally from trust: cooperation can arise under enforcement or kinship, without requiring any assumption about the partner's goodwill. Trust, by contrast, implies a willingness to engage socially under uncertainty, based on positive expectations about the other's intentions. This distinction becomes critical in comparative studies: some animal behaviours — such as reconciliation after social conflict or face-to-face grooming — suggest that trust do not only exist in humans. Nevertheless, this proposal may be challenged by alternative explanations involving low-level heuristics, positive reinforcement or punishment-avoidance mechanisms. Parsing out what genuinely qualifies as trust, and what merely functions like it, remains a central conceptual and methodological challenge (Andrews, 2015; Barrett et al., 2007). In sum, while trust has been extensively theorized across disciplines, its application beyond the human domain requires conceptual refinement — a challenge that becomes particularly salient when turning to non-human animal studies.

Why is Trust Absent from Animal Behaviour Studies?

Despite its central role in human social life, trust remains a marginal concept in animal behaviour research. This absence does not reflect a lack of interest in social cognition, but rather a series of conceptual and methodological challenges. While some experimental studies have attempted to explore precursors of trust — such as low-cost cooperation (Engelmann et al., 2015) or partner choice based on past performance (Melis et al., 2006) — these behaviours can often be explained by proximate mechanisms such as reinforcement learning or contingent reciprocity (Brosnan and de Waal, 2003, 2002). No study to date has been able to conclusively demonstrate the presence of trust as defined in human psychology, where it entails both emotional commitment and a willingness to accept vulnerability. Studies in comparative cognition have highlighted the epistemological difficulty of attributing such internal states to non-verbal species (Cheney and Seyfarth, 2008, 1990a). Understanding why trust is rarely mobilized in ethology thus requires examining not only the limits of current experimental paradigms, but also the theoretical frameworks — like reciprocity, social tolerance, or partner control — that have historically been favoured for their parsimony.

One of the main conceptual barriers to applying the concept of trust to non-human animals lies in its mentalistic nature: the major challenge in studying trust in animals is the absence of a direct access to introspection. In human research, trust is typically assessed through self-report measures, allowing individuals to express how they perceive reliability, betrayal, or emotional alignment (Lewicki and Bunker, 1996; Rotter, 1967). In contrast, animal studies must rely on behavioural proxies, physiological data, or neurobiological patterns — none of which can unambiguously indicate whether the subject “trusts” in the human sense. Some studies have explored animals’ sensitivity to the reliability of social partners. For example, dogs selectively follow human cues based on past consistency (Takaoka et al., 2015), and capuchin monkeys tolerate intermittent unreliability from human experimenters, adjusting their expectations over time (Brosnan and de Waal, 2009). While such findings reveal an ability to evaluate and adapt to others’ behaviour, they do not necessarily imply that animals experience trust as a reflective, emotionally grounded state. Without access to the animal’s subjective perspective, even sophisticated behavioural adjustments remain open to interpretation — raising the question of whether invoking trust clarifies or confounds our understanding of animal social cognition.

Some authors, such as Hardin (1999), emphasize that trust only makes sense when framed as a triadic relation: *A trusts B to do X* (Hardin, 1999). This formulation highlights that trust is not a general disposition but a contextual, action-specific expectation. It presupposes a minimal attribution of intentionality and goal-directedness to the trustee — both of which are notoriously difficult to assess in non-verbal species without risking over-interpretation. However, this complexity can be partly mitigated by acknowledging that animals form behavioural expectations about others and about uncertain outcomes more broadly. Studies on cognitive judgment bias show that animals express optimism or pessimism when faced with ambiguous stimuli, depending on their affective state (Harding et al., 2004). These biases are increasingly used as indicators of emotional processes and welfare (Mendl et al., 2009), and suggest that animals are capable of affectively modulated predictions. While such mechanisms do not entail a full representation of others' intentions, they may reflect a foundational layer of expectation management, upon which more complex social evaluations — potentially including trust-like responses — could build (Mendl et al., 2010).

Given these conceptual and methodological challenges, ethologists have often relied on more operationalizable constructs such as social tolerance, cooperation, attachment, or dominance hierarchies. For instance, the concept of social tolerance — often defined as the willingness to share space or resources with conspecifics — is widely used to describe inter- and intra-specific variations in affiliative behaviour among macaques (Thierry, 2021, 2007, 2000). Likewise, attachment theory has been fruitfully applied to characterize enduring bonds in monkeys and apes, particularly in mother-infant pairs and bonded dyads (Silk et al., 2003). Dominance hierarchies offer a robust framework for studying asymmetries in access to resources and influence. However, dominance and trust are not mutually exclusive, nor are they necessarily correlated. Close social bonds can form between individuals of unequal rank, and trust-like behaviours — such as coalitionary support, tolerance during conflict, or preferential grooming — have been documented both within and across rank boundaries (Aureli and de Waal, 2000; Massen et al., 2010). In such cases, trust may serve to mitigate the risks associated with status differences or enable stable cooperation despite power asymmetries. Relationship quality, more than relative dominance alone, often predicts social support and long-term stability (Fraser et al., 2008; Silk, 2007). Clarifying how trust interacts with established social structures, rather than reducing it to them, remains a key issue in comparative social cognition. These alternative concepts have the advantage of being observable and quantifiable, even if they do not fully capture the inferential and emotional dimensions of trust. As a result, many behaviours that

might reflect trust (e.g., post-conflict reconciliation, partner choice in cooperation tasks, tolerance of delayed reciprocity) are instead described under more neutral or mechanistic terms.

In short, while concepts like tolerance or attachment offer pragmatic entry points into animal sociality, they risk occluding deeper socio-cognitive strategies that remain unlabeled. Revisiting these behaviours through the lens of trust may help us uncover hidden dimensions of social engagement, especially when uncertainty, relational risk, and interindividual variability come into play.

Empirical and Theoretical Grounds for a Comparative Approach

Behavioural Evidence Indicative of Trust

Experimental paradigms offer a controlled framework to explore how non-human primates handle social risk, cooperation, and reciprocity. In capuchin monkeys (*Sapajus apella*), cooperation tends to decrease when previous contributions are not reciprocated, suggesting a sensitivity to partner reliability (Brosnan and de Waal, 2003). While this result has been debated — particularly regarding whether the reaction reflects true inequity aversion or mere frustration — later studies showed that social context modulates responses to unfairness (Brosnan et al., 2005). In chimpanzees (*Pan troglodytes*), individuals preferentially recruit effective collaborators and show selective partner choice based on past success (Melis et al., 2006), indicating an ability to evaluate and track others' behaviour over time. These social adjustments suggest that primates do not merely react to immediate rewards but monitor interaction history and modulate their behaviour accordingly. Some individuals reduce their investment or disengage from social interactions after repeated negative outcomes, a pattern that reflects sensitivity to social contingency and partner-specific expectations (Engelmann et al., 2015). While such behaviours may resemble loss of trust in humans, they are more parsimoniously interpreted as adjustments based on reinforcement history and strategic disengagement. Trust is fundamentally relational. Its presence is often revealed by the ability to distinguish among social partners and selectively interact with those who have proven to be reliable. Engelmann and Herrmann (2016) demonstrated that chimpanzees preferentially share with social allies over unfamiliar or unreliable individuals — preferences not solely based on kinship or dominance but shaped by prior cooperative experience and expectations of future support. This ability to track past outcomes and modulate future engagement suggests a sensitivity to partner-specific contingencies, which may rely on basic forms of intention attribution. While non-human

primates may not represent others' minds with the same granularity as humans, their behavioural adjustments in social tasks indicate an evaluative process that aligns functionally with trust assessments. The ability to remember past interactions, anticipate future responses, and regulate one's behaviour based on partner identity suggests that primates can form trust-based expectations — even if those expectations are not as explicitly formulated as in humans.

Revisiting Biological Market Theory Through the Lens of Trust

In attempting to explain cooperative and affiliative behaviours in non-human primates, researchers have often turned to frameworks that do not invoke internal states such as trust. One influential model in this regard is the Biological Market Theory (BMT), which conceptualizes social exchanges as supply-and-demand-driven transactions based on partner choice and relative value (Hammerstein and Noë, 2016; Noë and Hammerstein, 1995, 1994). This framework has proven useful in explaining partner choice, grooming reciprocation, and coalition formation based on market-like principles of competition and value (Barrett et al., 2007, 2003; Fruteau et al., 2009; Sánchez-Amaro and Amici, 2015). However, while BMT accounts for strategic behaviour in social exchanges, it typically abstracts away from internal states such as expectations, emotional engagement, and uncertainty management — core components of psychological definitions of trust (Fehr, 2009; Simpson, 2007). Yet, if one considers grooming and coalition support as low-cost investments with potential future benefits, one may hypothesize that trust functions to lower perceived uncertainty and facilitate participation in exchanges that involve delayed returns. In this view, trust plays a dual role in social exchanges: it is both a regulatory mechanism and a motivational force. As a regulator, it reduces the deterrent effect of risk or ambiguity, allowing individuals to maintain engagement when cooperative outcomes are uncertain or enforcement is weak. At the same time, trust actively motivates social investment by sustaining positive expectations toward the partner — thereby encouraging interaction even when immediate returns are absent. Rather than merely compensating for uncertainty, trust may enhance the willingness to participate in long-term or asymmetrical exchanges, fostering social cohesion beyond what a strict cost–benefit logic, as described by BMT, would predict. This interpretation is consistent with empirical findings: grooming interactions among primates are often asymmetrical or temporally delayed, particularly when directed at high-ranking individuals or vulnerable partners such as mothers with infants (Amici et al., 2014; Silk et al., 2003). Such exchanges may persist even when immediate reciprocation is unlikely, suggesting that individuals rely on memory, social valuation, and context-dependent expectations rather than simple *tit-for-tat* dynamics.

Incorporating trust into the BMT framework could thus enrich our understanding of long-term cooperation and selective partner engagement under uncertainty, by accounting not only for the strategic valuation of social partners, but also for the cognitive and emotional mechanisms that allow individuals to commit to interactions whose returns are delayed, asymmetric, or not immediately enforceable. In this sense, trust complements market-based explanations by integrating the motivational and relational dimensions that drive risk-sensitive social investment.

Defining and Studying Trust in Non-Human Primates: Proposal and Perspectives

Toward An Operational Definition Of Trust In Non-Human Primates

As with many socio-cognitive abilities, trust may be built on other mental skills that can be regarded as prerequisites for a given species to establish and express trust towards their peers. Numerous studies show that some primates can inhibit impulsive responses when this improves the outcome of social exchanges. This form of self-regulation, observed in delay-of-gratification tasks, is not trust per se — but constitutes a likely prerequisite. It enables individuals to engage in temporally extended interactions that involve uncertainty and deferred benefits, such as cooperation without immediate reward. More generally, such behaviours suggest that trust-based interactions rely on a broader set of enabling capacities. Before proposing an operational definition of trust applicable to non-human primates, it is therefore essential to clarify the minimal cognitive prerequisites that may underlie such behaviours possible. Trust builds upon several socio-cognitive abilities which — although not exclusive to humans — must be functionally present to support strategic engagement under uncertainty. These include: (1) social memory, or the capacity to track individual identities and interaction histories over time (Cheney and Seyfarth, 2008); (2) inhibitory control, enabling individuals to suppress immediate impulses in favour of delayed or uncertain benefits (Loyant et al., 2023; Pelé et al., 2011); (3) affective modulation, encompassing the ability to modulate emotional responses and adjust social decisions in response to context and partner behaviour — for example, by inhibiting aggression, engaging in reconciliation, or flexibly switching between affiliative, retaliatory (e.g. tit-for-tat) or avoidant strategies (Ballesta et al., 2019; Ballesta and Duhamel, 2015; Fraser and Bugnyar, 2010a); and (4) partner selectivity, reflecting an evaluative sensitivity to the reliability or cooperative value of social partners (Engelmann et al., 2015; Melis et al., 2006). These capacities have been empirically documented across multiple primate species and often co-occur in tolerant social systems (Amici et al., 2014; Thierry, 2007).

Together, they form a cognitive foundation on which trust— understood as a predictive, partner-specific, and risk-sensitive strategy — can be built. Building on these elements, the next section proposes a working definition of trust tailored to non-human primates and situated within a comparative framework.

Defining trust in a way that is both conceptually rigorous and empirically tractable remains a central challenge for comparative social cognition. While many human-oriented definitions emphasize internal states — beliefs, expectations, emotional investments — such constructs are hardly accessible in non-verbal species. Nevertheless, the field of comparative cognition increasingly recognizes that absence of verbal report does not entail absence of cognitive sophistication. Several constructs once deemed inaccessible to animal studies — such as empathy, deception, or intention attribution — have been gradually reframed in operational terms, allowing them to be investigated through behavioural correlates (Ballesta and Duhamel, 2015; de Waal and Preston, 2017; Hare et al., 2001; Krupenye and Call, 2019; Whiten and Byrne, 1988). Trust may be approached in a similar manner.

For the purpose of this review, we propose the following operational definition:

Trust is a partner-specific engagement under social uncertainty, involving a voluntary exposure to potential cost, based on the expectation — grounded in past interactions — that the partner will act in a favourable or non-exploitative manner.

This formulation retains key elements from psychological and philosophical accounts — expectation, risk, and relational specificity — while emphasizing their behavioural correlates. It builds on Mayer et al.'s (1995) influential tripartite model of trustworthiness (ability, benevolence, integrity), but strips away verbal and introspective dimensions to retain what is observable: the structure of interaction, the asymmetry of vulnerability, and the persistence of engagement despite risk (Mayer et al., 1995).

Importantly, this definition differentiates trust from mere behavioural coordination or reciprocal exchanges. Reciprocity can emerge from automatic or conditioned responses (e.g., *tit-for-tat* strategies), without necessitating an expectation about the other's goodwill. Trust, by contrast, entails a temporal asymmetry: it is expressed in the present, while its potential benefits — or betrayals — lie in the future. This temporal displacement introduces the element of uncertainty, and thus, the cognitive demand for prediction and social evaluation. This structure is reminiscent of calculated reciprocity (Stevens and Hauser, 2004; Trivers, 1971), in which

present actions are based on anticipated future returns. Yet trust, as defined here, implies not only memory and risk management, but also a baseline of positive expectation about the partner's behaviour, even in the absence of strict contingency tracking. Rather than merely reacting to immediate contingencies, the subject engages in a form of predictive social cognition. Trust, in this view, operates as a heuristic: a motivational stance that allows the individual to take social risks, under conditions where monitoring is imperfect, and enforcement is weak (Fehr, 2009; Simpson, 2007).

Several behavioural phenomena in non-human primates may reflect this configuration of risk-sensitive engagement (Table 1). When an individual maintains affiliative interactions — such as grooming or support — despite delayed or asymmetrical returns, this persistence may signal trust grounded in past social history (Amici et al., 2014; Pelé et al., 2011). Similarly, the decision to continue engaging with a partner after they have occasionally defected, without withdrawing immediately, suggests that expectations are based on an integrated evaluation rather than on short-term contingencies (Engelmann et al., 2015; Melis et al., 2006).

Other indicators include risk-prone proximity behaviours in ambiguous or tense contexts. In macaques, for instance, grooming of vulnerable body parts — such as the head or chest — during social uncertainty may involve a selective exposure to relational risk (Allanic et al., 2021; Barton, 1985). In species where eye contact carries a dual valence — affiliative or agonistic — its tolerance during close interaction becomes particularly meaningful (Boccia, 1989; Emery, 2000; Harrod et al., 2020). Similar dynamics are observed in bonobos, whose genital greetings in emotionally charged contexts may serve to re-establish mutual commitment (Hohmann and Fruth, 2000; Perry, 2011). Across taxa, bodily vulnerability appears to be strategically leveraged to test or reinforce social bonds.

Re-engagement following social rupture provides another behavioural window into trust. The choice to resume interaction after low-level conflict or failed cooperation — rather than retaliating or avoiding — signals a willingness to repair and maintain the relationship despite prior uncertainty (Brosnan et al., 2005; Demaria and Thierry, 2001). In all these cases, the subject's decision reflects more than immediate outcomes: it entails a prediction about the partner's future behaviour, and a readiness to accept potential cost in pursuit of longer-term social benefit. To test these phenomena experimentally, several paradigms have been developed. Delayed reciprocity tasks, for instance, require the subject to provide a benefit to a partner (e.g., token transfer or food sharing) without immediate reward, testing their willingness

to accept delayed payoff under uncertainty (Brosnan and de Waal, 2003; Pelé et al., 2011). Violation-of-expectation designs introduce unexpected non-reciprocity and examine whether the subject's reaction reflects simple disruption or a deeper predictive expectation (Engelmann et al., 2015). Cognitive bias paradigms — adapted from affective neuroscience — assess whether social context influences the subject's interpretation of ambiguous cues (Harding et al., 2004; Mendl et al., 2010). Finally, partner choice tasks test whether individuals prefer to engage with previously reliable partners in novel or risky situations, suggesting memory-based trust rather than simple reinforcement (Melis et al., 2006). Together, these behavioural and experimental approaches provide a foundation for investigating trust in non-human primates, not as a projection of human categories, but as a functionally grounded, empirically testable phenomenon embedded in social life.

These capacities have been documented in multiple primate species, and their co-occurrence may form the cognitive substrate for engaging in interactions under social uncertainty. In tolerant species such as *Macaca tonkeana*, where social relationships are more flexible, dominance hierarchies less steep, and reconciliation more frequent, behaviours that reflect investment despite risk — such as delayed grooming return, persistent partner choice, or post-conflict affiliation — appear more frequent and diverse (Amici et al., 2014; Thierry, 2007). By contrast, in despotic species such as *M. mulatta*, social exchanges are more constrained by rank and less tolerant of unpredictability or deviation from established roles, limiting the space for such forms of engagement. This interspecific contrast offers a quasi-experimental framework to test how variations in social style influence the expression, flexibility, and cognitive demands of trust-related behaviour.

This operationalisation is also relevant to our conception of long-term affiliative bonds in primates. The term friendship, while widely used to describe stable and selective relationships, often remains loosely defined, encompassing both emotional closeness and behavioural regularity without clearly distinguishing their underlying mechanisms (Seyfarth and Cheney, 2012; Silk, 2002b). Framing some of these bonds as trustworthy relationships — characterised by selective engagement under uncertainty, persistence despite asymmetry, and tolerance of relational risk — may offer a more precise and functionally grounded perspective. Rather than opposing the notion of friendship, this proposal seeks to refine it by anchoring it more explicitly in the socio-cognitive processes that sustain primates' relational stability over time.

In summary, operationalizing trust in non-human primates requires moving beyond anthropocentric criteria toward a functional, relational, and context-sensitive framework. Trust is not a static trait nor a discrete behaviour, but a dynamic configuration of decisions, risks attitudes, and expectations that unfold over time. Recognizing it as such allows us to formulate testable hypotheses about how animals navigate uncertainty in their social lives — not by assuming equivalent human-like intentionality, but by acknowledging the graded nature of socio-cognitive strategies across species.

Table 1 – Illustrative Behavioural Indicators of Trust in Non-Human Primates

Behavioural types	Observed behaviour	Interpretation in Terms of Trust
Post-conflict affiliative contacts (Reconciliation) [1-3]	e.g. Grooming, embrace, lipsmack	Mechanism of social repair, reflects emotional investment and expectation of relationship continuity. It requires a tolerance for uncertainty and signals motivation to preserve the bond despite transient disruption.
Selective risk-taking in social proximity contexts [4-9]	e.g. Face-to-face grooming, co-feeding, Social approach	Close interaction in tense or ambiguous contexts that may indicate selective risk-taking modulated by social evaluation, based on prior interaction history and inferred reliability. Such behaviours expose individuals to potential aggression and should be restricted to trusted partners,.
Tolerance for occasional defection, delayed return, asymmetric exchange [9-12]	e.g. Reciprocity in affiliative contacts, coalitionary support	Willingness to accept temporary asymmetric social investment. Suggests a memory-based evaluation process that integrates multiple past interactions. The persistence of cooperation despite defection challenges strict reciprocity models and supports the idea of a higher-order strategy modulated by trust or partner reliability.

Each behaviour involves risk or vulnerability in a social context and may serve as an observable proxy for trust-related engagement, provided that certain cognitive prerequisites (e.g., memory, selectivity, inhibitory control) are met. The table specifies key features, interpretative value, and representative sources for each indicator.

1: de Waal, 1993; 2: Demaria & Thierry, 2001; 3: Brosnan et al., 2005; 4: Massen et al., 2010; 5: Fraser & Bugnyar, 2010; 6: Barton, 1985; 7: Perry, 2011; 8: Melis et al., 2006; 9: Schino & Aureli, 2007; 10: Amici et al., 2014; 11: Pelé et al., 2011; 12: Engelmann et al., 2015

Situating Trust within an Evolutionary Framework: Insights from Tinbergen's Four Questions

If trust is to be studied meaningfully in non-human animals, it must be framed not only by analogy with human experience, but by reference to the broader logic of behavioural biology. Tinbergen's four questions — function, mechanism, ontogeny, and phylogeny — provide a foundational framework to do so (Tinbergen, 1963). Each level of analysis invites a distinct, but complementary, understanding of trust-like engagements. From a functional perspective, trust can be seen as an adaptive strategy to manage risk in social environments where outcomes are uncertain, and cooperation cannot be fully enforced. Engaging in potentially costly interactions — grooming without immediate return, offering support, maintaining proximity during tension — may enhance long-term relational stability, coalition building, or access to cooperative partners (Seyfarth and Cheney, 2012; Silk, 2007). More broadly, trust may facilitate the emergence and maintenance of cohesive group structures, by enabling individuals to navigate transient conflicts, ambiguity, and asymmetries without constant aggression or monitoring. In this view, trust is not reducible to reciprocity or reputation tracking but acts as a social lubricant that preserves cooperation in complex, dynamic social environments. It may also reduce the cognitive and emotional burden of social life, by limiting the need for constant partner monitoring, social reassessment or conflict avoidance strategies.

Recent empirical evidence supports this interpretation: a study on semi-free-ranging *M. tonkeana*, showed that individuals often renounce accessing their preferred reward when doing so would involve displacing a peer, even when the opponent is of lower rank (Ballesta and Meunier, 2023). This avoidance reflects a strategic evaluation of the social cost associated with conflict, integrated with economic preferences. Such decisions suggest that primates consider not only the potential reward, but also the impact of their actions on social cohesion. By choosing to forgo personal gain to avoid social disruption, these macaques behave as if they weigh relational risk — a functional strategy that contributes to the stability of affiliative bonds and overall group harmony. From this perspective, the regulation of social engagement under uncertainty serves not only individual risk management, but also the broader maintenance of group cohesion — a hallmark of trust-based behaviour in complex social systems.

At the mechanistic level, such behaviours are underpinned by socio-cognitive abilities that allow individuals to track others' actions, inhibit retaliation, and flexibly adjust expectations. These include social memory, inhibitory control, affective modulation, and partner valuation—

capacities increasingly documented in non-human primates (Ballesta and Duhamel, 2015; Fraser and Bugnyar, 2010b; Pelé et al., 2011). Although empirical data on the ontogeny of trust-related behaviours in non-human primates remain limited, several studies demonstrate that conflict-resolution strategies emerge early and shape social decision-making. For instance, chimpanzees exhibit reconciliation and consolation shortly after aggression from a young age, reflecting social repair tendencies that may lay the groundwork for more complex relational engagement (de Waal and van Roosmalen, 1979; Wittig and Boesch, 2005).

A broader developmental perspective suggests that trust-related capacities — such as selective engagement, sensitivity to partner reliability, and tolerance of social risk — may gradually emerge through early-life interactions. In humans, interpersonal trust is known to be shaped by early caregiver responsiveness and predictability, forming the foundation of later social cognition and emotional security (Rotenberg, 2010). Similarly, for instance among brown capuchins, the quality of the mother–offspring bond predicts both the style and emergence of reconciliation behaviours in infancy, suggesting that early attachment influences how individuals learn to navigate conflict and restore social bonds (Weaver and de Waal, 2003). This is echoed in rhesus macaques, where abusive maternal styles — characterized by heightened control, inconsistent rejection, and physical mistreatment — result in infants who cling more, attempt fewer separations, and display elevated stress markers, illustrating how disrupted early attachment may impair the development of secure social expectations and trust (Maestripieri, 1998).

These findings support the idea that trust is not a static trait but a learned, experience-dependent construct. In fact, beyond the ontogeny of animals' ability to trust each other, one can also question how trust develops at a dyadic level. In other words, to what extent animals that successfully adopt affiliative contacts, suggesting a growing level of trust, set their relationship in a virtuous circle that builds their mutual trust over time.

Beyond behavioural evidence, neurobiological mechanisms offer another layer of insight into the proximate bases of trust-related strategies. While not the focus of this review, it is also worth noting that neurobiological mechanisms provide a complementary level of explanation to Tinbergen's "mechanism" category. In humans, trust has been associated with activity in brain regions such as the amygdala, the ventromedial prefrontal cortex (vmPFC), and the striatum — areas involved in valuation, affective regulation, and social prediction (Baumgartner et al., 2008; Kosfeld et al., 2005). Neurochemical systems like oxytocin and serotonin further

modulate trust and affiliative behaviour. In non-human primates, these same neuromodulators have been linked to social tolerance and emotion regulation (Higley et al., 1996a; Spinelli et al., 2012). In addition, it has been shown that molecules that influence the concentration of these neuromodulators in the central nervous system, such as MDMA, modulate trust-related behaviours in human (Stewart et al., 2014; Gabay et al., 2019) while promoting prosocial behaviours in both non-human primates and rodents (Ballesta et al., 2016; Pitts et al., 2017; Curry et al., 2019). This further suggest that the biological foundation of trust is shared amongst species. Although technically demanding, comparative neurobiological research — including imaging and pharmacological studies — could help clarify whether trust-relevant behaviours in animals engage neural circuits homologous to those identified in humans. Identifying such substrates would offer valuable insight into the proximate mechanisms underlying social engagement under uncertainty.

From a phylogenetic perspective, cross-species comparisons increasingly suggest that core components of trust-related behaviour — such as social memory, partner selectivity, inhibitory control, and affective modulation — are present in multiple taxa facing comparable social challenges. In corvids, ravens engage in post-conflict reconciliation, maintain long-term affiliative bonds, and selectively support cooperative partners, based on relationship quality and prior interactions rather than kinship alone (Fraser and Bugnyar, 2010a, 2010b; Massen et al., 2015). Elephants console distressed group members, remember individuals across decades, and adjust their helping behaviour according to the needs and identity of specific social partners (Byrne and Bates, 2007; McComb et al., 2001; Plotnik and de Waal, 2014). Therefore, it is very likely that what we call trust in human, display a convergent evolution in distant taxa, such as corvids and primates but this topic request further investigations.

Taken together, these challenges explain why trust remains underexplored in animal behaviour research — not because it is irrelevant, but because its definition, measurement, and attribution are fraught with conceptual and methodological difficulties. While the absence of articulated language complicates access to subjective states, it does not prevent animals from forming and adjusting social expectations. Many species — particularly primates — rely on rich communicative repertoires including gaze, gestures, vocalizations, and bodily proximity to coordinate action, regulate social uncertainty, and signal commitment (Cheney and Seyfarth, 2008; Tomasello et al., 1994). These modalities are often sufficient to support stable affiliative bonds, even within asymmetrical dyads (Silk et al., 2006). From an evolutionary perspective, it is challenging to propose that trust emerged exclusively in humans. In fact, complex social

behaviours have evolved gradually, it is thus reasonable to hypothesize that trust, too, may exist in graded forms. Therefore, a more parsimonious hypothesis is to consider a continuum of socio-cognitive mechanisms supporting risk-sensitive social engagement across species, shaped by varying levels of social complexity, emotional sensitivity, and cognitive capacity (Burkart et al., 2014). As methods in comparative cognition and neuroethology continue to evolve, the question remains open: under what conditions might non-human animals exhibit behaviours that qualify — functionally or structurally — as forms of trust?

These convergent behavioural patterns suggest that the building blocks of trust — functionally defined — may evolve in any social system where uncertainty and repeated interactions create selective pressure for managing relational risk. Within the primate lineage, differences in social style — such as tolerant versus despotic species — provide a particularly rich natural experiment to explore how evolutionary history shapes the cognitive and emotional substrates of trust-related behaviour (Amici et al., 2008; Burkart et al., 2014; Thierry, 2007). By integrating these four explanatory levels, we move beyond anthropocentric analogies and toward a comparative science of trust — one that embraces cognitive diversity and the evolutionary plasticity of social strategies.

Conclusion

This review set out to address a fundamental gap in the study of animal social cognition: whether the concept of trust — central to human interactions — can be meaningfully applied to other animals such as non-human primates. We argued that trust, understood as a partner-specific engagement under uncertainty involving voluntary vulnerability, does not require spoken or articulated language to be investigated scientifically, nor the ability to represent others' mental states with human-like granularity. Instead, it can be reformulated in functional and operational terms, making it amenable to empirical investigation across species. After tracing the conceptual contours of trust in the human sciences — from philosophical models to psychological frameworks — we examined why trust has remained largely absent from the study of animal behaviour. We identified both epistemological and methodological barriers, including the challenge of accessing internal states, the reliance on observable behaviour, and the historical preference for more parsimonious constructs such as cooperation or tolerance. Yet, behavioural data suggest that several cognitive prerequisites for trust — including social memory, inhibitory control, and sensitivity to social contingencies — are present in multiple primate species. From an evolutionary perspective, investigating trust in non-human primates

offers a valuable opportunity to explore the roots of complex social engagement not as a direct response to ecological constraints, but as part of a broader set of mechanisms that regulate group cohesion and relational stability. The capacity to invest in social interactions under uncertainty — a hallmark of trust — may have conferred adaptive advantages in managing alliances, navigating competitive hierarchies, and sustaining cooperation in fission–fusion or multi-male/multi-female systems. Comparative studies across primate lineages could help identify the selective pressures that favour such behaviours, as well as the phylogenetic constraints that limit their emergence. For instance, the presence of trust-related traits in multiple macaque species, independently of their exact ecological niche, suggests that social style (e.g., tolerance, dominance steepness) may be a more informative predictor than ecological similarity or phylogenetic proximity alone. Integrating phylogenetic comparative methods with behavioural and neurobiological data could clarify whether trust — functionally defined — is a derived trait restricted to a few socially complex taxa, or a convergent solution to shared socio-ecological challenges. Building on this, we proposed a working definition of trust applicable to non-human primates, identified observable behavioural indicators — such as selective partner choice, tolerance of delayed return, and re-engagement after conflict — and outlined experimental paradigms that incorporate uncertainty and temporal delay. These proposals aim to move the field beyond the binary question of whether animals “have” trust, toward a more productive inquiry into the conditions under which animals behave in ways that functionally reflect it. Ultimately, investigating trust in non-human primates is not about projecting human intentions onto animal behaviour, but about refining our models of social cognition to accommodate the diversity of relational strategies across species. In doing so, we may better understand the evolutionary roots of trust — not as a uniquely human construct, but as a socio-cognitive adaptation to the risks and demands of social life.

Chapitre 7 : Discussion générale

Discussion générale

1. Synthèse des résultats : vers un modèle intégré de la tolérance sociale

Ce travail s'est attaché à explorer les bases cérébrales et cognitives de la tolérance sociale chez les macaques en mobilisant une approche comparative articulant plusieurs niveaux d'analyses.

Deux axes empiriques et deux axes théoriques ont été articulés pour répondre à cette problématique. Le premier axe théorique (chapitre 2) propose une analyse conceptuelle de la tolérance sociale, précisant un modèle comportement–cognition–cerveau, tandis que le second (chapitre 6) interroge la pertinence de la notion de confiance pour appréhender les styles sociaux interspécifiques. Du côté empirique, une analyse *post-mortem* de la volumétrie des structures sous-corticales, centrée sur l'amygdale et l'hippocampe (chapitre 3), est complétée par une étude comparative de la morphologie sulcale du cortex frontal médian (chapitre 4). Enfin, une approche fonctionnelle (chapitre 5) explore, via l'IRMf au repos, les réseaux cérébraux associés à la cognition sociale chez deux espèces appartenant à des grades de tolérance distincts.

