



OPEN ACCESS

ÉDITÉ PAR

Carmen Cavada,
Université autonome de Madrid, Espagne

REVUE PAR

Emiliano Bruner,
Centro Nacional de Investigación sobre la
Evolución Humana, Espagne
Antoine Balzeau,
Centre National de la Recherche Scientifique
(CNRS), France

*CORRESPONDANCE

Angela D. Friederici ✉
friederici@cbs.mpg.de
Roman M. Wittig ✉
roman.wittig@isc.cnrs.fr

[†]Ces auteurs partagent la paternité de l'ouvrage

[‡]Ces auteurs partagent la dernière paternité de l'ouvrage

REÇU le 22 septembre 2023

ACCEPTÉ 07 décembre 2023

PUBLIÉ le 08 janvier 2024

CITATION

Friederici AD, Wittig RM, Anwander A, Eichner C, Gräßle T, Jäger C, Kirilina E, Lipp I, Dux A, Edwards LJ, Girard-Buttoz C, Jauch A, Kopp KS, Paquette M, Pine KJ, Unwin S, Haun DBM, Leendertz FH, McElreath R, Morawski M, Gunz P, Weiskopf N, Crockford C et EBC Consortium (2024) Brain structure and function : a multidisciplinary pipeline to study hominoid brain evolution.

Front. Integr. Neurosci. 17:1299087. doi : 10.3389/fnint.2023.1299087

COPYRIGHT

2024 Friederici, Wittig, Anwander, Eichner, Gräßle, Jäger, Kirilina, Lipp, Dux, Edwards, Girard-Buttoz, Jauch, Kopp, Paquette, Pine, Unwin, Haun, Leendertz, McElreath, Morawski, Gunz, Weiskopf, Crockford et EBC Consortium. Il s'agit d'un article en libre accès distribué selon les termes de la [licence Creative Commons Attribution \(CC BY\)](#). L'utilisation, la distribution ou la reproduction dans d'autres forums est autorisée, à condition que les auteurs originaux et les détenteurs des droits d'auteur soient mentionnés et que la publication originale dans ce journal soit citée, conformément aux pratiques académiques reconnues. Toute utilisation, distribution ou reproduction non conforme à ces conditions est interdite.

Structure et fonction du cerveau : une filière multidisciplinaire pour étudier l'évolution du cerveau des hominoïdes

Angela D. Friederici ^{*1†}, Roman M. Wittig ^{* , 2,3,4†}

Alfred Anwander¹, Cornelius Eichner¹, Tobias Gräßle⁵,

Carsten Jäger^{6,7}, Evgeniya Kirilina⁶, Ilona Lipp⁶, Ariane Dux^{5,8},

Luke J. Edwards⁶, Cédric Girard-Buttoz^{2,3}, Anna Jauch⁶, Kathrin S.

Kopp⁹, Michael Paquette¹, Kerrin J. Pine⁶,

Steve Unwin¹⁰, Daniel B. M. Haun⁹, Fabian H. Leendertz^{5,8},

Richard McElreath¹¹, Markus Morawski⁷, Philipp Gunz¹², Nikolaus

Weiskopf^{6,13‡}, Catherine Crockford^{2,3,4‡} et Consortium EBC

¹Département de neuropsychologie, Institut Max Planck des sciences cognitives et cérébrales humaines, Leipzig, Allemagne, ² Evolution of Brain Connectivity Project, Institut Max Planck d'anthropologie évolutive, Leipzig, Allemagne, ³ Institut des sciences cognitives Marc Jeannerod, UMR CNRS, Université Claude Bernard Lyon, Bron, France, ⁴Taï Chimpanzee Project, CSRS, Abidjan, Côte d'Ivoire, ⁵ Epidemiology of Highly Pathogenic Microorganisms, Robert Koch Institute, Berlin, Allemagne, ⁶ Department of Neurophysics, Max Planck Institute for Human Cognitive and Brain Sciences, Leipzig, Allemagne, ⁷ Faculté de médecine, Centre de neuropathologie et de recherche sur le cerveau, Institut Paul Flechsig, Université de Leipzig, Leipzig, Allemagne, ⁸ Helmholtz Institute for One Health, Université de Greifswald, Greifswald, Allemagne, ⁹ Département de psychologie culturelle comparée, Institut Max Planck d'anthropologie évolutive, Leipzig, Allemagne, ¹⁰ École de biosciences, Université de Birmingham, Birmingham, Royaume-Uni, ¹¹ Département du comportement humain, de l'écologie et de la culture, Institut Max Planck d'anthropologie évolutive, Leipzig, Allemagne, École de biosciences, Université de Birmingham, Birmingham, Royaume-Uni, Département du comportement humain, Ecology and Culture, Max Planck Institute for Evolutionary Anthropology, Leipzig, Allemagne, ¹² Department of Human Origins, Max Planck Institute for Evolutionary Anthropology, Leipzig, Allemagne, ¹³ Faculty of Physics and Earth System Sciences, Felix Bloch Institute for Solid State Physics, Leipzig University, Leipzig, Allemagne

Pour décrypter l'évolution du cerveau hominoïde et de ses fonctions, il est essentiel de mener des études comparatives chez les primates, y compris chez nos plus proches parents vivants. Cependant, de fortes préoccupations éthiques empêchent la neuro-imagerie *in vivo* des grands singes. Nous proposons une approche alternative responsable et multidisciplinaire qui relie le comportement à l'anatomie du cerveau chez des primates non humains issus de milieux écologiques divers. Les cerveaux des primates observés dans la nature ou en captivité sont extraits et fixés peu après la mort naturelle, puis étudiés à l'aide de la neuro-imagerie IRM avancée et de l'histologie pour révéler les macro- et microstructures. En établissant un lien entre la neuroanatomie détaillée et le comportement observé au sein des espèces de primates et entre elles, notre approche ouvre de nouvelles perspectives sur l'évolution du cerveau. Combinées aux empreintes cérébrales endocrâniennes extraites des tomographies des crânes, ces données fournissent un cadre pour décoder les changements évolutifs dans les fossiles d'hominines. Cette approche est en passe de devenir une ressource clé pour l'étude de l'évolution et de la différenciation fonctionnelle des cerveaux d'hominidés.

MOTS CLÉS

primates non humains, comportement, IRM structurelle, histologie, fossile d'hominoïde

Introduction

Une caractéristique frappante de l'espèce humaine est son grand cerveau (Buckner et Krienen, 2013) et sa capacité cognitive à utiliser le langage (Friederici, 2009). Les primates non humains font également preuve de compétences complexes telles que l'utilisation intensive d'outils (Johnson-Frey, 2004) et une cognition sociale sophistiquée. La question de savoir comment les réseaux neuronaux qui soutiennent ces compétences cognitives et sociales ont évolué reste sans réponse, principalement en raison du manque d'études comparant directement les cerveaux humains et ceux de différents primates non humains (PNH), ainsi que les comportements qui y sont associés. Si les cerveaux humains sont souvent comparés à ceux de singes comme les macaques, des analyses comparatives approfondies devraient idéalement englober des informations provenant de nos parents vivants les plus proches, les grands singes, en particulier les chimpanzés et les bonobos. Les données génétiques suggèrent que les humains et les chimpanzés ont partagé un ancêtre commun il y a plus de 6 millions d'années (Langergraber et al., 2012). Par conséquent, les chimpanzés actuels ne reflètent pas la morphologie ancestrale, mais plusieurs millions d'années d'évolution indépendante. Néanmoins, un certain nombre de caractéristiques cérébrales macro- et micro-structurelles, comme l'expansion du lobe frontal, du lobe pariétal et de certaines parties du lobe temporal, ainsi que la différenciation de la myéloarchitecture corticale, font que les cerveaux des grands singes sont plus proches des cerveaux humains que de ceux d'espèces appartenant à d'autres clades de primates. Cela suggère que le cerveau des grands singes présente un certain nombre de dérivations évolutives depuis la séparation avec les singes de l'ancien monde, il y a environ 20 millions d'années. En outre, les archives fossiles suggèrent que les premiers hominines tels que *Australopithecus afarensis* (la célèbre "Lucy") avaient des volumes cérébraux et une organisation cérébrale semblables à ceux des grands singes (Gunz et al., 2020). Par conséquent, l'analyse des cerveaux de nos plus proches parents vivants, les chimpanzés et les bonobos, permet d'examiner les résultats du processus d'évolution et peut contribuer à éclairer la trajectoire évolutive du cerveau humain (Rilling, 2014).

Les méthodes *in vivo*, telles que les enregistrements électrophysiologiques invasifs ou la neuro-imagerie de PSN sédatisés ou anesthésiés sous soins humains, ont permis de mieux comprendre les réseaux neuronaux et les structures cérébrales des primates non humains dans le passé (Van Essen et Glasser, 2018). Ces méthodes sont toutefois invasives et leur utilisation chez nos plus proches parents vivants, les grands singes, a été interdite dans de nombreux pays (États-Unis, États membres de l'UE, Royaume-Uni, Japon, Nouvelle-Zélande) (Hutson, 2010 ; Kaiser, 2013). Des méthodes alternatives sont donc nécessaires pour mieux comprendre la structure du cerveau des grands singes. Les avancées récentes placent désormais la neuro-imagerie *post mortem* de cerveaux extraits après la mort naturelle comme une alternative puissante, de haute qualité et éthique pour l'étude des structures cérébrales.

Pour découvrir les mécanismes de l'évolution du cerveau des hominidés, il est essentiel de comprendre la plasticité exceptionnelle du cerveau des primates (Sherwood et Gómez-Robles, 2017 ; Froudust-Walsh et al., 2018). Les facteurs environnementaux façonnent le cerveau et le comportement, ce qui entraîne des variations environnementales entre les individus et les populations (Logan et al., 2018). Pour comprendre l'évolution du cerveau, il faut donc examiner les cerveaux d'individus ayant vécu dans des environnements socio-écologiques variables, notamment l'habitat naturel de l'espèce (Bruner, 2019). Les études menées uniquement sur des animaux issus d'environnements socio-écologiques similaires, par exemple dans des centres de recherche, peuvent limiter et biaiser systématiquement nos connaissances sur la neuroanatomie et la plasticité cérébrale des grands singes.

Pour une comparaison complète des comportements et des structures cérébrales des primates vivant dans des habitats différents, une approche interdisciplinaire est nécessaire, associant l'écologie comportementale, l'anthropologie, la neurobiologie, la psychologie, la physique et d'autres domaines. Nous présentons ici une telle approche hautement interdisciplinaire avec un pipeline de travail

nous permettant de collecter des données *in vivo* sur le comportement des primates, comme la communication vocale et l'utilisation d'outils, un échantillonnage de haute qualité de leurs cerveaux *post mortem*, une neuro-imagerie et une histologie de pointe ainsi qu'une tomographie computerisée des endocastes. Ce pipeline fournit une approche méthodologique pour relier le comportement et la structure du cerveau chez nos plus proches parents, mais il peut certainement être appliqué à d'autres espèces.

L'approche

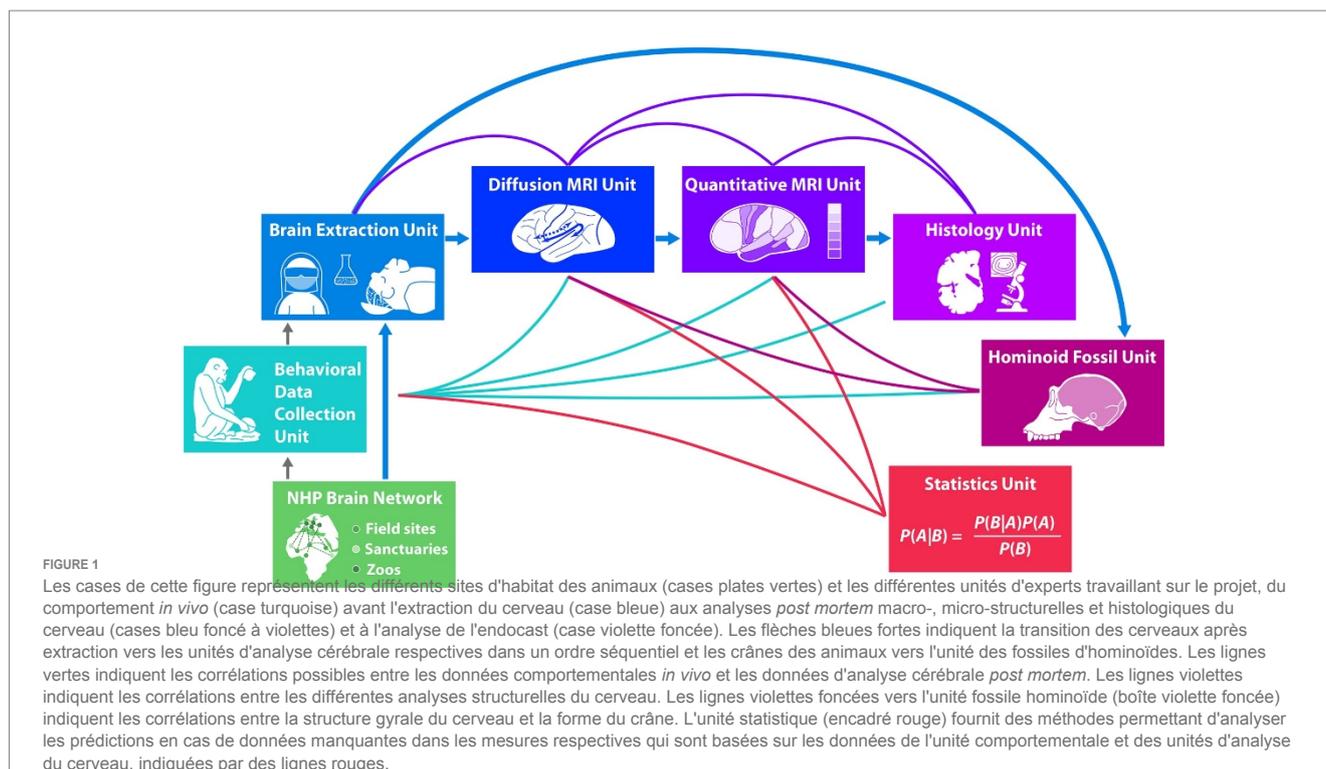
Dans ce qui suit, nous présentons d'abord l'approche méthodologique générale avec ses différentes unités de recherche de manière schématique (Figure 1). Nous décrivons ensuite les différentes méthodes utilisées pour chaque unité de recherche. Étant donné les grandes différences entre les différentes méthodes utilisées, nous citons la littérature pertinente pour chaque méthode séparément pour chaque unité. En outre, nous présentons une validation de la méthode utilisée dans chaque unité de recherche à l'aide d'un ensemble de données distinct sur des chimpanzés individuels provenant de notre réseau cérébral de primates non humains.

Le consortium interdisciplinaire Evolution of Brain Connectivity (EBC), qui soutient l'approche méthodologique présentée ici, comprend des chercheurs de sept unités de recherche différentes qui travaillent ensemble en utilisant le pipeline présenté dans la figure 1, allant des données comportementales *in vivo* aux analyses *post mortem* du cerveau et du crâne. Le processus commence par la collecte de données comportementales sur des populations clés, des groupes et des individus de PSN dans différents sites de terrain africains, sanctuaires et zoos européens au sein d'un vaste réseau sur le cerveau des PSN. Les extractions de cerveaux et de crânes de PSN décédés naturellement proviennent d'individus de ce vaste réseau de cerveaux de primates non humains. Les cerveaux entrent ensuite dans le pipeline pour l'analyse de la structure cérébrale, en commençant par la neuro-imagerie à l'aide de techniques avancées de diffusion et d'IRM quantitative, en passant par l'histologie avec l'analyse microscopique micro et ultra-structurelle. Les crânes entrent dans le pipeline dans l'unité des hominoïdes fossiles, où des scanners de pointe reconstruisent les endocastes des crânes à l'aide de techniques développées pour les fossiles. Enfin, les statistiques bayésiennes prédictives intègrent les données comportementales à la structure cérébrale et à la structure des endocastes, ce qui permet de traiter les données manquantes. Le caractère unique de la recherche utilisant le présent pipeline réside dans le pouvoir prédictif du comportement *in vivo* sur la structure cérébrale *post mortem*. Les sept unités de recherche fournissent de nouvelles données qui permettent d'aborder des questions de longue date concernant les variations intra- et inter-espèces, ainsi que l'évolution de la structure et des fonctions du cerveau des hominoïdes. Jusqu'à présent, seuls les premiers résultats des unités situées au début de la chaîne de recherche sont disponibles et publiés. Il s'agit de données comportementales (Kopp et al., 2021 ; Girard-Buttoz et al., 2022a,b ; Grampp et al., 2023 ; Bortolato et al., 2023a,b), de données sur l'extraction du cerveau (Gräßle et al., 2023) ainsi que des premières données neuroanatomiques détaillées sur le cerveau d'un chimpanzé (Eichner et al., 2023). Les résultats des unités ultérieures de la filière ne seront disponibles que plus tard.

Méthodes et applications

Unité de réseau cérébral du PSN

Dans le but d'échantillonner des populations clés de primates ayant des socio-écologies différentes, nous avons établi un vaste *réseau de cerveaux de PSN* (figure 2) comprenant des sites de terrain, des sanctuaires et des zoos pour les grands singes et les singes. Afin d'évaluer l'étendue des variations intra-espèces, notre réseau comprend



des populations de chimpanzés élevées dans des conditions écologiques et sociales très différentes. Par exemple, nous avons obtenu des cerveaux de populations de chimpanzés sauvages connues pour être des utilisateurs d'outils exceptionnels, ainsi que de populations utilisant peu d'outils. De même, notre réseau de zoos et de sanctuaires comprend des chimpanzés exposés à des facteurs sociaux et environnementaux variés, susceptibles d'influencer la communication et l'utilisation d'outils. Ces différences entre les populations nous permettent d'établir un lien entre la variation de l'environnement et de l'expérience et la variation de la structure du cerveau et du comportement. Pour permettre une comparaison phylogénétique, nous étendons ce réseau à d'autres espèces de singes et de singes vivant à l'état sauvage, dans des zoos et des sanctuaires, dont certaines ont des capacités connues de communication et d'utilisation d'outils (voir [tableau 1](#)).

Les partenaires du NHP Brain Network, en collaboration avec les experts du consortium EBC, extraient les cerveaux après une mort inévitable en suivant des procédures qui garantissent des données IRM et histologiques d'une qualité exceptionnelle, avec une validation de la qualité des tissus démontrée ([Gräßle et al., 2023](#)). Le prélèvement de cerveaux *post mortem* de grands singes en captivité est déjà un défi,¹, mais le prélèvement de cerveaux de primates sauvages avec une qualité de tissu adaptée à la neuro-imagerie haut de gamme a rarement été réalisé auparavant ([Sherwood et al., 2004](#)).

Unité de collecte de données comportementales

L'un des principaux objectifs est d'élucider la fonction possible des réseaux cérébraux, leur structure neuroanatomique spécifique, leurs voies d'accès à la substance blanche.

¹ www.chimpanzeebrain.org

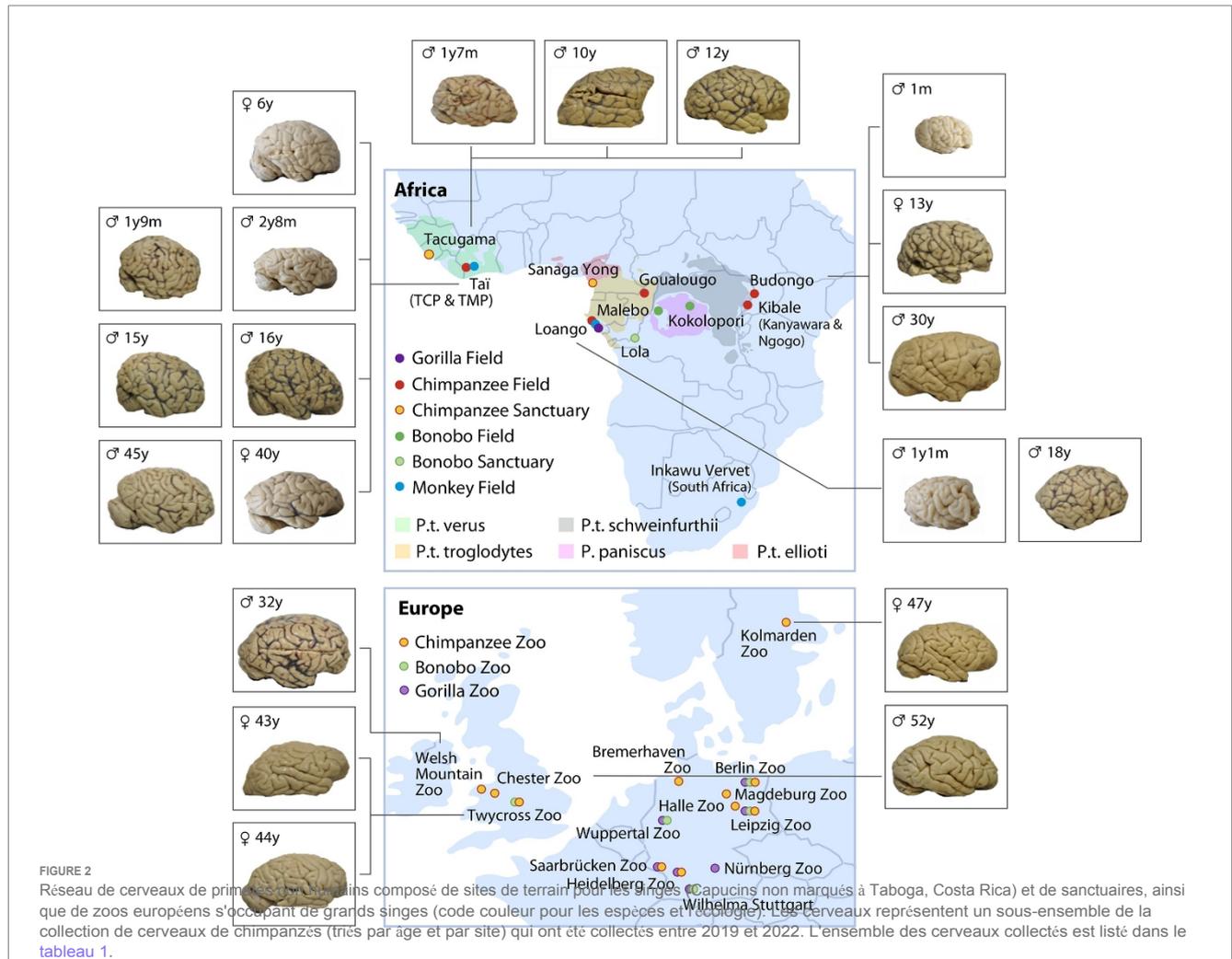
ainsi que leurs régions cibles. Nous évaluons donc le comportement d'individus dont nous pourrions plus tard examiner le cerveau. Il s'agit d'un défi puisque l'approche EBC est non invasive et que les cerveaux sont extraits des individus après leur mort naturelle ou inévitable.

Acquisition de données démographiques, écologiques et sur le cycle de vie des individus

Pour chaque individu, nous recueillons des données démographiques et des données sur l'histoire de la vie qui peuvent avoir un impact sur le développement et l'expression des capacités cognitives, des comportements et des structures cérébrales associées. Ces variables comprennent, par exemple, la sous-espèce, l'âge, l'histoire de l'élevage, l'histoire de la reproduction, la taille et la composition du groupe à différents stades de la vie. Nous utilisons les sources disponibles, les données démographiques et génétiques, les enregistrements vidéo et audio, les publications et les données non publiées fournies par les collaborateurs des projets de terrain, des zoos et des sanctuaires. Les variables écologiques comprennent le type d'habitat et le niveau d'approvisionnement. En outre, nous avons élaboré un questionnaire standard que nos partenaires des zoos et des sanctuaires doivent remplir pour les individus décédés dont nous avons obtenu le cerveau avant qu'il ne soit possible de recueillir des données comportementales. En plus des données démographiques et de l'histoire de la vie, le questionnaire demande des évaluations rétrospectives de caractéristiques comportementales spécifiques, par exemple la préférence pour les mains, l'utilisation d'outils et les aptitudes à la communication.

Collecte de données comportementales sur le terrain

Nous utilisons une approche "large file" pour acquérir plusieurs types de données comportementales (vocalisations, utilisation d'outils, comportement social, etc.

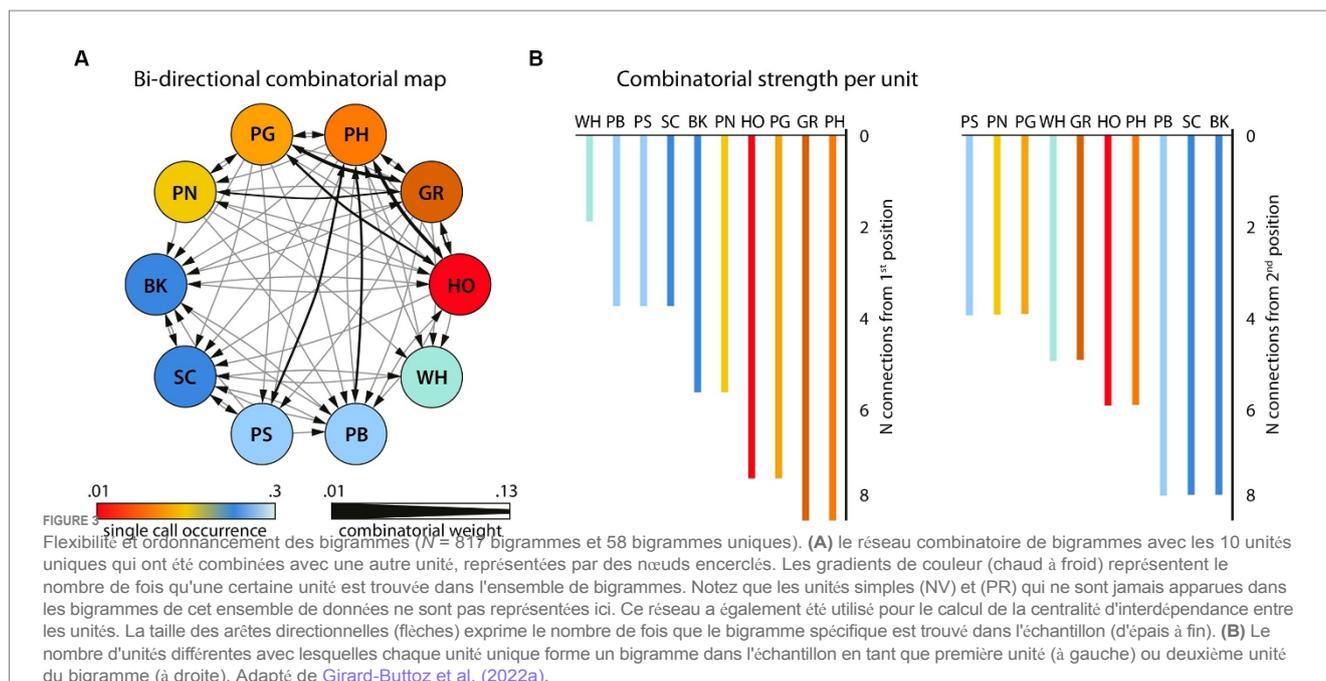


TABEAU 1 Nombre de cerveaux par espèce acquis dans diverses socio-écologies (à la fin de 2022).