Au-delà de ces axes, l'ensemble de cette recherche s'insère dans une démarche plus large visant à relier structure cérébrale et diversité des comportements sociaux chez les primates. En s'appuyant sur une approche comparative inter-espèces, il pose les premiers jalons d'un programme de recherche plus ambitieux, visant à mieux comprendre comment certaines régions cérébrales participent à la diversité des organisations sociales. Les données ici analysées constituent une première étape, qui pourra être enrichie par l'étude d'autres structures d'intérêt impliquées dans la cognition sociale, les dynamiques hiérarchiques ou les processus émotionnels.

Le volume de l'amygdale, analysé sur 43 cerveaux issus de 12 espèces de macaques, apparaît comme un prédicteur robuste du grade de tolérance sociale : il est significativement plus élevé chez les espèces les plus tolérantes. Ce résultat prolonge les travaux menés chez l'humain et le macaque rhésus, qui ont mis en évidence une corrélation entre la taille de l'amygdale et la taille du réseau social ou la densité des interactions sociales (Bickart et al., 2011; Sallet et al., 2011).

Toutefois, nos analyses *post-mortem* révèlent aussi un effet d'interaction avec l'âge : la différence interspécifique de volume tend à s'atténuer au cours du vieillissement, les trajectoires de croissance des espèces tolérantes et intolérantes se croisant autour de 20 ans. Autrement dit, l'amygdale est globalement plus volumineuse dans les espèces de grade élevé, mais cette signature est modulée par la dynamique ontogénétique. En revanche, notre démarche était ciblée : nous n'avons pas réalisé d'analyse exploratoire à l'échelle du cerveau entier (type VBM) et de nombreux marqueurs potentiels (épaisseur/surface corticales, morphologie sulcale au-delà du cortex frontal médian, propriétés des faisceaux fronto-limbiques, indices neurochimiques) n'ont pas été évalués ici. Nos résultats invitent toutefois à envisager ces dimensions comme des perspectives d'analyses plus exploratoires, qui permettraient d'élargir l'éventail des corrélats neuroanatomiques et neurochimiques impliqués dans la tolérance sociale.

Parallèlement, afin d'aborder des différences au niveau cortical, l'étude de la morphologie des sillons du cortex frontal médian révèle des variations significatives de taille entre espèces, certaines étant associées au grade social. De plus, la topographie de ces sillons présente une variabilité partiellement liée à la tolérance, notamment pour le sillon vertical antérieur (VPCGS-A), dont la présence tend à être plus fréquente dans les espèces de grade 4. Si cette dernière tendance n'atteint pas le seuil de significativité statistique, les différences de taille observées suggèrent une différenciation anatomique accrue dans les régions impliquées dans la régulation cognitive et la flexibilité comportementale, en accord avec les rôles attribués au cortex préfrontal médian dans la cognition sociale comparée (Amiez et al., 2019b; Petrides et al., 2012). Or ces fonctions — flexibilité et contrôle — sont précisément sollicitées dans les styles les plus tolérants décrits par le gradient de B. Thierry (coopération, régulation post-confliktuelle, asymétries de pouvoir plus faibles)

L'analyse fonctionnelle en IRMf de repos, conduite dans des conditions écologiques sur deux espèces représentatives des grades de tolérance 1 et 4 (*M. mulatta* et *M. tonkeana*), confirme la robustesse des réseaux intrinsèques classiques, incluant un Default Mode Network postérieur et des composantes associées à l'ACC et au salience network. Ces résultats attestent de la conservation évolutive de la structuration des grands réseaux fonctionnels chez les macaques, même en contexte semi-naturel (Hutchison et al., 2011; Mantini et al., 2011; Vincent et al., 2007). Les analyses présentées demeurent toutefois préliminaires : les comparaisons interspécifiques n'ont pas révélé d'effets robustes à ce stade, mais elles établissent un cadre méthodologique solide pour des travaux futurs visant à explorer, sur des échantillons plus

larges, les liens entre organisation fonctionnelle et tolérance sociale (Mars et al., 2013; Sliwa and Freiwald, 2017).

Enfin, la revue conceptuelle de la notion de confiance propose une lecture intégrative des comportements affiliatifs et coopératifs observés dans les espèces tolérantes. Loin de se réduire à une simple absence d'agression, la tolérance sociale peut être reconsidérée comme une configuration relationnelle fondée sur l'anticipation positive du comportement d'autrui, la gestion flexible des interactions et la stabilité des engagements sociaux — des dimensions explorées dans les travaux sur la régulation post-conflictuelle (Aureli and de Waal, 2000), la flexibilité sociale (Joly et al., 2017), ou les dynamiques de coopération chez les macaques (Micheletta et al., 2012; Petit et al., 1997).

Les dimensions cognitives identifiées dans notre analyse conceptuelle de la tolérance sociale (comportement–cognition–cerveau) — anticipation du comportement d'autrui, gestion flexible des interactions, stabilité des engagements sociaux — font écho aux fonctions attribuées aux régions cérébrales mises en évidence dans ce travail, notamment dans l'analyse *post-mortem*. Le rôle de l'amygdale basolatérale, par exemple, ne se limite pas à une évaluation émotionnelle générique : elle est aujourd'hui reconnue comme un centre d'intégration des signaux sociaux affectifs, permettant de moduler finement les comportements affiliatifs ou d'évitement selon la qualité relationnelle perçue (Adolphs, 2003; Bickart et al., 2014). De même, l'implication de l'hippocampe dans les espèces les plus tolérantes pourrait refléter sa participation à la mémoire des interactions sociales et au rappel contextuel des antécédents relationnels (Okuyama, 2018). Ces fonctions sont centrales pour ajuster son comportement à la dynamique d'un groupe stable. Enfin, la coactivation observée dans des régions telles que le mid-STS, l'insula ventrale dysgranulaire et le cortex préfrontal médian, chez les individus les plus affiliatifs (Testard et al., 2022), suggère un engagement conjoint de circuits impliqués dans la perception sociale fine, la régulation émotionnelle et le contrôle inhibiteur. Ces réseaux soutiennent une forme de flexibilité comportementale compatible avec des styles relationnels coopératifs, où la confiance peut se construire sans lien de parenté ou hiérarchie stricte. En ce sens, les corrélats cérébraux identifiés dans cette étude ne traduisent pas simplement une adaptation passive à un style social donné, mais constituent un substrat neuroanatomique fonctionnellement apte à soutenir des comportements de tolérance, de coopération et d'attente positive vis-à-vis d'autrui.

En somme, ces résultats soutiennent l'idée que les différences de tolérance sociale entre espèces s'accompagnent de variations d'organisation cérébrale, impliquant des structures et des réseaux distincts, qui ne se réduisent pas à des variations de morphométrie globale, telles que le volume total du cerveau. D'autres paramètres morphométriques (par ex. épaisseur corticale, degré de gyrification) n'ont pas encore été évalués dans ce cadre, mais pourraient représenter des perspectives d'analyse complémentaires. Pris ensemble, nos résultats étayaient un modèle intégré dans lequel la tolérance sociale repose sur une architecture distribuée associant des structures sous-corticales (amygdale, hippocampe), des régions associatives frontales (cortex préfrontal médian) et des réseaux fonctionnels de haut niveau (notamment le DMN), dont l'expression varie selon les pressions évolutives propres à chaque style social.

Enfin, cette thèse met en lumière une difficulté conceptuelle plus large : la revue présentée au chapitre 6 a montré que la notion de *trust* reste rarement mobilisée en primatologie et qu'elle a longtemps manqué d'une définition opérationnelle précise. Nous y avons proposé un cadre conceptuel renouvelé, destiné à clarifier son usage et à en faire un outil pertinent pour l'étude de la coopération et de l'anticipation du comportement d'autrui. La situation est comparable pour la tolérance sociale : si le cadre en quatre grades proposé par B. Thierry constitue un outil comparatif solide, il ne capture pas toute la complexité cognitive et relationnelle du phénomène. Ces limites conceptuelles soulignent la nécessité d'un travail théorique et méthodologique visant à dépasser les descripteurs comportementaux, afin de détailler encore plus les styles sociaux, mécanismes cognitifs et bases cérébrales.

2. Le cerveau social des macaques : au-delà de l'amygdale

Dans le chapitre 3, nous montrons que le volume de l'amygdale covarie avec le grade de tolérance sociale. Les espèces tolérantes présentent en moyenne des amygdales plus volumineuses, ce qui ne reflète pas seulement une différence de taille cérébrale globale mais peut être interprété comme une adaptation à des environnements sociaux où la flexibilité interactionnelle, la pluralité des partenaires et la gestion de relations fluides constituent des exigences majeures. Dans ces contextes, une amygdale plus développée tôt dans la vie pourrait soutenir une meilleure capacité à suivre les relations multiples, à détecter des signaux subtils de coopération ou de réconciliation, et à anticiper l'issue incertaine des interactions (Adolphs, 2009; Bickart et al., 2014). À l'inverse, les espèces intolérantes se caractérisent par une amygdale initialement plus réduite, mais qui croît progressivement avec l'âge. Cette trajectoire

suggère que l'amygdale soutient un autre type d'ajustement socio-écologique : L'accumulation d'expériences dans un cadre hiérarchisé s'appuie sur la stabilité des positions sociales et la prévisibilité des interactions. Dans ce contexte, le besoin de flexibilité cognitive est moindre à un âge précoce, tandis que l'intégration cumulative des expériences compétitives et agonistiques devient progressivement valorisée (Sallet et al., 2011). Le modèle bayésien intégrant le volume cérébral total et l'âge confirme que l'écart $SG4 > SG1$ est crédible jusqu'à ~19 ans, puisque les trajectoires divergent montrant une décroissance du volume amygdalien chez les espèces tolérantes et une croissance continue chez les espèces intolérantes. Ces résultats mettent en évidence que l'amygdale n'est pas un simple marqueur de réactivité émotionnelle ou d'agressivité, mais qu'elle constitue un hub socio-affectif dont l'organisation volumétrique reflète des stratégies distinctes d'adaptation sociale : ouverture relationnelle et flexibilité d'un côté, compétitivité et stabilité hiérarchique de l'autre. Cette interprétation demande toutefois à être affinée, car nos mesures ne distinguent pas les sous-noyaux de l'amygdale, et leur couplage différentiel avec les régions préfrontales et cingulaires reste à explorer.

Les résultats obtenus dans ce travail s'inscrivent dans le prolongement du cadre théorique du « cerveau social », tel qu'il a été proposé initialement par Leslie Brothers (Brothers, 1990) puis élargi à une perspective évolutionniste par Robin Dunbar (Dunbar, 2009, 1998). Ce concept désigne un ensemble distribué de régions cérébrales impliquées dans le traitement des informations sociales — reconnaissance des congénères, mémoire relationnelle, anticipation des intentions d'autrui, régulation émotionnelle — fonctions centrales pour la vie en groupe chez les primates. L'amygdale y occupe une place centrale, en raison de son rôle dans l'évaluation socio-émotionnelle, la perception de la saillance des signaux sociaux et la modulation des réponses comportementales en contexte relationnel (Adolphs, 2003; Bickart et al., 2014). L'architecture cérébrale impliquée dans la cognition sociale ne semble donc pas exclusivement déterminée par des facteurs phylogénétiques. Une tendance de plus en plus documentée, tant chez l'humain que chez d'autres primates, indique que certaines composantes du cerveau social peuvent être modulées par l'expérience relationnelle. Chez l'humain, par exemple, le volume de l'amygdale est corrélé à la taille et à la complexité du réseau social personnel (Bickart et al., 2011). De manière complémentaire, une étude menée sur une large population de macaques rhésus vivant en milieu naturel a montré que les individus présentant un plus grand nombre de partenaires affiliatifs avaient un volume plus important dans plusieurs régions corticales et sous-corticales, notamment le sillon temporal supérieur moyen (mid-STS),

l'insula ventrale dysgranulaire, l'amygdale basolatérale et l'hippocampe (Testard et al., 2022). Ces résultats suggèrent que l'architecture cérébrale reflète non seulement des pressions évolutives interspécifiques, mais aussi la qualité des expériences sociales individuelles. Des travaux complémentaires, menés sur le rongeur, indiquent par ailleurs que la connectivité fonctionnelle entre l'amygdale, le cortex préfrontal et l'insula — régions clés du cerveau social — peut être altérée ou renforcée selon la qualité des interactions sociales précoces (Gee et al., 2013). Cette plasticité relative du cerveau social, qui s'exprime à l'intérieur même des espèces, plaide en faveur d'un modèle dynamique où les circuits neuronaux sont affinés en interaction avec l'environnement relationnel. Chez les espèces les plus tolérantes, une telle capacité d'ajustement comportemental pourrait contribuer à maintenir une cohésion sociale stable malgré la variabilité des partenaires, des conflits ou des alliances.

Ces résultats invitent à replacer la question de la tolérance sociale dans le cadre plus large du débat sur l'inné et l'acquis. D'un côté, la volumétrie amygdalienne et les variations interspécifiques de connectivité témoignent d'une contrainte évolutive de long terme, suggérant une base neuroanatomique relativement stable. De l'autre, les effets observés de l'expérience sociale — adoption interspécifique, exposition précoce ou variation du nombre de partenaires affiliatifs — indiquent que le cerveau social demeure plastique et modulable au cours de la vie. Les approches récentes plaident pour dépasser ce dualisme (Heuer et al., 2025) : l'organisation néocorticale chez les primates ne peut être comprise uniquement à travers la génétique et l'expérience, mais elle résulte également de contraintes morphogénétiques mécaniques liées à la croissance corticale. Cette perspective tridimensionnelle (gènes, expérience, contraintes mécaniques) renouvelle la compréhension des rapports entre structure et comportement, en soulignant que des configurations cérébrales similaires peuvent émerger indépendamment de la parenté phylogénétique, sous l'effet combiné de pressions sociales et de dynamiques développementales.

Les données issues de l'IRM fonctionnelle, mises en regard de l'analyse morphologique du cortex frontal médian, suggèrent que la tolérance sociale ne peut être comprise uniquement à travers des variations focales d'une structure ou d'un sillon considérés isolément, mais doit être appréhendée à l'échelle des réseaux. Nos résultats montrent que les grands réseaux intrinsèques associés à la cognition sociale — incluant le Default Mode Network (DMN), l'aire cingulaire antérieure, les régions temporales antérieures et le cortex préfrontal médian — sont bien identifiés dans les deux espèces étudiées, confirmant la conservation évolutive de ces circuits.

Si les analyses comparatives demeurent préliminaires et n'ont pas encore permis de mettre en évidence de différences interspécifiques robustes, elles ouvrent la voie à l'hypothèse que la tolérance sociale repose sur une organisation fonctionnelle distribuée et flexible du cerveau social. Cette approche s'accorde avec les modèles récents qui envisagent le cerveau social non comme un module isolé, mais comme une constellation de réseaux interconnectés, capables de s'adapter aux contraintes de l'environnement relationnel (Mars et al., 2012; Sliwa and Freiwald, 2017).

Le Default Mode Network, notamment via ses composantes préfrontales médianes, cingulaires postérieures et temporales antérieures, est activé chez l'humain comme chez le macaque lors de tâches impliquant la simulation mentale, la mémoire sociale ou la prise de perspective (Buckner and DiNicola, 2019; Mars et al., 2012). Cependant, d'autres réseaux, distincts du DMN, participent spécifiquement au traitement des interactions sociales. C'est le cas du réseau mis en évidence par Sliwa et Freiwald (2017) chez le macaque : à partir de présentations vidéo d'interactions entre congénères, les auteurs identifient un ensemble de régions corticales — incluant le cortex préfrontal médian, ventrolatéral et l'amygdale — activées uniquement lors de la perception de relations sociales dynamiques, mais non lors d'événements non sociaux ou de la simple observation d'individus isolés. Ce réseau, distinct du DMN par sa dynamique et sa fonction, apparaît comme spécifiquement dédié à la reconnaissance des interactions sociales en temps réel. Dans cette perspective, nos données préliminaires invitent à explorer l'hypothèse que les espèces tolérantes, du fait de leurs exigences relationnelles plus flexibles, mobilisent de manière plus intégrée ces ressources dans la régulation des comportements sociaux, en lien avec l'inhibition de l'agressivité et l'adaptation au contexte relationnel.

Ainsi, la tolérance sociale ne semble pas résulter uniquement de la taille d'une structure particulière, mais bien de l'organisation fonctionnelle et évolutive de circuits cérébraux impliqués dans la perception sociale, le contrôle inhibiteur, la prise de perspective et la régulation émotionnelle. Pris ensemble, ces éléments indiquent que la structure des relations (stabilité des liens, réciprocité, statut) et la complexité des épisodes interactionnels (coordination, gestion des conflits, diversité des partenaires impliqués dans l'interaction) pèsent davantage sur la configuration des réseaux cérébraux que la seule fréquence brute des contacts, en cohérence avec des travaux soulignant le rôle de l'organisation des échanges sociaux et de leur contexte dans l'engagement de réseaux associatifs et socio-émotionnels (Ballesta et al., 2019; Ballesta and Duhamel, 2015), le tout s'exprimant sous des contraintes phylogénétiques propres à chaque espèce.

L'ensemble de ces résultats suggère que la tolérance sociale ne peut être comprise comme un simple relâchement des inhibitions agressives ni comme une disposition stable dérivant d'un trait cérébral isolé. D'une part, un volume de l'amygdale plus élevé, après contrôle de la taille cérébrale totale et de l'âge, observé chez les espèces tolérantes s'accompagne d'indices d'une intégration fronto-limbique accrue — organisation sulcale du cortex médian frontal, implication du cortex préfrontal médian et du DMN — compatibles avec des fonctions de contrôle, de simulation sociale et de régulation contextuelle, plutôt qu'avec une simple diminution tonique de l'agressivité (Amiez et al., 2019b; Bickart et al., 2011; Mars et al., 2012; Petrides et al., 2012; Sliwa and Freiwald, 2017). D'autre part, les différences interspécifiques de connectivité au repos pointent vers des organisations plus distribuées et plus symétriques dans les espèces tolérantes, suggérant des capacités accrues d'ajustement comportemental (Mars et al., 2012; Sliwa and Freiwald, 2017). Enfin, chez le macaque rhésus vivant en milieu naturel, des données intra-spécifiques montrent que la qualité de l'intégration sociale (nombre de partenaires affiliatifs) est associée à des volumes plus importants dans le mid-STS, l'insula ventrale dysgranulaire, l'amygdale basolatérale et l'hippocampe (Testard et al., 2022). Par ailleurs, chez l'humain, des travaux indiquent que la connectivité amygdale-cortex préfrontal médian est sensible à l'histoire relationnelle précoce, illustrant la plasticité des circuits socio-émotionnels (Gee et al., 2013). Pris ensemble, ces éléments désignent la tolérance sociale comme un phénotype relationnel actif, soutenu par l'articulation de circuits perceptifs, mnésiques, affectifs et exécutifs, dont l'expression est sensible au contexte écologique et aux trajectoires développementales.

La tolérance sociale émerge d'une configuration cognitive distribuée, mobilisant à la fois des capacités de régulation affective et de contrôle flexible des interactions sociales. Cette configuration s'appuie sur des circuits cérébraux étendus, partiellement modulables par l'expérience, dont l'architecture reflète à la fois des contraintes phylogénétiques et des ajustements individuels. Dès lors, considérer la tolérance sociale comme un état relationnel co-construit par le cerveau et l'environnement social permet d'échapper à une lecture déterministe du lien cerveau-comportement social, réduisant les styles d'organisation à des traits neuroanatomiques fixes. Cette perspective ouvre sur une conception plus dynamique du cerveau social, où structures cérébrales et styles d'organisation sociale s'influencent mutuellement au cours de l'évolution et du développement, selon un processus de coévolution structure-fonction.

3. Apports de l'approche comparative interspécifique

L'un des apports majeurs de ce travail est d'avoir inscrit l'analyse dans une perspective comparative interspécifique.

Le cadre proposé par Bernard Thierry, fondé sur un gradient de tolérance sociale en quatre grades, constitue un référentiel conceptuel permettant de formuler et de tester des hypothèses sur la diversité des styles sociaux chez les macaques (Thierry, 2021, 2007, 2000). Ce gradient, dérivé de l'analyse conjointe de dix-huit traits comportementaux, nous a permis de formuler des hypothèses neuroanatomiques prédictives, en s'appuyant sur des configurations sociales stables observées à l'échelle de l'espèce. Il constitue ainsi un levier méthodologique puissant pour relier organisation sociale et architecture cérébrale.

L'utilisation de ce cadre a permis ici d'identifier des tendances convergentes, tant au niveau des structures sous-corticales (amygdale), que corticales (organisation sulcale du cortex frontal médian) ou fonctionnelles (connectivité cérébrale en IRMf). Ces corrélats ne se résument pas à des différences de taille ou de présence, mais engagent des configurations spécifiques, que ce soit en termes de distribution sulcale, d'asymétrie, ou de participation différentielle à certains réseaux cognitifs. Ces résultats renforcent la pertinence du gradient de B. Thierry comme outil prédictif, au-delà de sa valeur descriptive initiale.

Cependant, toute approche comparative fondée sur une catégorisation interspécifique suppose certaines limites. D'une part, une variabilité inter-individuelle significative peut exister, tant sur le plan comportemental que neuroanatomique. Des individus plus ou moins tolérants peuvent coexister au sein d'une même espèce, et certaines structures cérébrales peuvent présenter une plasticité liée à l'âge, au statut social ou à l'histoire individuelle (Duboscq et al., 2013; Franklin et al., 2000). D'autre part, les comportements utilisés pour définir le style social d'une espèce sont eux-mêmes sensibles au contexte écologique, démographique ou expérimental. Le style social ne saurait donc être considéré comme une essence figée, mais plutôt comme une tendance moyenne, modulable et sujette à plasticité (Balasubramaniam et al., 2017).

Il convient de rappeler que les espèces du genre *Macaca* partagent une phylogénie commune, tout en se distinguant par leur trajectoire évolutive, leur niche écologique et les caractéristiques de leur environnement. Dans ce contexte, il apparaît pertinent de souligner le rôle potentiel de la présence humaine et les variations d'habituation entre espèces — certaines étant davantage

familiarisées avec l'humain, que ce soit en milieu naturel ou en conditions expérimentales . Par exemple, des populations de *M. fascicularis* à Uluwatu, Bali, habituées à la présence humaine, adoptent fréquemment le comportement dit de *robbing and bartering* (vol d'objets suivi d'un échange contre de la nourriture) : ce comportement, observé principalement chez les mâles subadultes de rang élevé, révèle une corrélation entre dominance sociale et efficacité du troc (moins de tentatives nécessaires pour un échange réussi) contrastant avec des espèces comme *M. nigra*, vivant dans des habitats plus reculés et moins anthropisés. De même, en contexte expérimental, l'habituation aux humains peut varier fortement selon les conditions d'élevage ou d'expérimentation, influençant la réactivité sociale ou émotionnelle des individus (Clay et al., 2009; Gottlieb et al., 2013; Peterson et al., 2017). Ces facteurs peuvent interagir de manière complexe avec les styles sociaux propres à chaque espèce, contribuant à façonner des phénotypes comportementaux ou cérébraux composites, difficilement réductibles à un unique axe explicatif.

Ces éléments doivent être pris en compte dans l'interprétation des résultats obtenus à partir des individus inclus dans nos analyses. Dans l'étude du chapitre 3, l'historique complet des sujets n'est pas toujours disponible, notamment en ce qui concerne leur environnement d'hébergement, leur contexte social ou la nature de leurs interactions avec les humains. Ces incertitudes peuvent également affecter l'analyse de la variabilité interspécifique des sillons corticaux. En revanche, l'étude IRMf menée sur deux espèces vivant en semi-liberté présente l'intérêt majeur de reposer sur des conditions d'hébergement homogènes, avec des groupes sociaux de taille comparable et une exposition similaire à la présence humaine, ce qui constitue un atout méthodologique important. Ainsi, l'approche comparative interspécifique fondée sur le gradient de tolérance constitue un cadre structurant et fertile pour explorer les bases cérébrales des comportements sociaux. Mais elle appelle à être constamment enrichie par des données fines, individuelles, longitudinales et contextuelles, permettant de mieux saisir la dynamique et la variabilité du cerveau social au sein des espèces.

Dans une perspective prospective, il serait pertinent de coupler les mesures IRM à des phénotypes individuels complémentaires : indices de tolérance (co-alimentation et co-proximité en contexte compétitif, DSI dyadique, réconciliation/post-conflit), mesures d'inhibition et de flexibilité (Go/No-Go, stop-signal, tâche de détour, délai de gratification), marqueurs de cognition sociale (suivi du regard, anticipation d'interactions, tâches de coopération instrumentale), physiologie du stress (axe hypothalamo-hypophyso-surrénalien) et régulation neurovégétative (cortisol fécal/salivaire, variabilité de la fréquence cardiaque, pupillométrie),

métriques de réseau (degré, centralité, contrainte structurale), ainsi que des variables de vie et de contexte (rang, parenté, âge, saisons, degré d'habituation à l'humain), idéalement dans un schéma longitudinal apparié.

4. Enjeux méthodologiques et perspectives

L'approche développée dans ce travail repose sur la combinaison de méthodologies rarement réunies dans une même étude comparative : imagerie d'échantillons *post-mortem* haute résolution multi-espèces, IRM fonctionnelle au repos chez des individus vivant en semi-liberté, analyses morphologiques corticales et réflexion conceptuelle sur les dimensions cognitives de la tolérance sociale. À notre connaissance, il s'agit d'une première à cette échelle sur le genre *Macaca*, rendue possible par la mise en place et la validation de protocoles IRM *in vivo* et *post-mortem* au Centre de Primatologie — une première locale — ainsi que par la constitution d'un corpus *post-mortem* harmonisé couvrant douze espèces sur les 25 existantes. Concrètement, nous livrons (i) une base volumétrique sous-corticale interspécifique, (ii) un protocole d'IRM de repos en semi-liberté reproductible, (iii) une cartographie sulcale ciblée du cortex frontal médian et (iv) un cadre opérationnel reliant tolérance sociale, cognition et cerveau. Ce croisement entre données structurelles, fonctionnelles et comportementales constitue un atout majeur, tout en posant plusieurs défis techniques, logistiques et interprétatifs — harmonisation inter-sites (fixation, scanners, résolutions), état physiologique lié à l'anesthésie, articulation des échelles structure–fonction — qui ouvrent des pistes d'amélioration pour les travaux à venir.

Sur le plan méthodologique, l'exploitation d'acquisitions IRM *post-mortem* sur douze espèces de macaques a permis d'accéder à des données fines de volumétrie sous-corticale et de morphologie sulcale. Toutefois, la diversité des protocoles de fixation, des scanners et des résolutions entre institutions représente une source de variabilité non négligeable. L'harmonisation des méthodes d'acquisition et de traitement constitue un enjeu central pour les futures bases de données comparatives (Dauguet, 2010; Hartig et al., 2021).

L'imagerie fonctionnelle *in vivo* chez des animaux vivant en semi-liberté, menée ici sur deux espèces aux grades de tolérance éloignés, a permis d'étudier la connectivité cérébrale dans des conditions écologiquement pertinentes. Ce choix implique toutefois des compromis : l'anesthésie, nécessaire pour la sécurité et la standardisation, place le cerveau dans un état physiologique non social ; nos cartes de connectivité décrivent donc un repos induit plutôt que

des dynamiques interactionnelles en cours. L'accès à de l'IRM fonctionnelle chez des animaux éveillés, bien qu'encore complexe en semi-liberté sur les plans technique et éthique, offrirait une avancée majeure pour saisir directement les états mentaux et les dynamiques sociales en interaction (Milham et al., 2020).

Par ailleurs, la focalisation sur le genre *Macaca* permet un contrôle phylogénétique précieux, mais limite en contrepartie l'exploration de patrons évolutifs plus larges. L'inclusion d'autres genres — notamment des espèces coopératives comme les *Callithrix* ou les *Papio* — ouvrirait la voie à une compréhension plus large des pressions sélectives ayant façonné les réseaux cérébraux sociaux. L'élargissement à d'autres ordres de mammifères, voire à des espèces à comportements sociaux complexes mais éloignées phylogénétiquement (ex. canidés, pinnipèdes), serait également fécond dans une perspective comparative élargie. Dans une optique opérationnelle, il s'agirait de comparer : (i) des indicateurs individuels et dyadiques de tolérance (co-proximité en contexte compétitif, co-alimentation, réconciliation/post-conflit) ainsi que la structure des réseaux sociaux (degré, centralité, contrainte structurale) ; (ii) des marqueurs neuroanatomiques (volumes relatifs de l'amygdale et de l'hippocampe, organisation des territoires frontaux et temporaux associatifs, caractéristiques tissulaires — myélinisation, densité axonale, organisation des fibres — des faisceaux fronto-limbiques, dont le faisceau unciné, le cingulum et les voies efférentes ventrales de l'amygdale) ; (iii) des propriétés fonctionnelles au repos (topologie et couplages des réseaux impliqués dans la cognition sociale, variabilité intra-individuelle). Ces comparaisons seraient conduites dans un cadre phylogénétique explicite, en contrôlant des covariables écologiques (taille et structure du groupe, fission-fusion, élevage coopératif, degré d'habituation à l'humain), afin d'évaluer la portée générale des relations entre styles sociaux et organisation cérébrale, et d'identifier d'éventuelles convergences évolutives.

Enfin, une piste prometteuse réside dans le développement de bases de données ouvertes et multi-échelles (IRM, comportement, génétique, écologie), permettant des analyses croisées à grande échelle. L'essor des outils de connectomique, les modèles phylogénétiques comparatifs, et l'intégration de données comportementales fines (réseaux sociaux, tolérance dyadique, centralité) offrent aujourd'hui des perspectives inédites pour comprendre l'évolution des architectures cérébrales en lien avec la vie sociale.

Ces avancées requièrent toutefois une articulation fine entre expertise technique, rigueur théorique et attention constante aux conditions de vie et de bien-être des individus étudiés. C'est dans ce souci d'intégration éthique, méthodologique et épistémologique que s'inscrit cette thèse.

5. Perspectives écologiques et évolutives de la cognition sociale

Ce travail propose de redéfinir la tolérance sociale en termes de processus cognitifs et socio-émotionnels : régulation émotionnelle, flexibilité interactionnelle, mémoire relationnelle, anticipation du comportement d'autrui — et de documenter, dans une perspective de neurosciences comparatives, l'organisation du cerveau social chez des primates non humains en reliant styles d'organisation sociale et variations neuroanatomiques et fonctionnelles.

Les données présentées ici montrent que, malgré des styles relationnels contrastés, *M. tonkeana* et *M. mulatta* partagent une organisation de repos largement conservée : réseaux canoniques (DMN postérieur centré sur PCC/précuneus), pôle cingulo-insulaire/salience, composantes sous-corticales et agrégations sensori-motrices/visuelles sont retrouvés dans les deux espèces, sans différence interspécifique robuste après correction dans nos analyses ICA/FNC. Cette continuité architecturale n'est pas incompatible avec des comportements sociaux différents ; elle suggère que les styles de tolérance se jouent moins au niveau de la cartographie de base des réseaux qu'au niveau de leurs dynamiques et couplages contextuels (états d'éveil et d'interaction, modulation fronto-limbique, paramètres individuels), qui restent à tester par des approches complémentaires.

Récemment, une étude comparative portant sur 70 espèces de primates a mis en évidence un principe fondamental d'organisation néocorticale qui dépasse la seule logique phylogénétique (Heuer et al., 2025). Les auteurs montrent que le degré et le motif de plissement cortical, l'épaisseur corticale, la connectivité à large échelle et même certains profils comportementaux varient de manière continue avec le volume cérébral, indépendamment de la proximité évolutive. Ainsi, des espèces éloignées, comme les macaques et les capucins, présentent une organisation cérébrale et des comportements remarquablement similaires dès lors qu'elles atteignent des volumes comparables, phénomène qualifié de « paradoxe du capucin ». Pour rendre compte de cette convergence, Heuer et al. proposent d'intégrer un troisième facteur – la morphogenèse mécanique – aux côtés des déterminants génétiques et de l'expérience.