Espèces	Sauvage	Zoo	Sanctuaire	Total
<i>Cebus capucinus</i>	2			2
<i>Cercocebus atys</i>	5			5
<i>Cercopithecus diana</i>	3			3
<i>Chlorocebus pygerythrus</i>	3			3
<i>Colobus polykomos</i>	2			2
<i>Gorille gorille</i>		4		4
<i>Pan paniscus</i>		4		4
<i>Pan troglodytes</i>	15	11	7	33
<i>Papio papio</i>		1		1
<i>Ptilocolobus badius</i>	4			5
<i>Pongo abelii</i>		1		1
<i>Pongo pygmaeus</i>		1		1
Total	34	22	7	64

l'évaluation d'un grand nombre d'individus, permettant ainsi de saisir la variabilité à travers l'ontogenèse (Estienne et al., 2019 ; Bründl et al., 2021), les populations (Whiten et al., 1999 ; Gruber et al., 2009 ; Girard-Buttoz et al., 2022b) et les espèces (voir la revue dans Girard-Buttoz et al., 2022a). Pour ce faire, les données sont tout d'abord collectées auprès d'individus utilisant des protocoles standardisés sur certains sites du réseau cérébral. Nous ciblons des sites pour maximiser la variation comportementale dans l'échantillon, en particulier ceux qui présentent des différences substantielles dans les comportements d'intérêt, dans la socio-écologie ou la démographie. Deuxièmement, les collaborations entre sites permettent d'accéder à des données démographiques, génétiques, comportementales et historiques à long terme, particulièrement précieuses pour les espèces à longue durée de vie. Troisièmement, les études publiées fournissent des informations pertinentes sur les variations comportementales à travers une gamme de sites, telles que l'utilisation d'outils (par exemple, Whiten et al., 1999 ; Gruber et al., 2009) et le comportement social (par exemple, Wilson et al., 2014 ; Surbeck et al., 2019).

En nous concentrant sur le comportement vocal à titre d'exemple, nous avons jusqu'à présent analysé de vastes ensembles de données d'enregistrements d'énoncés de chimpanzés adultes sauvages du parc national de Tai en ce qui concerne les régularités positionnelles dans les séquences vocales (Girard-Buttoz et al., 2022a). Nous avons trouvé des régularités systématiques dans les séquences de deux et trois unités (bigrammes et



trigrammes, respectivement), et leur position relative, première position ou position finale (figure 3). Cette systématisme peut être considérée comme un premier pas vers des séquences structurées, dont on sait qu'elles sont cruciales pour le langage, et se prête à l'examen du développement ontogénétique et des différences entre individus, populations et espèces. Par exemple, la longueur et la diversité des séquences vocales augmentent lentement mais considérablement au cours du développement, atteignant les niveaux adultes à l'âge de 8-10 ans (Bortolato et al., 2023a). De même, les différences systématiques dans l'ordre des appels au sein des populations, associées à différentes socio-écologies, sont cohérentes avec l'apprentissage de l'utilisation des séquences vocales (Girard-Buttoz et al., 2022b). Une large revue des espèces de primates montre qu'un nombre variable de séquences vocales est décrit par espèce, et qu'elles sont considérablement moins nombreuses que celles trouvées chez les chimpanzés (Girard-Buttoz et al., 2022a). Des analyses quantitatives entre espèces utilisant les mêmes protocoles de collecte de données sont nécessaires pour établir des comparaisons directes entre espèces. Par exemple, une étude intra- et inter-espèces, utilisant les mêmes protocoles de collecte de données entre les espèces, soutient l'idée que les facteurs socio-écologiques tels que les structures de fission-fusion et l'incertitude sociale ont un impact sur la complexité de la communication (Grampp et al., 2023). Ces données quantitatives comparatives peuvent faciliter la formulation d'hypothèses sur les voies cérébrales concernées.

En général, notre stratégie de collecte de données à grande échelle offre la meilleure probabilité que les échantillons de cerveau proviennent d'individus connus ou de populations dont le comportement est connu à tous les âges, ce qui permet d'évaluer la capacité comportementale selon quatre axes : espèces, populations, individus et ontogénèse.

Tous les sites de terrain qui collaborent au réseau du cerveau des PSN suivent des protocoles spécifiques au site pour la collecte de données. Un exemple de protocole de site de terrain est le protocole de collecte de données à long terme utilisé par le Tai Chimpanzee Project (Wittig et Boesch, 2019). Ici, des assistants de recherche formés observent le comportement des chimpanzés pendant toute la journée en utilisant l'échantillonnage par animal focal ou par balayage. Les protocoles documentent systématiquement les paramètres sociaux agressifs et affiliatifs, l'utilisation d'outils et les vocalisations.

En outre, certains projets de recherche utilisent des protocoles spécifiquement conçus en fonction des sujets d'intérêt pour la filière, par exemple la communication vocale (Girard-Buttoz et al., 2022a,b) ou l'utilisation d'outils (similaire à Luncz et al., 2012 ; Sirianni et al., 2015). Sur certains sites de terrain, le même protocole est soit utilisé de manière routinière (comportement social, Surbeck et al., 2021), soit mené pour certains projets (comportement vocal et social, Fedurek et al., 2021). Outre les données d'observation, les expériences de terrain abordent des questions spécifiques dans le domaine cognitif (Zuberbühler et Wittig, 2011 ; Wittig et Crockford, 2018). Des expériences antérieures, par exemple, ont été menées sur des populations (utilisation d'outils, Gruber et al., 2009) et des espèces (Mielke et al., 2019 ; Girard-Buttoz et al., 2020).

Collecte de données comportementales dans les zoos et les sanctuaires

Nous avons mis au point un protocole applicable dans différents contextes afin d'obtenir des données comparables dans des installations d'hébergement très variées dans des zoos et des sanctuaires. Ce protocole combine des méthodes d'observation standard, des enregistrements audio et vidéo et des tests comportementaux et cognitifs faciles à réaliser. Pour garantir la qualité des données, tous les observateurs et les codeurs reçoivent une formation intensive et doivent réussir un test de fiabilité inter-juges avec un bon accord (Cohen, 1960).

Nous évaluons le répertoire comportemental et de communication des individus ainsi que leur intégration sociale sur la base de données collectées par le biais d'observations focales aléatoires de 30 minutes (Altmann, 1974) sur plusieurs jours (minimum : 10 heures par individu au total), couvrant le temps d'activité quotidien. Les données comportementales sont enregistrées en continu et codées en direct à l'aide de l'application CyberTracker sur smartphone.² L'éthogramme mis en place comprend l'activité de l'individu, les interactions sociales,

² cybertracker.org

Il comprend, par exemple, le toilettage, le jeu social, l'agression, le comportement post-conflit, le soutien social, les soins aux nourrissons, les vocalisations, les gestes, l'utilisation d'outils et la proximité avec les autres. Il est adapté des éthogrammes utilisés dans le cadre du projet sur les chimpanzés de Taï, ce qui permet d'effectuer des comparaisons entre les sites. Simultanément, nous enregistrons les vocalisations à l'aide d'un enregistreur numérique muni d'un microphone directionnel et les interactions sociales complexes à l'aide d'une caméra vidéo numérique pendant les observations focales. Ces enregistrements permettent des analyses détaillées et reproductibles par la suite. Les spectrogrammes des vocalisations enregistrées sont ensuite analysés à l'aide de PRAAT (Boersma et Weenink, 2022). Les données de proximité sont obtenues par échantillonnage instantané toutes les 10 min lors d'une observation focale (Altmann, 1974). Nous indiquons ici le voisin le plus proche et les individus en contact corporel, à portée de bras et à 5 m de distance par rapport à l'individu focal. En plus des observations focales, nous cherchons à enregistrer les vocalisations chaque fois que cela est possible et que l'identité de l'appelant est déterminable (*ad libitum*) (Altmann, 1974).

Pour une étude détaillée de capacités et de comportements particuliers, nous effectuons des tests cognitifs et comportementaux applicables dans le cadre social habituel (par exemple, sur l'auto-reconnaissance du miroir en utilisant des miroirs à main incassables, Kopp et al., 2021). Tous les tests sont enregistrés en continu sur vidéo à partir de plusieurs points de vue et sont ensuite vidéocodés à l'aide de schémas de codage mis en œuvre dans BORIS (Friard et Gamba, 2016). Les vocalisations sont également analysées à l'aide de PRAAT (Boersma et Weenink, 2022). En fonction de la question de recherche, les données sont analysées au niveau de l'individu, de la dyade, de la population ou de l'espèce et d'un point de vue ontogénétique.

Pour évaluer les compétences d'un individu en matière d'utilisation et de fabrication d'outils, ses connaissances fonctionnelles et sa préférence pour une main, nous fixons des tubes transparents remplis de jus dilué à des structures de l'enclos et fournissons des ensembles d'outils efficaces ($N_{\text{ToolDippingSet}} = N_{\text{Individuals}}$). Plusieurs observateurs filment toutes les interactions liées à la tâche jusqu'à ce que les tubes soient vides. Sur la base de ces vidéos, nous codons, par exemple, toutes les actions liées à la manipulation des tubes et des outils, le type d'outil, la main utilisée et le succès de l'utilisation de l'outil, en utilisant un schéma de codage détaillé (Ebel et al., communication personnelle). Les tâches de trempage sont fréquemment utilisées comme enrichissement comportemental dans les zoos et les sanctuaires, déclenchant des comportements d'utilisation d'outils communs dans les populations naturelles, ce qui permet des comparaisons solides entre les sites.

Unité d'extraction cérébrale

Des cerveaux intacts *sur le plan* structurel et présentant une architecture cellulaire préservée constituent la condition préalable à l'obtention de données significatives par le biais de techniques d'imagerie de pointe, telles qu'elles sont appliquées dans le cadre du projet. Nous avons mis en œuvre avec succès un protocole d'extraction et de fixation sur l'ensemble des sites collaboratifs, ce qui a permis d'obtenir des spécimens de haute qualité tissulaire provenant de grands singes décédés, quelle que soit leur origine - y compris des individus hébergés en zoo et des individus sauvages errants (pour une description détaillée, veuillez consulter Gräßle et al., 2023). En bref, le prélèvement du cerveau est tenté dès que possible après la mort de l'individu, car les processus lytiques *post mortem* détériorent progressivement l'intégrité des tissus. Ceci est particulièrement préoccupant dans les conditions chaudes de l'habitat naturel du singe, les forêts tropicales africaines (Tsokos et Byard, 2012). Dans cette région, une réponse rapide à la mort d'un singe est obtenue par le suivi quotidien de groupes de singes habitués, combiné à une surveillance étroite de la santé, coordonnée par un vétérinaire sur place. Les vétérinaires de terrain sont également responsables de la conduite des nécropsies et de l'évaluation de l'état de santé des animaux.

l'ablation du cerveau sur le lieu de la mort de l'animal, probablement dans les profondeurs de la forêt tropicale. Les nécropsies sont réalisées selon des protocoles d'hygiène stricts, avec un équipement de protection individuelle complet, car le singe pourrait avoir succombé à une maladie zoonotique grave (Patrono et al., 2020).

L'ablation du cerveau est effectuée avec le primate en décubitus dorsal et la tête fléchie vers l'avant. Après dissection des tissus mous, le crâne est ouvert à l'aide d'une scie oscillante. Les points de repère pour l'incision sont l'os frontal en pente ascendante derrière la crête supra-orbitale et l'os occipital juste en dessous de la protubérance occipitale. Les structures cérébrales basales d'ancrage (nerfs crâniens, apport vasculaire) sont visualisées et sectionnées de rostral à caudal, tout en maintenant une légère traction régulière vers l'arrière sur la calotte crânienne. Après avoir sectionné le bulbe rachidien, la calotte contenant le cerveau est entièrement détachée et une corde est passée sous l'artère basilaire (voir ci-dessous). Le cerveau est ensuite mobilisé sans ménagement de la calotte et transféré directement dans du formol tamponné neutre (FBN) à 10 %, tamponné de façon neutre pour éviter les déformations du cerveau dues aux changements de pression osmotique. Pour réduire le risque de déformation plastique pendant la fixation des cerveaux extraits, ceux-ci sont immergés dans le formol, la face supérieure tournée vers le bas, tout en restant attachés à la ficelle. La fixation est effectuée à une température fraîche (~4°C) pendant les deux premières semaines et le formol est remplacé après 24 heures et après un total de 7 jours. La fixation est effectuée sur des cerveaux flottants afin de minimiser la déformation du cerveau pendant le processus de fixation. Au 14e jour, le formol est renouvelé et le cerveau est stocké à température ambiante avec des changements réguliers du fixateur jusqu'à ce que l'exportation puisse être effectuée. Les têtes sont soit directement immergées dans du formol à 10 % (applicable aux petits/jeunes individus) pour la désinfection, soit déflorées en les enterrant dans le sol pendant plusieurs mois. Une fois fixés, les spécimens de cerveau sont expédiés à l'Institut Max Planck des sciences cognitives et cérébrales humaines, où ils sont mis en biobanque, et les crânes sont exportés à l'Institut Max Planck d'anthropologie évolutive, tous deux situés à Leipzig, en Allemagne.

Le premier cerveau complet de chimpanzé sauvage extrait d'un chimpanzé de six ans dans le parc national de Taï, en Côte d'Ivoire, a été prélevé 4 h *post mortem*, grâce au dévouement des observateurs et des vétérinaires de terrain (Gräßle et al., 2023) et analysé par IRM (Eichner et al., 2020).