Selon ce cadre, la croissance cérébrale induit des contraintes mécaniques qui façonnent des motifs d'organisation réguliers, produisant une convergence neuroanatomique et cognitive au-delà de l'histoire phylogénétique. Ces résultats offrent une perspective complémentaire pour l'étude de la cognition sociale, suggérant que certaines régularités interspécifiques – telles que les styles sociaux observés chez les macaques – doivent être replacées dans un cadre évolutif où les contraintes mécaniques jouent un rôle structurant.

Dans cette perspective, il ne s'agit pas tant d'identifier un « niveau » de cognition sociale, mais d'en comprendre la logique écologique et évolutive. Les cognitions animales ne peuvent être dissociées des contextes sociaux et environnementaux dans lesquels elles émergent (Barton, 2000). Ce constat résonne avec les approches dites d' éco-cognition ou de cognition située, qui insistent sur le couplage dynamique entre les propriétés du cerveau, les interactions sociales vécues, et les contraintes spécifiques de chaque niche écologique (Amici et al., 2018; Barrett et al., 2007).

En ce sens, la tolérance sociale peut être envisagée non seulement comme un style relationnel observable, mais aussi comme une configuration exigeant des capacités cognitives spécifiques. Maintenir des relations stables, inhiber les comportements agressifs, coopérer dans un cadre incertain, implique des capacités d'ajustement fines, mobilisant des dimensions affectives, attentionnelles, mémorielles et prédictives. Ce sont ces capacités, et non de simples traits morphologiques, qui semblent sélectionnées dans certaines lignées évolutives, et qui méritent d'être explorées à la lumière d'une véritable écologie évolutive de la cognition. À terme, cette approche comparative pourrait contribuer à dégager des principes neuroanatomiques généraux de la variation comportementale entre espèces du genre *Macaca* et à nourrir une redéfinition du « cerveau social » : non pas un module unique, mais une architecture distribuée et dynamique dont l'expression varie avec les contextes relationnels et les trajectoires individuelles.

Conclusion & Perspectives

Ce travail de thèse s'inscrit dans une tentative de compréhension intégrative des bases cérébrales et cognitives de la tolérance sociale chez les macaques. À travers une approche comparative, mobilisant des données *post-mortem*, des analyses fonctionnelles *in vivo* et une réflexion théorique sur les dimensions comportementales impliquées, il vise à éclairer les liens entre organisation sociale, capacités d'ajustement relationnel et architecture cérébrale au sein du genre *Macaca*.

Ce travail défend l'idée que la tolérance sociale ne résulte pas d'un unique déterminant, mais émerge de la coordination de plusieurs dimensions – perceptives, émotionnelles et exécutives – soutenues par des architectures cérébrales distribuées. Elle engage des capacités fines d'ajustement relationnel : moduler ses réponses selon le contexte, inhiber les comportements impulsifs, maintenir des liens stables dans des environnements sociaux complexes. Ces compétences, façonnées par l'évolution, traduisent une exigence cognitive située, intimement liée aux styles de vie en groupe propres à chaque espèce.

Au-delà de ces résultats, cette thèse s'inscrit dans un cadre conceptuel inspiré à la fois par l'éthologie cognitive et par les neurosciences sociales. Elle propose d'envisager la tolérance sociale non comme un simple répertoire comportemental, mais comme une propriété émergente des dynamiques interactionnelles, soutenue par des configurations cérébrales spécifiques. Elle invite ainsi à dépasser les dichotomies classiques entre émotion et cognition, structure et fonction, pour penser la vie sociale comme un champ d'exigences intégrées, évolutivement modulées.

Ce travail s'inscrit plus largement dans l'essor d'une neuroprimatologie, entendue comme l'effort conjoint de la primatologie et des neurosciences pour relier organisation sociale, cognition et structure cérébrale dans une perspective comparative. Il contribue à redéfinir la cognition sociale comme un ensemble de processus situés et adaptatifs, irréductibles aux seuls marqueurs cognitifs mesurables en laboratoire. Il suggère que les styles sociaux des espèces, leurs marges de flexibilité, leurs configurations relationnelles stables ou conflictuelles, laissent des empreintes dans l'organisation cérébrale – en termes de stratégies différenciées d'ajustement au monde social.

À travers l'étude des macaques, ce sont des questions fondamentales qui se dessinent : quels mécanismes cérébraux permettent à certaines espèces de moduler finement leurs comportements en fonction du contexte social, et comment ces mécanismes ont-ils émergé au cours de l'évolution ? Dans quelles conditions écologiques et sociales la coopération, l'inhibition de l'agression ou la flexibilité relationnelle deviennent-elles des stratégies adaptatives, et quelles signatures neuroanatomiques leur sont associées ? Comment des processus tels que la mémoire relationnelle, la lecture des signaux sociaux ou la gestion de l'incertitude sociale s'organisent-ils dans des espèces non humaines, et en quoi leurs formes de cognition sociale – parfois très différentes des nôtres – peuvent-elles enrichir notre compréhension du cerveau social et de ses trajectoires évolutives ?

En perspective, plusieurs pistes peuvent être distinguées. D'une part, des approfondissements analytiques des données existantes permettraient d'aller au-delà de la cartographie statique de repos : analyses dynamiques de connectivité fonctionnelle (fenêtres glissantes, modèles de Markov cachés), connectivité directionnelle entre cortex préfrontal et structures limbiques, ou encore imagerie de diffusion avancée caractérisant finement les faisceaux d'intérêt (unciné, cingulum, voies efférentes de l'amygdale). D'autre part, des perspectives nécessitant de nouvelles acquisitions ouvrent des directions complémentaires : IRMf chez des animaux éveillés avec visionnage naturaliste d'interactions sociales, couplages neuro-comportementaux longitudinaux intégrant indices sociaux, métriques de réseau et marqueurs physiologiques (cortisol, variabilité cardiaque, pupillométrie), ou encore enregistrements synchronisés de deux individus lors d'interactions contrôlées. À cela pourraient s'ajouter des approches histologiques, électrophysiologiques et endocrinologiques à partir des spécimens *post-mortem* disponibles.

Au-delà de ces pistes, ce travail ouvre la voie à des collaborations scientifiques futures qui permettront d'élargir et d'approfondir l'étude du cerveau social. Les spécimens *post-mortem* recueillis à Strasbourg offrent des opportunités inédites pour des approches histologiques fines (cytoarchitecture des sous-noyaux amygdaliens, cartographie des récepteurs neurochimiques), ainsi qu'éventuellement pour des enregistrements électrophysiologiques ciblés sur des circuits identifiés sur tranches de cerveaux récoltés de manière opportuniste. À titre complémentaire, des dosages hormonaux (cortisol, ocytocine, vasopressine) pourraient être intégrés afin d'articuler les dynamiques neuroendocriniennes avec les architectures cérébrales et les styles sociaux comparés. Ces perspectives, qui appellent des collaborations inter-disciplinaires — de

l’histologie à l’endocrinologie, de l’électrophysiologie à l’imagerie multimodale — dessinent un programme scientifique à long terme, enraciné dans une recherche collective.

Enfin, ce manuscrit témoigne d’un cheminement personnel autant que scientifique. Il est le fruit d’une curiosité pour le vivant dans sa complexité, d’un attachement à l’observation fine du comportement animal, et d’un désir de relier les échelles – de l’émotion à la structure, du geste à la trajectoire évolutive. J’espère que ces travaux, modestement, contribueront à nourrir une science du lien – entre individus, entre disciplines, entre espèces.

Bibliographie

- Abbott A. 2014. Biomedicine: The changing face of primate research. *Nature* **506**:24–26. doi:10.1038/506024a
- Adams MJ, Majolo B, Ostner J, Schülke O, De Marco A, Thierry B, Engelhardt A, Widdig A, Gerald MS, Weiss A. 2015. Personality structure and social style in macaques. *J Pers Soc Psychol* **109**:338–353. doi:10.1037/pspp0000041
- Adolphs R. 2009. The Social Brain: Neural Basis of Social Knowledge. *Annu Rev Psychol* **60**:693–716. doi:10.1146/annurev.psych.60.110707.163514
- Adolphs R. 2003. Cognitive neuroscience of human social behaviour. *Nat Rev Neurosci* **4**:165–178. doi:10.1038/nrn1056
- Adolphs R, Sears L, Piven J. 2001. Abnormal Processing of Social Information from Faces in Autism. *Journal of Cognitive Neuroscience* **13**:232–240. doi:10.1162/089892901564289
- Aggleton JP, Passingham RE. 1981. Syndrome produced by lesions of the amygdala in monkeys (*Macaca mulatta*). *J Comp Physiol Psychol* **95**:961–977. doi:10.1037/h0077848
- Alexander GE, DeLong MR, Strick PL. 1986. Parallel Organization of Functionally Segregated Circuits Linking Basal Ganglia and Cortex. *Annual Review of Neuroscience* **9**:357–381. doi:10.1146/annurev.ne.09.030186.002041
- Alkemade A, Groot JM, Forstmann BU. 2018. Do We Need a Human post mortem Whole-Brain Anatomical Ground Truth in in vivo Magnetic Resonance Imaging? *Front Neuroanat* **12**:110. doi:10.3389/fnana.2018.00110
- Allanic M, Hayashi M, Furuichi T, Matsuzawa T. 2021. Body Site and Body Orientation Preferences during Social Grooming: A Comparison between Wild and Captive Chimpanzees and Bonobos. *Folia Primatologica* **92**:79–90. doi:10.1159/000512901
- Allee WC (Warder C. 1951. Cooperation among animals, with human implications. New York : Schuman.
- Altmann J. 1974. Observational Study of Behavior: Sampling Methods. *Behaviour* **49**:227–267.
- Amaral DG. 1992. Anatomical organization of the primate amygdaloid complex. *The amygdala: Neurobiological aspects of emotion, memory, and mental dysfunction* 1–66.

- Amaral DG, Bauman MD, Capitanio JP, Lavenex P, Mason WA, Mauldin-Jourdain ML, Mendoza SP. 2003. The amygdala: is it an essential component of the neural network for social cognition? *Neuropsychologia* **41**:517–522. doi:10.1016/S0028-3932(02)00310-X
- Amaral DG, Price JL. 1984. Amygdalo-cortical projections in the monkey (*Macaca fascicularis*). *Journal of Comparative Neurology* **230**:465–496. doi:10.1002/cne.902300402
- Amici F, Aureli F, Call J. 2008. Fission-fusion dynamics, behavioral flexibility, and inhibitory control in primates. *Curr Biol* **18**:1415–1419. doi:10.1016/j.cub.2008.08.020
- Amici F, Aureli F, Mundry R, Amaro AS, Barroso AM, Ferretti J, Call J. 2014. Calculated reciprocity? A comparative test with six primate species. *Primates* **55**:447–457. doi:10.1007/s10329-014-0424-4
- Amici F, Call J, Watzek J, Brosnan S, Aureli F. 2018. Social inhibition and behavioural flexibility when the context changes: a comparison across six primate species. *Sci Rep* **8**:3067. doi:10.1038/s41598-018-21496-6
- Amiez C, Neveu R, Warrot D, Petrides M, Knoblauch K, Procyk E. 2013. The Location of Feedback-Related Activity in the Midcingulate Cortex Is Predicted by Local Morphology. *J Neurosci* **33**:2217–2228. doi:10.1523/JNEUROSCI.2779-12.2013
- Amiez C, Sallet J, Giacometti C, Verstraete C, Gandraux C, Morel-Latour V, Meguerditchian A, Hadj-Bouziane F, Ben Hamed S, Hopkins WD, Procyk E, Wilson CRE, Petrides M. 2023a. A revised perspective on the evolution of the lateral frontal cortex in primates. *Sci Adv* **9**:eadf9445. doi:10.1126/sciadv.adf9445
- Amiez C, Sallet J, Giacometti C, Verstraete C, Gandraux C, Morel-Latour V, Meguerditchian A, Hadj-Bouziane F, Ben Hamed S, Hopkins WD, Procyk E, Wilson CRE, Petrides M. 2023b. A revised perspective on the evolution of the lateral frontal cortex in primates. *Science Advances* **9**:eadf9445. doi:10.1126/sciadv.adf9445
- Amiez C, Sallet J, Hopkins WD, Meguerditchian A, Hadj-Bouziane F, Ben Hamed S, Wilson CRE, Procyk E, Petrides M. 2019a. Sulcal organization in the medial frontal cortex provides insights into primate brain evolution. *Nat Commun* **10**:3437. doi:10.1038/s41467-019-11347-x
- Amiez C, Sallet J, Hopkins WD, Meguerditchian A, Hadj-Bouziane F, Ben Hamed S, Wilson CRE, Procyk E, Petrides M. 2019b. Sulcal organization in the medial frontal cortex provides insights into primate brain evolution. *Nat Commun* **10**:3437. doi:10.1038/s41467-019-11347-x
- Amiez C, Wilson CRE, Procyk E. 2018. Variations of cingulate sulcal organization and link with cognitive performance. *Sci Rep* **8**:13988. doi:10.1038/s41598-018-32088-9

- Amodio DM, Frith CD. 2006. Meeting of minds: the medial frontal cortex and social cognition. *Nature reviews Neuroscience* **7**. doi:10.1038/nrn1884
- Andrews K. 2015. The animal mind: An introduction to the philosophy of animal cognition, The animal mind: An introduction to the philosophy of animal cognition. New York, NY, US: Routledge/Taylor & Francis Group.
- Apps MAJ, Rushworth MFS, Chang SWC. 2016. The Anterior Cingulate Gyrus and Social Cognition: Tracking the Motivation of Others. *Neuron* **90**:692–707. doi:10.1016/j.neuron.2016.04.018
- Arber A. 1943. A Seventeenth-Century Naturalist: John Ray. *Isis* **34**:319–324.
- Assaf Y, Johansen-Berg H, Thiebaut de Schotten M. 2019. The role of diffusion MRI in neuroscience. *NMR in Biomedicine* **32**:e3762. doi:10.1002/nbm.3762
- Aureli F, de Waal FBM. 2000. Natural conflict resolution. Berkeley, CA, US: University of California Press.
- Aureli F, Van Schaik CP, Van Hooff JARAM. 1989. Functional aspects of reconciliation among captive long-tailed macaques (*Macaca fascicularis*). *American Journal of Primatology* **19**:39–51. doi:10.1002/ajp.1350190105
- Avants BB, Tustison NJ, Song G, Cook PA, Klein A, Gee JC. 2011. A Reproducible Evaluation of ANTs Similarity Metric Performance in Brain Image Registration. *Neuroimage* **54**:2033–2044. doi:10.1016/j.neuroimage.2010.09.025
- Axelrod R, Hamilton WD. 1981. The Evolution of Cooperation. *Science* **211**:1390–1396. doi:10.1126/science.7466396
- Azzi JCB, Sirigu A, Duhamel J-R. 2012. Modulation of value representation by social context in the primate orbitofrontal cortex. *Hum Brain Mapp* **109**:2126–2131. doi:10.1073/pnas.1111715109
- Bachevalier J. 2000. The amygdala, social cognition, and autism In: Aggleton JP, editor. The Amygdala: A Functional Analysis. Oxford University Press. p. 0. doi:10.1093/oso/9780198505013.003.0015
- Balasubramaniam KN, Beisner BA, Berman CM, De Marco A, Duboscq J, Koirala S, Majolo B, MacIntosh AJ, McFarland R, Molesti S, Ogawa H, Petit O, Schino G, Sosa S, Sueur C, Thierry B, de Waal FBM, McCowan B. 2017. The influence of phylogeny, social style, and sociodemographic factors on macaque social network structure. *Am J Primatol* **80**:e22727. doi:10.1002/ajp.22727
- Balasubramaniam KN, Dittmar K, Berman CM, Butovskaya M, Cooper MA, Majolo B, Ogawa H, Schino G, Thierry B, De Waal FBM. 2012. Hierarchical Steepness, Counter-

- Aggression, and Macaque Social Style Scale. *American Journal of Primatology* **74**:915–925. doi:10.1002/ajp.22044
- Ballesta S, Duhamel J-R. 2015. Rudimentary empathy in macaques' social decision-making. *PNAS* **112**:15516–15521. doi:10.1073/pnas.1504454112
- Ballesta S, Meunier H. 2023. Is this worth the trouble? Strategic conflict management in Tonkean macaques. *iScience* **26**:108176. doi:10.1016/j.isci.2023.108176
- Ballesta S, Reymond G, Duhamel J-R. 2019. Short-Term Reciprocity in Macaque's Social Decision-Making. *Front Behav Neurosci* **13**:225. doi:10.3389/fnbeh.2019.00225
- Ballesta S, Reymond G, Pozzobon M, Duhamel J-R. 2016. Effects of MDMA Injections on the Behavior of Socially-Housed Long-Tailed Macaques (*Macaca fascicularis*). *PLOS ONE* **11**:e0147136. doi:10.1371/journal.pone.0147136
- Ballesta S, Sadoughi B, Miss F, Whitehouse J, Aguenounon G, Meunier H. 2021. Assessing the reliability of an automated method for measuring dominance hierarchy in non-human primates. *Primates* **62**:595–607. doi:10.1007/s10329-021-00909-7
- Bandettini PA, Wong EC, Hinks RS, Tikofsky RS, Hyde JS. 1992. Time course EPI of human brain function during task activation. *Magn Reson Med* **25**:390–397. doi:10.1002/mrm.1910250220
- Baratay E. 2003. Chapitre 3 : “Observer, comprendre” Et l’homme créa l’animal : Histoire d’une condition. Paris: Odile Jacob.
- Baratay E, Hardouin-Fugier E. 1998. Zoos. Histoire des jardins zoologiques en occident. Paris: La Découverte.
- Barger N, Hanson KL, Teffer K, Schenker-Ahmed NM, Semendeferi K. 2014. Evidence for evolutionary specialization in human limbic structures. *Front Hum Neurosci* **8**. doi:10.3389/fnhum.2014.00277
- Bargh JA, Ferguson MJ. 2000. Beyond behaviorism: on the automaticity of higher mental processes. *Psychol Bull* **126**:925–945. doi:10.1037/0033-2909.126.6.925
- Baron-Cohen S, Ring HA, Wheelwright S, Bullmore ET, Brammer MJ, Simmons A, Williams SCR. 1999. Social intelligence in the normal and autistic brain: an fMRI study. *European Journal of Neuroscience* **11**:1891–1898. doi:10.1046/j.1460-9568.1999.00621.x
- Barrett L, Henzi P, Dunbar R. 2003. Primate cognition: from ‘what now?’ to ‘what if?’ *Trends in Cognitive Sciences* **7**:494–497. doi:10.1016/j.tics.2003.09.005

- Barrett L, Henzi P, Rendall D. 2007. Social brains, simple minds: does social complexity really require cognitive complexity? *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci* **362**:561–575. doi:10.1098/rstb.2006.1995
- Barton R. 2000. Ecological and social factors in primate brain evolution. *On the Move: How and Why Animals Travel In Groups* 204–237.
- Barton R. 1985. Grooming site preferences in primates and their functional implications. *Int J Primatol* **6**:519–532. doi:10.1007/BF02735574
- Barton RA, Aggleton JP. 2000. Primate evolution and the amygdala In: Aggleton JP, editor. *The Amygdala: A Functional Analysis*. Oxford University Press. p. 0. doi:10.1093/oso/9780198505013.003.0014
- Barton RA, Dunbar RIM. 1997. Evolution of the social brainMachiavellian Intelligence II: Extensions and Evaluations. New York, NY, US: Cambridge University Press. pp. 240–263. doi:10.1017/CBO9780511525636.010
- Basser PJ, Mattiello J, LeBihan D. 1994. MR diffusion tensor spectroscopy and imaging. *Biophys J* **66**:259–267. doi:10.1016/S0006-3495(94)80775-1
- Baumgartner T, Heinrichs M, Vonlanthen A, Fischbacher U, Fehr E. 2008. Oxytocin shapes the neural circuitry of trust and trust adaptation in humans. *Neuron* **58**:639–650. doi:10.1016/j.neuron.2008.04.009
- Baxter MG, Murray EA. 2000. Reinterpreting the behavioural effects of amygdala lesions in non-human primates In: Aggleton JP, editor. *The Amygdala: A Functional Analysis*. Oxford University Press. p. 0. doi:10.1093/oso/9780198505013.003.0016
- Beckmann CF, DeLuca M, Devlin JT, Smith SM. 2005. Investigations into resting-state connectivity using independent component analysis. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci* **360**:1001–1013. doi:10.1098/rstb.2005.1634
- Beltrán Francés V, Castellano-Navarro A, Illa Maulany R, Ngakan PO, MacIntosh AJJ, Llorente M, Amici F. 2020. Play behavior in immature moor macaques (*Macaca maura*) and Japanese macaques (*Macaca fuscata*). *American Journal of Primatology* **82**:e23192. doi:10.1002/ajp.23192
- Berman C, Thierry B. 2010. Variation in kin bias: species differences and time constraints in macaques. doi:10.1163/000579510X539691
- Bernard C (1813-1878) A du texte. 1865. Introduction à l'étude de la médecine expérimentale ([Reprod. en fac-sim.]) / par Claude Bernard...
- Bickart KC, Dickerson BC, Feldman Barrett L. 2014. The amygdala as a hub in brain networks that support social life. *Neuropsychologia* **63**:235–248. doi:10.1016/j.neuropsychologia.2014.08.013

- Bickart KC, Wright CI, Dautoff RJ, Dickerson BC, Barrett LF. 2011. Amygdala volume and social network size in humans. *Nat Neurosci* **14**:163–164. doi:10.1038/nn.2724
- Bissonnette A, de Vries H, van Schaik CP. 2009. Coalitions in male Barbary macaques, *Macaca sylvanus*: strength, success and rules of thumb. *Animal Behaviour* **78**:329–335. doi:10.1016/j.anbehav.2009.05.010
- Biswal B, Yetkin FZ, Haughton VM, Hyde JS. 1995. Functional connectivity in the motor cortex of resting human brain using echo-planar MRI. *Magn Reson Med* **34**:537–541. doi:10.1002/mrm.1910340409
- Black KJ, Koller JM, Snyder AZ, Perlmuter JS. 2001. Template Images for Nonhuman Primate Neuroimaging: 2. Macaque. *NeuroImage* **14**:744–748. doi:10.1006/nimg.2001.0871
- Blair RJR. 2004. The roles of orbital frontal cortex in the modulation of antisocial behavior. *Brain Cogn* **55**:198–208. doi:10.1016/S0278-2626(03)00276-8
- Bloch F, Hansen WW, Packard M. 1946. The Nuclear Induction Experiment. *Phys Rev* **70**:474–485. doi:10.1103/PhysRev.70.474
- Boakes R. 1984. From Darwin to Behaviourism: Psychology and the Minds of Animals. Cambridge London New York New Rochelle Melbourne Sydney: Cambridge University Press.
- Boccia ML. 1989. Comparison of the physical characteristics of grooming in two species of macaques (*Macaca nemestrina* and *M. radiata*). *J Comp Psychol* **103**:177–183. doi:10.1037/0735-7036.103.2.177
- Bolhuis JJ, Giraldeau L-A. 2005. Chapter 1: The study of animal behaviorThe Behavior of Animals: Mechanisms, Function, and Evolution, The Behavior of Animals: Mechanisms, Function, and Evolution. Malden: Blackwell Publishing. pp. xviii, 515.
- Bonacich P. 1972. Factoring and weighting approaches to status scores and clique identification. *The Journal of Mathematical Sociology* **2**:113–120. doi:10.1080/0022250X.1972.9989806
- Borra E, Luppino G. 2019. Large-scale temporo-parieto-frontal networks for motor and cognitive motor functions in the primate brain. *Cortex, The Evolution of the Mind and the Brain* **118**:19–37. doi:10.1016/j.cortex.2018.09.024
- Bouret S, Paradis E, Prat S, Castro L, Perez P, Gilissen E, Garcia C. 2024. Linking the evolution of two prefrontal brain regions to social and foraging challenges in primates. *eLife* **12**:RP87780. doi:10.7554/eLife.87780
- Braver TS, Paxton JL, Locke HS, Barch DM. 2009. Flexible neural mechanisms of cognitive control within human prefrontal cortex. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **106**:7351–7356. doi:10.1073/pnas.0808187106

- Brodmann K. 1909. Vergleichende Lokalisationslehre der Grosshirnrinde in ihren Prinzipien dargestellt auf Grund des Zellenbaues. Leipzig : Barth.
- Brosnan SF, de Waal FBM. 2009. Cebus apella Tolerate Intermittent Unreliability in Human Experimenters. *Int J Primatol* **30**:663–674. doi:10.1007/s10764-009-9366-x
- Brosnan SF, de Waal FBM. 2003. Monkeys reject unequal pay. *Nature* **425**:297–299. doi:10.1038/nature01963
- Brosnan SF, de Waal FBM. 2002. A proximate perspective on reciprocal altruism. *Hum Nat* **13**:129–152. doi:10.1007/s12110-002-1017-2
- Brosnan SF, Schiff HC, de Waal FBM. 2005. Tolerance for inequity may increase with social closeness in chimpanzees. *Proc Biol Sci* **272**:253–258. doi:10.1098/rspb.2004.2947
- Brothers L. 1990. The Social Brain: A Project for Integrating Primate Behavior and Neurophysiology in a New Domain. pp. 367–386. doi:10.7551/mitpress/3077.003.0029
- Brown C, Rech RR, Torres F. 2009. A Field Manual for Collection of Specimens to Enhance Diagnosis of Animal Diseases. Boca Raton, FL, USA: Boca Publications Group, Incorporated.
- Buckner RL, DiNicola LM. 2019. The brain's default network: updated anatomy, physiology and evolving insights. *Nat Rev Neurosci* **20**:593–608. doi:10.1038/s41583-019-0212-7
- Burkart JM, Allon O, Amici F, Fichtel C, Finkenwirth C, Heschl A, Huber J, Isler K, Kosonen ZK, Martins E, Meulman EJ, Richiger R, Rueth K, Spillmann B, Wiesendanger S, van Schaik CP. 2014. The evolutionary origin of human hyper-cooperation. *Nat Commun* **5**:4747. doi:10.1038/ncomms5747
- Burkhardt Jr Richard W. 1977. Lamarcks Theory of EvolutionThe Spirit of System: Lamarck and Evolutionary Biology. Harvard University Press. doi:10.4159/harvard.9780674731363
- Burkhardt Jr. RW. 1987. The Journal of Animal Behavior and the early history of animal behavior studies in America. *Journal of Comparative Psychology* **101**:223–230. doi:10.1037/0735-7036.101.3.223
- Burrows AM, Waller BM, Micheletta J. 2016. Mimetic Muscles in a Despotic Macaque (Macaca mulatta) Differ from Those in a Closely Related Tolerant Macaque (M. nigra). *The Anatomical Record* **299**:1317–1324. doi:10.1002/ar.23393
- Bydder GM, Young IR. 1985. MR imaging: clinical use of the inversion recovery sequence. *J Comput Assist Tomogr* **9**:659–675.
- Byrne RW, Bates LA. 2007. Sociality, evolution and cognition. *Curr Biol* **17**:R714-723. doi:10.1016/j.cub.2007.05.069

- Bzdok D, Langner R, Schilbach L, Engemann DA, Laird AR, Fox PT, Eickhoff SB. 2013. Segregation of the human medial prefrontal cortex in social cognition. *Front Hum Neurosci* **7**:232. doi:10.3389/fnhum.2013.00232
- Caetano I, Amorim L, Soares JM, Ferreira S, Coelho A, Reis J, Santos NC, Moreira PS, Marques P, Magalhães R, Esteves M, Picó-Pérez M, Sousa N. 2021. Amygdala size varies with stress perception. *Neurobiol Stress* **14**:100334. doi:10.1016/j.ynstr.2021.100334
- Calhoun VD, Adali T, Pearlson GD, Pekar JJ. 2001. A method for making group inferences from functional MRI data using independent component analysis. *Hum Brain Mapp* **14**:140–151. doi:10.1002/hbm.1048
- Carlo CN, Stefanacci L, Semendeferi K, Stevens CF. 2010. Comparative analyses of the neuron numbers and volumes of the amygdaloid complex in old and new world primates. *Journal of Comparative Neurology* **518**:1176–1198. doi:https://doi.org/10.1002/cne.22264
- Carmichael ST, Price JL. 1995. Sensory and premotor connections of the orbital and medial prefrontal cortex of macaque monkeys. *Journal of Comparative Neurology* **363**:642–664. doi:10.1002/cne.903630409
- Carr HY, Purcell EM. 1954. Effects of Diffusion on Free Precession in Nuclear Magnetic Resonance Experiments. *Phys Rev* **94**:630–638. doi:10.1103/PhysRev.94.630
- Chang SWC, Gariépy J-F, Platt ML. 2013. Neuronal reference frames for social decisions in primate frontal cortex. *Nat Neurosci* **16**:243–250. doi:10.1038/nn.3287
- Cheney DL, Seyfarth RM. 2008. Baboon Metaphysics: The Evolution of a Social Mind. Chicago, IL: University of Chicago Press.
- Cheney DL, Seyfarth RM. 1990a. The representation of social relations by monkeys. *Cognition*, Special Issue Animal Cognition **37**:167–196. doi:10.1016/0010-0277(90)90022-C
- Cheney DL, Seyfarth RM. 1990b. How monkeys see the world: Inside the mind of another species, How monkeys see the world: Inside the mind of another species. Chicago, IL, US: University of Chicago Press.
- Chi JG, Dooling EC, Gilles FH. 1977. Gyrar development of the human brain. *Ann Neurol* **1**:86–93. doi:10.1002/ana.410010109
- Clark PR, Waller BM, Burrows AM, Julle-Danière E, Agil M, Engelhardt A, Micheletta J. 2020. Morphological variants of silent bared-teeth displays have different social interaction outcomes in crested macaques (*Macaca nigra*). *American Journal of Physical Anthropology* **173**:411–422. doi:10.1002/ajpa.24129

- Clay AW, Blooms Smith MA, Marr MJ, Maple TL. 2009. Habituation and desensitization as methods for reducing fearful behavior in singly housed rhesus macaques. *Am J Primatol* **71**:30–39. doi:10.1002/ajp.20622
- Cobb M. 2002. Jan Swammerdam on social insects: a view from the seventeenth century. *Insectes soc* **49**:92–97. doi:10.1007/s00040-002-8285-z
- Cooper EB, Brent LJ, Snyder-Mackler N, Singh M, Sengupta A, Khatiwada S, Malaivijitnond S, Qi Hai Z, Higham JP. 2022. The rhesus macaque as a success story of the Anthropocene. *eLife* **11**:e78169. doi:10.7554/eLife.78169
- Coplan JD, Fathy HM, Jackowski AP, Tang CY, Perera TD, Mathew SJ, Martinez J, Abdallah CG, Dwork AJ, Pantol G, Carpenter D, Gorman JM, Nemeroff CB, Owens MJ, Kaffman A, Kaufman J. 2014. Early life stress and macaque amygdala hypertrophy: preliminary evidence for a role for the serotonin transporter gene. *Front Behav Neurosci* **8**. doi:https://doi.org/10.3389/fnbeh.2014.00342
- Cords M. 2012. The Behavior, Ecology, and Social Evolution of Cercopithecine Monkeys In: Mitani JC, Call J, Kappeler PM, Palombit RA, Silk JB, editors. *The Evolution of Primate Societies*. University of Chicago Press. pp. 91–112.
- Corsi P. 2001. Chapitre 8. Étienne Geoffroy Saint-Hilaire : de l'anatomie à la paléontologie évolutive Lamarck : Genèse et enjeux du transformisme (1770-1830), CNRS Histoire des sciences. Paris: CNRS Éditions. pp. 283–324. doi:10.4000/books.editions-cnrs.35693
- Corsi P. 1988. *The Age of Lamarck. Evolutionary Theories in France, 1790-1830*.
- Cox JC. 2004. How to identify trust and reciprocity. *Games and Economic Behavior* **46**:260–281. doi:10.1016/S0899-8256(03)00119-2
- Cox RW, Hyde JS. 1997. Software tools for analysis and visualization of fMRI data. *NMR Biomed* **10**:171–178. doi:10.1002/(sici)1099-1492(199706/08)10:4/5%3C171::aid-nbm453%3E3.0.co;2-l
- Crockford C, Wittig RM, Langergraber K, Ziegler TE, Zuberbühler K, Deschner T. 2013. Urinary oxytocin and social bonding in related and unrelated wild chimpanzees. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* **280**:20122765. doi:10.1098/rspb.2012.2765
- Curry DW, Berro LF, Belkoff AR, Sulima A, Rice KC, Howell LL. 2019. Sensitization to the prosocial effects of 3,4-methylenedioxymethamphetamine (MDMA). *Neuropharmacology*. doi:10.1016/j.neuropharm.2019.03.017
- Cuvier G (1769-1832) *A du texte*. 1817. *Le règne animal distribué d'après son organisation pour servir de base à l'histoire naturelle des animaux, et d'introduction à l'anatomie*

comparée : édition accompagnée de planches gravées... par une réunion de disciples de Cuvier.... Les oiseaux. Atlas / par Georges Cuvier.

- Dal Monte O, Chu CCJ, Fagan NA, Chang SWC. 2020. Specialized medial prefrontal-amygdala coordination in other-regarding decision preference. *Nat Neurosci* **23**:565–574. doi:10.1038/s41593-020-0593-y
- Dal Monte O, Costa VD, Noble PL, Murray EA, Averbeck BB. 2015. Amygdala lesions in rhesus macaques decrease attention to threat. *Nat Commun* **6**:10161. doi:10.1038/ncomms10161
- Dal Pesco F, Fischer J. 2020. On the evolution of baboon greeting rituals. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* **375**:20190420. doi:10.1098/rstb.2019.0420
- Damadian R. 1971. Tumor detection by nuclear magnetic resonance. *Science* **171**:1151–1153. doi:10.1126/science.171.3976.1151
- Damasio A. 1994. *Descartes' Error: Emotion, Reason, and the Human Brain*. New York: G.P. Putnam's Sons.
- D'Arceuil H, de Crespigny A. 2007. The effects of brain tissue decomposition on diffusion tensor imaging and tractography. *NeuroImage* **36**:64–68. doi:10.1016/j.neuroimage.2007.02.039
- Darwin C. 1871. *The descent of man, and Selection in relation to sex*, Vol 1., *The descent of man, and Selection in relation to sex*, Vol 1. London, England: John Murray. doi:10.1037/12293-000
- Darwin C. 1859. *L'origine des espèces au moyen de la sélection naturelle, ou, La lutte pour l'existence dans la nature*. C. Reinwald.
- Darwin C, Wallace A. 1858. On the Tendency of Species to form Varieties; and on the Perpetuation of Varieties and Species by Natural Means of Selection. *Zool J Linn Soc* **3**:45–62. doi:10.1111/j.1096-3642.1858.tb02500.x
- Datta S. 1988. The acquisition of dominance among free-ranging rhesus monkey siblings. *Animal Behaviour* **36**:754–772. doi:10.1016/S0003-3472(88)80159-3
- Dauguet J. 2010. Three-dimensional histological imaging of primate brain and correlation with in vivo medical device images. *Revue de primatologie*. doi:10.4000/primatologie.546
- Dauguet JC. 2005. *L'imagerie post mortem tridimensionnelle cerebrale : constitution et apport pour l'analyse conjointe de donnees histologiques anatomo-fonctionnelles et la mise en correspondance avec l'imagerie in vivo*. (phdthesis). Ecole Centrale Paris.

- Davenport AT, Grant KA, Szeliga KT, Friedman DP, Daunais JB. 2014. Standardized Method for the Harvest of Nonhuman Primate Tissue Optimized for Multiple Modes of Analyses. *Cell Tissue Bank* **15**:99–110. doi:10.1007/s10561-013-9380-2
- Davidson RJ, McEwen BS. 2012. Social influences on neuroplasticity: Stress and interventions to promote well-being. *Nat Neurosci* **15**:689–695. doi:10.1038/nn.3093
- Dawe RJ, Bennett DA, Schneider JA, Vasireddi SK, Arfanakis K. 2009. Postmortem MRI of human brain hemispheres: T2 relaxation times during formaldehyde fixation. *Magnetic Resonance in Medicine* **61**:810–818. doi:10.1002/mrm.21909
- De Marco A, Sanna A, Cozzolino R, Thierry B. 2014. The function of greetings in male Tonkean macaques. *American Journal of Primatology* **76**:989–998. doi:10.1002/ajp.22288
- de Prado Bert P, Mercader EMH, Pujol J, Sunyer J, Mortamais M. 2018. The Effects of Air Pollution on the Brain: a Review of Studies Interfacing Environmental Epidemiology and Neuroimaging. *Curr Envir Health Rpt* **5**:351–364. doi:10.1007/s40572-018-0209-9
- de Vries H, Stevens JMG, Vervaecke H. 2006. Measuring and testing the steepness of dominance hierarchies. *Animal Behaviour* **71**:585–592. doi:10.1016/j.anbehav.2005.05.015
- de Waal FB. 1986. The integration of dominance and social bonding in primates. *Q Rev Biol* **61**:459–479. doi:10.1086/415144
- De Waal FB, Johanowicz DL. 1993. Modification of Reconciliation Behavior Through Social Experience: An Experiment with Two Macaque Species. *Child Development* **64**:897–908. doi:10.2307/1131225
- De Waal FB, Luttrell LM. 1985. The formal hierarchy of rhesus macaques: An investigation of the bared-teeth display. *American Journal of Primatology* **9**:73–85. doi:10.1002/ajp.1350090202
- De Waal FBM, Aureli F. 1997. Conflict resolution and distress alleviation in monkeys and apes. *The Integrative Neurobiology of Affiliation*, Annals of the New York Academy of Sciences. New York, NY, US: New York Academy of Sciences. pp. 317–328.
- De Waal FBM, Luttrell LM. 1989. Toward a comparative socioecology of the genus *Macaca*: Different dominance styles in rhesus and stump-tail monkeys. *Am J Primatol* **19**:83–109. doi:10.1002/ajp.1350190203
- de Waal FBM, Preston SD. 2017. Mammalian empathy: behavioural manifestations and neural basis. *Nat Rev Neurosci* **18**:498–509. doi:10.1038/nrn.2017.72

- de Waal FBM, van Roosmalen A. 1979. Reconciliation and consolation among chimpanzees. *Behav Ecol Sociobiol* **5**:55–66. doi:10.1007/BF00302695
- DeLong MR. 1990. Primate models of movement disorders of basal ganglia origin. *Trends Neurosci* **13**:281–285. doi:10.1016/0166-2236(90)90110-v
- Demaria, Thierry. 2001. A comparative study of reconciliation in Rhesus and Tonkean macaques. *Behaviour* **138**:397–410. doi:10.1163/15685390152032514
- Denic A, Macura SI, Mishra P, Gamez JD, Rodriguez M, Pirko I. 2011. MRI in Rodent Models of Brain Disorders. *Neurotherapeutics* **8**:3–18. doi:10.1007/s13311-010-0002-4
- Descartes R. 1902. Discours de la méthodeŒuvres de Descartes. Paris: Léopold Cerf. pp. 1–78.
- DeTroy SE, Haun DBM, van Leeuwen EJC. 2021. What isn't social tolerance? The past, present, and possible future of an overused term in the field of primatology. *Evolutionary anthropology*. doi:10.1002/evan.21923
- di Pellegrino G, Fadiga L, Fogassi L, Gallese V, Rizzolatti G. 1992. Understanding motor events: a neurophysiological study. *Exp Brain Res* **91**:176–180. doi:10.1007/BF00230027
- Dobson SD. 2012. Coevolution of Facial Expression and Social Tolerance in Macaques. *American Journal of Primatology* **74**:229–235. doi:10.1002/ajp.21991
- Domínguez-Borràs J, Vuilleumier P. 2022. Amygdala function in emotion, cognition, and behavior. *Handb Clin Neurol* **187**:359–380. doi:10.1016/B978-0-12-823493-8.00015-8
- Donald I, Macvicar J, Brown TG. 1958. Investigation of abdominal masses by pulsed ultrasound. *The Lancet* **271**:1188–1195. doi:10.1016/S0140-6736(58)91905-6
- Drickamer LC. 2009. Animal Behavior: The Seventeenth to the Twentieth CenturiesEncyclopedia of Animal Behavior.
- Duboscq J, Agil M, Engelhardt A, Thierry B. 2014. The function of postconflict interactions: new prospects from the study of a tolerant species of primate. *Animal Behaviour* **87**:107–120. doi:10.1016/j.anbehav.2013.10.018
- Duboscq J, Micheletta J, Agil M, Hodges K, Thierry B, Engelhardt A. 2013. Social Tolerance in Wild Female Crested Macaques (*Macaca nigra*) in Tangkoko-Batuangus Nature Reserve, Sulawesi, Indonesia. *Am J Primatol* **75**:361–375. doi:10.1002/ajp.22114
- Dubuc C, Hughes KD, Cascio J, Santos LR. 2012. Social tolerance in a despotic primate: co-feeding between consortship partners in rhesus macaques. *Am J Phys Anthropol* **148**:73–80. doi:10.1002/ajpa.22043

- Duerler P, Vollenweider FX, Preller KH. 2022. A neurobiological perspective on social influence: Serotonin and social adaptation. *J Neurochem* **162**:60–79. doi:10.1111/jnc.15607
- Dunbar RIM. 2009. The social brain hypothesis and its implications for social evolution. *Ann Hum Biol* **36**:562–572. doi:10.1080/03014460902960289
- Dunbar RIM. 1998. The social brain hypothesis. *Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews* **6**:178–190. doi:10.1002/(SICI)1520-6505(1998)6:5%3C178::AID-EVAN5%3E3.0.CO;2-8
- Dunbar RIM, Shultz S. 2025. Self-control has a social role in primates, but not in other mammals or birds. *Sci Rep* **15**:17566. doi:10.1038/s41598-025-99523-6
- Dyrby TB, Baaré WFC, Alexander DC, Jelsing J, Garde E, Søgaaard LV. 2011. An ex vivo imaging pipeline for producing high-quality and high-resolution diffusion-weighted imaging datasets. *Human Brain Mapping* **32**:544–563. doi:10.1002/hbm.21043
- Eacott MJ, Gaffan D, Murray EA. 1994. Preserved recognition memory for small sets, and impaired stimulus identification for large sets, following rhinal cortex ablations in monkeys. *Eur J Neurosci* **6**:1466–1478. doi:10.1111/j.1460-9568.1994.tb01008.x
- Egerton FN. 2008. A History of the Ecological Sciences, Part 30: Invertebrate Zoology and Parasitology During the 1700s. *The Bulletin of the Ecological Society of America* **89**:407–433. doi:10.1890/0012-9623(2008)89%5B407:AHOTES%5D2.0.CO;2
- Emery NJ. 2000. The eyes have it: the neuroethology, function and evolution of social gaze. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews* **24**:581–604. doi:10.1016/S0149-7634(00)00025-7
- Engelmann JM, Herrmann E, Tomasello M. 2015. Chimpanzees trust conspecifics to engage in low-cost reciprocity. *Proc Biol Sci* **282**:20142803. doi:10.1098/rspb.2014.2803
- Fairbanks LA. 1990. Reciprocal benefits of allomothering for female vervet monkeys. *Animal Behaviour* **40**:553–562. doi:10.1016/S0003-3472(05)80536-6
- Fedorov A, Beichel R, Kalpathy-Cramer J, Finet J, Fillion-Robin J-C, Pujol S, Bauer C, Jennings D, Fennessy F, Sonka M, Buatti J, Aylward S, Miller JV, Pieper S, Kikinis R. 2012. 3D Slicer as an Image Computing Platform for the Quantitative Imaging Network. *Magn Reson Imaging* **30**:1323–1341. doi:10.1016/j.mri.2012.05.001
- Fehr E. 2009. On the Economics and Biology of Trust. *Journal of the European Economic Association* **7**:235–266. doi:10.1162/JEEA.2009.7.2-3.235
- Felleman DJ, Van Essen DC. 1991. Distributed hierarchical processing in the primate cerebral cortex. *Cereb Cortex* **1**:1–47. doi:10.1093/cercor/1.1.1-a

- Feng L, Jeon T, Yu Q, Ouyang M, Peng Q, Mishra V, Pletikos M, Sestan N, Miller MI, Mori S, Hsiao S, Liu S, Huang H. 2017. Population-averaged macaque brain atlas with high-resolution ex vivo DTI integrated into in vivo space. *Brain Struct Funct* **222**:4131–4147. doi:10.1007/s00429-017-1463-6
- Ferrucci L, Nougaret S, Ceccarelli F, Sacchetti S, Fascianelli V, Benozzo D, Genovesio A. 2022. Social monitoring of actions in the macaque frontopolar cortex. *Progress in Neurobiology* **218**:102339. doi:10.1016/j.pneurobio.2022.102339
- Fjell AM, Walhovd KB. 2010. Structural brain changes in aging: courses, causes and cognitive consequences. *Rev Neurosci* **21**:187–221. doi:10.1515/revneuro.2010.21.3.187
- Flack JC, de Waal F. 2007. Context modulates signal meaning in primate communication. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **104**:1581–1586. doi:10.1073/pnas.0603565104
- Flack JC, Girvan M, de Waal FBM, Krakauer DC. 2006. Policing stabilizes construction of social niches in primates. *Nature* **439**:426–429. doi:10.1038/nature04326
- Fornito A, Wood SJ, Whittle S, Fuller J, Adamson C, Saling MM, Velakoulis D, Pantelis C, Yücel M. 2007. Variability of the paracingulate sulcus and morphometry of the medial frontal cortex: Associations with cortical thickness, surface area, volume, and sulcal depth. *Hum Brain Mapp* **29**:222–236. doi:10.1002/hbm.20381
- Fossey D. 1974. Observations on the home range of one group of mountain gorillas (*Gorilla gorilla beringei*). *Animal Behaviour* **22**:568–581. doi:10.1016/S0003-3472(74)80002-3
- Fossey D. 1972. Vocalizations of the mountain Gorilla (*Gorilla gorilla beringei*). *Animal Behaviour* **20**:36–53. doi:10.1016/S0003-3472(72)80171-4
- Fox MD, Raichle ME. 2007. Spontaneous fluctuations in brain activity observed with functional magnetic resonance imaging. *Nat Rev Neurosci* **8**:700–711. doi:10.1038/nrn2201
- Fragaszy DM, Visalberghi E, Fedigan LM. 2004. The Complete Capuchin: The Biology of the Genus Cebus. Cambridge University Press.
- Franklin KBJ, Paxinos G. 2019. Paxinos and Franklin's the Mouse Brain in Stereotaxic Coordinates, Compact: The Coronal Plates and Diagrams, 5th edition. ed. London San Diego Cambridge; MA Kidlington, Oxford: Academic Press.
- Franklin MS, Kraemer GW, Shelton SE, Baker E, Kalin NH, Uno H. 2000. Gender differences in brain volume and size of corpus callosum and amygdala of rhesus monkey measured from MRI images. *Brain Res* **852**:263–267. doi:10.1016/S0006-8993(99)02093-4
- Fraser ON, Bugnyar T. 2010a. Do Ravens Show Consolation? Responses to Distressed Others. *PLOS ONE* **5**:e10605. doi:10.1371/journal.pone.0010605

- Fraser ON, Bugnyar T. 2010b. The quality of social relationships in ravens. *Animal Behaviour* **79**:927–933. doi:10.1016/j.anbehav.2010.01.008
- Fraser ON, Schino G, Aureli F. 2008. Components of Relationship Quality in Chimpanzees. *Ethology* **114**:834–843. doi:10.1111/j.1439-0310.2008.01527.x
- Freeberg TM, Dunbar RIM, Ord TJ. 2012. Social complexity as a proximate and ultimate factor in communicative complexity. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci* **367**:1785–1801. doi:10.1098/rstb.2011.0213
- Freiwald WA, Tsao DY, Livingstone MS. 2009. A face feature space in the macaque temporal lobe. *Nature Neuroscience* **12**:1187–1196. doi:10.1038/nn.2363
- Friard O, Gamba M. 2016. BORIS: a free, versatile open-source event-logging software for video/audio coding and live observations. *Methods Ecol Evol* **7**:1325–1330. doi:10.1111/2041-210X.12584
- Friedrich P, Forkel SJ, Amiez C, Balsters JH, Coulon O, Fan L, Goulas A, Hadj-Bouziane F, Hecht EE, Heuer K, Jiang T, Latzman RD, Liu X, Loh KK, Patil KR, Lopez-Persem A, Procyk E, Sallet J, Toro R, Vickery S, Weis S, Wilson CRE, Xu T, Zerbi V, Eickoff SB, Margulies DS, Mars RB, Thiebaut de Schotten M. 2021. Imaging evolution of the primate brain: the next frontier? *NeuroImage* **228**:117685. doi:10.1016/j.neuroimage.2020.117685
- Friston KJ, Harrison L, Penny W. 2003. Dynamic causal modelling. *Neuroimage* **19**:1273–1302. doi:10.1016/s1053-8119(03)00202-7
- Frith CD, Frith U. 2012. Mechanisms of Social Cognition. *Annual Review of Psychology* **63**:287–313. doi:10.1146/annurev-psych-120710-100449
- Fruteau C, Voelkl B, Van Damme E, Noë R. 2009. Supply and demand determine the market value of food providers in wild vervet monkeys. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **106**:12007–12012.
- Funahashi S, Bruce CJ, Goldman-Rakic PS. 1989. Mnemonic coding of visual space in the monkey's dorsolateral prefrontal cortex. *Journal of Neurophysiology* **61**:331–349. doi:10.1152/jn.1989.61.2.331
- Gabay AS, Kempton MJ, Gilleen J, Mehta MA. 2019. MDMA Increases Cooperation and Recruitment of Social Brain Areas When Playing Trustworthy Players in an Iterated Prisoner's Dilemma. *J Neurosci* **39**:307–320. doi:10.1523/JNEUROSCI.1276-18.2018
- Gaffan D, Parker A. 2000. Mediodorsal thalamic function in scene memory in rhesus monkeys. *Brain* **123**:816–827. doi:10.1093/brain/123.4.816
- Galdikas BMF. 1985a. Orangutan sociality at Tanjung Puting. *Am J Primatol* **9**:101–119. doi:10.1002/ajp.1350090204

- Galdikas BMF. 1985b. Subadult male orangutan sociality and reproductive behavior at Tanjung Puting. *American Journal of Primatology* **8**:87–99. doi:10.1002/ajp.1350080202
- Galdikas BMF. 1983. The orangutan long call and snag crashing at Tanjung Puting Reserve. *Primates* **24**:371–384. doi:10.1007/BF02381982
- Gallese V, Fadiga L, Fogassi L, Rizzolatti G. 1996. Action recognition in the premotor cortex. *Brain* **119** (Pt 2):593–609. doi:10.1093/brain/119.2.593
- Gambetta D. 2000. Can We Trust Trust? Diego Gambetta.
- Gee DG, Gabard-Durnam LJ, Flannery J, Goff B, Humphreys KL, Telzer EH, Hare TA, Bookheimer SY, Tottenham N. 2013. Early developmental emergence of human amygdala-prefrontal connectivity after maternal deprivation. *Proc Natl Acad Sci U S A* **110**:15638–15643. doi:10.1073/pnas.1307893110
- Geyer S, Weiss M, Reimann K, Lohmann G, Turner R. 2011. Microstructural Parcellation of the Human Cerebral Cortex – From Brodmann’s Post-Mortem Map to in vivo Mapping with High-Field Magnetic Resonance Imaging. *Front Hum Neurosci* **5**:19. doi:10.3389/fnhum.2011.00019
- Ghosh A, Thakur M, Singh SK, Dutta R, Sharma LK, Chandra K, Banerjee D. 2022. The Sela macaque (*Macaca selai*) is a distinct phylogenetic species that evolved from the Arunachal macaque following allopatric speciation. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **174**:107513. doi:10.1016/j.ympev.2022.107513
- Goffinet AM. 2017. The evolution of cortical development: the synapsid-diapsid divergence. *Development* **144**:4061–4077. doi:10.1242/dev.153908
- Goldman-Rakic PS. 1995. Cellular basis of working memory. *Neuron* **14**:477–485. doi:10.1016/0896-6273(95)90304-6
- Goodall J. 1986. The Chimpanzees of Gombe: Patterns of Behavior. Cambridge, Massachusetts London, England: Harvard University Press.
- Goodall J. 1964. Tool-Using and Aimed Throwing in a Community of Free-Living Chimpanzees. *Nature* **201**:1264–1266. doi:10.1038/2011264a0
- Gordon I, Zagoory-Sharon O, Leckman JF, Feldman R. 2010. Oxytocin and the Development of Parenting in Humans. *Biol Psychiatry* **68**:377–382. doi:10.1016/j.biopsych.2010.02.005
- Gottlieb DH, Coleman K, McCowan B. 2013. The Effects of Predictability in Daily Husbandry Routines on Captive Rhesus Macaques (*Macaca mulatta*). *Appl Anim Behav Sci* **143**:117–127. doi:10.1016/j.applanim.2012.10.010

- Gouzoules S, Gouzoules H, Marler P. 1984. Rhesus monkey (*Macaca mulatta*) screams: Representational signalling in the recruitment of agonistic aid. *Animal Behaviour* **32**:182–193. doi:10.1016/S0003-3472(84)80336-X
- Grandjean J, Schroeter A, Batata I, Rudin M. 2014. Optimization of anesthesia protocol for resting-state fMRI in mice based on differential effects of anesthetics on functional connectivity patterns. *Neuroimage* **102 Pt 2**:838–847. doi:10.1016/j.neuroimage.2014.08.043
- Granovetter M. 1985. Economic Action and Social Structure: The Problem of Embeddedness. *American Journal of Sociology* **91**:481–510.
- Greenberg G. 2012. Comparative Psychology and Ethology In: Seel NM, editor. Encyclopedia of the Sciences of Learning. Boston, MA: Springer US. pp. 658–661. doi:10.1007/978-1-4419-1428-6_301
- Grèzes J, Valabrègue R, Gholipour B, Chevallier C. 2014. A direct amygdala-motor pathway for emotional displays to influence action: A diffusion tensor imaging study. *Hum Brain Mapp* **35**:5974–5983. doi:10.1002/hbm.22598
- Gross CG, Rocha-Miranda CE, Bender DB. 1972. Visual properties of neurons in inferotemporal cortex of the Macaque. *J Neurophysiol* **35**:96–111. doi:10.1152/jn.1972.35.1.96
- Groves C. 2016. Primates (Taxonomy) The International Encyclopedia of Primatology. John Wiley & Sons, Ltd. pp. 1–9. doi:10.1002/9781119179313.wbprim0045
- Gullstrand J, Claidière N, Fagot J. 2021. Computerized assessment of dominance hierarchy in baboons (*Papio papio*). *Behav Res* **53**:1923–1934. doi:10.3758/s13428-021-01539-z
- Gumert MD, Ho M-HR. 2008. The trade balance of grooming and its coordination of reciprocation and tolerance in Indonesian long-tailed macaques (*Macaca fascicularis*). *Primates* **49**:176–185. doi:10.1007/s10329-008-0089-y
- Haase A, Landwehr G, Umbach E. 1997. Röntgen Centennial: X-rays in Natural and Life Sciences. World Scientific.
- Hahn EL. 1950. Spin Echoes. *Phys Rev* **80**:580–594. doi:10.1103/PhysRev.80.580
- Haidt J. 2007. The new synthesis in moral psychology. *Science* **316**:998–1002. doi:10.1126/science.1137651
- Haley GE, McGuire A, Berteau-Pavy D, Weiss A, Patel R, Messaoudi I, Urbanski HF, Raber J. 2012. Measures of anxiety, amygdala volumes, and hippocampal scopolamine phMRI response in elderly female rhesus macaques. *Neuropharmacology* **62**:385–390. doi:10.1016/j.neuropharm.2011.08.014

- Hamilton WD. 1964. The genetical evolution of social behaviour. I. *Journal of Theoretical Biology* **7**:1–16. doi:10.1016/0022-5193(64)90038-4
- Hammerstein P, Noë R. 2016. Biological trade and markets. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* **371**:20150101. doi:10.1098/rstb.2015.0101
- Han M, Jiang G, Luo H, Shao Y. 2021. Neurobiological Bases of Social Networks. *Front Psychol* **12**. doi:10.3389/fpsyg.2021.626337
- Hancock PA, Billings DR, Schaefer KE, Chen JYC, de Visser EJ, Parasuraman R. 2011. A meta-analysis of factors affecting trust in human-robot interaction. *Hum Factors* **53**:517–527. doi:10.1177/0018720811417254
- Hancock PA, Kessler TT, Kaplan AD, Stowers K, Brill JC, Billings DR, Schaefer KE, Szalma JL. 2023. How and why humans trust: A meta-analysis and elaborated model. *Front Psychol* **14**:1081086. doi:10.3389/fpsyg.2023.1081086
- Haraway DJ. 2010. Apes in Eden, Apes in Space: Mothering as a Scientist for National Geographic. *Primate Visions: Gender, Race, and Nature in the World of Modern Science*. New York, NY: Routledge.
- Hardin R. 1999. Do we want trust in government? In: Warren ME, editor. *Democracy and Trust*. Cambridge: Cambridge University Press. pp. 22–41. doi:10.1017/CBO9780511659959.002
- Harding EJ, Paul ES, Mendl M. 2004. Cognitive bias and affective state. *Nature* **427**:312–312. doi:10.1038/427312a
- Hare B, Call J, Tomasello M. 2001. Do chimpanzees know what conspecifics know? *Animal Behaviour* **61**:139–151. doi:10.1006/anbe.2000.1518
- Harlow HF, Rowland GL, Griffin GA. 1964. The effect of total social deprivation on the development of monkey behavior. *Psychiatr Res Rep Am Psychiatr Assoc* **19**:116–135.
- Harrod EG, Coe CL, Niedenthal PM. 2020. Social Structure Predicts Eye Contact Tolerance in Nonhuman Primates: Evidence from a Crowd-Sourcing Approach. *Sci Rep* **10**:6971. doi:10.1038/s41598-020-63884-x
- Hartig R, Glen D, Jung B, Logothetis NK, Paxinos G, Garza-Villarreal EA, Messinger A, Evrard HC. 2021. The Subcortical Atlas of the Rhesus Macaque (SARM) for neuroimaging. *NeuroImage* **235**:117996. doi:10.1016/j.neuroimage.2021.117996
- Harvey W. 1628. *Exercitatio anatomica de motu cordis et sanguinis in animalibus*. Francofurti: Sumptibus F. Fitzeri.
- Heilbron JL. 2012. Galileo. Oxford, New York: Oxford University Press.

- Heldstab SA, Isler K, Graber SM, Schuppli C, Schaik CP van. 2022a. The economics of brain size evolution in vertebrates. *Current Biology* **32**:R697–R708. doi:10.1016/j.cub.2022.04.096
- Heldstab SA, Isler K, Graber SM, Schuppli C, van Schaik CP. 2022b. The economics of brain size evolution in vertebrates. *Curr Biol* **32**:R697–R708. doi:10.1016/j.cub.2022.04.096
- Herculano-Houzel S. 2009. The human brain in numbers: a linearly scaled-up primate brain. *Front Hum Neurosci* **3**. doi:10.3389/neuro.09.031.2009
- Herold C, Schlömer P, Mafoppa-Fomat I, Mehlhorn J, Amunts K, Axer M. 2019. The hippocampus of birds in a view of evolutionary connectomics. *Cortex, The Evolution of the Mind and the Brain* **118**:165–187. doi:10.1016/j.cortex.2018.09.025
- Heuer K, Traut N, Aristide L, Alavi SF, Herbin M, Mars RB, Mylapalli R, Najafipashaki S, Sakai T, Santin M, Borrell V, Toro R. 2025. Principles of neocortical organisation and behaviour in primates. doi:10.1101/2025.07.17.665410
- Higley JD, King J, Hasert MF, Champoux M, Suomi SJ, Linnoila M. 1996a. Stability of Interindividual Differences in Serotonin Function and Its Relationship to Severe Aggression and Competent Social Behavior in Rhesus Macaque Females. *Neuropsychopharmacol* **14**:67–76. doi:10.1016/S0893-133X(96)80060-1
- Higley JD, Mehlman PT, Poland RE, Taub DM, Vickers J, Suomi SJ, Linnoila M. 1996b. CSF testosterone and 5-HIAA correlate with different types of aggressive behaviors. *Biol Psychiatry* **40**:1067–1082. doi:10.1016/S0006-3223(95)00675-3
- Hill DA, Okayasu N. 1995. Absence of “Youngest Ascendancy” in the Dominance Relations of Sisters in Wild Japanese Macaques (*Macaca Fuscata Yakui*). doi:10.1163/156853995X00612
- Hohmann G, Fruth B. 2000. Use and function of genital contacts among female bonobos. *Animal Behaviour* **60**:107–120. doi:10.1006/anbe.2000.1451
- Hölzel BK, Carmody J, Evans KC, Hoge EA, Dusek JA, Morgan L, Pitman RK, Lazar SW. 2010. Stress reduction correlates with structural changes in the amygdala. *Social Cognitive and Affective Neuroscience* **5**:11–17. doi:10.1093/scan/nsp034
- Homberg JR, Adan RAH, Alenina N, Asiminas A, Bader M, Beckers T, Begg DP, Blokland A, Burger ME, van Dijk G, Eisel ULM, Elgersma Y, Englitz B, Fernandez-Ruiz A, Fitzsimons CP, van Dam A-M, Gass P, Grandjean J, Havekes R, Henckens MJAG, Herden C, Hut RA, Jarrett W, Jeffrey K, Jezova D, Kalsbeek A, Kamermans M, Kas MJ, Kasri NN, Kiliaan AJ, Kolk SM, Korosi A, Korte SM, Kozicz T, Kushner SA, Leech K, Lesch K-P, Lesscher H, Lucassen PJ, Luthi A, Ma L, Mallien AS, Meerlo P, Mejias JF, Meye FJ, Mitchell AS, Mul JD, Olcese U, González AO, Olivier JDA, Pasqualetti M, Pennartz CMA, Popik P, Prickaerts J, de la Prida LM, Ribeiro S,

- Roozendaal B, Rossato JI, Salari A-A, Schoemaker RG, Smit AB, Vanderschuren LJMJ, Takeuchi T, van der Veen R, Smidt MP, Vyazovskiy VV, Wiesmann M, Wierenga CJ, Williams B, Willuhn I, Wöhr M, Wolvekamp M, van der Zee EA, Genzel L. 2021. The continued need for animals to advance brain research. *Neuron* **109**:2374–2379. doi:10.1016/j.neuron.2021.07.015
- Hounsfield GN. 1973. Computerized transverse axial scanning (tomography). 1. Description of system. *Br J Radiol* **46**:1016–1022. doi:10.1259/0007-1285-46-552-1016
- Howard AFD, Huszar IN, Smart A, Cottaar M, Daubney G, Hanayik T, Khrapitchev AA, Mars RB, Mollink J, Scott C, Sibson NR, Sallet J, Jbabdi S, Miller KL. 2023. An open resource combining multi-contrast MRI and microscopy in the macaque brain. *Nat Commun* **14**:4320. doi:10.1038/s41467-023-39916-1
- Howell BR, Grand AP, McCormack KM, Shi Y, LaPrarie J, Maestripieri D, Styner MA, Sanchez MM. 2014. Early Adverse Experience Increases Emotional Reactivity in Juvenile Rhesus Macaques: Relation to Amygdala Volume. *Dev Psychobiol* **56**:1735–1746. doi:10.1002/dev.21237
- Hubel DH, Wiesel TN. 1968. Receptive fields and functional architecture of monkey striate cortex. *J Physiol* **195**:215–243. doi:10.1113/jphysiol.1968.sp008455
- Huber D, Veinante P, Stoop R. 2005. Vasopressin and Oxytocin Excite Distinct Neuronal Populations in the Central Amygdala. *Science* **308**:245–248. doi:10.1126/science.1105636
- Hutchison RM, Leung LS, Mirsattari SM, Gati JS, Menon RS, Everling S. 2011. Resting-state networks in the macaque at 7 T. *NeuroImage* **56**:1546–1555. doi:10.1016/j.neuroimage.2011.02.063
- Iglesias JE, Crampsie S, Strand C, Tachrount M, Thomas DL, Holton JL. 2018. Effect of Fluorinert on the Histological Properties of Formalin-Fixed Human Brain Tissue. *J Neuropathol Exp Neurol* **77**:1085–1090. doi:10.1093/jnen/nly098
- Isa T, Yamane I, Hamai M, Inagaki H. 2009. Japanese macaques as laboratory animals. *Exp Anim* **58**:451–457. doi:10.1538/expanim.58.451
- Janak PH, Tye KM. 2015. From circuits to behaviour in the amygdala. *Nature* **517**:284–292. doi:10.1038/nature14188
- Jezzard P, Matthews PM, Smith SM, Jezzard P, Matthews PM, Smith SM, editors. 2003. Functional Magnetic Resonance Imaging: An Introduction to Methods. Oxford, New York: Oxford University Press.