Unité d'IRM de diffusion

Acquisition de données d'IRM de diffusion

L'interaction étroite entre les différentes aires corticales par l'intermédiaire des fibres de matière blanche dans le cerveau est une base neurobiologique centrale des tâches cognitives complexes chez les primates. La tractographie par IRM de diffusion (IRMd) est une méthode reconnue pour reconstruire les connexions structurelles dans les réseaux spécialisés (Perani et al., 2011). Dans nos travaux antérieurs, nous avons montré que la maturation du tractus fibreux dorsal ciblant la partie postérieure de l'aire de Broca (aire 44 de Brodmann) dans le gyrus frontal inférieur en tant que partie du réseau du langage était corrélée à la capacité de traiter des phrases complexes (Skeide et al., 2016). La comparaison de ce réseau avec les connexions homologues chez les singes et les grands singes permet d'étudier les différences entre ce réseau neuronal et ses structures homologues chez les primates.

Ici, les données d'IRM de diffusion du cerveau entier (IRMd) ont été acquises sur un système d'IRM préclinique Bruker Biospec 94/30 à 9,4 T (logiciel

Version Paravision 6.0.1), en utilisant un système de gradient de 300 mT/m et une bobine RF en quadrature de 154 mm en émission-réception (Bruker BioSpin, Ettlingen, Allemagne). Les données d'IRM de diffusion ont été acquises à l'aide d'une séquence EPI 3D segmentée en écho de spin. Pour minimiser l'impact de l'inhomogénéité B1+ dans l'ensemble du volume cérébral, la séquence a utilisé deux impulsions de recentrage adiabatiques. Un double échantillonnage PEV a été utilisé pour atténuer les artefacts fantômes de Nyquist (Yang et al., 1996). Les données avec une résolution isotrope de 500 μm ont été acquises en utilisant les paramètres suivants : TR = 1 000 ms, TE = 58,9 ms, matrice : 240 \times 192 \times 144, pas de Fourier partiel, pas d'accélération parallèle, facteur de segmentation EPI = 32, BW EPI = 400 kHz. Les données d'IRM de diffusion ont été acquises en utilisant une pondération de diffusion de $b = 5\,000\text{ s/mm}^2$ dans 55 directions, réparties sur une sphère complète. Avant l'acquisition, 10 volumes pondérés en diffusion ont été acquis en tant que scans fictifs pour obtenir une température constante de l'échantillon. Trois images intercalées $b = 0$ sans pondération en diffusion ont été acquises pour la correction de la dérive. Pour corriger les distorsions PEV hors résonance, un volume $b = 0$ supplémentaire a été inclus avec la direction d'encodage de phase inversée. Une carte de bruit avec des paramètres EPI correspondants a également été enregistrée pour caractériser les statistiques de bruit des données d'IRMd. La durée totale d'acquisition de l'IRMd a été d'environ 90 heures.

Traitement des données d'IRM de diffusion

Le prétraitement de l'IRM de diffusion comprenait les étapes suivantes : (i) Débruitage du signal à l'aide de la carte de bruit acquise (Gudbjartsson et Patz, 1995 ; St-Jean et al., 2020). (ii) Débruitage MP PCA (Cordero-Grande et al., 2019). (iii) 3D Gibbs Correction using sub voxel shift (Kellner et al., 2016). (iv) Correction de la dérive linéaire du signal (Vos et al., 2017). (v) Correction des courants de Foucault et des distorsions EPI (Andersson et Sotiropoulos, 2016). La tractographie déterministe initiale de l'imagerie du tenseur de diffusion (DTI) du cerveau entier a été réalisée à l'aide du logiciel brainGL.

Dans le cadre du présent projet, nous avons mis au point une méthode d'IRMd *post mortem* du cerveau d'animaux sauvages et captifs avec une résolution spatiale ultra élevée et une qualité sans précédent grâce à des séquences d'imagerie spécialisées, un système d'IRM haute performance dédié et des mesures prolongées sur plusieurs jours (Eichner et al., 2020, accepté pour publication). par des mesures très longues dans un système d'IRM haute performance dédié (Eichner et al., 2020, accepté pour publication). Les données acquises dans le cadre de ce projet permettent d'analyser le développement et l'ontogenèse des voies de fibres de la matière blanche dans le cerveau avec une précision maximale chez l'animal individuel et démontrée ici pour un seul chimpanzé de notre réseau cérébral de PSN (Figure 4). Cela permet en outre de comparer les propriétés du réseau entre les groupes et les espèces en relation avec les différences comportementales.

Unité d'IRM quantitative

L'IRM quantitative nous permet d'obtenir des paramètres physiques du tissu cérébral, qui sont des biomarqueurs sensibles des propriétés microstructurelles du cerveau, notamment la myélinisation et la teneur en fer (Weiskopf et al., 2021). La méthode est une approche puissante pour étudier les modèles de myélinisation corticale du cerveau entier, l'organisation du cerveau, le développement et l'accumulation de fer dans le cerveau avec l'âge. Lorsqu'elle est utilisée à des résolutions spatiales ultra-hautes et à des champs ultra-hauts, elle capture les détails les plus fins de l'anatomie cérébrale, y compris la myéloarchitecture corticale et les fibres d'association courtes hautement myélinisées (Kirilina et al., 2020 ; Weiskopf et al., 2021).

Acquisition de l'IRMQ

Les cerveaux ont été immergés dans la solution sans protons Fomblin (Solvay) dans un récipient acrylique en forme d'œuf et scannés sur un scanner IRM Terra 7 T corps entier humain (Siemens Healthineers, Erlangen, Allemagne), à l'aide d'une bobine de tête humaine radiofréquence (RF) à 32 canaux de réception et 1 canal d'émission (Nova Medical, Wilmington, MA). La cartographie multiparamétrique a été mise en œuvre à l'aide d'une séquence 3D FLASH multiéchoïque (Weiskopf et al., 2013 ; Vaculčíková et al., 2022) à une résolution isotrope de 300 μm [matrice : 432 \times 378 \times 288 ; bande passante de lecture de 331 Hz/pixel ; temps de répétition TR = 70 ms ; 12 échos équidistants entre des temps d'écho (TE) de 3,63 ms et 41,7 ms avec un espacement de $\Delta\text{TE} = 3,56\text{ ms}$; angles de bascule d'excitation : 18° (pondéré PD et MT), 84° (pondéré T1) ; impulsion MT : gaussienne à 3 kHz de décalage, angle de bascule : 700°]. Le champ de sensibilité de réception (B1⁻) a été partiellement corrigé en utilisant le rapport entre les images pondérées en T1 à faible résolution (2,1 mm) acquises avec la bobine de réception et les images acquises avec la bobine d'émission. Une séquence 3D-EPI à spin et écho stimulé simultanés a été utilisée pour obtenir des cartes du champ d'émission RF B1⁺ et une séquence d'écho de gradient à double écho a été utilisée pour obtenir une carte du champ magnétique statique B₀ (qui a été utilisée pour corriger la carte B1⁺ pour les distorsions EPI) (Lutti et al., 2010, 2012). La cartographie B1⁺ a été réalisée à une résolution isotrope de 4 mm, avec une taille de matrice de 48 \times 64 \times 48 et les paramètres d'acquisition suivants : TR = 500 ms ; TE = 40,54 ms ; facteur d'accélération GRAPPA = 2 \times 2. La cartographie B₀ a été réalisée avec une résolution isotrope de 2 mm et une taille de matrice de 96 \times 96 \times 64, avec les paramètres d'acquisition suivants : TR = 1 020 ms, TE = 10 et 11,02 ms, angle de bascule = 20°. La température de l'échantillon a été stabilisée autour de 30° par un flux d'air chaud dirigé sur l'échantillon et a été contrôlée par un capteur de température (Luxtron, Advanced Energy).

Analyse IRMQ

Les cartes quantitatives ont été calculées avec la boîte à outils IRMh open source³ (Tabelow et al., 2019). Les cartes B1⁺ et B1⁻ ont été traitées avec un lissage préservant les limites avec un noyau gaussien de 8 mm. Après correction de la distorsion des échos individuels des images pondérées (Weiskopf et al., 2005 ; Ruthotto et al., 2012), le taux de relaxation transversale effectif (R2*) a été ajusté à l'aide de moindres carrés pondérés. À partir de cet ajustement, les images pondérées ont été extrapolées à TE = 0 ms. Ces images ont ensuite été utilisées pour calculer MT_{sat} comme décrit par Helms et al. (2008) et R1 comme décrit par Dathe et Helms (2010) et la densité de protons PD a été calculée comme l'amplitude du signal décrite par Dathe et Helms (2010). Les images MT_{sat} ont en outre été corrigées du biais B1⁺ (Lipp et al., 2023).

Comme nous le montrons ici pour un chimpanzé individuel de notre réseau cérébral PSN, nous avons établi des méthodes d'acquisition et d'analyse d'IRM quantitative multiparamétrique de pointe pour étudier les cerveaux de primates *post mortem* à une intensité de champ de 7 T et à une ultra-haute résolution sans précédent de 300 μm , permettant l'imagerie de structures submillimétriques, y compris les couches corticales et les noyaux sous-corticaux (Figure 5). Nous obtenons des cartes quantitatives de quatre paramètres cruciaux de la RM : la densité de protons (PD), les taux de relaxation longitudinale (R1) et transversale effective (R2*), et la saturation du transfert d'aimantation (MT_{sat}). Toutes les cartes (figure 5) offrent un excellent contraste matière grise/matière blanche et reflètent la myélinisation du cerveau (PD, R1 et MT_{sat}), la myéloarchitecture corticale

³ hMRI.info

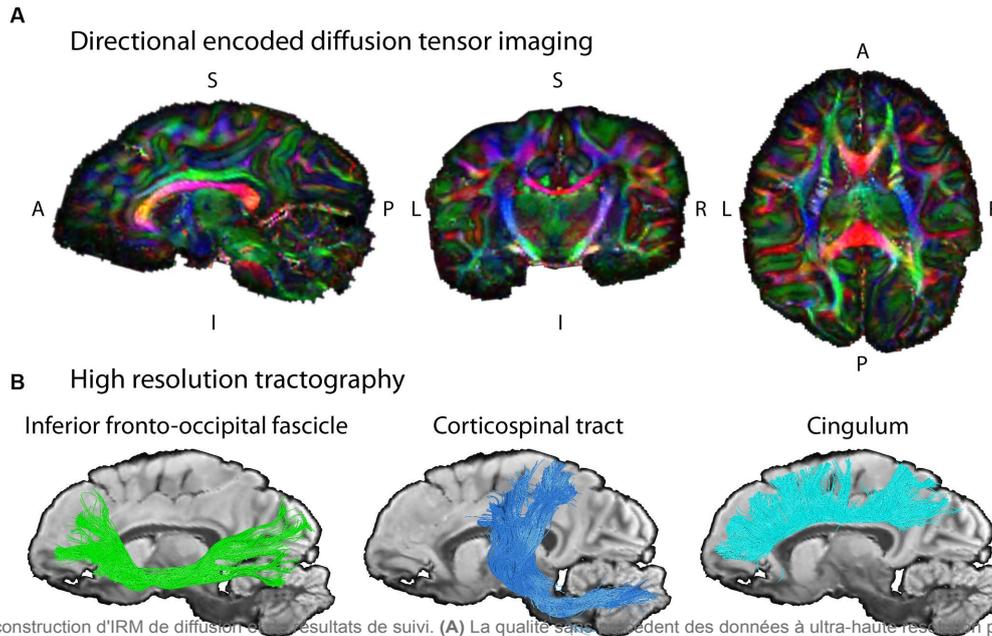


FIGURE 4

Exemple de reconstruction d'IRM de diffusion et des résultats de suivi. (A) La qualité sans précédent des données à ultra-haute résolution permet de cartographier avec une grande précision la connectivité structurelle du cerveau d'un chimpanzé (sauvage, femelle, 6 ans). Les images montrent des tranches de l'anisotropie fractionnelle codée en couleur calculée à partir de la mesure (codage couleur de la direction de diffusion principale : rouge-gauche-droite, vert-supérieur-inférieur, bleu - antérieur-postérieur). (B) Les données d'IRMd à haute résolution permettent une tractographie à des échelles spatiales fines dans le même cerveau de chimpanzé. Trois reconstructions respectives des voies sont représentées : Fascicule fronto-occipital inférieur, IFOF (vert) ; tractus corticospinal (bleu) ; Cingulum (turquoise). Les trois voies représentées ont été choisies comme exemples pour cette illustration en raison de leur morphologie bien connue chez l'homme.

(all) et la teneur en fer du cerveau ($R2^*$) (Weiskopf et al., 2021). Ils permettent une segmentation de haute qualité des structures corticales et sous-corticales au niveau individuel et un co-registrement avec les atlas cérébraux existants.

Ce projet est le premier à obtenir des biomarqueurs quantitatifs de myélinisation du cerveau entier chez les grands singes. Les études précédentes sur le cerveau des chimpanzés se sont limitées à un seul indicateur semi-quantitatif de la myélinisation corticale (à l'exclusion de la matière blanche), le rapport $T1w/T2w$. Il a été obtenu à partir de chimpanzés captifs anesthésiés à une intensité de champ comparativement faible (3 T) et à une faible résolution (volume de voxel 19 fois plus grand que nos données) (van Essen et al., 2018). Notre ensemble de données permet de capturer de multiples caractéristiques clés du cortex des primates, y compris l'épaisseur corticale et la myéloarchitecture corticale dans toutes les zones du cerveau, tout au long du développement et dans toutes les espèces.

Unité d'histologie

L'expansion de la taille et de la complexité du cerveau au sein de la lignée hominoïde va de pair avec des changements dans l'organisation cellulaire du cerveau. La différence cytoarchitectonique entre la partie postérieure de l'aire de Broca [aire de Brodmann (BA) 44] et sa partie antérieure (BA 45) a été considérée comme un élément important du réseau du langage humain. Au niveau macroscopique, l'IRMQ et l'IRMd révèlent la myélo-architecture corticale et la connectivité de la matière blanche entre les régions du cerveau. Cependant, en raison des contraintes de résolution spatiale, ces techniques ne donnent qu'un aperçu limité de la structure du cerveau au niveau cellulaire, subcellulaire et ultrastructural (van Essen et al., 2018). La neurohistologie avancée est la méthode clé pour fournir des informations complètes sur la structure du cerveau au niveau cellulaire, subcellulaire et ultrastructural.

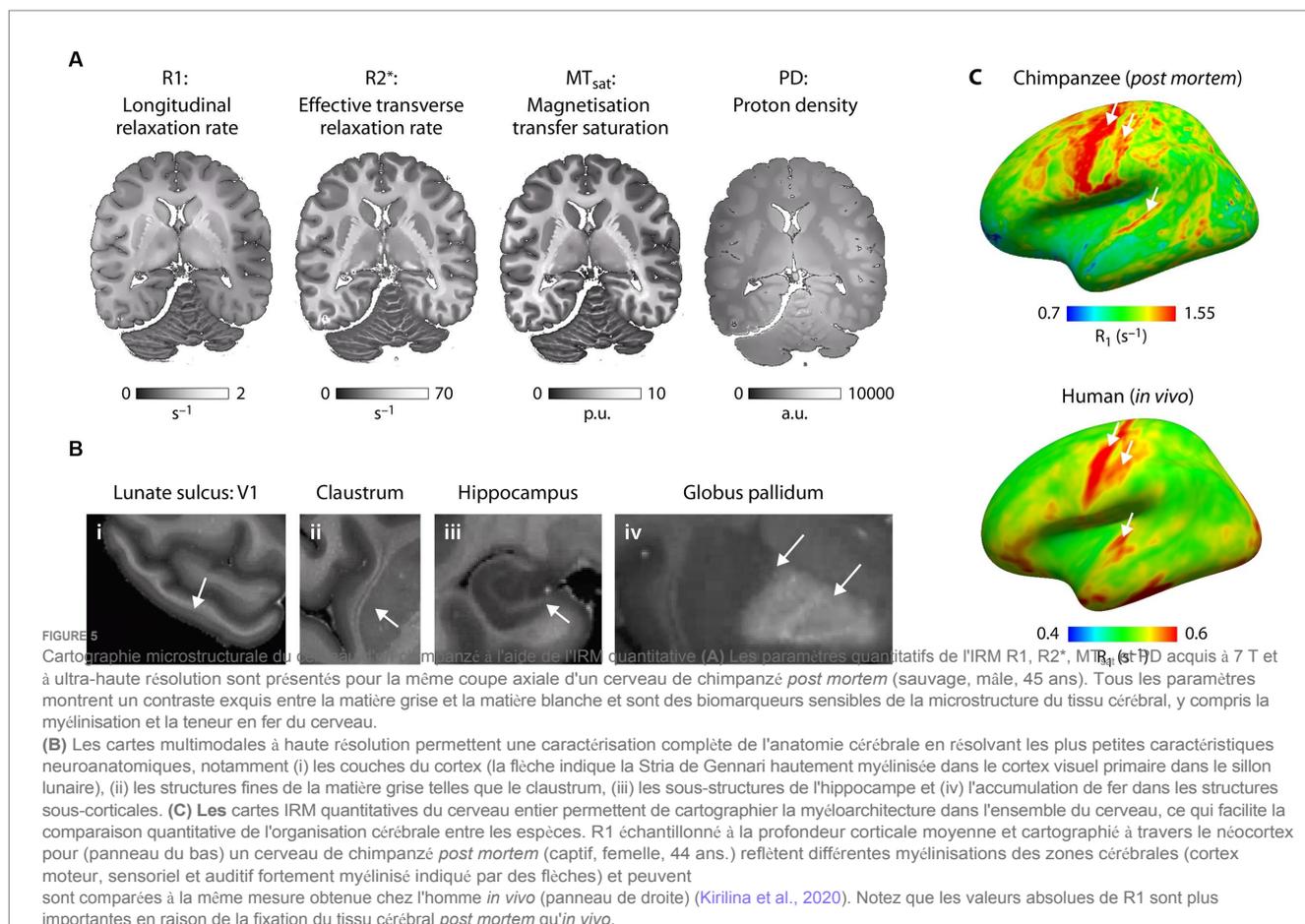
Les informations microstructurelles en 2D et 3D (Morawski et al., 2018) par la combinaison de l'histochimie et de l'immunohistochimie de référence en utilisant une large gamme de colorants et d'anticorps disponibles (Figures 6A-D ; Kirilina et al., 2020).

Pour l'histologie de pointe, des cerveaux entiers ont été coupés en tranches coronales de 15 mm d'épaisseur et cryoprotégés dans du saccharose à 30 % dans du PBS pH 7,4 contenant 0,1 % d'azoture de sodium. Des hémisphères entiers ont été découpés sur un cryomicrotome en sections de 30 μm (Thermo Scientific, Microm HM430, unité de congélation Thermo Scientific, Microm KS34). Les sections ont été recueillies dans des verres à échantillons scellés dans du PBS pH 7,4 contenant 0,1% d'azide de sodium et conservées jusqu'à utilisation ultérieure à 4°C. Des coupes consécutives ont été colorées par des méthodes histologiques et immunohistochimiques. Pour faciliter le recalage entre l'IRM et l'histologie, l'imagerie en bloc a été appliquée pendant la coupe (Brammerloh et al., 2021).

Pour étudier la cytoarchitecture corticale, une coloration de Nissl avec du violet de crésyle tamponné à l'acétate a été appliquée. La visualisation de la myéline a été réalisée à l'aide de la coloration de Gallyas modifiée ou d'un anticorps anti-protéine basique de la myéline (rat anti-MBP, 1:400, VWR, Allemagne), la visualisation de la matrice extracellulaire neuronale a été réalisée à l'aide d'un anticorps anti-aggrécane (HAG 7D4, 1:800, Origene, Allemagne).

L'imagerie numérique de l'ensemble des lames a été réalisée à l'aide d'un microscope entièrement automatisé AxioScan.Z1 (Zeiss, Jena, Allemagne) équipé d'un objectif Plan-Apochromate 20 \times 0,7 NA ou 40 \times 0,95NA avec une résolution axiale de \sim 400 nm, respectivement \sim 220 nm.

Pour les études ultrastructurales, de petits blocs de tissu cérébral ont en outre été fixés à l'aide d'un fixateur contenant 3 % de formaldéhyde et 1 % de glutaraldéhyde dans un tampon Cacodylate 0,2 M à pH 7,4. Des coupes vibratoires (50 μm) ont été réalisées. De petits blocs de tissus ont été disséqués à partir des sections de vibratome, post-fixés dans du tétroxyde d'osmium à 1 % tamponné à



Les coupes ont été réalisées à température ambiante pendant 1 h, rincées dans un tampon cacodylate, déshydratées dans une série graduée d'acétone, y compris une coloration à l'acétate d'uranyle à 1 % à 70 % d'acétone pendant 30 min, et incluses dans une résine de coulée Durcupan araldite (Carl Roth, Karlsruhe, Allemagne). Pour l'orientation structurelle, des coupes semi-fines ont été coupées à 1 μm d'épaisseur et colorées au bleu de toluidine. Des sections ultrafines (~ 50 nm) ont été coupées sur un Ultracut II (Leica Microsystems, Wetzlar, Allemagne). Les échantillons ont été imagés avec un LEO-Zeiss EM 912 Omega TEM (Zeiss, Oberkochen, Allemagne) à 80 kV, et des micrographies numériques ont été obtenues avec une caméra CCD à double vitesse de 2 K sur l'axe basée sur un scintillateur YAG (TRS-Tröndle, Moorenweis, Allemagne). Les données ont été obtenues à partir de différentes sections prélevées dans différentes zones de deux cerveaux. Les mesures ont été effectuées à l'aide du logiciel d'analyse ImageSP (TRS-Tröndle, Moorenweis, Allemagne).

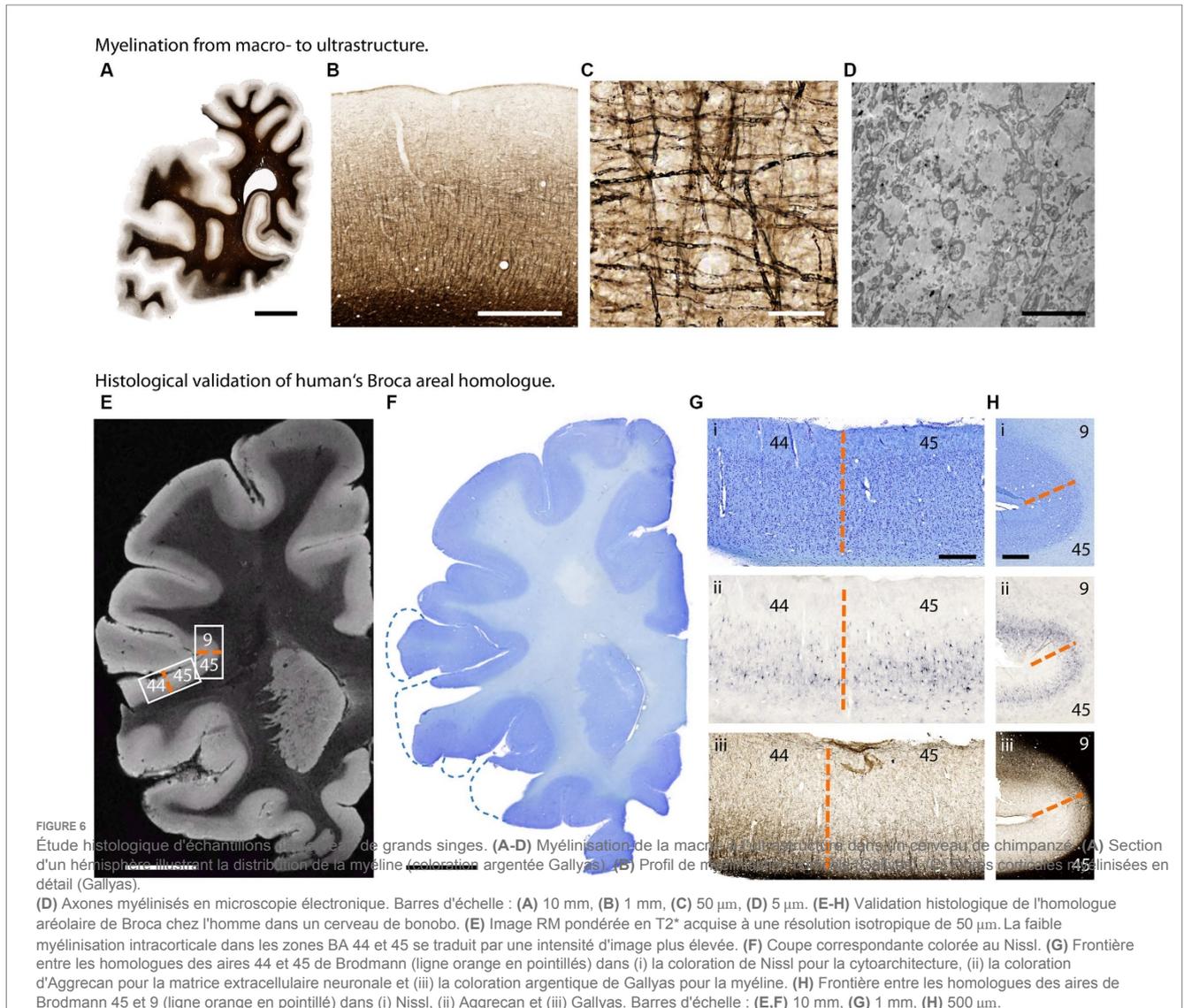
Comme nous l'avons démontré ici, nous avons établi un pipeline histologique combinant l'imagerie en bloc et les coupes sérielles 2D pour obtenir une cartographie 3D de l'architecture cyto- et myélique avec une résolution microscopique, complétant la cartographie de la microstructure par l'IRMd et l'IRMq. Le recalage de l'IRMq (Brammerloh et al., 2021) et de l'IRMd avec l'histologie 3D est réalisé par une procédure de recalage en plusieurs étapes, qui comprend le recalage avec les images histologiques 3D de face de bloc comme étape intermédiaire. L'histologie 3D est utilisée pour valider les mesures de myélinisation et de teneur en fer de l'IRMq et pour caractériser les cibles corticales des voies de la substance blanche identifiées par l'IRMd. Par exemple, l'emplacement anatomique et les limites de l'aire de Broca sont déterminés par l'IRMd.

sont identifiés par la coloration de Nissl révélant la cytoarchitecture, la coloration argentée de Gallyas capturant la myéloarchitecture et l'immunohistochimie avec l'anticorps anti-aggrécane visualisant la matrice extracellulaire neuronale et délimitant les frontières entre les homologues de la BA 44 et 45 (Figures 6E-H). Ainsi, la présente méthode histologique fournit un outil puissant pour identifier les zones fonctionnellement spécialisées dans le cerveau *post mortem* en l'absence de données de neuro-imagerie fonctionnelle et permet d'étudier par exemple les homologues des voies de la substance blanche liées au langage dans les cerveaux hominoïdes.