- Joly M, Micheletta J, De Marco A, Langermans JA, Sterck EHM, Waller BM. 2017. Comparing physical and social cognitive skills in macaque species with different degrees of social tolerance. *Proc Royal Soc B* **284**:20162738. doi:10.1098/rspb.2016.2738
- Jones DN, Erwin JM, Sherwood CC, Hof PR, Raghanti MA. 2021a. A comparison of cell density and serotonergic innervation of the amygdala among four macaque species. *J Comp Neurol* **529**:1659–1668. doi:10.1002/cne.25048
- Jones DN, Erwin JM, Sherwood CC, Hof PR, Raghanti MA. 2021b. A comparison of cell density and serotonergic innervation of the amygdala among four macaque species. *J Comp Neurol* **529**:1659–1668. doi:10.1002/cne.25048
- Jung B, Taylor PA, Seidlitz J, Sponheim C, Perkins P, Ungerleider LG, Glen D, Messinger A. 2021. A comprehensive macaque fMRI pipeline and hierarchical atlas. *NeuroImage* **235**:117997. doi:10.1016/j.neuroimage.2021.117997
- Kaigaishi Y, Yamamoto S. 2024. Higher eigenvector centrality in grooming network is linked to better inhibitory control task performance but not other cognitive tasks in free-ranging Japanese macaques. *Sci Rep* **14**:26804. doi:10.1038/s41598-024-77912-7
- Kamman RL, Go KG, Stomp GP, Hulstaert CE, Berendsen HJC. 1985. Changes of relaxation times T1 and T2 in rat tissues after biopsy and fixation. *Magnetic Resonance Imaging* **3**:245–250. doi:10.1016/0730-725X(85)90353-4
- Kanai R, Bahrami B, Roylance R, Rees G. 2012. Online social network size is reflected in human brain structure. *Proc Royal Soc B* **279**:1327–1334. doi:10.1098/rspb.2011.1959
- Kandel ER, Schwartz JH, Jessell TM, Siegelbaum SA, Hudspeth AJ, editors. 2013. Principles of Neural Science, Fifth Edition. New York: McGraw-Hill Education / Medical.
- Kandori M. 1992. Social Norms and Community Enforcement. *The Review of Economic Studies* **59**:63–80. doi:10.2307/2297925
- Keren NI, Taheri S, Vazey EM, Morgan PS, Granholm A-CE, Aston-Jones GS, Eckert MA. 2015. Histologic validation of locus coeruleus MRI contrast in post-mortem tissue. *NeuroImage* **113**:235–245. doi:10.1016/j.neuroimage.2015.03.020
- Keuken MC, Isaacs BR, Trampel R, van der Zwaag W, Forstmann BU. 2018. Visualizing the Human Subcortex Using Ultra-high Field Magnetic Resonance Imaging. *Brain Topogr* **31**:513–545. doi:10.1007/s10548-018-0638-7
- Kiernan JA. 2000. Formaldehyde, Formalin, Paraformaldehyde And Glutaraldehyde: What They Are And What They Do. *Microscopy Today* **8**:8–13. doi:10.1017/S1551929500057060
- Kim EJ, Pellman B, Kim JJ. 2015. Stress effects on the hippocampus: a critical review. *Learn Mem* **22**:411–416. doi:10.1101/lm.037291.114

- King JM, Roth-Johnson L, Dodd DC, Newsom ME. 2013. *The Necropsy Book: A Guide for Veterinary Students, Residents, Clinicians, Pathologists and Biological Researchers*, 7th ed. Cornell University, Ithaca, New York, 14850: College of Veterinary Medicine.
- Kling A, Steklis HD, Deutsch S. 1979. Radiotelemetered activity from the amygdala during social interactions in the monkey. *Experimental Neurology* **66**:88–96. doi:10.1016/0014-4886(79)90065-7
- Kochunov P, Mangin J-F, Coyle T, Lancaster J, Thompson P, Rivière D, Cointepas Y, Régis J, Schlosser A, Royall DR, Zilles K, Mazziotta J, Toga A, Fox PT. 2005. Age-related morphology trends of cortical sulci. *Hum Brain Mapp* **26**:210–220. doi:10.1002/hbm.20198
- Koechlin E. 2011. Frontal pole function: what is specifically human? *Trends in Cognitive Sciences* **15**:241. doi:10.1016/j.tics.2011.04.005
- Koechlin E, Ody C, Kouneiher F. 2003. The Architecture of Cognitive Control in the Human Prefrontal Cortex. *Science* **302**:1181–1185. doi:10.1126/science.1088545
- Koerner L. 1999. CHAPTER 1 “A Geography of Nature”: Natural Philosophy Linnaeus: Nature and Nation. Harvard University Press. pp. 14–32. doi:10.2307/j.ctv244ss6m
- Kolb B, Whishaw IQ, Teskey GC. 2025. Cerveau et comportement. De Boeck Supérieur.
- Kosfeld M, Heinrichs M, Zak PJ, Fischbacher U, Fehr E. 2005. Oxytocin increases trust in humans. *Nature* **435**:673–676. doi:10.1038/nature03701
- Kreps DM. 1990. *A Course in Microeconomic Theory*. Princeton University Press. doi:10.2307/j.ctv12fw7z7
- Krupenye C, Call J. 2019. Theory of mind in animals: Current and future directions. *WIREs Cognitive Science* **10**:e1503. doi:10.1002/wcs.1503
- Kruschke JK. 2018. Rejecting or Accepting Parameter Values in Bayesian Estimation. *Advances in Methods and Practices in Psychological Science* **1**:270–280. doi:10.1177/2515245918771304
- Kruschke JK. 2015. *Doing Bayesian Data Analysis - A Tutorial with R, JAGS, and Stan*, 2nd ed. Boston: Academic Press.
- Kumar S, Stecher G, Suleski M, Hedges SB. 2017. TimeTree: A Resource for Timelines, Timetrees, and Divergence Times. *Mol Biol Evol* **34**:1812–1819. doi:10.1093/molbev/msx116
- Kumar S, Suleski M, Craig JM, Kaspruwicz AE, Sanderford M, Li M, Stecher G, Hedges SB. 2022. TimeTree 5: An Expanded Resource for Species Divergence Times. *Mol Biol Evol*. doi:doi.org/10.1093/molbev/msac174

- Kutsukake N. 2000. Matrilineal rank Inheritance varies with absolute rank in Japanese macaques. *Primates* **41**:321–335. doi:10.1007/BF02557601
- Langkammer C, Schweser F, Krebs N, Deistung A, Goessler W, Scheurer E, Sommer K, Reishofer G, Yen K, Fazekas F, Ropele S, Reichenbach JR. 2012. Quantitative susceptibility mapping (QSM) as a means to measure brain iron? A post mortem validation study. *NeuroImage* **62**:1593–1599. doi:10.1016/j.neuroimage.2012.05.049
- Lauterbur PC. 1973. Image Formation by Induced Local Interactions: Examples Employing Nuclear Magnetic Resonance. *Nature* **242**:190–191. doi:10.1038/242190a0
- Lavenex P. 2009. Neuroanatomy Methods in Humans and Animals Encyclopedia of Neuroscience. Elsevier Ltd. pp. 269–278. doi:10.1016/B978-008045046-9.00325-9
- Lavenex P, Lavenex PB, Bennett JL, Amaral DG. 2009. Postmortem changes in the neuroanatomical characteristics of the primate brain: the hippocampal formation. *J Comp Neurol* **512**:27–51. doi:10.1002/cne.21906
- Le Bihan D, Breton E. 1985. Imagerie de diffusion in-vivo par résonance magnétique nucléaire. *C R Acad Sci* **93**:27.
- Le Bihan D, Breton E, Lallemand D, Grenier P, Cabanis E, Laval-Jeantet M. 1986. MR imaging of intravoxel incoherent motions: application to diffusion and perfusion in neurologic disorders. *Radiology* **161**:401–407. doi:10.1148/radiology.161.2.3763909
- Lear A, Baker SN, Clarke HF, Roberts AC, Schmid MC, Jarrett W. 2022. Understanding them to understand ourselves: The importance of NHP research for translational neuroscience. *Curr Res Neurobiol* **3**:100049. doi:10.1016/j.crneur.2022.100049
- Legrand M, Silvére S, Joosten M, Bande N, Beurrier F, Poincelet G, Provin A, Meunier H, Ballesta S. Under review. Risk management strategies in social grooming among Tonkean and rhesus macaques.
- Leonard CM, Rolls ET, Wilson FAW, Baylis GC. 1985. Neurons in the amygdala of the monkey with responses selective for faces. *Behavioural Brain Research* **15**:159–176. doi:10.1016/0166-4328(85)90062-2
- Leroy C-G. 1768. Lettres sur les animaux. Hachette Livre BNF.
- Lewicki R, Bunker B. 1996. Developing and Maintaining Trust in Working Relations Trust in Organizations: Frontiers of Theory and Research. pp. 114–139. doi:10.4135/9781452243610.n7
- Li J, Han K, Xing J, Kim H-S, Rogers J, Ryder OA, Disotell T, Yue B, Batzer MA. 2009. Phylogeny of the macaques (Cercopithecidae: Macaca) based on Alu elements. *Gene* **448**:242–249. doi:10.1016/j.gene.2009.05.013

- Li W, Mai X, Liu C. 2014. The default mode network and social understanding of others: what do brain connectivity studies tell us. *Front Hum Neurosci* **8**. doi:10.3389/fnhum.2014.00074
- Liebal K, Waller BM, Burrows AM, Slocombe KE. 2014. Primate communication: a multimodal approach. Cambridge: Cambridge University Press.
- Logothetis NK, Pauls J, Augath M, Trinath T, Oeltermann A. 2001. Neurophysiological investigation of the basis of the fMRI signal. *Nature* **412**:150–157. doi:10.1038/35084005
- Long AB, Kuhn CM, Platt ML. 2009. Serotonin shapes risky decision making in monkeys. *Soc Cogn Affect Neurosci* **4**:346–356. doi:10.1093/scan/nsp020
- Lopez-Persem A, Verhagen L, Amiez C, Petrides M, Sallet J. 2019. The Human Ventromedial Prefrontal Cortex: Sulcal Morphology and Its Influence on Functional Organization. *J Neurosci* **39**:3627–3639. doi:10.1523/JNEUROSCI.2060-18.2019
- Lorenz KZ. 1950. The comparative method in studying innate behavior patterns. *Physiological Mechanisms in Animal Behavior*. (Society's Symposium IV.). Oxford, England: Academic Press. pp. 221–268.
- Loyant L, Waller BM, Micheletta J, Meunier H, Ballesta S, Joly M. 2023. Tolerant macaque species are less impulsive and reactive. *Anim Cogn* **26**:1453–1466. doi:25
- Luhmann N. 1979. Trust and Power: Two Works. Wiley.
- L'Univers social des macaques. 1990. . Strasbourg: CNRS.
- Lyons DM, Parker KJ, Zeitzer JM, Buckmaster CL, Schatzberg AF. 2007. Preliminary evidence that hippocampal volumes in monkeys predict stress levels of adrenocorticotrophic hormone. *Biol Psychiatry* **62**:1171–1174. doi:10.1016/j.biopsych.2007.03.012
- Lyons DM, Yang C, Sawyer-Glover AM, Moseley ME, Schatzberg AF. 2001. Early life stress and inherited variation in monkey hippocampal volumes. *Arch Gen Psychiatry* **58**:1145–1151. doi:10.1001/archpsyc.58.12.1145
- Machado CJ, Bachevalier J. 2006. The impact of selective amygdala, orbital frontal cortex, or hippocampal formation lesions on established social relationships in rhesus monkeys (*Macaca mulatta*). *Behav Neurosci* **120**:761–786. doi:10.1037/0735-7044.120.4.761
- Maestripiéri D. 1998. Parenting styles of abusive mothers in group-living rhesus macaques. *Animal Behaviour* **55**:1–11. doi:10.1006/anbe.1997.0578
- Maestripiéri D. 1994. Social structure, infant handling, and mothering styles in group-living old world monkeys. *Int J Primatol* **15**:531–553. doi:10.1007/BF02735970

- Maguire EA, Gadian DG, Johnsrude IS, Good CD, Ashburner J, Frackowiak RS, Frith CD. 2000. Navigation-related structural change in the hippocampi of taxi drivers. *Proc Natl Acad Sci U S A* **97**:4398–4403. doi:10.1073/pnas.070039597
- Mai JK, Paxinos G. 2011. The Human Nervous System.
- Mansfield P. 1977. Multi-planar image formation using NMR spin echoes. *J Phys C: Solid State Phys* **10**:L55. doi:10.1088/0022-3719/10/3/004
- Mansfield P, Morris PG. 1982. NMR Imaging in Biomedicine. Academic Press.
- Mantini D, Gerits A, Nelissen K, Durand J-B, Joly O, Simone L, Sawamura H, Wardak C, Orban GA, Buckner RL, Vanduffel W. 2011. Default mode of brain function in monkeys. *J Neurosci* **31**:12954–12962. doi:10.1523/JNEUROSCI.2318-11.2011
- ManyPrimates, Aguenounon G, Allritz M, Ballesta S. 2022. The evolution of primate short-term memory. *Animal Behavior and Cognition* **9**:428–516. doi:10.26451/abc.09.04.06.2022
- Maranesi M, Livi A, Fogassi L, Rizzolatti G, Bonini L. 2014. Mirror neuron activation prior to action observation in a predictable context. *J Neurosci* **34**:14827–14832. doi:10.1523/JNEUROSCI.2705-14.2014
- Marco AD. 2017. Male Greetings The International Encyclopedia of Primatology. John Wiley & Sons, Ltd. pp. 1–2. doi:10.1002/9781119179313.wbprim0007
- Marcus DS, Wang TH, Parker J, Csernansky JG, Morris JC, Buckner RL. 2007. Open Access Series of Imaging Studies (OASIS): Cross-sectional MRI Data in Young, Middle Aged, Nondemented, and Demented Older Adults. *Journal of Cognitive Neuroscience* **19**:1498–1507. doi:10.1162/jocn.2007.19.9.1498
- Mars R, Neubert F-X, Noonan M, Sallet J, Toni I, Rushworth M. 2012. On the relationship between the “default mode network” and the “social brain.” *Front Hum Neurosci* **6**:189. doi:10.3389/fnhum.2012.00189
- Mars RB, Neubert F-X, Verhagen L, Sallet J, Miller KL, Dunbar RIM, Barton RA. 2014. Primate comparative neuroscience using magnetic resonance imaging: promises and challenges. *Frontiers in Neuroscience* **8**.
- Mars RB, Sallet J, Neubert F-X, Rushworth MFS. 2013. Connectivity profiles reveal the relationship between brain areas for social cognition in human and monkey temporoparietal cortex. *PNAS* **110**:10806–10811. doi:10.1073/pnas.1302956110
- Massen JJM, Berg LM van den, Spruijt BM, Sterck EHM. 2010. Generous Leaders and Selfish Underdogs: Pro-Sociality in Despotic Macaques. *PLOS ONE* **5**:e9734. doi:10.1371/journal.pone.0009734

- Massen JJM, Ritter C, Bugnyar T. 2015. Tolerance and reward equity predict cooperation in ravens (*Corvus corax*). *Sci Rep* **5**:15021. doi:10.1038/srep15021
- Mayer RC, Davis JH, Schoorman FD. 1995. An Integrative Model of Organizational Trust. *The Academy of Management Review* **20**:709–734. doi:10.2307/258792
- McComb K, Moss C, Durant SM, Baker L, Sayialel S. 2001. Matriarchs as repositories of social knowledge in African elephants. *Science* **292**:491–494. doi:10.1126/science.1057895
- McCowan B, Vandeleeest J, Balasubramaniam K, Hsieh F, Nathman A, Beisner B. 2022. Measuring dominance certainty and assessing its impact on individual and societal health in a nonhuman primate model: a network approach. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* **377**:20200438. doi:10.1098/rstb.2020.0438
- McKnight D, Chervany N. 2000. What is Trust? A Conceptual Analysis and an Interdisciplinary Model. Presented at the AMCIS 2000 Proceedings.
- McNab JA, Jbabdi S, Deoni SCL, Douaud G, Behrens TEJ, Miller KL. 2009. High resolution diffusion-weighted imaging in fixed human brain using diffusion-weighted steady state free precession. *NeuroImage* **46**:775–785. doi:10.1016/j.neuroimage.2009.01.008
- Meguerditchian A, Marie D, Margiotoudi K, Roth M, Nazarian B, Anton J-L, Claidière N. 2021. Baboons (*Papio anubis*) living in larger social groups have bigger brains. *Evolution and Human Behavior* **42**:30–34. doi:10.1016/j.evolhumbehav.2020.06.010
- Melis AP, Hare B, Tomasello M. 2006. Engineering cooperation in chimpanzees: tolerance constraints on cooperation. *Animal Behaviour* **72**:275–286. doi:10.1016/j.anbehav.2005.09.018
- Mendl M, Burman OHP, Parker RMA, Paul ES. 2009. Cognitive bias as an indicator of animal emotion and welfare: Emerging evidence and underlying mechanisms. *Applied Animal Behaviour Science*, Special Issue: Animal Suffering and Welfare **118**:161–181. doi:10.1016/j.applanim.2009.02.023
- Mendl M, Burman OHP, Paul ES. 2010. An integrative and functional framework for the study of animal emotion and mood. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* **277**:2895–2904. doi:10.1098/rspb.2010.0303
- Mesulam MM. 1990. Large-scale neurocognitive networks and distributed processing for attention, language, and memory. *Ann Neurol* **28**:597–613. doi:10.1002/ana.410280502
- Meyer JS, Hamel AF. 2014. Models of Stress in Nonhuman Primates and Their Relevance for Human Psychopathology and Endocrine Dysfunction. *ILAR Journal* **55**:347–360. doi:10.1093/ilar/ilu023

- Micheletta J, Waller BM, Panggur MR, Neumann C, Duboscq J, Agil M, Engelhardt A. 2012. Social bonds affect anti-predator behaviour in a tolerant species of macaque, *Macaca nigra*. *Proc Biol Sci* **279**:4042–4050. doi:10.1098/rspb.2012.1470
- Milham M, Petkov CI, Margulies DS, Schroeder CE, Basso MA, Belin P, Fair DA, Fox A, Kastner S, Mars RB, Messinger A, Poirier C, Vanduffel W, Van Essen DC, Alvand A, Becker Y, Ben Hamed S, Benn A, Bodin C, Boretius S, Cagna B, Coulon O, El-Gohary SH, Evrard H, Forkel SJ, Friedrich P, Froudish-Walsh S, Garza-Villarreal EA, Gao Y, Gozzi A, Grigis A, Hartig R, Hayashi T, Heuer K, Howells H, Ardesch DJ, Jarraya B, Jarrett W, Jedema HP, Kagan I, Kelly C, Kennedy H, Klink PC, Kwok SC, Leech R, Liu X, Madan C, Madushanka W, Majka P, Mallon A-M, Marche K, Meguerditchian A, Menon RS, Merchant H, Mitchell A, Nenning K-H, Nikolaidis A, Ortiz-Rios M, Pagani M, Pareek V, Prescott M, Procyk E, Rajimehr R, Rautu I-S, Raz A, Roe AW, Rossi-Pool R, Roumazeilles L, Sakai T, Sallet J, García-Saldivar P, Sato C, Sawiak S, Schiffer M, Schwiedrzik CM, Seidlitz J, Sein J, Shen Z, Shmuel A, Silva AC, Simone L, Sirmipilatz N, Sliwa J, Smallwood J, Tasserie J, Thiebaut de Schotten M, Toro R, Trapeau R, Uhrig L, Vezoli J, Wang Z, Wells S, Williams B, Xu T, Xu AG, Yacoub E, Zhan M, Ai L, Amiez C, Balezeau F, Baxter MG, Blezer ELA, Brochier T, Chen A, Croxson PL, Damatac CG, Dehaene S, Everling S, Fleysher L, Freiwald W, Griffiths TD, Guedj C, Hadj-Bouziane F, Harel N, Hiba B, Jung B, Koo B, Laland KN, Leopold DA, Lindenfors P, Meunier M, Mok K, Morrison JH, Nacef J, Nagy J, Pinsk M, Reader SM, Roelfsema PR, Rudko DA, Rushworth MFS, Russ BE, Schmid MC, Sullivan EL, Thiele A, Todorov OS, Tsao D, Ungerleider L, Wilson CRE, Ye FQ, Zarco W, Zhou Y. 2020. Accelerating the Evolution of Nonhuman Primate Neuroimaging. *Neuron* **105**:600–603. doi:10.1016/j.neuron.2019.12.023
- Milham MP, Ai L, Koo B, Xu T, Amiez C, Balezeau F, Baxter MG, Blezer ELA, Brochier T, Chen A, Croxson PL, Damatac CG, Dehaene S, Everling S, Fair DA, Fleysher L, Freiwald W, Froudish-Walsh S, Griffiths TD, Guedj C, Hadj-Bouziane F, Ben Hamed S, Harel N, Hiba B, Jarraya B, Jung B, Kastner S, Klink PC, Kwok SC, Laland KN, Leopold DA, Lindenfors P, Mars RB, Menon RS, Messinger A, Meunier M, Mok K, Morrison JH, Nacef J, Nagy J, Rios MO, Petkov CI, Pinsk M, Poirier C, Procyk E, Rajimehr R, Reader SM, Roelfsema PR, Rudko DA, Rushworth MFS, Russ BE, Sallet J, Schmid MC, Schwiedrzik CM, Seidlitz J, Sein J, Shmuel A, Sullivan EL, Ungerleider L, Thiele A, Todorov OS, Tsao D, Wang Z, Wilson CRE, Yacoub E, Ye FQ, Zarco W, Zhou Y, Margulies DS, Schroeder CE. 2018. An Open Resource for Non-human Primate Imaging. *Neuron* **100**:61-74.e2. doi:10.1016/j.neuron.2018.08.039
- Miller EK, Cohen JD. 2001. An integrative theory of prefrontal cortex function. *Annu Rev Neurosci* **24**:167–202. doi:10.1146/annurev.neuro.24.1.167
- Mishkin M, Ungerleider LG, Macko KA. 1983. Object vision and spatial vision: two cortical pathways. *Trends in Neurosciences* **6**:414–417. doi:10.1016/0166-2236(83)90190-X

- Mollink J, Kleinnijenhuis M, Cappellen van Walsum A-M van, Sotiropoulos SN, Cottaar M, Mirfin C, Heinrich MP, Jenkinson M, Pallegage-Gamarallage M, Ansorge O, Jbabdi S, Miller KL. 2017. Evaluating fibre orientation dispersion in white matter: Comparison of diffusion MRI, histology and polarized light imaging. *NeuroImage* **157**:561–574. doi:10.1016/j.neuroimage.2017.06.001
- Morell V. 1996. *Ancestral Passions: The Leakey Family and the Quest for Humankind's Beginnings*. New York: Touchstone.
- Morgan CL. 1903. *An Introduction to Comparative Psychology*. W. Scott.
- Morgan CL. 1894. *Other Minds than Ours: An Introduction to Comparative Psychology*, Contemporary Science Series. London, England: Walter Scott Publishing Co. pp. 36–59. doi:10.1037/11344-003
- Mulholland MM, Hecht E, Wesley MJ, Hopkins WD. 2024. Long term impacts of early social environment on chimpanzee white matter. *Sci Rep* **14**:29879. doi:10.1038/s41598-024-81238-9
- Munuera J, Rigotti M, Salzman CD. 2018. Shared neural coding for social hierarchy and reward value in primate amygdala. *Nat Neurosci* **21**:415–423. doi:10.1038/s41593-018-0082-8
- Nature, editor. 1877. Douglas A. Spalding. *Nature* **17**:35–36. doi:10.1038/017035b0
- Navarrete AF, Blezer ELA, Pagnotta M, de Viet ESM, Todorov O, Lindenfors P, Laland K, Reader SM. 2018. Primate Brain Anatomy: New Volumetric MRI Measurements for Neuroanatomical Studies. *Brain Behav Evol* **91**:1–9. doi:10.1159/000488136
- Neumann C, Duboscq J, Dubuc C, Ginting A, Irwan AM, Agil M, Widdig A, Engelhardt A. 2011. Assessing dominance hierarchies: Validation and advantages of progressive evaluation with Elo-rating. *Animal Behaviour* **82**:911–921. doi:10.1016/j.anbehav.2011.07.016
- Nieuwenhuys R, Voogd J, Van Huijzen C. 2008. *The Human Central Nervous System*. Berlin, Heidelberg: Springer. doi:10.1007/978-3-540-34686-9
- Noble GK. 1931. *The biology of the amphibia*. New York : McGraw-Hill.
- Noë R, Hammerstein P. 1995. Biological markets. *Trends in Ecology & Evolution* **10**:336–339. doi:10.1016/S0169-5347(00)89123-5
- Noë R, Hammerstein P. 1994. Biological markets: supply and demand determine the effect of partner choice in cooperation, mutualism and mating. *Behav Ecol Sociobiol* **35**:1–11. doi:10.1007/BF00167053

- Noonan MP, Sallet J, Mars RB, Neubert FX, O'Reilly JX, Andersson JL, Mitchell AS, Bell AH, Miller KL, Rushworth MFS. 2014a. A Neural Circuit Covarying with Social Hierarchy in Macaques. *PLoS Biology* **12**:e1001940. doi:10.1371/journal.pbio.1001940
- Noonan MP, Sallet J, Mars RB, Neubert FX, O'Reilly JX, Andersson JL, Mitchell AS, Bell AH, Miller KL, Rushworth MFS. 2014b. A Neural Circuit Covarying with Social Hierarchy in Macaques. *PLOS Biol* **12**:e1001940. doi:10.1371/journal.pbio.1001940
- Ochsner KN, Gross JJ. 2008. Cognitive Emotion Regulation: Insights from Social Cognitive and Affective Neuroscience. *Curr Dir Psychol Sci* **17**:153–158. doi:10.1111/j.1467-8721.2008.00566.x
- Ogawa S, Lee TM, Kay AR, Tank DW. 1990. Brain magnetic resonance imaging with contrast dependent on blood oxygenation. *Proc Natl Acad Sci U S A* **87**:9868–9872. doi:10.1073/pnas.87.24.9868
- Ogawa S, Tank DW, Menon R, Ellermann JM, Kim SG, Merkle H, Ugurbil K. 1992. Intrinsic signal changes accompanying sensory stimulation: functional brain mapping with magnetic resonance imaging. *Proc Natl Acad Sci U S A* **89**:5951–5955. doi:10.1073/pnas.89.13.5951
- Oguz I, Yaxley R, Budin F, Hoogstoel M, Lee J, Maltbie E, Liu W, Crews FT. 2013. Comparison of Magnetic Resonance Imaging in Live vs. Post Mortem Rat Brains. *PLOS ONE* **8**:e71027. doi:10.1371/journal.pone.0071027
- Okuyama T. 2018. Social memory engram in the hippocampus. *Neuroscience Research, Achievements of Japan neuroscience award winners* **129**:17–23. doi:10.1016/j.neures.2017.05.007
- Olson IR, Plotzker A, Ezzyat Y. 2007. The Enigmatic temporal pole: a review of findings on social and emotional processing. *Brain* **130**:1718–1731. doi:10.1093/brain/awm052
- Otubo A, Maejima S, Oti T, Satoh K, Ueda Y, Morris JF, Sakamoto T, Sakamoto H. 2021. Immunoelectron Microscopic Characterization of Vasopressin-Producing Neurons in the Hypothalamo-Pituitary Axis of Non-Human Primates by Use of Formaldehyde-Fixed Tissues Stored at –25 °C for Several Years. *Int J Mol Sci* **22**:9180. doi:10.3390/ijms22179180
- Palomero-Gallagher N, Zilles K. 2019. Differences in cytoarchitecture of Broca's region between human, ape and macaque brains. *Cortex, The Evolution of the Mind and the Brain* **118**:132–153. doi:10.1016/j.cortex.2018.09.008
- Parkinson C, Kleinbaum AM, Wheatley T. 2017. Spontaneous neural encoding of social network position. *Nat Hum Behav* **1**:1–7. doi:10.1038/s41562-017-0072

- Passingham RE, Wise SP. 2012. The Neurobiology of the Prefrontal Cortex: Anatomy, Evolution, and the Origin of Insight. OUP Oxford.
- Passingham RE, Wise SP, Passingham RE, Wise SP. 2012. The Neurobiology of the Prefrontal Cortex: Anatomy, Evolution, and the Origin of Insight, Oxford Psychology Series. Oxford, New York: Oxford University Press.
- Patzelt A, Kopp GH, Ndao I, Kalbitzer U, Zinner D, Fischer J. 2014. Male tolerance and male–male bonds in a multilevel primate society. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **111**:14740–14745. doi:10.1073/pnas.1405811111
- Paus T, Tomaiuolo F, Otaky N, MacDonald D, Petrides M, Atlas J, Morris R, Evans AC. 1996. Human Cingulate and Paracingulate Sulci: Pattern, Variability, Asymmetry, and Probabilistic Map. *Cerebral Cortex* **6**:207–214. doi:10.1093/cercor/6.2.207
- Pavlov IP. 1927. Conditioned reflexes: an investigation of the physiological activity of the cerebral cortex, Conditioned reflexes: an investigation of the physiological activity of the cerebral cortex. Oxford, England: Oxford Univ. Press.
- Pawliczek CM, Derntl B, Kellermann T, Kohn N, Gur RC, Habel U. 2013. Inhibitory control and trait aggression: Neural and behavioral insights using the emotional stop signal task. *NeuroImage* **79**:264–274. doi:10.1016/j.neuroimage.2013.04.104
- Paxinos G, Petrides M, Evrard HC. 2024. The Rhesus Monkey Brain in Stereotaxic Coordinates. Academic Press.
- Pelé M, Micheletta J, Uhlich P, Thierry B, Dufour V. 2011. Delay maintenance in Tonkean macaques (*Macaca tonkeana*) and brown capuchin monkeys (*Cebus apella*). *International Journal of Primatology* **32**:149–166. doi:10.1007/s10764-010-9446-y
- Perelman P, Johnson WE, Roos C, Seuánez HN, Horvath JE, Moreira MAM, Kessing B, Pontius J, Roelke M, Rumpler Y, Schneider MPC, Silva A, O’Brien SJ, Pecon-Slaterry J. 2011. A Molecular Phylogeny of Living Primates. *PLoS Genet* **7**:e1001342. doi:10.1371/journal.pgen.1001342
- Perrett DI, Smith PA, Potter DD, Mistlin AJ, Head AS, Milner AD, Jeeves MA. 1985. Visual cells in the temporal cortex sensitive to face view and gaze direction. *Proc R Soc Lond B Biol Sci* **223**:293–317. doi:10.1098/rspb.1985.0003
- Perry S. 2011. Social traditions and social learning in capuchin monkeys (*Cebus*). *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci* **366**:988–996. doi:10.1098/rstb.2010.0317
- Pessoa L. 2010. Emotion and Cognition and the Amygdala: From “what is it?” to “what’s to be done?” *Neuropsychologia* **48**:3416–3429. doi:10.1016/j.neuropsychologia.2010.06.038

- Peterson EJ, Worlein JM, Lee GH, Dettmer AM, Varner EK, Novak MA. 2017. Rhesus macaques (*Macaca mulatta*) with self-injurious behavior show less behavioral anxiety during the human intruder test. *Am J Primatol* **79**:1–8. doi:10.1002/ajp.22569
- Petit O, Abegg C, Thierry B. 1997. A comparative study of aggression and conciliation in three cercopithecine monkeys (*Macaca fuscata*, *Macaca nigra*, *Papio papio*). *Behaviour* **134**:415–432. doi:10.1163/156853997X00610
- Petit O, Bertrand F, Thierry B. 2008. Social play in crested and Japanese macaques: testing the covariation hypothesis. *Dev Psychobiol* **50**:399–407. doi:10.1002/dev.20305
- Petrides M. 2000. The role of the mid-dorsolateral prefrontal cortex in working memory. *Exp Brain Res* **133**:44–54. doi:10.1007/s002210000399
- Petrides M, Tomaiuolo F, Yeterian EH, Pandya DN. 2012. The prefrontal cortex: comparative architectonic organization in the human and the macaque monkey brains. *Cortex* **48**:46–57. doi:10.1016/j.cortex.2011.07.002
- Pfefferbaum A, Sullivan EV, Adalsteinsson E, Garrick T, Harper C. 2004. Postmortem MR imaging of formalin-fixed human brain. *NeuroImage* **21**:1585–1595. doi:10.1016/j.neuroimage.2003.11.024
- Phelps EA. 2006. Emotion and cognition: insights from studies of the human amygdala. *Annu Rev Psychol* **57**:27–53. doi:10.1146/annurev.psych.56.091103.070234
- Phelps EA, LeDoux JE. 2005. Contributions of the amygdala to emotion processing: from animal models to human behavior. *Neuron* **48**:175–187. doi:10.1016/j.neuron.2005.09.025
- Pitkänen A, Savander V, LeDoux JE. 1997. Organization of intra-amygdaloid circuitries in the rat: an emerging framework for understanding functions of the amygdala. *Trends in Neurosciences* **20**:517–523. doi:10.1016/S0166-2236(97)01125-9
- Pitts EG, Minerva AR, Chandler EB, Kohn JN, Logun MT, Sulima A, Rice KC, Howell LL. 2017. 3,4-Methylenedioxymethamphetamine Increases Affiliative Behaviors in Squirrel Monkeys in a Serotonin 2A Receptor-Dependent Manner. *Neuropsychopharmacology*. doi:10.1038/npp.2017.80
- Platt ML, Glimcher PW. 1999. Neural correlates of decision variables in parietal cortex. *Nature* **400**:233–238. doi:10.1038/22268
- Plotnik JM, de Waal FBM. 2014. Asian elephants (*Elephas maximus*) reassure others in distress. *PeerJ* **2**:e278. doi:10.7717/peerj.278
- Premack D, Woodruff G. 1978. Does the chimpanzee have a theory of mind? *Behavioral and Brain Sciences* **1**:515–526. doi:10.1017/S0140525X00076512

- Prescott MJ, Poirier C. 2021. The role of MRI in applying the 3Rs to non-human primate neuroscience. *NeuroImage* **225**:117521. doi:10.1016/j.neuroimage.2020.117521
- Preuschoft S, Schaik C, Matsumura S, Okamoto K, Kuester J, Paul A, Colmenares F, Hofer H, East M. 2001. Chapter 5: Dominance and Communication: Conflict Management in Various Social Settings. pp. 77–105. doi:10.1525/9780520924932-009
- Procyk E, Wilson CRE, Stoll FM, Faraut MCM, Petrides M, Amiez C. 2016. Midcingulate Motor Map and Feedback Detection: Converging Data from Humans and Monkeys. *Cereb Cortex* **26**:467–476. doi:10.1093/cercor/bhu213
- Purcell EM, Torrey HC, Pound RV. 1946. Resonance Absorption by Nuclear Magnetic Moments in a Solid. *Phys Rev* **69**:37–38. doi:10.1103/PhysRev.69.37
- Raichle ME, MacLeod AM, Snyder AZ, Powers WJ, Gusnard DA, Shulman GL. 2001. A default mode of brain function. *Proc Natl Acad Sci U S A* **98**:676–682. doi:10.1073/pnas.98.2.676
- Rakic P. 1988. Specification of Cerebral Cortical Areas. *Science* **241**:170–176. doi:10.1126/science.3291116
- Raleigh MJ, Brammer GL, Yuwiler A, Flannery JW, McGuire MT, Geller E. 1980. Serotonergic influences on the social behavior of vervet monkeys (*Cercopithecus aethiops sabaes*). *Experimental Neurology* **68**:322–334. doi:10.1016/0014-4886(80)90089-8
- Raleigh MJ, McGuire MT, Brammer GL, Pollack DB, Yuwiler A. 1991. Serotonergic mechanisms promote dominance acquisition in adult male vervet monkeys. *Brain Research* **559**:181–190. doi:10.1016/0006-8993(91)90001-C
- Rathke E-M, Fischer J. 2020. Differential ageing trajectories in motivation, inhibitory control and cognitive flexibility in Barbary macaques (*Macaca sylvanus*). *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* **375**:20190617. doi:10.1098/rstb.2019.0617
- Rawlins RG, Kessler MJ. 1986. The Cayo Santiago Macaques: History, Behavior, and Biology. SUNY Press.
- Richardson RM, Kells AP, Martin AJ, Larson PS, Starr PA, Piferi PG, Bates G, Tansey L, Rosenbluth KH, Bringas JR, Berger MS, Bankiewicz KS. 2011. Novel Platform for MRI-Guided Convection-Enhanced Delivery of Therapeutics: Preclinical Validation in Nonhuman Primate Brain. *SFN* **89**:141–151. doi:10.1159/000323544
- Riley EP, Sagnotti C, Carosi M, Putu Oka N. 2014. Socially tolerant relationships among wild male moor macaques (*Macaca maura*). doi:10.1163/1568539X-00003182

- Rilling JK. 2014. Comparative primate neuroimaging: insights into human brain evolution. *Trends in Cognitive Sciences* **18**:46–55. doi:10.1016/j.tics.2013.09.013
- Rilling JK, Insel TR. 1999. The primate neocortex in comparative perspective using magnetic resonance imaging. *Journal of Human Evolution* **37**:191–223. doi:10.1006/jhev.1999.0313
- Rincon AV, Waller BM, Duboscq J, Mielke A, Pérez C, Clark PR, Micheletta J. 2023. Higher social tolerance is associated with more complex facial behavior in macaques. *Elife* **12**:RP87008. doi:10.7554/eLife.87008
- Robertson LA. 2015. van Leeuwenhoek microscopes-where are they now? *FEMS Microbiol Lett* **362**:fnv056. doi:10.1093/femsle/fnv056
- Roebroek A, Miller KL, Aggarwal M. 2019. Ex vivo diffusion MRI of the human brain: Technical challenges and recent advances. *NMR in Biomedicine* **32**:e3941. doi:10.1002/nbm.3941
- Rohlfing T, Kroenke CD, Sullivan EV, Dubach MF, Bowden DM, Grant KA, Pfefferbaum A. 2012. The INIA19 Template and NeuroMaps Atlas for Primate Brain Image Parcellation and Spatial Normalization. *Front Neuroinform* **6**:27. doi:10.3389/fninf.2012.00027
- Röntgen WC. 1896. On a New Kind of Rays. *Science* **3**:227–231. doi:10.1126/science.3.59.227
- Rotenberg KJ. 2010. The conceptualization of interpersonal trust: A basis, domain, and target framework Interpersonal Trust during Childhood and Adolescence. New York, NY, US: Cambridge University Press. pp. 8–27. doi:10.1017/CBO9780511750946.002
- Rotter JB. 1967. A new scale for the measurement of interpersonal trust. *Journal of Personality* **35**:651–665. doi:10.1111/j.1467-6494.1967.tb01454.x
- Roumazeilles L, Eichert N, Bryant KL, Folloni D, Sallet J, Vijayakumar S, Foxley S, Tendler BC, Jbabdi S, Reveley C, Verhagen L, Dershowitz LB, Guthrie M, Flach E, Miller KL, Mars RB. 2020. Longitudinal connections and the organization of the temporal cortex in macaques, great apes, and humans. *PLoS Biol* **18**:e3000810. doi:10.1371/journal.pbio.3000810
- Rousseau DM, Sitkin SB, Burt RS, Camerer C. 1998. Introduction to Special Topic Forum: Not so Different after All: A Cross-Discipline View of Trust. *The Academy of Management Review* **23**:393–404.
- Rushworth MFS, Mars RB, Sallet J. 2013. Are there specialized circuits for social cognition and are they unique to humans? *Curr Opin Neurobiol* **23**:436–442. doi:10.1016/j.conb.2012.11.013
- Russell WMS, Burch RL. 1959. The principles of humane experimental technique. Methuen.

- Sadoughi B, Lacroix L, Berbesque C, Meunier H, Lehmann J. 2021. Effects of social tolerance on stress: hair cortisol concentrations in the tolerant Tonkean macaques (*Macaca tonkeana*) and the despotic long-tailed macaques (*Macaca fascicularis*). *Stress* **24**:1033–1041. doi:10.1080/10253890.2021.1998443
- Sah P, Faber ESL, Lopez De Armentia M, Power J. 2003. The Amygdaloid Complex: Anatomy and Physiology. *Physiological Reviews* **83**:803–834. doi:10.1152/physrev.00002.2003
- Sakai T, Hata J, Ohta H, Shintaku Y, Kimura N, Ogawa Y, Sogabe K, Mori S, Okano HJ, Hamada Y, Shibata S, Okano H, Oishi K. 2018. The Japan Monkey Centre Primates Brain Imaging Repository for comparative neuroscience: an archive of digital records including records for endangered species. *Primates* **59**:553–570. doi:10.1007/s10329-018-0694-3
- Sakai T, Hata J, Shintaku Y, Ohta H, Sogabe K, Mori S, Miyabe-Nishiwaki T, Okano HJ, Hamada Y, Hirabayashi T, Minamimoto T, Sadato N, Okano H, Oishi K. 2023. The Japan Monkey Centre Primates Brain Imaging Repository of high-resolution postmortem magnetic resonance imaging: The second phase of the archive of digital records. *NeuroImage* **273**:120096. doi:10.1016/j.neuroimage.2023.120096
- Saleem KS, Logothetis NK. 2006. A Combined MRI and Histology Atlas of the Rhesus Monkey Brain in Stereotaxic Coordinates, 1st édition. ed. Academic Press.
- Sallet J, Mars RB, Noonan MP, Andersson JL, O'Reilly JX, Jbabdi S, Croxson PL, Jenkinson M, Miller KL, Rushworth MFS. 2011. Social Network Size Affects Neural Circuits in Macaques. *Science* **334**:697–700. doi:10.1126/science.1210027
- Sallet J, Mars RB, Noonan MP, Neubert F-X, Jbabdi S, O'Reilly JX, Filippini N, Thomas AG, Rushworth MF. 2013. The Organization of Dorsal Frontal Cortex in Humans and Macaques. *J Neurosci* **33**:12255–12274. doi:10.1523/JNEUROSCI.5108-12.2013
- Sánchez-Amaro A, Amici F. 2015. Are primates out of the market? *Animal Behaviour* **110**:51–60. doi:10.1016/j.anbehav.2015.09.020
- Sapolsky RM, Uno H, Rebert CS, Finch CE. 1990. Hippocampal damage associated with prolonged glucocorticoid exposure in primates. *J Neurosci* **10**:2897–2902. doi:10.1523/JNEUROSCI.10-09-02897.1990
- Sawada K, Sun X-Z, Fukunishi K, Kashima M, Sakata-Haga H, Tokado H, Aoki I, Fukui Y. 2009. Developments of sulcal pattern and subcortical structures of the forebrain in cynomolgus monkey fetuses: 7-tesla magnetic resonance imaging provides high reproducibility of gross structural changes. *Brain Struct Funct* **213**:469–480. doi:10.1007/s00429-009-0204-x

- Saxe R, Kanwisher N. 2003. People thinking about thinking people. The role of the temporo-parietal junction in “theory of mind.” *Neuroimage* **19**:1835–1842. doi:10.1016/s1053-8119(03)00230-1
- Scatliff JH, Johnston S. 2014. Andreas Vesalius and Thomas Willis: Their Anatomic Brain Illustrations and Illustrators. *AJNR Am J Neuroradiol* **35**:19–22. doi:10.3174/ajnr.A3766
- Schelling TC. 1990. Strategy of Conflict, 2nd edition. ed. Cambridge, Mass.: Harvard University Press.
- Schino G, Aureli F. 2008. Grooming reciprocation among female primates: a meta-analysis. *Biol Lett* **4**:9–11. doi:10.1098/rsbl.2007.0506
- Schumann CM, Scott JA, Lee A, Bauman MD, Amaral DG. 2019. Amygdala growth from youth to adulthood in the macaque monkey. *J Comp Neurol* **527**:3034–3045. doi:10.1002/cne.24728
- Scopa C, Palagi E. 2016. Mimic me while playing! Social tolerance and rapid facial mimicry in macaques (*Macaca tonkeana* and *Macaca fuscata*). *J Comp Psychol* **130**:153–161. doi:10.1037/com0000028
- Scott JA, Grayson D, Fletcher E, Lee A, Bauman MD, Schumann CM, Buonocore MH, Amaral DG. 2016. Longitudinal analysis of the developing rhesus monkey brain using magnetic resonance imaging: birth to adulthood. *Brain Struct Funct* **221**:2847–2871. doi:10.1007/s00429-015-1076-x
- Sébillé SB, Rolland A-S, Welter M-L, Bardinet E, Santin MD. 2019. Post mortem high resolution diffusion MRI for large specimen imaging at 11.7 T with 3D segmented echo-planar imaging. *Journal of Neuroscience Methods* **311**:222–234. doi:10.1016/j.jneumeth.2018.10.010
- Sechenov I, Belsky S. 1863. Reflexes of the Brain: An Attempt to Establish the Physiological Basis of Psychological Processes. The MIT Press.
- Seyfarth RM, Cheney DL. 2012. The evolutionary origins of friendship. *Annu Rev Psychol* **63**:153–177. doi:10.1146/annurev-psych-120710-100337
- Shatil AS, Matsuda KM, Figley CR. 2016. A Method for Whole Brain Ex Vivo Magnetic Resonance Imaging with Minimal Susceptibility Artifacts. *Frontiers in Neurology* **7**.
- Shepherd TM, Thelwall PE, Stanis GJ, Blackband SJ. 2009. Aldehyde fixative solutions alter the water relaxation and diffusion properties of nervous tissue. *Magnetic Resonance in Medicine* **62**:26–34. doi:10.1002/mrm.21977

- Sherrington CS. 1906. The integrative action of the nervous system, The integrative action of the nervous system. New Haven, CT, US: Yale University Press. doi:10.1037/13798-000
- Shettleworth SJ. 2010. Cognition, evolution, and behavior, 2nd ed, Cognition, evolution, and behavior, 2nd ed. New York, NY, US: Oxford University Press.
- Shively CA, Clarkson TB. 2009. The unique value of primate models in translational research. *American Journal of Primatology* **71**:715–721. doi:10.1002/ajp.20720
- Shively CA, Fontenot MB, Kaplan JR. 1995. Social status, behavior, and central serotonergic responsivity in female cynomolgus monkeys. *Am J Primatol* **37**:333–339. doi:10.1002/ajp.1350370408
- Silk JB. 2007. Social components of fitness in primate groups. *Science* **317**:1347–1351. doi:10.1126/science.1140734
- Silk JB. 2002a. Kin Selection in Primate Groups. *International Journal of Primatology* **23**:849–875. doi:10.1023/A:1015581016205
- Silk JB. 2002b. Using the 'F'-Word in Primatology. *Behaviour* **139**:421–446.
- Silk JB. 1999. Male bonnet macaques use information about third-party rank relationships to recruit allies. *Animal Behaviour* **58**:45–51. doi:10.1006/anbe.1999.1129
- Silk JB, Alberts SC, Altmann J. 2003. Social Bonds of Female Baboons Enhance Infant Survival. *Science* **302**:1231–1234. doi:10.1126/science.1088580
- Silvère S, Lamy J, Po C, Legrand M, Sallet J, Ballesta S. 2025. Neuroanatomical foundations of social tolerance across macaque species. doi:10.1101/2025.03.12.642838
- Simpson JA. 2007. Foundations of interpersonal trust Social Psychology: Handbook of Basic Principles, 2nd Ed. New York, NY, US: The Guilford Press. pp. 587–607.
- Skinner BF. 1938. The behavior of organisms: an experimental analysis, The behavior of organisms: an experimental analysis. Oxford, England: Appleton-Century.
- Sladky R, Baldinger P, Kranz GS, Tröstl J, Höflich A, Lanzenberger R, Moser E, Windischberger C. 2013. High-resolution functional MRI of the human amygdala at 7 T. *Eur J Radiol* **82**:728–733. doi:10.1016/j.ejrad.2011.09.025
- Sliwa J, Freiwald WA. 2017. A dedicated network for social interaction processing in the primate brain. *Science* **356**:745–749. doi:10.1126/science.aam6383
- Smith SM, Jenkinson M, Woolrich MW, Beckmann CF, Behrens TEJ, Johansen-Berg H, Bannister PR, De Luca M, Drobnjak I, Flitney DE, Niazzy RK, Saunders J, Vickers J, Zhang Y, De Stefano N, Brady JM, Matthews PM. 2004. Advances in functional and

- structural MR image analysis and implementation as FSL. *Neuroimage* **23 Suppl 1**:S208-219. doi:10.1016/j.neuroimage.2004.07.051
- Snyder JS, Soumier A, Brewer M, Pickel J, Cameron HA. 2011. Adult hippocampal neurogenesis buffers stress responses and depressive behaviour. *Nature* **476**:458–461. doi:10.1038/nature10287
- Song X, García-Saldivar P, Kindred N, Wang Y, Merchant H, Meguerditchian A, Yang Y, Stein EA, Bradberry CW, Ben Hamed S, Jedema HP, Poirier C. 2021. Strengths and challenges of longitudinal non-human primate neuroimaging. *Neuroimage* **236**:118009. doi:10.1016/j.neuroimage.2021.118009
- Spinelli S, Schwandt ML, Lindell SG, Heilig M, Suomi SJ, Higley JD, Goldman D, Barr CS. 2012. The serotonin transporter gene linked polymorphic region is associated with the behavioral response to repeated stress exposure in infant rhesus macaques. *Dev Psychopathol* **24**:157–165. doi:10.1017/S0954579411000745
- Sporns O. 2011. The human connectome: a complex network. *Ann N Y Acad Sci* **1224**:109–125. doi:10.1111/j.1749-6632.2010.05888.x
- Stefanacci L, Amaral DG. 2002. Some observations on cortical inputs to the macaque monkey amygdala: An anterograde tracing study. *Journal of Comparative Neurology* **451**:301–323. doi:10.1002/cne.10339
- Stevens JR, Hauser MD. 2004. Why be nice? Psychological constraints on the evolution of cooperation. *Trends Cogn Sci* **8**:60–65. doi:10.1016/j.tics.2003.12.003
- Stewart L, Ferguson B, Morgan C, Swaboda N, Jones L, Fenton R, Wall M, Curran H. 2014. Effects of ecstasy on cooperative behaviour and perception of trustworthiness: A naturalistic study. *J Psychopharmacol (Oxford)*. doi:10.1177/0269881114544775
- Strandburg-Peshkin A, Farine DR, Couzin ID, Crofoot MC. 2015. Shared decision-making drives collective movement in wild baboons. *Science* **348**:1358–1361. doi:10.1126/science.aaa5099
- Strier KB. 2011a. *Primate Behavioral Ecology*. Routledge.
- Strier KB. 2011b. Chapter 1: Introduction to Primate Studies *Primate Behavioral Ecology*. Routledge.
- Strum SC, Fedigan LM. 2002. Chapter 1: Changing Views of Primate Society: A Situated North American Perspective *Primate Encounters: Models of Science, Gender, and Society*. Chicago, IL: University of Chicago Press. pp. 3–49.
- Sueur C, Petit O, De Marco A, Jacobs AT, Watanabe K, Thierry B. 2011. A comparative network analysis of social style in macaques. *Animal Behaviour* **82**:845–852. doi:10.1016/j.anbehav.2011.07.020

- Suomi SJ. 2008. Attachment in rhesus monkeys *Handbook of Attachment: Theory, Research, and Clinical Applications*, 2nd Ed. New York, NY, US: The Guilford Press. pp. 173–191.
- Takaoka A, Maeda T, Hori Y, Fujita K. 2015. Do dogs follow behavioral cues from an unreliable human? *Anim Cogn* **18**:475–483. doi:10.1007/s10071-014-0816-2
- Tallinen T, Chung JY, Biggins JS, Mahadevan L. 2014. Gyrification from constrained cortical expansion. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **111**:12667. doi:10.1073/pnas.1406015111
- Tang Z, Wang X, Wu M, Chen S, Li J. 2021. Tibetan Macaques with Higher Social Centrality and More Relatives Emit More Frequent Visual Communication in Collective Decision-Making. *Animals (Basel)* **11**:876. doi:10.3390/ani11030876
- Taren AA, Creswell JD, Gianaros PJ. 2013. Dispositional Mindfulness Co-Varies with Smaller Amygdala and Caudate Volumes in Community Adults. *PLoS One* **8**:e64574. doi:10.1371/journal.pone.0064574
- Taubmann O, Berger M, Bögel M, Xia Y, Balda M, Maier A. 2018. Computed Tomography In: Maier A, Steidl S, Christlein V, Hornegger J, editors. *Medical Imaging Systems: An Introductory Guide*. Cham (CH): Springer.
- Tazdaït T. 2008. L'analyse économique de la confiance. De Boeck Supérieur.
- Tendler BC, Hanayik T, Ansorge O, Bangerter-Christensen S, Berns GS, Bertelsen MF, Bryant KL, Foxley S, van den Heuvel MP, Howard AF, Huszar IN, Khrapitchev AA, Leonte A, Manger PR, Menke RA, Mollink J, Mortimer D, Pallegage-Gamarallage M, Roumazeilles L, Sallet J, Scholtens LH, Scott C, Smart A, Turner MR, Wang C, Jbabdi S, Mars RB, Miller KL. 2022. The Digital Brain Bank, an open access platform for post-mortem imaging datasets. *eLife* **11**:e73153. doi:10.7554/eLife.73153
- Testard C, Brent LJN, Andersson J, Chiou KL, Negron-Del Valle JE, DeCasien AR, Acevedo-Ithier A, Stock MK, Antón SC, Gonzalez O, Walker CS, Foxley S, Compo NR, Bauman S, Ruiz-Lambides AV, Martinez MI, Skene JHP, Horvath JE, Unit CBR, Higham JP, Miller KL, Snyder-Mackler N, Montague MJ, Platt ML, Sallet J. 2022. Social connections predict brain structure in a multidimensional free-ranging primate society. *Sci Adv* **8**:eabl5794. doi:10.1126/sciadv.abl5794
- Thavarajah R, Mudimbaimannar VK, Elizabeth J, Rao UK, Ranganathan K. 2012. Chemical and physical basics of routine formaldehyde fixation. *J Oral Maxillofac Pathol* **16**:400–405. doi:10.4103/0973-029X.102496
- Thiebaut de Schotten M, Croxson PL, Mars RB. 2019. Large-scale comparative neuroimaging: Where are we and what do we need? *Cortex, The Evolution of the Mind and the Brain* **118**:188–202. doi:10.1016/j.cortex.2018.11.028

- Thierry B. 2021. Where do we stand with the covariation framework in primate societies? *Am J Biol Anthropol* **178**. doi:10.1002/ajpa.24441
- Thierry B. 2017. Macaque (Macaca) The International Encyclopedia of Primatology. John Wiley & Sons, Ltd. pp. 1–4. doi:10.1002/9781119179313.wbprim0040
- Thierry B. 2007. Unity in diversity: Lessons from macaque societies. *Evol Anthropol* **16**:224–238. doi:10.1002/evan.20147
- Thierry B. 2000. Covariation of Conflict Management Patterns across Macaque Species Natural Conflict Resolution. Berkeley, CA, US: University of California Press. pp. 106–128.
- Thierry B. 1986. Affiliative interference in mounts in a group of Tonkean macaques (*Macaca tonkeana*). *American Journal of Primatology* **11**:89–97. doi:10.1002/ajp.1350110109
- Thierry B. 1985a. Patterns of agonistic interactions in three species of macaque (*Macaca mulatta*, *M fascicularis*, *M tonkeana*). *Aggressive Behavior* **11**:223–233. doi:10.1002/1098-2337(1985)11:3%3C223::AID-AB2480110305%3E3.0.CO;2-A
- Thierry B. 1985b. Social development in three species of macaque (*Macaca mulatta*, *Macaca fascicularis*, *M. tonkeana*): A preliminary report on the first ten weeks of life. *Behavioural Processes* **11**:89–95. doi:10.1016/0376-6357(85)90105-6
- Thierry B. 1984. Claspings behaviour in *Macaca tonkeana*. *Behaviour* **89**:1–28. doi:10.1163/156853984X00010
- Thierry B, Aureli F, Nunn CL, Petit O, Abegg C, de Waal FBM. 2008. A comparative study of conflict resolution in macaques: insights into the nature of trait covariation. *Animal Behaviour* **75**:847–860. doi:10.1016/j.anbehav.2007.07.006
- Thierry B, Sapolsky R. 2000. CHAPTER 6 Covariation of Conflict Management Patterns across Macaque Species In: Aureli F, editor. Natural Conflict Resolution. University of California Press. pp. 106–128.
- Thierry B, Singh M, Kaumanns W. 2004. Macaque Societies: A Model for the Study of Social Organization. Cambridge University Press.
- Thorndike EL. 1898. Animal intelligence: An experimental study of the associative processes in animals. *The Psychological Review: Monograph Supplements* **2**:i–109. doi:10.1037/h0092987
- Tinbergen N. 1963. On aims and methods of Ethology. *Zeitschrift für Tierpsychologie* **20**:410–433. doi:10.1111/j.1439-0310.1963.tb01161.x

- Todorov OS, Weisbecker V, Gilissen E, Zilles K, de Sousa AA. 2019. Primate hippocampus size and organization are predicted by sociality but not diet. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* **286**:20191712. doi:10.1098/rspb.2019.1712
- Tomasello M. 1999. The cultural origins of human cognition, The cultural origins of human cognition. Cambridge, MA, US: Harvard University Press.
- Tomasello M, Call J, Nagell K, Olguin R, Carpenter M. 1994. The learning and use of gestural signals by young chimpanzees: A trans-generational study. *Primates* **35**:137–154. doi:10.1007/BF02382050
- Toro R, Burnod Y. 2005. A morphogenetic model for the development of cortical convolutions. *Cereb Cortex* **15**:1900–1913. doi:10.1093/cercor/bhi068
- Tottenham N, Hare TA, Quinn BT, McCarry TW, Nurse M, Gilhooly T, Millner A, Galvan A, Davidson MC, Eigsti I-M, Thomas KM, Freed PJ, Booma ES, Gunnar MR, Altemus M, Aronson J, Casey B j. 2010. Prolonged institutional rearing is associated with atypically large amygdala volume and difficulties in emotion regulation. *Developmental Science* **13**:46–61. doi:10.1111/j.1467-7687.2009.00852.x
- Trivers RL. 1971. The Evolution of Reciprocal Altruism. *The Quarterly Review of Biology* **46**:35–57. doi:10.1086/406755
- Tsao DY, Freiwald WA, Tootell RBH, Livingstone MS. 2006. A cortical region consisting entirely of face-selective cells. *Science* **311**:670–674. doi:10.1126/science.1119983
- Turner R, Jones T. 2003. Techniques for imaging neuroscience. *British Medical Bulletin* **65**:3–20. doi:10.1093/bmb/65.1.3
- Uematsu A, Matsui M, Tanaka C, Takahashi T, Noguchi K, Suzuki M, Nishijo H. 2012. Developmental Trajectories of Amygdala and Hippocampus from Infancy to Early Adulthood in Healthy Individuals. *PLoS One* **7**:e46970. doi:10.1371/journal.pone.0046970
- Van Essen DC, Dierker DL. 2007. Surface-Based and Probabilistic Atlases of Primate Cerebral Cortex. *Neuron* **56**:209–225. doi:10.1016/j.neuron.2007.10.015
- Van Essen DC, Smith SM, Barch DM, Behrens TEJ, Yacoub E, Ugurbil K. 2013. The WU-Minn Human Connectome Project: An overview. *NeuroImage, Mapping the Connectome* **80**:62–79. doi:10.1016/j.neuroimage.2013.05.041
- Vandeleest JJ, Beisner BA, Hannibal DL, Nathman AC, Capitanio JP, Hsieh F, Atwill ER, McCowan B. 2016. Decoupling social status and status certainty effects on health in macaques: a network approach. *PeerJ* **4**:e2394. doi:10.7717/peerj.2394
- Vauclair J. 1997. Mental states in animals: cognitive ethology. *Trends in Cognitive Sciences* **1**:35–39. doi:10.1016/S1364-6613(97)01004-8

- Veinante P, Yalcin I, Barrot M. 2013. The amygdala between sensation and affect: a role in pain. *J Mol Psychiatr* **1**:9. doi:10.1186/2049-9256-1-9
- Viard A, Eustache F, Segobin S. 2021. History of Magnetic Resonance Imaging: A Trip Down Memory Lane. *Neuroscience, Brain imaging* **474**:3–13. doi:10.1016/j.neuroscience.2021.06.038
- Vincent JL, Patel GH, Fox MD, Snyder AZ, Baker JT, Van Essen DC, Zempel JM, Snyder LH, Corbetta M, Raichle ME. 2007. Intrinsic functional architecture in the anaesthetized monkey brain. *Nature* **447**:83–86. doi:10.1038/nature05758
- Waller BM, Liebal K, Burrows AM, Slocombe KatieE. 2013. How Can a Multimodal Approach to Primate Communication Help Us Understand the Evolution of Communication? *Evol Psychol* **11**:538–549. doi:10.1177/147470491301100305
- Waller BM, Whitehouse J, Micheletta J. 2016. Macaques can predict social outcomes from facial expressions. *Anim Cogn* **19**:1031–1036. doi:10.1007/s10071-016-0992-3
- Watson JB. 1913. Psychology as the behaviorist views it. *Psychological Review* **20**:158–177. doi:10.1037/h0074428
- Weaver A, de Waal FBM. 2003. The mother-offspring relationship as a template in social development: Reconciliation in captive brown capuchins (*Cebus apella*). *Journal of Comparative Psychology* **117**:101–110. doi:10.1037/0735-7036.117.1.101
- Weinberg-Wolf H, Fagan NA, Anderson GM, Tringides M, Dal Monte O, Chang SWC. 2018. The effects of 5-hydroxytryptophan on attention and central serotonin neurochemistry in the rhesus macaque. *Neuropsychopharmacology* **43**:1589–1598. doi:10.1038/s41386-017-0003-7
- Weinberg-Wolf HB, Fagan N, Monte OD, Chang SWC. 2022. Increasing Central Serotonin with 5-hydroxytryptophan Disrupts the Inhibition of Social Gaze in Nonhuman Primates. *J Neurosci* **42**:670–681. doi:10.1523/JNEUROSCI.0413-21.2021
- Werner M, Chott A, Fabiano A, Battifora H. 2000. Effect of formalin tissue fixation and processing on immunohistochemistry. *Am J Surg Pathol* **24**:1016–1019. doi:10.1097/00000478-200007000-00014
- Whitehouse J, Clark PR, Robinson RL, Rees K, O’Callaghan O, Kimock CM, Witham CL, Waller BM. 2024. Facial expressivity in dominant macaques is linked to group cohesion. *Proc Biol Sci* **291**:20240984. doi:10.1098/rspb.2024.0984
- Whiten A, Byrne RW. 1988. Tactical deception in primates. *Behavioral and Brain Sciences* **11**:233–244. doi:10.1017/S0140525X00049682
- Wilkinson A, Kuenstner K, Mueller J, Huber L. 2010. Social learning in a non-social reptile (*Geochelone carbonaria*). *Biology Letters* **6**:614–616. doi:10.1098/rsbl.2010.0092