Le pipeline décrit et établi de méthodes histologiques avancées, appliqué à cette collection exceptionnelle de cerveaux, permet (i) la validation qualifiée des données d'IRMq et d'IRMd à haute résolution, (En validant l'évolution, le développement, le comportement et la neuro-imagerie par RM avec l'histologie avancée, nous comblons le fossé qui nous sépare de la connectivité microanatomique réelle.

Unité fossile d'hominoïde

L'unité des hominoïdes fossiles permet de comprendre l'évolution de la taille et de la structure du cerveau grâce aux empreintes endocrâniennes relevées dans les archives fossiles. Nous complétons la neuro-imagerie par des scanners micro-CT de crânes afin d'examiner l'empreinte du cerveau (ou endocraste) sur la cavité crânienne.



Les analyses comparatives de ces endocastes provenant de primates existants et éteints mettent en évidence les tendances évolutives du volume et de l'organisation du cerveau, y compris les taux de développement (Gunz et al., 2020). Les changements organisationnels clés chez les hominines, tels que le cortex préfrontal (Holloway et al., 2018 ; Ponce de León et al., 2021), le pariétal et le cervelet, sont particulièrement intéressants (Bruner, 2004 ; Neubauer et al., 2018 ; Pereira-Pedro et al., 2020). Cependant, les endocrânes ne capturent que les tissus entourant la surface extérieure du cerveau, et donc seulement certains aspects de l'organisation cérébrale. En combinant les données IRM avec les empreintes endocrâniennes des mêmes individus, nous pouvons mieux comprendre les variations neuroanatomiques au sein d'une même espèce et d'une espèce à l'autre. Les crânes ont été scannés à l'aide d'un système Diondo d3 de micro-CT à haute résolution à l'Institut Max Planck d'anthropologie évolutive de Leipzig. Les petits spécimens (c'est-à-dire les nourrissons ou les singes) ont été scannés avec une résolution de 15 μm (taille de voxel isotrope), les grands singes adultes avec une résolution de 90 μm . Les scans micro-CT ont été réalisés soit sur des os après nettoyage, soit sur des spécimens fixés dans du formaldéhyde (ou parfois des têtes congelées lorsque des cerveaux sont extraits dans les zoos). L'extraction des cerveaux nécessitant

En ouvrant le crâne, tous les fragments crâniens sont scannés séparément par micro-CT, puis réassemblés sur ordinateur selon des critères anatomiques (Figure 7) dans le logiciel VGStudio MAX (Version 3.5),⁴ en suivant les protocoles de reconstruction crânienne de Gunz et al. (2009, 2020). Le même logiciel a été utilisé pour créer des empreintes endocrâniennes virtuelles selon Neubauer et al. (2009) : l'os crânien a d'abord été segmenté automatiquement en définissant une gamme de niveaux de gris. Ensuite, le champ de l'os a été dilaté en 3D jusqu'à ce que les petits forams crâniens et les sutures soient fermés. Le foramen magnum a été scellé manuellement. La cavité endocrânienne a ensuite été segmentée automatiquement à l'aide d'un algorithme de croissance des régions. Cette segmentation endocrânienne a ensuite été dilatée par le même nombre de couches de voxels que celui utilisé pour étendre l'os à l'étape précédente. Pour faciliter l'identification des gyri et des sulci sur la surface endocrânienne extraite, nous avons visualisé sa surface locale

⁴ volumegraphics.com

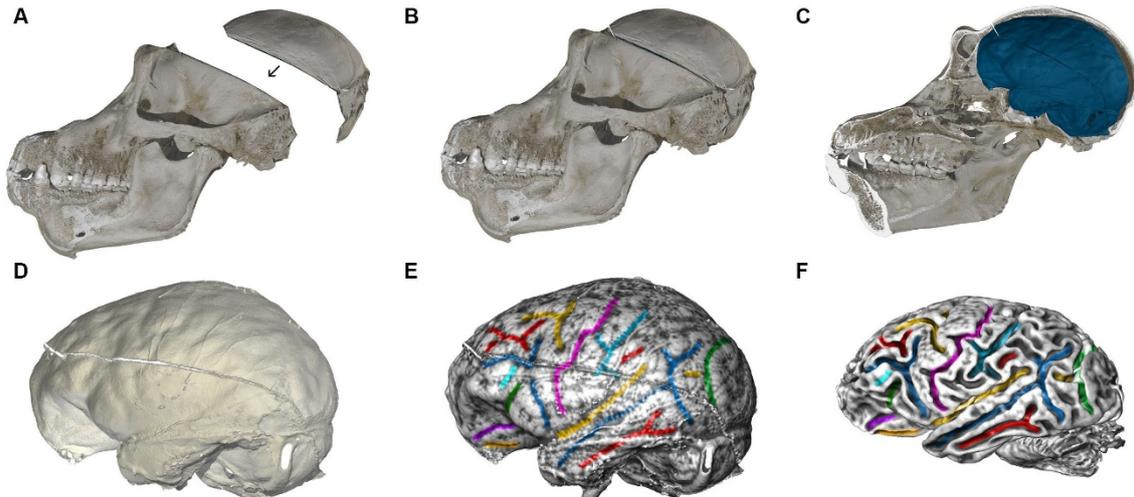


FIGURE 7

Tomographie assistée par ordinateur (CT) et IRM d'un chimpanzé. (A) Des fragments de crâne scannés par microCT et réalignés virtuellement sur la base de critères anatomiques (B). (C) La segmentation de l'intérieur de la boîte crânienne produit une empreinte endocrânienne (bleu). Le crâne est virtuellement coupé dans le plan midsagittal.

(D) Les impressions créées par les vaisseaux sanguins, les sutures crâniennes, les gyri et les sulci sont clairement visibles sur l'endocast virtuel. (E) Nous avons visualisé l'indice de forme de la surface sous la forme d'un gradient de niveaux de gris pour faciliter l'identification des empreintes sulcaires, puis nous avons codé manuellement en couleur les caractéristiques cérébrales correspondant à l'endocaste et au cerveau. (F) IRM du cerveau du même chimpanzé, analysée par l'unité d'IRM de diffusion. Les caractéristiques correspondantes sur l'empreinte endocrânienne en (E) sont représentées dans la même couleur.

Le logiciel Avizo (version 2021 ; Thermo Fisher Scientific) permet de représenter la topologie de l'échantillon sous la forme d'un gradient en niveaux de gris de l'indice de forme. Conformément à Koenderink et van Doorn (1992), l'indice de forme est basé sur les courbures principales $C1$ et $C2$: $2/\pi \cdot \arctan^*(C1 + C2)/(C1 - C2)$.

Comme le montrent les figures 7E et F, presque tous les sillons cérébraux laissent des empreintes non ambiguës dans la cavité endocrânienne. La comparaison de la forme endocrânienne (figures 7C-E) avec le cerveau scanné après l'extraction (figure 7F) révèle des changements subtils dans la forme générale, y compris une réduction légère mais perceptible de sa dimension supérieure-inférieure. Ce phénomène est probablement lié à l'élimination des tissus conjonctifs environnants et à l'absence de liquide céphalo-rachidien dans les ventricules. Les processus de fixation peuvent encore modifier la forme du cerveau. Ces effets doivent être pris en compte lors de la comparaison directe de cerveaux scannés après extraction avec des cerveaux scannés à l'intérieur du crâne (à la fois *in vivo* et *post mortem*). Étant donné que l'endocast reflète la forme du cerveau et de ses structures environnantes avant l'extraction, nous pouvons utiliser la surface endocrânienne comme modèle pour corriger les altérations de la forme du cerveau qui se produisent après l'extraction. Ces corrections peuvent être effectuées, par exemple, par des algorithmes conçus pour la rétrodéformation basée sur les surfaces ou les semi-mandrins (Gunz et al., 2009).

Unité de statistiques

L'un de nos objectifs scientifiques est d'estimer la relation entre la structure du cerveau et le comportement, en particulier le comportement vocal et l'utilisation d'outils. Cette tâche est compliquée par l'existence de facteurs de confusion non observés liés à l'âge et de données manquantes substantielles, car (i) pour certains cerveaux, il n'y a pas ou peu de données *in vivo*, et (ii) la plupart des individus ayant des échantillons de comportement sont (heureusement) encore en vie. Pour résoudre ces problèmes, nous construisons des modèles structurels de causalité (Pearl, 1995) et utilisons ensuite ces modèles pour (1) simuler des observations synthétiques, (2) concevoir un pipeline d'analyse de données pour l'estimation et l'imputation des données manquantes, (3) valider le pipeline à l'aide des données synthétiques, et (4)

analyser l'échantillon observé. Pour l'imputation des données manquantes, nous utilisons une représentation de réseau entièrement bayésienne (Mohan et Pearl, 2021) et tirons des échantillons de la distribution postérieure à l'aide de la méthode de Monte Carlo hamiltonienne, comme décrit dans le chapitre 15 de McElreath (McElreath, 2020). L'approche est décrite en détail avec un code de travail à l'adresse https://github.com/rmcelreath/EBC_brain_vocal_modeling. Dans une phase ultérieure, nous avons l'intention de développer un modèle causal dynamique du développement réciproque du cerveau et de la voix, en utilisant des équations structurelles en temps continu, comme cela a été mis en œuvre par exemple dans Driver et al. (2017).

Discussion

La présente approche méthodologique multidisciplinaire fournira de nouvelles données concernant l'évolution de la structure du cerveau et sa relation avec la fonction chez les primates non humains en saisissant la variabilité entre les individus, les populations, les espèces et l'ontogenèse.

La neuroanatomie fonctionnelle peut être étudiée chez les humains et les primates non humains à l'aide de l'IRM fonctionnelle. Des recherches approfondies en neuro-imagerie ont été menées sur les macaques. Cependant, en raison de contraintes éthiques, il n'est pas possible d'obtenir des données comparables sur nos plus proches parents, les chimpanzés et les bonobos. Le pipeline présenté ici permet de relier la structure du cerveau à sa fonction en mettant en relation des données anatomiques de haute granularité avec des données comportementales de primates non humains, y compris des animaux issus de diverses socio-écologies. Ces relations structure-fonction peuvent être déduites pour différents types de comportement, tels que la production vocale, l'utilisation d'outils ou l'interaction sociale. Il a été avancé que la taille de certaines régions du cerveau a changé dans une certaine mesure chez les hominoïdes au cours de l'évolution, ce qui vaut pour le cortex frontal (Zilles et Amunts, 2018 ; Gallardo et al., 2023) ainsi que pour le cortex pariétal (Bruner, 2018). Ces deux cortex soutiennent des fonctions importantes chez les humains et les primates non humains. Le cortex pariétal, qui intègre les informations sensorielles provenant de différentes modalités, est connu pour soutenir divers processus mentaux, de l'attention de base au langage et à la cognition sociale

(Numssen et al., 2021), mais on sait aussi qu'elle est impliquée dans l'utilisation d'outils chez l'homme et le chimpanzé (Hecht et al., 2013). Ces régions et leurs connexions avec d'autres régions au sein de réseaux neuronaux spécifiques sont donc pertinentes pour différents types de comportements observés chez les primates humains et non humains. Par souci de concision, nous nous concentrerons ici sur un exemple démontrant comment cette méthodologie peut être appliquée aux chimpanzés et comment elle peut influencer les discussions sur la relation structure-fonction dans l'évolution des hominoïdes. Nous illustrons l'interaction entre la structure et la fonction du cerveau en nous concentrant sur les structures cérébrales dont les homologues assurent le langage dans le cerveau humain, une capacité cognitive clé de l'homme. Néanmoins, notre approche est polyvalente et peut être étendue à l'analyse d'autres fonctions cognitives, telles que l'utilisation d'outils et l'interaction sociale.

L'émergence du langage et son évolution font l'objet de discussions depuis des décennies. Des approches neurobiologiques ont tenté d'identifier des structures cérébrales propres à l'homme. Par exemple, les travaux de Rilling et al. (2008) sur la connectivité des cerveaux du macaque, du chimpanzé et de l'homme ont suggéré qu'un tractus particulier de fibres de matière blanche, le faisceau arqué, s'étendant dorsalement et reliant le lobe temporal au cortex frontal inférieur, diffère entre ces animaux - à la fois en ce qui concerne sa force et ses points de terminaison. Ce faisceau dorsal est le plus fort dans le cerveau humain, un peu plus faible dans le cerveau du chimpanzé et le plus faible dans le cerveau du macaque. En outre, il semble que dans le cerveau humain, le tractus dorsal pénètre plus profondément dans le gyrus temporal moyen que dans le cerveau du chimpanzé. Ces différences ont été interprétées comme cruciales pour l'évolution de la capacité linguistique, observée chez l'homme, mais pas chez le chimpanzé. Toutefois, cette conclusion comporte certaines limites. Tout d'abord, les données de cette étude ne provenaient que de quatre chimpanzés vivant en zoo, ce qui empêche toute généralisation au niveau de l'espèce, même si l'analyse a été étendue par la suite à 29 chimpanzés (Bryant et al., 2020). Deuxièmement, les techniques d'analyse IRM disponibles à l'époque ne permettaient pas de différencier clairement les points de terminaison du tractus fibreux dorsal, ni dans le cortex temporal, ni dans le cortex frontal.

Les points de terminaison revêtent toutefois une importance particulière tant dans le cortex temporal que dans le cortex frontal. Dans le cortex temporal, le gyrus temporal moyen chez l'homme est considéré comme le support des processus sémantiques les plus pertinents pour saisir le sens. Dans le cortex frontal, il existe trois zones cytoarchitecturalement différentes, mais situées à proximité l'une de l'autre dans le cerveau humain et dans celui des primates non humains, qui remplissent des fonctions différentes chez l'homme. Il s'agit des aires 44 et 45, dont on sait qu'elles sont impliquées dans le langage, et de l'aire 6, dont on sait qu'elle soutient les actions motrices, y compris les aspects moteurs de la parole. Chez les adultes humains, le tractus fibreux dorsal reliant le cortex temporal et frontal a deux points de terminaison, l'un dans l'aire 44 et l'autre dans l'aire 6 (Perani et al., 2011), le tractus fibreux se terminant dans l'aire 44 pour le traitement des phrases complexes (Skeide et al., 2016). Chez les bébés prélinguistiques humains, cependant, seul le tractus fibreux vers l'aire 6 est myélinisé, tandis que celui vers l'aire 44 arrive à maturité beaucoup plus tard (Perani et al., 2011 ; Brauer et al., 2013). Cette différence entre le cerveau du nourrisson et celui de l'adulte concernant les points de terminaison du tractus fibreux dorsal pertinent pour le langage soulève la question de la structure respective chez nos parents les plus proches. Il serait donc très intéressant d'analyser la zone cible du tractus fibreux dorsal dans le cerveau du chimpanzé. Étant donné que ces zones diffèrent dans leur microstructure et qu'elles peuvent être différenciées histologiquement également chez les primates non humains, les analyses histologiques comparatives peuvent apporter une contribution importante à une description adéquate de l'évolution de la base neuronale du langage.

La présente approche méthodologique, avec ses différentes unités décrites dans la figure 1, fournit de nouveaux détails concernant la macro- et la microstructure des réseaux neuronaux de différentes capacités cognitives et sociales et leur évolution. Chaque unité s'appuie sur les méthodes les plus récentes mais établies dans leur domaine, qui ont été spécifiquement adaptées à cette filière méthodologique et validées sur un ensemble de données distinct. L'approche actuelle va au-delà des travaux antérieurs en reliant des données structurelles multimodales à ultra-haute résolution du cerveau à de riches données comportementales collectées chez les différents individus *in vivo*. Les recherches antérieures des différentes unités et les exemples actuels montrent que nous sommes capables (i) de collecter et d'analyser systématiquement les données comportementales des primates à travers les espèces, les populations et l'ontogenèse (unité de collecte des données comportementales) ; (ii) de spécifier la structure du tractus fibreux (unité d'IRM de diffusion) ; (iii) de spécifier la microstructure du cerveau (unité d'IRM de diffusion) ; et (iv) d'analyser les données comportementales de l'individu ; (iii) spécifier la microstructure et donc la localisation des régions cibles analogiques humaines dans différents cortex (unité IRM quantitative) ; (iv) spécifier la structure histologique cytoarchitecture des régions cibles corticales des fibres optiques (unité Histologie) ; (v) analyser les variations des empreintes endocrâniennes du crâne et les relier au registre fossile (unité Fossiles hominoïdes). Des analyses supplémentaires des données provenant des différentes unités nous permettent (vi) de relier les aspects comportementaux et structurels du cerveau non seulement au comportement, mais aussi à l'environnement socio-écologique des individus (dans les zoos, les sanctuaires et les sites de terrain) ; (vii) de relier les aspects structurels du cerveau et le comportement au développement (âge de l'animal) ; et (viii) de comparer tous ces aspects structurels du cerveau d'une espèce à l'autre, ce qui permet d'obtenir une perspective phylogénétique. (viii) Les modèles structurels causaux et bayésiens (unité des statistiques) exploitent de manière optimale le riche ensemble de données pour évaluer les variations entre les espèces, les populations, les individus et au cours de l'ontogenèse. Cependant, le présent pipeline nécessite une planification longitudinale afin de permettre de relier le comportement *in vivo* aux analyses *post-mortem* du cerveau aux niveaux macro et micro. Étant donné qu'il est peu probable qu'un ensemble complet de points de données soit disponible pour chaque animal, les modèles bayésiens nous aideront à imputer les données manquantes, comme le décrit McElreath (2020).⁵ Les données et les résultats obtenus nous permettront d'élucider l'évolution de la base neuronale qui sous-tend le langage et d'autres domaines comportementaux, apportant ainsi de nouvelles réponses à l'évolution des capacités cognitives et sociales chez les différentes espèces.

Le pipeline méthodologique que nous présentons ici est unique en ce sens qu'il combine des méthodes de structure cérébrale *post mortem* avec des dispositifs d'observation détaillés *in vivo*, y compris dans des conditions naturelles. Cette approche multi-méthodologique conduira à de nouvelles découvertes sur l'évolution du cerveau et de ses fonctions, inconnues jusqu'à présent. Jusqu'à présent, seuls les résultats des unités les plus précoces sont publiés dans des articles individuels (Kopp et al., 2021 ; Girard-Buttoz et al., 2022a,b ; Bortolato et al., 2023a,b ; Eichner et al., 2023 ; Grampp et al., 2023 ; Gräßle et al., 2023). Les résultats des autres unités ainsi que les résultats combinés de l'ensemble de la filière n'apparaîtront que plus tard en raison du fait logique que le moment où les données comportementales sont recueillies auprès des animaux et le moment où leur cerveau est disponible pour les analyses de la structure cérébrale ne sont pas prévisibles et peuvent prendre des années.

Les limites de la présente approche sont principalement dues à des questions éthiques, pratiques et médicales. Tout d'abord, en raison des contraintes éthiques liées à la collecte de données d'imagerie fonctionnelle, la présente approche constitue la seule possibilité d'établir un lien entre la structure du cerveau et le comportement chez les grands singes.

⁵ <https://github.com/mcelreath/rethinking>

Deuxièmement, étant donné que nous n'incluons que les cerveaux des animaux qui meurent d'une mort naturelle ou inévitable, certains cerveaux peuvent présenter des lésions ou d'autres pathologies. Bien que dans notre travail nous contrôlions ce phénomène par l'histopathologie, il faut en tenir compte lors de l'interprétation des données.

L'approche méthodologique présentée ici pourrait en principe être mise en place ailleurs dans le cadre d'une collaboration entre différentes institutions et/ou différentes espèces concernées qui sont très menacées et fortement protégées.

Le projet actuel fournira de nouveaux résultats concernant l'évolution du cerveau des primates et constituera une base solide pour l'élaboration de nouvelles hypothèses non seulement pour les primates non humains, mais aussi pour les primates humains, qui pourraient être testées à l'aide de l'imagerie fonctionnelle, du moins en ce qui concerne les humains. Cela éclairera nos connaissances sur le passé du cerveau humain et, en outre, élargira nos connaissances sur le présent du cerveau humain.

Déclaration de disponibilité des données

Les contributions originales présentées dans l'étude sont incluses dans l'article/des questions supplémentaires peuvent être adressées aux auteurs correspondants.

Déclaration d'éthique

L'étude sur les animaux a été approuvée par les autorités nationales chargées de la recherche et du bien-être des animaux dans le pays d'origine, ainsi que par le comité d'éthique de la société Max Planck pour la recherche sur le terrain. La recherche est conforme aux lignes directrices de l'UICN sur les meilleures pratiques en matière de suivi sanitaire et de lutte contre les maladies dans les populations de grands singes. Les cerveaux ont été prélevés post mortem sur des individus décédés naturellement. Dans de rares cas, nous avons également reçu des cerveaux d'individus provenant de zoos européens qui ont été euthanasiés en raison de conditions médicales terminales, ou provenant de la nature à la suite d'un conflit entre l'homme et l'animal. Aucun de ces événements n'était sous le contrôle d'une personne impliquée dans la recherche. Notre procédure n'étant pas nuisible pour l'animal, elle est considérée comme non invasive d'un point de vue éthique. L'étude a été menée conformément à la législation locale et aux exigences institutionnelles.

Contributions des auteurs

AF : conceptualisation, enquête, méthodologie, supervision, visualisation, rédaction - projet original, rédaction - révision et édition. RW : conceptualisation, enquête, méthodologie, supervision, visualisation, rédaction - version originale, rédaction - révision et édition. AA : enquête, méthodologie, visualisation, rédaction - version originale, rédaction - révision et édition. CE : Enquête, méthodologie, visualisation, rédaction - version originale, rédaction - révision et édition. TG : Enquête, méthodologie, visualisation, rédaction - version originale, rédaction - révision et édition. CJ : enquête, méthodologie, visualisation, rédaction - version originale, rédaction - révision et édition. EK : Rédaction - version originale, Rédaction - révision et édition, Investigation, Méthodologie, Visualisation. IL : Enquête, méthodologie, visualisation, rédaction - version originale, rédaction - révision et édition. AD : Méthodologie, Rédaction - révision et édition. LE : enquête, méthodologie, visualisation, rédaction - version originale, rédaction - révision et édition. CG-B : Enquête, méthodologie, visualisation, rédaction - version originale, rédaction - révision et édition. AJ : Enquête,

Méthodologie, visualisation, rédaction - projet original, rédaction - révision et édition. KK : enquête, méthodologie, visualisation, rédaction - version originale, rédaction - révision et édition. MP : enquête, méthodologie, visualisation, rédaction - version originale, rédaction - révision et édition. KP : enquête, méthodologie, visualisation, rédaction - version originale, rédaction - révision et édition. SU : Méthodologie, Rédaction - révision et édition. DH : Investigation, Méthodologie, Rédaction - révision et édition. FL : Investigation, Méthodologie, Visualisation, Rédaction - version originale, Rédaction - révision et édition. RM : Investigation, Méthodologie, Visualisation, Rédaction - version originale, Rédaction - révision et édition. MM : Enquête, méthodologie, visualisation, rédaction - version originale, rédaction - révision et édition. PG : enquête, méthodologie, visualisation, rédaction - version originale, rédaction - révision et édition, conceptualisation. NW : conceptualisation, enquête, méthodologie, supervision, visualisation, rédaction - version originale, rédaction - révision et édition. CC : conceptualisation, enquête, méthodologie, supervision, visualisation, rédaction - version originale, rédaction - révision et édition.

Consortium EBC

Daniel Ashoff¹⁴, Karoline Albig¹⁵, Bala Amarasekaran¹⁶, Sam Angedakin^{17,18}, Alfred Anwander¹, Caroline Asimwe¹⁹, Christian Bock²⁰, Birgit Blazey²¹, Andreas Bernhard²², Jacinta C Beehner^{23,24}, Laurent Bailanda²⁵, Raphael Belais²⁶, Thore J Bergman^{23,24}, Denny Böttcher²⁷, Tatiana Bortolato^{23,4}, Penelope Carlier^{4,5}, Julian Chantrey²⁸, Catherine Crockford^{23,4}, Daniela Denk²⁹, Tobias Deschner^{30,31}, Ariane Düx^{5,8}, Luke J. Edwards⁶, Cornelius Eichner¹, Dag Encke³², Gelardine Escoubas³¹, Malak ETTA³¹, Pawel Fedurek^{19,33}, Karina Flores¹⁶, Alejandra Romero Florero¹⁶, Richard Franke³⁴, Angela D Friederici¹, Cedric Girard-Buttoz^{23,4}, Jorge Gomez Fortun^{4,5}, Tobias Gräßle⁵, Eva Gruber-Dujardin¹⁴, Philipp Gunz¹², Susan Hambrecht³⁵, Florian Hansmann²⁷, Jess Hartel^{17,36}, Daniel BM Haun⁹, Michael Henshall³⁷, Catherine Hobaiter^{19,38}, Noémie Hofman⁴, Jennifer E Jaffe^{4,5}, Carsten Jäger⁶, Anna Jauch⁶, Stomy Karhemere³⁹, Evgenya Kirilina⁶, Robert Klopffleisch⁴⁰, Tobias Knauf-Witzens⁴¹, Kathrin Kopp⁹, Bastian Lange⁴², Kevin E Langergraber^{18,43}, Arne Lawrenz⁴⁴, Kevin Lee^{18,43}, Fabian H Leendertz^{5,8}, Illona Lipp⁶, Matyas Liptovszky⁴⁵, Christelle Patricia Lumbu³⁹, Patrice Makouloutou Nzassi⁴⁶, Guy Landry Mamboundou Kouima^{31,46}, Kerstin Mätz-Rensing¹⁴, Richard McElreath¹¹, Zoltan Mezo⁴⁷, Fanny Minesi²⁶, Sophie Moittie⁴⁵, Torsten Möller⁴⁸, Markus Morawski⁷, Dave Morgan^{49,50}, Mathias Müller⁵¹, Timothy Mugabe^{18,52}, Martin Muller^{17,53}, Karin Olofsson-Sannö⁵⁴, Alain Ondzie⁵⁵, Emily Otali¹⁷, Michael Paquette¹, Simone Pika^{30,31}, Kerrin J. Pine⁶, Andrea Pizarro¹⁶, Kamilla Pleh^{4,5}, Sandra Reichler-Danielowski⁵⁶, Jessica Rendel⁴⁴, Martha M Robbins^{57,58}, Konstantin Ruske⁵⁹, Liran Samuni^{4,60}, Crickette Sanz^{50,61}, Jan Schinköthe²⁷, André Schüle⁶², Ingo Schwabe²¹, Katarina Schwalm²¹, Anistan Sebastiampillai⁶³, Lara Southern^{30,31}, Sheri Speede⁶⁴, Jonas Steiner^{4,5}, Mark F Stidworthy²⁹, Martin Surbeck^{60,65}, Claudia A. Szentiks⁴⁶, Tanguy Tanga^{31,46}, Tobias Loubser Theron³⁷, Reiner Ulrich²⁷, Steve Unwin¹⁰, Erica van de Waal^{37,66}, Sue Walker⁶⁷, Nikolaus Weiskopf^{6,13}, Gudrun Wibbelt⁴⁷, Navena Widulin⁶³, Hermann Will⁶⁸, Roman M Wittig^{2,3,4}, Kim Wood⁶⁹, Emiliano Zaccarella¹, Klaus Zuberbühler^{19,38,70}