- Wittig RM, Boesch C. 2005. How to Repair Relationships – Reconciliation in Wild Chimpanzees (Pan troglodytes). *Ethology* **111**:736–763. doi:10.1111/j.1439-0310.2005.01093.x
- Wu J, Dubach MF, Robertson JE. 2000. Primate Brain Maps: Structure of the Macaque Brain: A Laboratory Guide with Original Brain Sections, Printed Atlas and Electronic Templates for Data and Schematics (including CD-ROM)., 1st edition. ed. Amsterdam ; New York: Elsevier Science.
- Yendiki A, Aggarwal M, Axer M, Howard AFD, van Walsum A-M van C, Haber SN. 2022. Post mortem mapping of connectional anatomy for the validation of diffusion MRI. *NeuroImage* **256**:119146. doi:10.1016/j.neuroimage.2022.119146
- Yerkes RM. 1925. Almost human, Almost human. London, England: Century/Random House UK.
- Yong-Hing CJ, Obenaus A, Stryker R, Tong K, Sarty GE. 2005. Magnetic resonance imaging and mathematical modeling of progressive formalin fixation of the human brain. *Magnetic Resonance in Medicine* **54**:324–332. doi:10.1002/mrm.20578
- Yushkevich PA, Piven J, Hazlett HC, Smith RG, Ho S, Gee JC, Gerig G. 2006. User-guided 3D active contour segmentation of anatomical structures: Significantly improved efficiency and reliability. *NeuroImage* **31**:1116–1128. doi:10.1016/j.neuroimage.2006.01.015
- Zannella A, Stanyon R, Palagi E. 2017. Yawning and social styles: Different functions in tolerant and despotic macaques (Macaca tonkeana and Macaca fuscata). *Journal of Comparative Psychology* **131**:179–188. doi:10.1037/com0000062
- Zayan R, Vauclair J. 1998. Categories as paradigms for comparative cognition. *Behav Processes* **42**:87–99. doi:10.1016/s0376-6357(97)00064-8
- Zhang D, Guo L, Zhu D, Li K, Li L, Chen H, Zhao Q, Hu X, Liu T. 2013. Diffusion Tensor Imaging Reveals Evolution of Primate Brain Architectures. *Brain Struct Funct* **218**:10.1007/s00429-012-0468–4. doi:10.1007/s00429-012-0468-4
- Zhang W, Jiang X, Zhang S, Howell BR, Zhao Y, Zhang T, Guo L, Sanchez MM, Hu X, Liu T. 2017. Connectome-scale functional intrinsic connectivity networks in macaques. *Neuroscience* **364**:1–14. doi:10.1016/j.neuroscience.2017.08.022
- Zikopoulos B, John Y, García-Cabezas MÁ, Bunce J, Barbas H. 2016. The intercalated nuclear complex of the primate amygdala. *Neuroscience* **330**. doi:10.1016/j.neuroscience.2016.05.052

- Zilles K, Palomero-Gallagher N, Amunts K. 2013. Development of cortical folding during evolution and ontogeny. *Trends in Neurosciences* **36**:275–284. doi:10.1016/j.tins.2013.01.006
- Zou KH, Warfield SK, Bharatha A, Tempany CMC, Kaus MR, Haker SJ, Wells WM, Jolesz FA, Kikinis R. 2004. Statistical Validation of Image Segmentation Quality Based on a Spatial Overlap Index. *Acad Radiol* **11**:178–189. doi:10.1016/S1076-6332(03)00671-8

Annexes

Annexe 1 : Tableau des critères éthologiques de la tolérance sociale (d'après Thierry, 2021)

Social trait	Measure	Lower tolerance state	Higher social tolerance state
Degree of dominance asymmetry (dominance gradient)	Steepness of the dominance hierarchy ^a	+	-
Rate of counter-aggression (bidirectionality of aggression)	Percentage of conflicts involving protest or counter-attack	-	+
Intensity of aggression	Percentage of conflicts involving biting	+	-
Development of formal submission signals	Submissive meaning of the silent bared-teeth display	+	-
Degree of evenness of resource distribution	Proportion of food given up by dominant individuals to subordinates	+	-
Development of cooperative behaviors	Proportion of coordination and recruitment behaviors	-	+
Rate of reconciliation	Conciliatory tendency ^b	-	+
Rate of affiliative contact	Frequencies of positive approaches, appeasement behaviors, and ritualized greetings	-	+
Degree of mother protectiveness	Proportion of infant retrieval by the mother	+	-
Development of allomothering behavior	Diversity in the distribution of females allowed to handle mother's infant	-	+
Rate of immature interference in mating	Proportion of interference in mounts between adult males and females	-	+
Degree of confidence of social play	Duration of body contact, use of relaxed patterns, number of partners	-	+
Kin bias (nepotism)	Degree of preferential treatment of kin	+	-

Intensity of rules of female rank inheritance	Subordination of daughter to mother, and older sisters to younger sisters	+	-
Delayed male dispersal	Age at first dispersal in males	-	+
Development of male-to-male coalitions	Frequency of coalitions between adult males	-	+
Centrality of top-ranking males	Difference between eigenvector centrality coefficient of the top-ranking male and mean eigenvector centrality coefficient of other group members ^c	+	-
Level of complexity of the communication system	Levels of diversity and flexibility of communication signals	-	+

Annexe 2 : *Post-mortem* brain valorization–dissection protocol and optimization of MRI acquisitions.

1. Abstract

Magnetic Resonance Imaging (MRI) is a non-invasive technique that can be used in clinical and research studies, both in living specimens and *ex vivo* brains. *Ex vivo* brains, particularly for the assessment of neuroanatomy in non-human primates, are effective specimens for the acquisition of high-quality MRI sequences (with long acquisition times). However, when the brain is removed from its original environment (skull and cerebrospinal fluid), MRI acquisition quality is severely affected by the presence of air bubbles and air-tissue interface magnetic artefacts. This article presents a cost-effective and simple experimental setup for acquiring artefact-free *ex vivo* macaque brain images using a 7T MRI system and outlines the necessary steps from brain collection to scanner setup. In addition, representative MRI images are provided to demonstrate the effectiveness of the proposed approach. This protocol aims to provide both researchers and clinicians with a simple and cost-effective solution for obtaining *ex vivo* MRI data from whole *post-mortem* macaque brains.

2. Introduction

The study of the brain's anatomy, encompassing both its structure and function, serves as a foundational pillar in neuroscientific research, providing vast opportunities for further refinement of knowledge, particularly when examining its connections to cognition and behavior. The investigation of the anatomical characteristics and variations of the brain was initially carried out through *post-mortem* dissections, which require medical expertise as well as advanced technical abilities in dissection and illustration (Assaf et al., 2019). The 15th and 16th centuries marked a significant step forward in the accurate description of the brain's anatomy and connective tissue, with Andreas Vesalius and Thomas Willis producing detailed illustrations through public dissections of the human brain (Scatliff and Johnston, 2014). From the first brain's descriptions, the analysis of its anatomical features continues to reveal an astonishing level of complexity, particularly in white matter fiber tracts (Assaf et al., 2019).

3. MRI in neuroscience

A new perspective on human brain anatomy was introduced with the advent of Magnetic Resonance Imaging (MRI), followed by the introduction of diffusion-weighted MRI (DWI) in 1985, which was a landmark development in this field (Assaf et al., 2019; Le Bihan and Breton, 1985). MRI constitutes a fundamental tool for understanding both the structure and function of the brain (Thiebaut de Schotten et al., 2019). MRI occupies a unique position in the toolkit of neuroscience: from the human brain to that of other animals such as non-human primates, MRI has been used in a variety of studies, such as human epidemiology (de Prado Bert et al., 2018; Marcus et al., 2007) and clinical, preclinical, and analytical studies involving animals (Denic et al., 2011; Friedrich et al., 2021; Richardson et al., 2011; Sliwa and Freiwald, 2017).

4. MRI technique

Using the same machine, MRI allows both the structure and function of the brain to be imaged. During an MRI scan, the specimen (*in vivo* or *post-mortem* brain) is positioned inside a large magnet that generates a strong magnetic field, which causes a small fraction of the protons in the tissues to align with the direction of the magnetic field (Rilling, 2014). Radiofrequency pulses at the precession frequency of these protons are applied and perturb the reorientation

from alignment with the magnetic field (Rilling, 2014). The signal intensity of voxels in MRI images is generated by the response of these protons. The water and fat content in the tissue, water diffusion direction, and the ratio of deoxygenated to oxygenated hemoglobin are variables used to compute structural images (contrast between gray matter, white matter, and cerebrospinal fluid), diffusion-weighted imaging (DWI) images for tractography, and fMRI images with increased blood flow in response to stimuli (Rilling, 2014; Turner and Jones, 2003). The digital format of neuroimaging datasets allows them to be persistent, manipulable, reusable, and shareable and can be used for multiple purposes beyond their original intent (Thiebaut de Schotten et al., 2019). As the datasets can be shared publicly, it is possible to merge them with datasets originally acquired for specific studies and employ them for further research.

5. MRI vs gold standard methods

While MRI is able to detect various cytoarchitectural variations, its broad sensitivity results and a lack of specificity make it difficult to correlate a specific signal pattern with a particular aspect of microstructure (Mars et al., 2014). Neuroimaging has been subject to criticism for its lower resolution and less direct access to data compared to some of the "gold standard" methods (Thiebaut de Schotten et al., 2019). In conventional research, when examining the same brain region with various stains, adjacent slices must be compared, with each prepared using a distinct stain (Mars et al., 2014). Currently, MRI cannot directly measure the microscopic features of brain organization that are commonly used in comparative neuroscience (Mars et al., 2014).

However, MRI is a non-invasive, non-damaging (for living animals but also for the tissue), repeatable, and allows whole-brain acquisitions in a relatively short time (from minutes to hours, depending on the MRI's precision) through multiple modalities (Thiebaut de Schotten et al., 2019). MRI acquisition enables hypothesis testing beyond a single brain region or circuit. By scanning the same tissue repeatedly using different scanning protocols (Mars et al., 2014), this approach allows researchers to investigate the same research hypotheses beyond a single brain region or circuit (Thiebaut de Schotten et al., 2019).

6. Comparative neuroscience & NHP

Although MRI measurements may not exactly correspond to traditional techniques (cytoarchitectonics and tract tracing), they provide useful information and can be applied to multiple modalities and species, including rare species and humans, which may be inaccessible to traditional methods (Borra and Luppino, 2019; Herold et al., 2019; Palomero-Gallagher and Zilles, 2019; Thiebaut de Schotten et al., 2019). Owing to the invasive and time-consuming nature of traditional methods used for studying neural anatomy, most comparative neuroscience studies rely on comparisons between a limited number of species (Thiebaut de Schotten et al., 2019). The field of comparative neuroscience has made significant progress, in part due to a growing consensus regarding the value of MRI in advancing our understanding of brain anatomy. In the initial stages of comparative neuroimaging studies, structural MRI was used to compare the absolute and relative sizes of brain structures in non-human primate species (Rilling, 2014). To understand the fundamental principles underlying brain and behavior relationships, larger datasets are required, which can be achieved through exploratory and hypothesis-driven analysis techniques (Thiebaut de Schotten et al., 2019). The noninvasive nature of MRI enables the acquisition of data from various species, facilitating cross-species comparisons using a unified method. This advantage of MRI has been highlighted in the studies by Ellegood et al. (2015) and Thiebaut de Schotten et al. (2019), making it a crucial tool for addressing evolutionary inquiries, as emphasized by Mars et al. (2014).

Despite being historically small and underfunded, the field of comparative neuroscience can significantly advance our understanding of the brain by leveraging its strengths and scaling up through collaborative efforts (Thiebaut de Schotten et al., 2019). Its two primary objectives are to establish the fundamental principles that govern brain structure and function across different species and comprehend the unique features of specific species (Thiebaut de Schotten et al., 2019). MRI's ability of MRI to access rare and protected species and collect large samples makes it a valuable tool for comparative neuroscience research and a neuroecological approach (Mars et al., 2014; Rilling, 2014). A neuroecological comparative approach aims to understand the general design principles and constraints governing the evolution of neural systems and the selection pressures causing differences among species and requires the investigation of a broad range of species (Mars et al., 2014; Rilling, 2014). New hypotheses on specific adaptations resulting from the ecological niche and evolutionary history of each species (Mars et al., 2014)

can therefore be studied through variations in brain organization, as well as the behavioral repertoire across the primate order (Mars et al., 2014; Rilling, 2014).

7. *Post-mortem* MRI

Although rats and other animal models are commonly used in comparative neuroscience research, the complexity of the primate cortex is unique to primates, particularly in the context of social issues (Lear et al., 2022). Therefore, investigating behavioral questions related to the brain is feasible only in non-human primates (Homberg et al., 2021; Lear et al., 2022). The challenges associated with training non-human primates limit the exploration of the sufficient number of species necessary for establishing robust evolutionary conclusions (Thiebaut de Schotten et al., 2019).

Although the use of MRI has advanced comparative studies of brain anatomy and function, its application to live apes is limited, and laboratory studies have mostly focused on macaques and marmosets (Mars et al., 2014). Therefore, *post-mortem* imaging techniques such as structural imaging, myelin mapping, and diffusion MRI are fruitful techniques using brain samples of animals that died of natural causes (Mars et al., 2014). This approach provides a potential avenue for researchers to collect brain samples from animals that have died in zoos and research institutes, allowing for the scientific use of cadavers beyond the natural life of the animal (Geyer et al., 2011; Mars et al., 2014; McNab et al., 2009; Thiebaut de Schotten et al., 2019).

Structural MRI can be performed on this type of specimen to characterize the size and volume of the brain regions of interest. Naturally, fMRI is not feasible for this type of specimens. However, diffusion MRI (DWI), a technique for analyzing white fiber networks by quantifying the diffusion of water molecules along the axis of white matter fibers, can be applied to *post-mortem* brains, reinforcing MRI's interest in deepening anatomical knowledge of the brains of many species (Mars et al., 2014). The DWI technique associated with tractography algorithms provides a detailed representation of the connections between specific brain areas and the routes these connections take (Mars et al., 2014).

The use of MRI in *post-mortem* imaging provides high-resolution data to study the neuroanatomical characteristics of humans and other species. This type of imaging of *post-mortem* specimens is classically used in synergy with histology to validate the origin of the image contrast (Franklin and Paxinos, 2019; Saleem and Logothetis, 2006). However, studying

the brain's homologous regions in a translational manner between species requires common measurements or MRI associated with microscopy measurements in the same brain tissue (Mars et al., 2021). Compared to *in vivo* acquisitions, *post-mortem* MRI is not constrained by time limitations related to anesthesia and/or restraint of a living subject, thus offering the opportunity to scan a sample with high precision MRI, which usually requires acquisition times of around 10-15 hours for anatomical MRI (Navarrete et al., 2018; Sakai et al., 2018).

Post-mortem MRI provides distinct opportunities to acquire high-resolution images for the non-invasive examination of brain anatomy, tissue composition, and their associations with microscopic images (Keren et al., 2015; Langkammer et al., 2012; Mollink et al., 2017). This imaging modality has been shown to facilitate common measurements and has been used to study a wide range of neuroanatomical characteristics in various species. Although *post-mortem* MRI presents significant potential for investigating neuroanatomy and tissue composition, it is still considered a specialized approach owing to technical hurdles and the requirement for interdisciplinary expertise (Tendler et al., 2022).

8. Uniformizing methods: brain extraction and treatment is key in MRI images acquisition.

While initiatives to share comparative data demonstrate researchers' willingness to collaborate, they also highlight the challenges associated with collecting data from different laboratories (Navarrete et al., 2018; Sakai et al., 2018; Thiebaut de Schotten et al., 2019). Available data are often derived from samples from diverse sources, which are anesthetized, fixed, and preserved using various techniques. Furthermore, data are obtained from different scanners and protocols, some of which are non-standard, and the effects of these differences on the results are not always known (Mars et al., 2014; Navarrete et al., 2018; Sakai et al., 2018). Combining *in vivo* and *ex vivo* scans in studies presents additional challenges due to changes in sample shape and tissue properties related to *post-mortem* fixation and scanning, all of which may influence the obtained signal from the samples (Thiebaut de Schotten et al., 2019).

The acquisition of *post-mortem* MRI images of macaque brains is at the heart of our study of regions of interest involved in the social brain of these non-human primates and, more broadly, in translational studies of homologous brain regions. Through the acquisition of 15 *post-mortem* anatomical and DTI MRI scans of brains from six different species of macaques, we were able

to refine a brain extraction technique - whether frozen or fresh - to minimize specimen handling artefacts and obtain image quality suitable for optimal use by the scientific community. Brain extraction is a crucial process in neuroscience research for studying the internal brain structure of animals. The first part of the acquisition of brain MRI images relies on the extraction of brain specimens. This article outlines a detailed protocol for extracting the brain from a macaque specimen, which involves head dislocation, skull cap removal, and brain extraction.

9. Overview of the *post-mortem* brain fixation in neuroscience research

9.1. Purpose of *post-mortem* brain fixation

Owing to their close phylogenetic relationship with humans and their extensive capacity for complex social and cognitive behavior, non-human primates (NHPs) are valuable research models for studying complex behavioral questions. Their similarities with humans in terms of lifespan, infancy, social cognition, and neuroanatomical features make them useful for studying human development and a wide range of human conditions (Abbott, 2014; Davenport et al., 2014; Shively and Clarkson, 2009). A standard necropsy protocol for CNS/peripheral tissues is valuable for optimizing these resources.

Primate research is currently under strict legal regulations worldwide, and is crucial for human clinical research (Abbott, 2014; Otubo et al., 2021). Using *post-mortem* brain specimens is an advantageous option to maximize 3Rs guidelines in animal experimentation, first enunciated by Russell and Burch in 1959 (Russell and Burch, 1959). Chemical fixation is used to preserve *post-mortem* tissue similar to its *in vivo* state (Dawe et al., 2009). Fixative solutions such as formaldehyde or paraformaldehyde (D'Arceuil and de Crespigny, 2007) diffuse inward from the surface of the brain to slow or stop tissue decomposition (Kiernan, 2000; Thavarajah et al., 2012; Werner et al., 2000). Fixation promotes protein cross-linking and the immobilization of water molecules, potentially reducing the T2 relaxation time (D'Arceuil and de Crespigny, 2007; Yong-Hing et al., 2005). Post-mortem tissue remains susceptible to bacterial degradation and autolysis until complete fixation occurs (Dawe et al., 2009).

Post-mortem brain fixation can be achieved through two methods: immersion fixation and intracardial perfusion fixation. Immersion fixation involves submerging the brain tissue in a

fixative solution, while intracardial perfusion fixation involves delivering the fixative solution into the brain's vascular system through the heart.

9.2. Advantages of *post-mortem* brain fixation

In human brain research, and reportedly in NHP brain research, postmortem neuroanatomy faces several confounding factors, such as the age and potential neuropathological causes of death of the individual, the fixation protocol and MRI characteristics (Alkemade et al., 2018). However, the high spatial resolution offered by *post-mortem* brain MRI compensates for all these limitations: neuroanatomy is more detailed and interindividual (Alkemade et al., 2018) as well as interspecies variations can be studied.

Certainly, another limitation of *post-mortem* studies is the lack of information on brain function. Nevertheless, linking the topographical features of the brain vasculature with BOLD signal studies in living subjects contributes to a better understanding of the location of neuronal activity and its specification (Alkemade et al., 2018). *Ex vivo*, compared to *in vivo*, allows dMRI acquisitions with higher magnetic field, gradient strength and longer scan times (Yendiki et al., 2022). The quality of dMRI depends on *ex vivo* preparation and fixation (D'Arceuil and de Crespigny, 2007) and requires monitoring of vibration and ambient temperature (Dyrby et al., 2011).

Therefore, *post-mortem* MRI studies reduce the knowledge gap in neuroanatomy and are of great importance in NHP neuroimaging research.

9.3. Challenges of *post-mortem* brain fixation

Historically, NHP neuroanatomical atlases have been established using histological staining techniques and are references in primate studies (Paxinos et al., 2024; Saleem and Logothetis, 2006; Wu et al., 2000). Even though these types of atlases serve as references, they present certain limits as they only provide limited slices and orientations of images, which makes it challenging to reconstruct the neural structures three-dimensionally (3D) or establish probabilistic atlases with histological images (Feng et al., 2017). Furthermore, the use of various fixative solutions can affect tissue staining properties, the impact of different fixation procedures, such as perfusion versus immersion fixation, on tissue characteristics (Lavenex,

2009; Lavenex et al., 2009). Nonetheless, diverse fixation techniques influence the fundamental properties of the tissue on a morphological and neurochemical level (Lavenex et al., 2009). In primate brains, two types of brain deformations appear in histological preparations and fixations. There are global 3D deformations and slice-specific 2D deformations (Dauguet, 2010, 2005). The neuroanatomical atlases are concerned by these two types of deformations: the 3D deformation from the whole brain preparation itself and the 2D deformations from the histological slicing and staining (Dauguet, 2010; Feng et al., 2017).

Brain preparation for MRI scanning is only concerned by global 3D deformations. These deformations result from the extraction of the brain from the skull and consist of global shrinkage due to the loss of cerebrospinal fluid, loss of blood irrigation, and global dehydration, as well as various deformations caused by gravity or mechanical effects and specific processing techniques such as fixation (Dauguet, 2005). Recently, MRI macaque brain atlases and templates (Black et al., 2001; Hartig et al., 2021; Jung et al., 2021; Rohlfing et al., 2012) have emerged as 3D and digital alternatives that make establishing probabilistic atlases possible (Feng et al., 2017). Compared to the histological atlases, the digital format is interactive, searchable, and eliminates the 2D deformations.

Furthermore, the fixation processes have an impact on the MRI sequences parameters. As previously discussed, the brain's complete fixation takes time (depending on its volume and the fixation technique). A controlled room temperature whilst the fixation occurs is required for tissue decomposition may increase water content or mobility, leading to increased T2 values (D'Arceuil and de Crespigny, 2007). Interestingly, T2 relaxation can provide valuable information about changes in brain tissue during fixation (D'Arceuil and de Crespigny, 2007; Dawe et al., 2009).

In animals' brain studies (rodents for the majority) and humans', *post-mortem* brain tissue fixed through immersion fixation shows significant reductions in T1, T2, and diffusivity (Kamman et al., 1985; Pfefferbaum et al., 2004; Shepherd et al., 2009). A 21% reduction in T1 and 81% reduction in T2 in rat cortical slices fixed through immersion fixation compared to fresh unfixed *post-mortem* values has been described (Kamman et al., 1985).

The T1 reduction is likely caused by the proteins' cross-linking induced by the fixation itself, making this effect an inherent consequence of the *post-mortem* fixation (Roebroek et al., 2019). The T2 reduction on the other hand can be reversed through prolonged washing in saline

or phosphate-buffered saline as it is due to a combination of dehydration and unbound fixative (Roebroek et al., 2019).

A study of primate brains revealed that the apparent diffusion coefficients (ADCs), which indicate diffusivity in dMRI, were significantly lower in unfixed *ex vivo* white matter by 50 % and in fixed white matter by 80 % compared to *in vivo* values (D'Arceuil and de Crespigny, 2007). These reductions in diffusivity were caused by the lower temperature of *post-mortem* acquisitions and the effects of formalin fixation and dehydration. As mentioned previously, washing fixed tissue in saline or PBS can mitigate some of these effects and increase white matter ADC by about 30 % (D'Arceuil and de Crespigny, 2007).

To study neuroanatomical properties of *ex vivo* brains with MRI acquisitions requires to consider the potential artefacts associated with this imaging technique. The brain preparation is a possible source of artefacts (T1 and T2 reduction) as well as magnetic artefacts caused by magnetic susceptibility interfaces occurring at air-tissue boundaries (Shatil et al., 2016).

The issue of free motion of the brain specimen within its container is a frequent problem that can result in image artefacts. It can be solved with cotton pads, as mentioned by Shatila and colleagues. In our current study, we have chosen to place resizable squares of aquarium filter floss to minimize the parasitic movements of the brain. The current “gold-standard” approach for addressing magnetic susceptibility distortions is using a proton-free fluid such as Fluor inert or Fomblin, as stated in Shatil et al. (2016). However, these fluids can be expensive and challenging to acquire, and Fomblin, due to its oil-like properties, may be laborious to fully remove from the specimen's surface (Shatil et al., 2016). This can lead to interference with subsequent processes such as brain fixation, embedding, or histological staining (Shatil et al., 2016).

10. Materials and method

10.1. Materials and equipment

All the required materials are listed in **Table 2** and have been curated through literature recommendations (Brown et al., 2009; Davenport et al., 2014; King et al., 2013; Shatil et al., 2016) as well as through the realization of the procedure itself. Nevertheless, before

manipulating any new materials and/or chemical products, the experimenter should carefully review the manufacturer's safety instructions.

Table 2: Necessary materials – name and description

Materials	Description
Multifunctional rotary tool (Dremel type) associated with a sawing disc	To precisely cut out and remove the skull and have access to the brain.
Osteotome	To separate the skull from the atlas.
Mallet	Used with the osteotome.
Hammer-axe	To separate the skull from the atlas and to enlarge the space between the muscular planes and the skull.
Autopsy knife	To cut out the flesh and muscles.
Scalpel handle and blade	To dissect the scalp, muscles of the head, the dura, and the facial nerves.
Grooved probe	To dissect the dura without damaging the underlying tissues.
Pair of curved scissors with round tip	To cut out flesh at various steps of the dissection.
Dissecting forceps with and without claws	To hold tissues without damaging them to perform sections (skin, muscles, dura, nerves).
Graded beakers	To measure and transfer PFA into the bucket for the brain fixation.
Funnel	To transfer the various liquids without spilling.
Test tube with graduation	To measure out the required amount of distilled water for the PBS.
Buckets (x4)	Containers for the brain fixation.
Hemispheric receptacles	With holes at regular intervals, to hold the brain spherical shape whilst it is immersed in PFA.
Plastic jar with screw lid	Transparent, 7 centimeters in diameter (adapted to the size of the MRI antenna used). Container for brain for the MRI.

Fluorinert™ FC-770	Fluorocarbon-based fluid, used to displace air bubbles ¹ and improve the SNR ² .
Distilled water	To dissolve the PBS tabs to make PBS liquid.
Parafilm	To seal the MRI containers and prevent any leakage.
Cotton batting/aquarium foam squares	To place inside the MRI container at the bottom, the top and on one side. Used to pad the brain specimen and contain the bubble at the top of the container.
Latex or nitril surgical gloves	For handling specimen brains.
Lab coats (or surgical gowns)	For individual protection whilst performing the dissection.
Marker	To label the various containers (mentioning if it has contained PFA), label the brain specimen.
7T MRI Antenna	For the MRI acquisition (whole brain acquisition). Check the internal diameter to choose the adequate container.
Material for the use of paraformaldehyde	
Formaldehyde solution 10 %	pH 6,9 solution for histological tissue fixation. Ordered from Sigma-Aldrich (Product ID: HT501640-19L).] At least 10 x volume of a macaque brain (roughly 3 liters per brain).
Formaldehyde spill response kits	Used for safety in case of any PFA spilling.
Fume hood	To manipulate PFA ensuring the safety of the experimenter.
Face shield	For the experimenter's safety in case of any spilling.
Mask	For the experimenter's safety in case of any spilling.
Gloves (chemical resistant)	For the experimenter's safety for handling the PFA.
Baritainer	For discarding waste

¹ (Iglesias et al., 2018)

² SNR: signal-to-ratio

10.2. Brain extraction sequence

Ethical board approval was not required, as all brain specimens used to develop this method came from the Primatology Center of the University of Strasbourg (CdP), either from inner collections (full bodies kept in dedicated freezers) or from individuals of the (CdP) that died from natural causes.

Head Dislocation

The first part of brain extraction consists of head dislocation to ensure the highest precision for actual brain extraction.

- The animal was placed on its back, and the head was pulled dorsally to extend the neck (Brown et al., 2009).
- The muscle mass was cut to expose the atlantooccipital junction.
- This junction is cut by moving the head back and forth to facilitate the passage of the knife or hammer-axis between the cartilage (Brown et al., 2009).

Adjustment of Technique to Frozen Specimens

For frozen specimens, disarticulation of the head can only be performed using a direct atlantooccipital approach. The section is performed with an osteotome and hammer (Figure 24).

Once the head is disarticulated, look through the foramen magnum to verify the absence of (normal) cerebellar protrusion (Figure 24, B) . If not, it would indicate cerebellar herniation and the presence of associated lesions in this brain structure (Davenport et al., 2014). The circumference of the head was measured using a tape (data collection). The average volume of a macaque brain is 89.2 ± 1.9 (SEM) for male individuals and 70.8 ± 0.72 cm³ for female individuals (Franklin et al., 2000). The amount of 10 % paraformaldehyde buffered solution (pH = 6.9, Sigma-Aldrich) required to fix the brain should follow the volume ratio of tissue to be fixed to paraformaldehyde of 1:10 (Thavarajah et al., 2012), that is, a minimum of one liter of paraformaldehyde.

Skull Cap Removal

- The scalp was incised longitudinally from the cranial suture of the anterior fontanel to the foramen magnum.
- A second incision was made along the coronal suture perpendicular to the initial incision.
- Recline the temporal, frontal, and occipital muscles bilaterally. The skull is exposed.
- Clean the skull surface with 70 % ethanol and dry it with gauze pads.
- Cut the bony skull cap with a saw (Dremel®) (Figure 24, C, D, E).

Brain Extraction

- The dura mater, cerebellum tent, and false brain were removed with a bony cap (Brown et al., 2009).
- The head was placed vertically and tapped lightly on the table to gradually detach the brain from the skull.
- Using the fluted probe, sever the olfactory peduncles, internal carotid arteries, and cranial nerves while extracting the brain from the skull box (King et al., 2013) (Figure 24, F).

The pineal gland is commonly found as a single white firm conical mass suspended at the midline of the skull cap and attached to the meninges (King et al., 2013). In addition, in many animals, the choroid plexus is visible as two reddish masses in a position similar to or slightly in front of the pineal gland (King et al., 2013).

- Place the brain in one of the hemispheric cups (Figure 24, F).
- For frozen specimens, thaw the brain in water at room temperature before placing it in the cup (frozen tissue combined with paraformaldehyde fixation creates an aqueous insulating layer, altering fixation of the internal brain structures).

a) Fixation and brain preparation for MRI acquisitions

- A volume of 10 % paraformaldehyde buffered solution was added to the labelled bucket containing the brain.
- Ensure that the brain is perfectly immersed in the container using 3 L of paraformaldehyde.
- The container was closed and left under the hood for five to seven days. Check and gently stir every day to ensure the good repartition of the PFA on the tissue.
- Once the brain is fixed (Figure 24, **G**), immerse the brain in a 0.5 L jar filled with PBS for 48 hours before MRI.

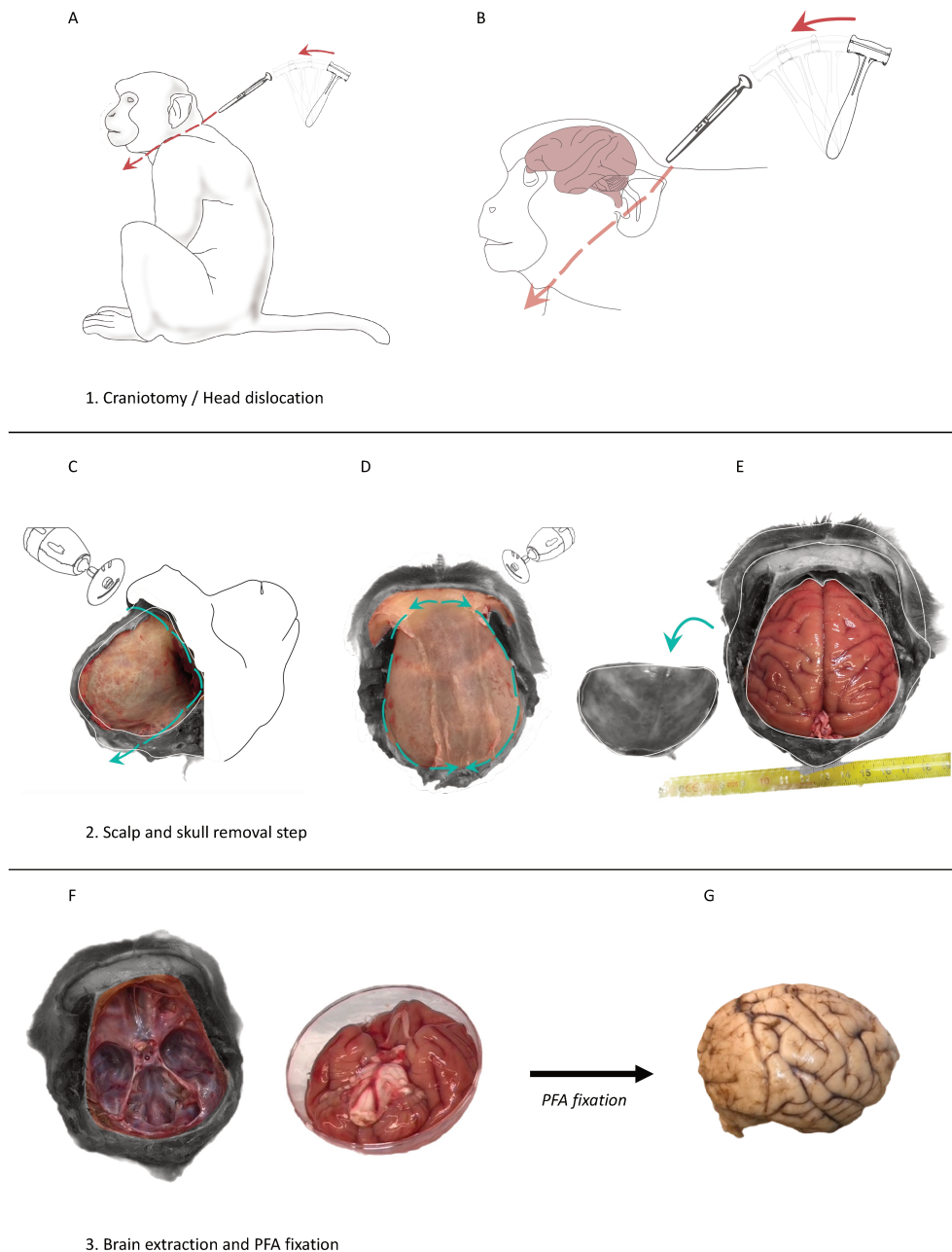


Figure 24: Panels showing the sequence of dissection steps.

(1) Craniotomy step (A) Position of the cadaver and cut site (B) Close-up of anatomical landmarks of the cut site. (2) Steps of scalp and skull removal using a rotary saw (C) Right lateral view of the green dotted skull cutting area after scalp removal; (D) View of the skull after scalp removal and green dotted skull cutting area; (E) View of the skull after skull and dura removal. (3) Extraction and PFA fixation of the brain (F) Top view of the head after removal of the brain and its placement in a hemispherical cup; (G) Right lateral view of the brain after PFA fixation.

MRI acquisitions

The diameter of the container was chosen based on the diameter of the MRI antenna used.

- Place the sample in a spherical container. Note the orientation in which the brain is placed (for future reference during the MRI acquisitions). Place aquarium foam squares around the brain to minimize the residual movements from the MRI's vibrations and to contain the remaining air bubble at the top of the container (Figure 25, B).
- Fill the container to the brim with Fluorinert™ FC-770, a liquid that optimizes the contrast of the MRI signal.
- Place the container in a vacuum chamber (negative pressure of -0,1 Pa.), to limit the presence of air bubbles on the images, for three hours to remove air bubbles (Shatil et al., 2016) (Figure 25, A). Complete up to the brim with Fluorinert™ FC-770 if needed.
- Seal the container with parafilm (Figure 25, B).

Recommended 7T-MRI scanning setup

Place the container with an elevating foam square to contain the remaining bubble at the top of the jar and limit the superimposition of the bubble on the brain (Figure 25, C and D).

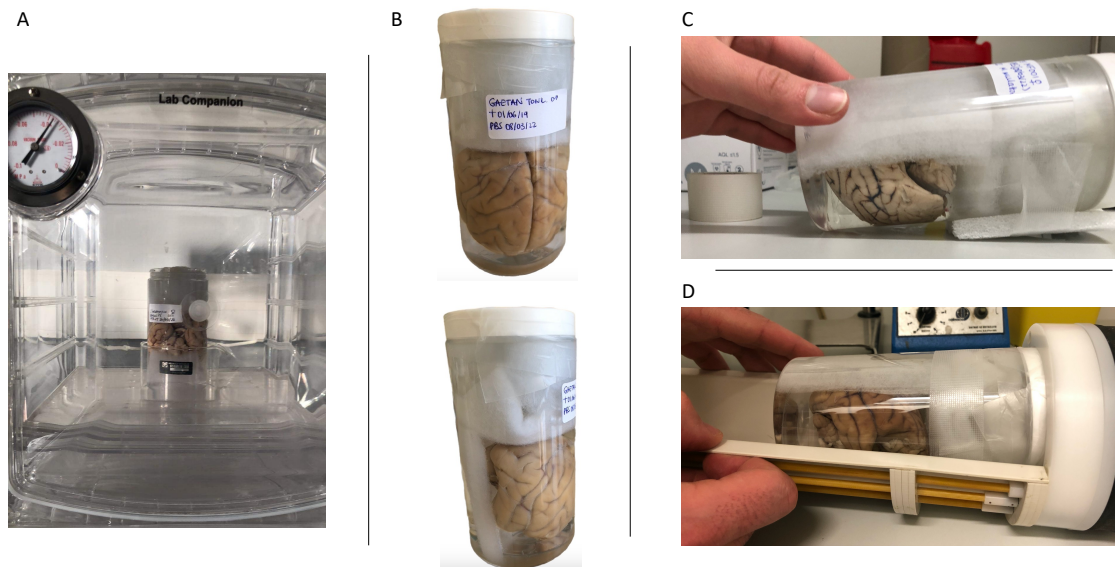


Figure 25: Set of photographs of the preparation of the fixed brain for MRI acquisitions.

(A) Air bubble removal stages in a vacuum chamber. The brain is immersed in FluorinertTM FC-770 and held in position by the aquarium foam squares. The container is placed in a receptacle to catch any FluorinertTM FC-770 that may spill out of the container during the procedure; (B) Placement of the aquarium foam squares inside the container of brain immersed in FluorinertTM FC-770 and sealed with parafilm; (C) Placement of the container with a lift foam square to contain the residual air bubble in the first third of the container; (D) Placement of the container in the MRI antenna.

Once in the MRI, it is recommended to Perform a sequence of localizer scans with the purpose of: (1) identifying significant distortions caused by air bubbles in the brain or MRI-compatible container, (2) accurately positioning the brain, and (3) establishing the slice positions necessary for subsequent data acquisition (Shatil et al., 2016).

11.Results and applications of the technique

Brain extraction for macaque specimens involves head dislocation, skull cap removal, and brain extraction. This protocol can be adjusted for frozen specimens, and the brain should be fixed in 10 % paraformaldehyde (PFA) before MRI.

11.1. Anticipated results

To demonstrate the potential image quality achievable through this specific protocol, fifteen whole macaque brains from six different species were scanned using a 7-Tesla Bruker Biospec scanner with a ¹H transmit-receive volume coil with active detuning with inner diameter 86 mm. The brains were scanned at room temperature (~20°C). The MRI characteristics are reported in **Table 3**. The **Figure 31** shows some image acquisitions obtained with the aforementioned protocol. It is important to note that despite the measures taken to limit the formation of artefacts and air bubbles (Figure 26, B), some of the images we acquired show a zipper artefact (Figure 26, C) inherent to the MRI machine and others show air bubbles still trapped between the folds of the cerebral cortex. Furthermore, Shatil and colleagues mention injecting a fixing agent (in this case formalin) into the ventricles to limit the presence of air bubbles embedded in these anatomical structures (Shatil et al., 2016).

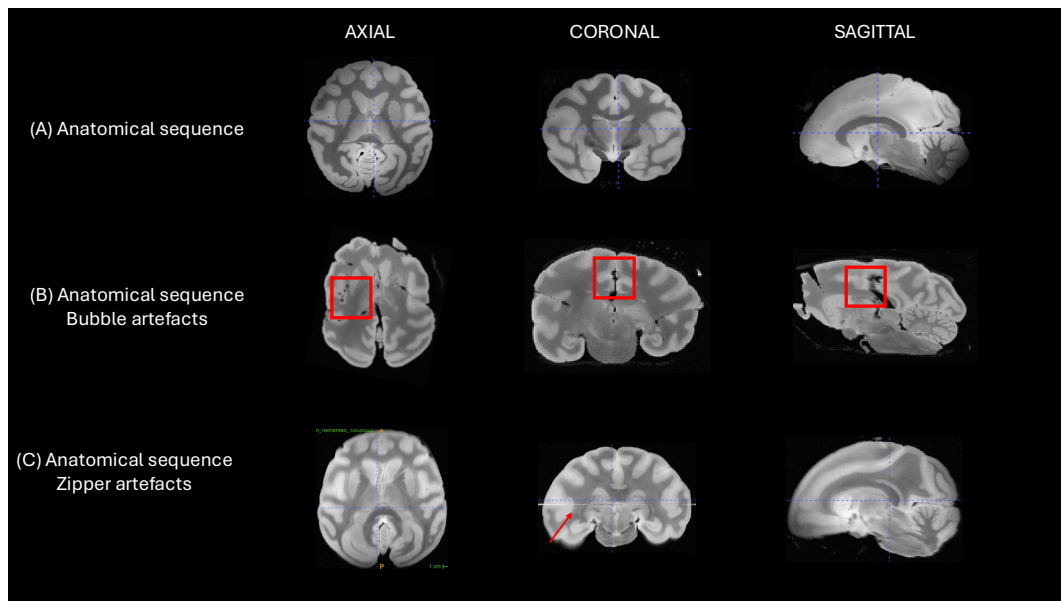


Figure 26: Anatomical MRI sequences and representative artifacts in the macaque brain.

(A) Standard anatomical sequence shown in axial, coronal, and sagittal planes. (B) Anatomical sequence affected by bubble artifacts (red boxes), originating from residual air bubbles not eliminated during the vacuum preparation prior to scanning. (C) Anatomical sequence affected by zipper artifacts (red arrow), resulting from MRI antenna interference.

Table 3: Summary table of MRI features and post-mortem brain preparation protocol

Research laboratory	Primateology Centre of Strasbourg University / ICube Laboratory (Strasbourg)
Number of subjects	15
Scanner	Bruker Biospec 7T 70/30 UR
Type of antenna	¹ H transmit-receive volume coil with active detuning with inner diameter 86 mm
MRI weighting	T1
Spatial resolution	0.20 x 0.20 x 0.20 mm
Preparation and fixation protocol	Immersion fixation: 10 % buffered paraformaldehyde (PFA)
MRI brain liquid	Fluorinert™ FC-770

11.2. Validation of the *post-mortem* brain fixation

The first step following the MRI acquisition is the validation of the preparation and fixation of the specimen. As shown in the (Figure 27), when the fixation is incomplete, the brain tissues will show a demarcation/gradient-like aspect.

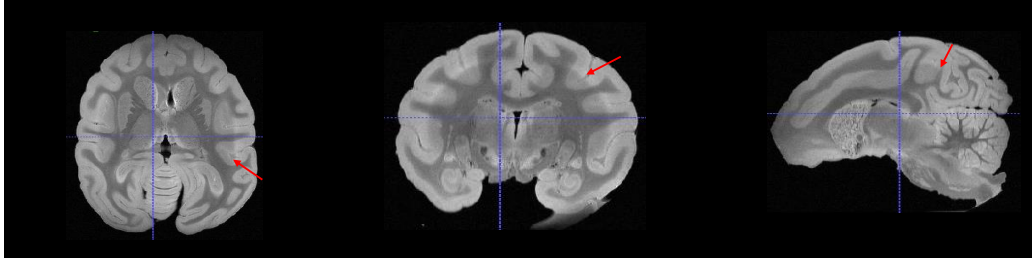


Figure 27: *Anatomical MRI sequence showing fixation-related artifacts in the macaque brain.*

Representative axial, coronal, and sagittal slices illustrating signal inhomogeneities (red arrows) caused by suboptimal tissue fixation. These artifacts typically appear as local intensity distortions, particularly in cortical regions, and can affect the reliability of subsequent morphometric analyses.

When this situation arises, the brain must be removed from the MRI-compatible container and placed in a large PFA fixation bucket to repeat this step. It is also possible to keep the MRI set-up and swap the Fluorinert™ FC-770 for PFA (Shatil et al., 2016). However, the PFA within the container must be replaced every few days due to its limited volume (Shatil et al., 2016).

11.3. Other types of artefacts

In addition to the fixation error, other types of errors in the protocol were noted. In some cases, artefacts related to the aquarium foam squares placed in the container appeared (Figure 28 (A)). This was mainly explained by the presence of PBS on the surface of the brain, soaking the foam squares and making them hyperintense on the MRI images. A dissection defect was revealed by the MRI images (Figure 28 (B)) and was due to the fragility of this brain. Finally, the importance of the localizers prior to the anatomical scan of the brain was shown to be crucial when faced with a framing error: Figure 28 (C) shows a sagittal slice with a too small field of view.

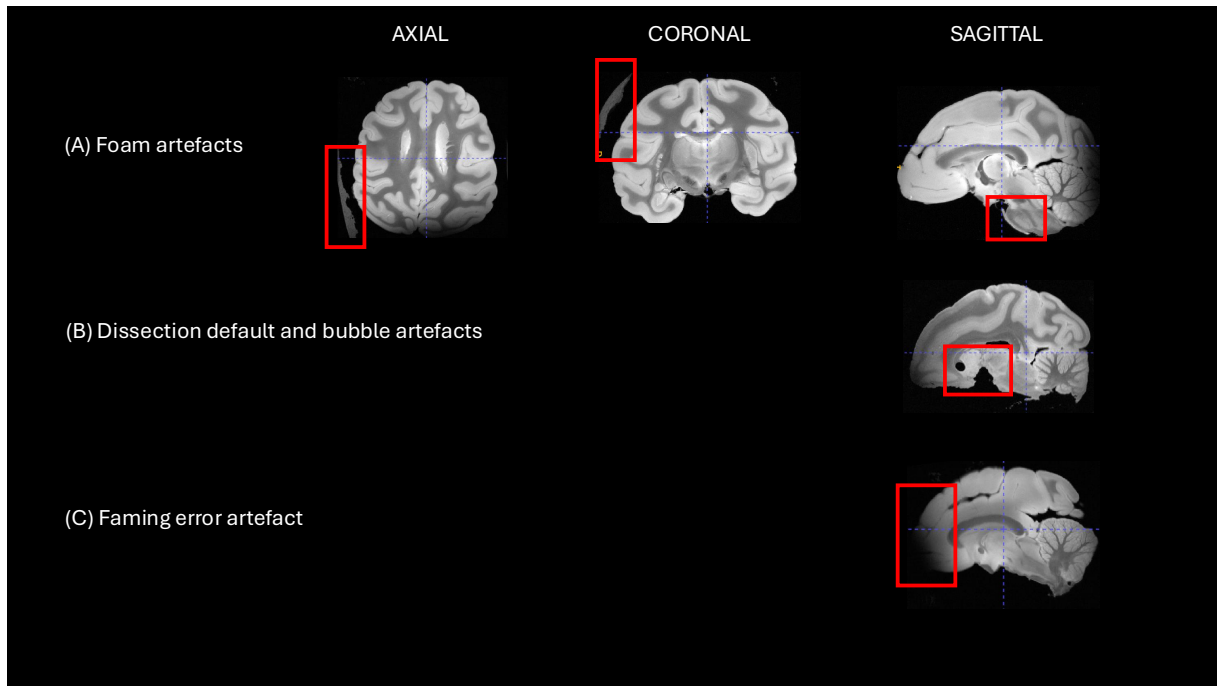


Figure 28: Representative schematic examples of artefacts observed in post-mortem anatomical MRI acquisitions.

(A) Foam artefacts, generated by the presence of foam pieces surrounding the specimen during scanning. (B) Dissection default combined with bubble artefacts, caused by small air pockets not removed during vacuum preparation and by irregular tissue dissection. (C) Framing error artefact, resulting from an improper positioning of the sample within the field of view.

12. Discussion

This protocol aims to overcome the limitations generally described in *ex vivo* imaging studies such as sensitivity to motion, air bubbles and the risk of damaging the sample during dissection. Air bubbles pose a significant problem for the acquisition of *ex vivo* images if not effectively eliminated. It is therefore recommended that the initial MRI localizers are carefully examined to identify the presence of air bubbles. It is worth noting that we did not perform the technique of injecting the fixing agent within the ventricles, as recommended by (Shatil et al., 2016) to limit the bubbles inside the cavity, because of the relative small size and fragility of the specimens. If observed air bubbles are observed (apart from the residual ones in the ventricles), scanning should be stopped until the problem is resolved, as the information in these regions will be compromised in subsequent scans.

In our report, the motion issue is addressed with aquarium foam squares. However, as shown previously in (Figure 28 (A)), a special care must be taken to keep the foam dry (when in contact with PBS or water, the foam becomes hyperintense) to avoid artefacts. Furthermore, the motion issues can still appear if the brain is not perfectly circled by the foam. Whole *post-mortem* brain imaging through whole animal perfusion is a technique that allows for complete freedom from motion artefacts related to machine vibration as well as from distortion of the brain itself during fixation. Therefore, it is still advisable to exercise caution when processing images after using the proposed *ex vivo* scanning specimen, using motion correction algorithms and other appropriate measures.

Thus, MRI-based techniques offer tremendous potential for acquiring various measurements across whole brains within a reasonable time frame, offering opportunities for full-scale comparative neuroanatomy. However, neuroimaging techniques have some disadvantages. First, the signals obtained are indirect measures of tissue properties, for instance the diffusion of water molecules as a proxy for the orientation of a white matter fiber in the case of diffusion MRI and the differential sensitivity to tissue properties used to approximate myelin content. Second, MR imaging techniques currently do not have the very fine resolution that traditional anatomical techniques have, with diffusion MRI of 1 mm resolution and rs-MRI of 1.5 mm resolution now standard for a macaque-sized brain. However, neuroimaging is still a relatively young field, and the resolution of MRI is being improved continuously.

Post-mortem neuroimaging enables repetitive scanning of the same brain, multiple times using identical sequences. However, it still requires a manipulation of the brain with a large amount of PFA needed per brain (3 L at least). One of the drawbacks from this protocol is the handling of toxic products for the experimenter and the use of safety equipment (including a special hood for this type of liquid). Furthermore, *post-mortem* neuroimaging has presents one major drawbacks, inherent to this type of tissue: the shrinkage that occurs through the fixation process (Rilling and Insel, 1999).

In vivo studies have distinct benefits, including the ability to conduct longitudinal study designs, flexibility in experimental designs that require live animals for behavioral or similar measurements, and decreased risk of failed perfusion or fixation. However, *in vivo* scans also have multiple drawbacks, such as motion and pulsation artifacts in data acquisition, limited scan time leading to limited resolution and/or signal-to-noise ratio, and stress induced on the animal during the procedure (Oguz et al., 2013). Although *post-mortem* neuroimaging studies

have a number of drawbacks, they remain a very interesting source of highly accurate anatomical data and could be included in the 3Rs (Prescott and Poirier, 2021) of NHP studies. Some *ex vivo* MRI preparations on human brains use the same approach as in our protocol at the exception of the Fluorinert™ FC-770 and its oil-like properties that makes it difficult to rinse of from the brain (Shatil et al., 2016).

13. Conclusion

This report is part of the development of imaging techniques using MRI in NHPs, particularly in the context of comparative studies. Indeed, the use of *post-mortem* specimens allows the valorization of individuals of different species and profiles (sex, age, environment, etc.) and the sharing of these data between researchers, as is the case with the PRIMatE Data Exchange (PRIME-DE) (Milham et al., 2018). Establishing standardized preparation protocols and would improve data exchange and in result interpretation across diverse research groups.

In conclusion, *post-mortem* MRI of the non-human primate brain can provide valuable insights into both anatomical and microstructural features. Adequate sample preparation is a critical aspect in obtaining consistent high-quality images. While factors such as scanner hardware, image acquisition parameters and image processing can affect image quality, magnetic susceptibility artefacts from the brain preparation are a primary concern. As a result, the protocol outlined in this report assists researchers in obtaining high-quality *post-mortem* NHP MRI images that are free of artefacts and cost effective.

Annexe 3 : Programme d’habitation des animaux (macaques rhésus et macaques de Tonkean) à la capture pour les IRMf

L’imagerie par résonance magnétique fonctionnelle (IRMf) sur animaux non humains nécessite un encadrement rigoureux des procédures de contention et de capture, afin de garantir des conditions optimales d’acquisition des données tout en respectant le bien-être des individus impliqués. L’ensemble du protocole décrit ci-dessous a été soumis à l’avis du comité d’éthique local (SBEA) et autorisé par le ministère de l’Enseignement supérieur, de la Recherche et de l’Innovation (2023062617104978). Une attention particulière a été portée à la réduction du stress, à la limitation des captures forcées, et à la mise en place de stratégies basées sur la coopération volontaire des animaux.

1. Habitation des macaques rhésus (*Macaca mulatta*)

1.1. Contexte et enjeux

Le programme d’habitation a été conduit sur un groupe de 13 macaques rhésus hébergés au sein de la plateforme SILABE, entre janvier et juin 2024. Dans le cadre de sa gestion à long terme, le groupe avait récemment subi une importante réorganisation sociale, avec le retrait du mâle alpha, l’introduction d’un nouveau mâle adulte et le départ de plusieurs femelles, modifiant profondément la dynamique hiérarchique du groupe. Cette instabilité sociale s’est accompagnée d’un fort évitement du sas extérieur et de l’animalerie intérieure, lieux associés à la capture et potentiellement à des expériences antérieures aversives. La réticence à approcher les infrastructures et à tolérer la présence humaine posait un défi majeur à la mise en œuvre des sessions IRMf planifiées. Le programme a été mené avec le soutien de l’équipe de la plateforme SILABE, en particulier Gaël Raimbault, Lisa Morel et Rūta Vaicekauskaite, dont l’appui a été déterminant pour la conduite des sessions d’habitation. Comme aucune IRMf n’avait encore été réalisée sur des animaux vivant en semi-liberté, ce protocole a représenté un défi méthodologique majeur, nécessitant une gestion particulièrement rigoureuse des étapes d’habitation et de suivi.

1.2. Objectifs et méthodologie

L'objectif principal était de réhabituer progressivement l'ensemble des individus à s'approcher du sas extérieur (voir Figure 29), à y entrer de façon volontaire, puis à accepter la proximité humaine lors des manipulations de trappes. L'approche reposait sur les principes du conditionnement opérant avec renforcement positif, combinés à une utilisation du clicker training pour renforcer les comportements attendus. Aucun conditionnement aversif ni restriction alimentaire n'a été mis en place.



Figure 29: Espaces d'habitation des macaques rhésus au sein de l'installation expérimentale.

(a) Vue générale du sas extérieur menant à l'animalerie intérieure et au tunnel de transfert vers la salle d'IRM. C'est dans cette zone que les sessions quotidiennes de renforcement positif ont été menées. (b) Détail du sas extérieur, équipé de structures en bois permettant aux animaux de se percher et d'explorer librement l'espace. (c) Un individu du groupe de macaques rhésus, positionné en hauteur sur les structures du sas. Ce type de posture a été couramment observé lors des phases d'habitation, traduisant un comportement d'observation et d'évaluation de l'environnement. (d) Vue rapprochée de la zone de trappe entre le sas extérieur et l'animalerie (amenant au tunnel de capture). Des récompenses alimentaires y étaient régulièrement déposées afin de favoriser l'entrée volontaire.

Les sessions étaient conduites quotidiennement le matin, immédiatement après le nourrissage, à raison de 1h à 1h30 par jour. Chaque individu a fait l'objet d'un suivi individualisé, planifié environ 15 jours avant la date d'imagerie, afin d'intensifier l'habitation dans un cadre sécurisé et contrôlé. Ce protocole a représenté environ quatre mois de travail quotidien, soit plusieurs centaines d'heures d'habitation cumulées

Les récompenses utilisées incluaient :

- De la compote de pomme allégée en sucre,
- Des fruits frais choisis selon les préférences individuelles,
- Un clicker sonore pour marquer les comportements attendus.

1.3. Étapes du protocole

Les étapes de progression ont été les suivantes :

1. **Approche du sas extérieur** : familiarisation au lieu et association positive avec les renforçateurs alimentaires.
2. **Positionnement dans le sas** : incitation à rester dans le sas avec un comportement calme.
3. **Tolérance à la présence humaine** à proximité des poignées de trappes, sans réaction de fuite.
4. **Familiarisation au mouvement des trappes**, ouverture/fermeture contrôlée en présence de récompenses.
5. **Placement dans l'animalerie** : incitation à y entrer via des renforcements déposés à l'intérieur.

1.4. Résultats et limites

Tous les individus ont pu être capturés de manière effective et non traumatique le jour de leur imagerie, dans des conditions jugées compatibles avec les recommandations éthologiques en vigueur. Le sas extérieur a ainsi été réinvesti positivement par l'ensemble du groupe, sans comportements de panique ni agressions redirigées observées.

Néanmoins, une limite importante du protocole réside dans l'absence d'habituation au passage par le tunnel menant à la boîte de transport : malgré les tentatives, les individus n'ont pas été entraînés à franchir ce passage de manière volontaire et régulière. Lors des captures, ce franchissement s'est donc opéré de manière opportuniste et dépendait des aléas du comportement du jour. Cette étape reste une piste d'amélioration essentielle pour tendre vers un entraînement totalement coopératif.

1.5. Influence des dynamiques sociales sur l'habituation

Les interactions sociales entre congénères ont eu un impact notable sur la dynamique d'habituation, avec des effets contrastés selon le rang hiérarchique de l'animal présent dans ou autour du sas.

La présence d'un individu déjà entraîné de rang équivalent ou inférieur s'est révélée facilitatrice : les congénères hésitants tendaient à l'imiter ou à le suivre, réduisant leur évitement du sas. Ces situations ont pu être utilisées de manière stratégique, en choisissant d'entraîner certains individus "modèles" en priorité pour accélérer la progression des autres.

En revanche, la présence d'un individu de rang nettement supérieur dans la zone de capture s'est révélée inhibitrice : elle entraînait un blocage de l'accès au sas, une hésitation marquée, voire un retrait pur et simple des autres individus. Cela a nécessité une gestion fine des configurations sociales lors des sessions, parfois en isolant temporairement certains dominants ou en modulant les horaires de présentation des renforcements.

Ces observations soulignent l'importance d'intégrer les paramètres sociaux et hiérarchiques dans la planification des entraînements, particulièrement chez les macaques rhésus.

2. Habituation des macaques de Tonkean (*Macaca tonkeana*)

Le groupe de 27 macaques de Tonkean présentait une relation bien plus familière et stable avec les soignants et les espaces de manipulation, en raison d'une histoire expérimentale différente. Les individus circulaient librement entre leur volière (voir Figure 30) et l'animalerie intérieure, et aucun comportement d'évitement n'a été observé vis-à-vis du sas ou de la présence humaine.



Figure 30 : Volières d'hébergement des macaques de Tonkean (*M. tonkeana*) au Centre de Primatologie.

Ces structures extérieures, reliées à des loges intérieures, constituent l'environnement de vie quotidien des animaux et le point de départ des procédures de transfert vers l'installation expérimentale. La configuration des volières, avec un accès direct à l'extérieur, permettait aux individus de disposer d'un espace semi-naturel tout en facilitant la mise en place des protocoles d'habituation et de capture. Crédit photographique : Ayrton Guérillon.

L'habituation spécifique à la capture IRMf a donc consisté en une désensibilisation aux indices associés à la capture, en particulier la distribution de fruits dans l'animalerie. Afin d'éviter toute association négative entre les renforçateurs alimentaires et les captures, des fruits ont été régulièrement disposés dans l'animalerie à des moments aléatoires, non corrélés avec les jours de manipulation. Cette stratégie a permis de préserver l'engagement spontané des animaux et de faciliter les captures dans des conditions sereines.

Il convient ici de souligner le rôle déterminant des animaliers, dont la présence régulière, les gestes familiers et le lien de confiance établi avec les individus ont grandement facilité ce processus. Leur implication a été essentielle pour adapter les pratiques en fonction des réactions observées sur le terrain.

3. Discussion et perspectives d'amélioration

L'ensemble de ce programme d'habituation a permis d'atteindre les objectifs de capture fixés sans recours à la contention forcée dès les premiers instants de la capture, et dans un cadre éthique validé par les instances réglementaires. Il constitue un exemple de mise en œuvre pragmatique et progressive du principe des 3R, notamment le pilier du raffinement des procédures.

Toutefois, plusieurs pistes d'amélioration émergent :

- La nécessité d'anticiper davantage l'habituation au tunnel, notamment par la mise en place d'un entraînement spécifique à cette structure.
- L'intérêt d'un enregistrement systématique du comportement des individus pendant les sessions, afin de suivre objectivement les progrès et d'adapter le protocole en conséquence.
- L'intégration éventuelle d'une phase de préhabituation dès l'arrivée des individus dans le groupe, pour éviter l'effet d'association négative à la manipulation.
- Une prise en compte active des hiérarchies sociales dans l'organisation des séances, notamment par l'identification préalable des individus modèles ou inhibiteurs.

Enfin, ce programme souligne l'importance d'un travail collaboratif entre chercheurs, animaliers et éthologues pour assurer des conditions optimales de recherche en primatologie, dans le respect des individus impliqués.

Sarah SILVÈRE

Bases cérébrales et cognitives de la tolérance sociale chez les macaques

Résumé

Chez les macaques, la tolérance sociale varie, selon les espèces, du despotisme (grade 1) à une forte tolérance (grade 4). Cette thèse explore les bases neuroanatomiques, fonctionnelles et cognitives de cette variabilité via une approche comparative centrée sur le cerveau social. Une étude *post-mortem* sur 43 cerveaux de 12 espèces montre que l'amygdale est plus volumineuse chez les espèces tolérantes, avec un effet modulant de l'âge. L'analyse de la morphologie sulcale du cortex frontal médian révèle des variations significatives de taille et de présence de certains sillons, notamment du VPCGS-A, associées au grade social. En parallèle, une IRMf de repos menée *in vivo* chez *M. mulatta* (G1) et *M. tonkeana* (G4), vivant en semi-liberté, confirme la robustesse de réseaux fonctionnels homologues déjà décrits chez le macaque (notamment le DMN) et établit un protocole inédit en contexte écologique. Enfin, une revue conceptuelle propose un cadre opérationnel pour définir et étudier la confiance chez les primates. Ces travaux apportent de nouvelles connaissances sur l'organisation du cerveau social chez les macaques.

Mots clés : Primate non-humain, tolérance sociale, cerveau social, neuroanatomie comparative

Abstract

In macaques, social tolerance varies across species, ranging from despotic (grade 1) to highly tolerant (grade 4). This thesis explores the neuroanatomical, functional, and cognitive bases of this variability through a comparative approach centered on the social brain. A post-mortem study of 43 brains from 12 species shows that the amygdala is larger in tolerant species, with a modulatory effect of age. Analysis of sulcal morphology in the medial frontal cortex reveals significant differences in the size and presence of certain sulci, notably the VPCGS-A, associated with social grade. In parallel, a resting-state fMRI study conducted *in vivo* on *M. mulatta* (G1) and *M. tonkeana* (G4), living in semi-freedom, confirms the robustness of functional networks homologous to those previously described in macaques (notably the DMN) and establishes a novel protocol in ecological conditions. Finally, a conceptual review proposes an operational framework to define and study trust in primates. Together, these findings provide new insights into the organization of the social brain in macaques.

Keywords: Non-human primate, Social tolerance, Social brain, Comparative neuroanatomy