¹⁴Unité vétérinaire, Centre allemand des primates, Göttingen, Allemagne;¹⁵ Zoo de Halle, Halle / S., Allemagne;¹⁶ Tacugama Chimpanzee Sanctuary, Freetown, Sierra Leone;¹⁷ Kibale Chimpanzee Project, Parc national de Kibale, Ouganda;¹⁸ Ngogo Chimpanzee Project, Parc national de Kibale,

Uganda ;¹⁹ Budongo Conservation Field Station, Masindi, Uganda ;²⁰ Alfred-Wegener-Institut, Helmholtz-Zentrum für Polar- und Meeresforschung, Bremerhaven, Germany ;²¹ Chemisches und Veterinäruntersuchungsamt Stuttgart, Fellbach, Germany ;²² Zoo Leipzig, Leipzig, Germany ;²³ Department of Psychology, University of Michigan, Ann Arbor, MI, USA ;²⁴ Capuchins at Taboga Project, Taboga, Costa Rica ;²⁵ Malebo Bonobo Project, WWF, Kinshasa, RDC ;²⁶ Lola ya Bonobo, Kinshasa, RDC ;²⁷ Institute of Veterinary Pathology, Leipzig University, Germany ;²⁸ Veterinary Pathology and Preclinical Sciences, School of Veterinary Science, University of Liverpool, UK ;²⁹ International Zoo Veterinary Group, Keighley, Royaume-Uni ;³⁰ Comparative BioCognition, Institut des sciences cognitives, Université d'Osnabrück, Allemagne ;³¹ Ozouga Chimpanzee Project, Parc national de Loango, Gabon ;³² Zoo Nürnberg, Nürnberg, Allemagne ;³³ Department of Psychology, University of Stirling, UK ;³⁴ Zoo Saarbrücken, Saarbrücken, Allemagne ;³⁵ Zoo Magdeburg, Magdeburg, Allemagne ;³⁶ Department of Biology, Metropolitan Community College, Kansas City, MO ;³⁷ Inkawu Vervet Project, Mwana Game Reserve, Afrique du Sud ;³⁸ Department of Psychology and Neuroscience, University of St. Andrews ;³⁹ Institut national de la recherche biomédicale, Kinshasa, RDC ;⁴⁰ Institut de pathologie vétérinaire, Université libre de Berlin, Allemagne ;⁴¹ Wilhelma, Stuttgart, Allemagne ;⁴² Zoo am Meer, Bremerhaven, Allemagne ;⁴³ Département d'anthropologie, Arizona State University, Phoenix, États-Unis ;⁴⁴ Zoo Wuppertal, Wuppertal, Allemagne ;⁴⁵ Twycross Zoo, Little Orton, Leicestershire, UK ;⁴⁶ Institut de Recherche en Ecologie Tropicale, Libreville, Gabon ;⁴⁷ Department of Wildlife Diseases, Leibniz Institute for Zoo and Wildlife Research, Germany ;⁴⁸ Kolmarden Wildlife Park, Kolarden, Sweden ;⁴⁹ Lincoln Park Zoo, Chicago, USA ;⁵⁰ Goualougo Triangle Ape Project, Congo ;⁵¹ Bayerisches Landesamt für Gesundheit und Lebensmittelsicherheit, Erlangen, Allemagne ;⁵² Veterinary Unit, Uganda Wildlife Authority, Kampala, Ouganda ;⁵³ Department of Anthropology, University of New Mexico, Albuquerque, USA ;⁵⁴ National Veterinary Institute, Uppsala, Sweden ;⁵⁵ Wildlife Conservation Society DR Congo ;⁵⁶ Zoo de Heidelberg, Heidelberg, Allemagne ;⁵⁷ Département de primatologie, MPI pour l'anthropologie évolutive, Leipzig, Allemagne ;⁵⁸ Loango Gorilla Project, Parc national de Loango, Gabon ;⁵⁹ Zoo de Magdebourg, Magdebourg, Allemagne ;⁶⁰ Département de biologie évolutive humaine, Université de Harvard, Cambridge, USA ;⁶¹ Département d'anthropologie, Université de Washington, St. Louise, USA ;⁶² Zoo Berlin, Berlin, Allemagne ;⁶³ Charité, Universitätsmedizin, Berlin, Allemagne ;⁶⁴ Sanaga Yong Chimpanzee Rescue, Mbargue Forest, Cameroun ;⁶⁵ Kokolopori Bonobo Research Project, Kokolopori Reserve, DRC ;⁶⁶ Département d'écologie et d'évolution, Université de Lausanne, Suisse ;⁶⁷ Chester Zoo, Chester, Royaume-Uni ;⁶⁸ Zoo Nürnberg, Nürnberg, Allemagne ;⁶⁹ Welsh Mountain Zoo, Clauwyn Bay, Royaume-Uni ;⁷⁰ Institut de biologie, Université de Neuchâtel, Suisse.

Financement

Les auteurs déclarent avoir reçu un soutien financier pour la recherche, la rédaction et/ou la publication de cet article. Cette étude a été financée par la Société Max Planck dans le cadre des fonds interinstitutionnels du président de la Société Max Planck pour le projet Hominoid Brain Connectomics (désormais Evolution of Brain Connectivity : EBC).

NW a reçu un financement du Conseil européen de la recherche au titre du septième programme-cadre de l'Union européenne (FP7/2007-2013)/convention de subvention du CRE n° 616905 ; du programme de recherche et d'innovation Horizon 2020 de l'Union européenne au titre de la convention de subvention n° 681094 ; du BMBF (01EW1711A&B) dans le cadre de l'ERA-NET NEURON. NW a reçu un financement de la Deutsche Forschungsgemeinschaft (DFG, Fondation allemande pour la recherche) - projet n° 347592254 (WE 5046/4-2 et KI 1337/2- 2). Ce projet a été financé par le ministère fédéral de l'éducation et de la recherche (BMBF) sous le code de soutien 01ED2210.

Remerciements

Nous sommes reconnaissants pour les autorisations de recherche et d'extraction de cerveau en Sierra Leone à l'Agence de Protection de l'Environnement ; en Côte d'Ivoire au Ministère de l'Enseignement Supérieur et de la Recherche Scientifique et au Ministère de Eaux et Forêts en Côte d'Ivoire, et à l'Office Ivoirien des Parcs et Réserves ; au Gabon, au Ministère des Eaux, des Forêts, de la Mer, de l'Environnement, à l'Agence Nationale des Parcs Nationaux, à l'Institut de Recherche en Ecologie Tropicale, au Centre National de Recherche Scientifique et Technologique ; en République Démocratique du Congo, au Ministère de la Recherche Scientifique et de l'Innovation Technologique ; en Ouganda, à l'Uganda Wildlife Authority, au Conseil National Ougandais pour la Science et la Technologie ; au Costa Rica, à l'Universidad Técnica Nacional et au Ministerio de Ambiente y Energía. Nous remercions le Centre Suisse de Recherches Scientifiques en Côte d'Ivoire pour son soutien logistique, les membres du personnel du Projet Chimpanzés de Taï pour leur soutien et leur assistance dans la collecte des données, ainsi que Christophe Boesch pour l'énorme travail qu'il a accompli en établissant et en soutenant le Projet Chimpanzés de Taï pendant 30 ans. Nous remercions tous les membres de l'EAZA, de la PASA et les partenaires des sites de terrain qui nous ont accueillis et ont travaillé avec nous dans le cadre du projet sur l'évolution de la connectivité cérébrale. Nous remercions tout particulièrement Christina Kompo qui s'est occupée avec compétence des permis d'importation et d'exportation ainsi que de l'expédition.

Conflit d'intérêts

L'Institut Max Planck des sciences cognitives et cérébrales humaines a conclu un accord de recherche institutionnelle avec Siemens Healthcare. NW est titulaire d'un brevet sur l'acquisition de données IRM pendant les gradients de spoiler (US 10,401,453 B2). NW a été conférencier lors d'un événement organisé par Siemens Healthcare et ses frais de déplacement lui ont été remboursés.

Les autres auteurs déclarent que la recherche a été menée en l'absence de toute relation commerciale ou financière qui pourrait être interprétée comme un conflit d'intérêts potentiel.

Note de l'éditeur

Toutes les affirmations exprimées dans cet article sont uniquement celles des auteurs et ne représentent pas nécessairement celles de leurs organisations affiliées, ni celles de l'éditeur, des rédacteurs et des réviseurs. Tout produit pouvant être évalué dans cet article, ou toute allégation pouvant être faite par son fabricant, n'est pas garanti ou approuvé par l'éditeur.

Références

- Altmann, J. (1974). Étude observationnelle du comportement : méthodes d'échantillonnage. *Le comportement* 49, 227-266. doi : 10.1163/156853974X00554
- Andersson, J. L. R., et Sotiropoulos, S. N. (2016). Une approche intégrée pour la correction des effets hors résonance et du mouvement du sujet dans l'imagerie par résonance magnétique de diffusion. *Neuroimage* 125, 1063-1078. doi : 10.1016/j.neuroimage.2015.10.019
- Boersma, P., et Weenink, D. (2022). Praat : faire de la phonétique par ordinateur. [logiciel informatique], Version 6.2.06, récupéré le 23 janvier 2022 à partir de. Disponible à l'adresse : <https://praat.org>.
- Bortolato, T., Friederici, A. D., Girard-Buttoz, C., Wittig, R. M., et Crockford, C. (2023b). Chimpanzees show the capacity to communicate about concomitant daily life events. *iScience* 26:108090. doi : 10.1016/j.isci.2023.108090
- Bortolato, T., Mundry, R., Wittig, R. M., Girard-Buttoz, C. et Crockford, C. (2023a). Slow development of vocal sequences through ontogeny in wild chimpanzees (*Pan troglodytes verus*). *Dev. Sci.* 26:e13350. doi : 10.1111/desc.13350
- Brammerloh, M., Morawski, M., Friedrich, I., Reinert, T., Lange, C., Pelicon, P., et al. (2021). Mesure du contenu en fer des neurones dopaminergiques dans la substantia nigra avec la relaxométrie IRM. *Neuroimage* 239:118255. doi : 10.1016/j.neuroimage.2021.118255
- Brauer, J., Anwender, A., Perani, D., et Friederici, A. D. (2013). Dorsal and ventral pathways in language development (Voies dorsales et ventrales dans le développement du langage). *Brain Lang.* 127, 289-295. doi : 10.1016/j.bandl.2013.03.001
- Bründl, A. C., Tkaczynski, P. J., Kohou, G. N., Boesch, C., Wittig, R. M. et Crockford, C. (2021). Cartographie systématique des étapes du développement chez les chimpanzés sauvages. *Dev. Sci.* 24:e12988. doi : 10.1111/desc.12988
- Bruner, E. (2004). Morphométrie géométrique et paléoneurologie : évolution de la forme du cerveau chez le genre Homo. *J. Hum. Evol.* 47, 279-303. doi : 10.1016/j.jhevol.2004.03.009
- Bruner, E. (2018). Paléoneurologie humaine et évolution du cortex pariétal. *Brain Behav. Evol.* 91, 136-147. doi : 10.1159/000488889
- Bruner, E. (2019). Paléoneurologie humaine : façonner l'évolution corticale chez les hominidés fossiles. *J. Comp. Neurol.* 527, 1753-1765. doi : 10.1002/cne.24591
- Bryant, K. L., Li, L., Eichert, N., et Mars, R. B. (2020). Un atlas complet des voies de la matière blanche chez le chimpanzé. *PLoS Biol.* 18:e3000971. doi : 10.1371/journal.pbio.3000971
- Buckner, R. L., et Krienen, F. M. (2013). L'évolution des réseaux d'association distribués dans le cerveau humain. *Trends Cogn. Sci.* 17, 648-665. doi : 10.1016/j.tics.2013.09.017
- Cohen, J. (1960). A coefficient of agreement for nominal scales. *Educ. psychol. Meas.* 20, 37-46. doi : 10.1177/001316446002000104
- Cordero-Grande, L., Christiaens, D., Hutter, J., Price, A. N., et Hajnal, J. V. (2019). Estimation d'image complexe pondérée en diffusion via la récupération de matrice sous des modèles de bruit généraux. *Neuroimage* 200, 391-404. doi : 10.1016/j.neuroimage.2019.06.039
- Dathe, H. et Helms, G. (2010). Algébrisation exacte de l'équation du signal de l'IRM à écho de gradient gâché. *Phys. Med. Biol.* 55, 4231-4245. doi : 10.1088/0031-9155/55/15/003
- Driver, C. C., Oud, J. H. L., et Voelkle, M. C. (2017). Modélisation d'équations structurelles en temps continu avec le paquetage R csem. *J. Stat. Softw.* 77, 1-35. doi : 10.18637/jss.v077.i05
- Eichner, C., Paquette, M., Mildner, T., Schlumm, T., Pleh, K., Samuni, L., et al. (2020). Augmentation de la sensibilité et du rapport signal-bruit dans l'IRM pondérée en diffusion en utilisant des acquisitions multi-échelles. *Neuroimage* 221:117172. doi : 10.1016/j.neuroimage.2020.117172
- Eichner, C., Paquette, M., Müller-Axt, C., Bock, C., Budinger, E., Gräßle, T., et al. (2023). Une ressource pour la cartographie détaillée de la structure complexe des fibres et des voies de la matière blanche du cerveau du chimpanzé. *Nat Methods*
- Estienne, V., Cohen, H., Wittig, R. M., et Boesch, C. (2019). Influence maternelle sur le développement des compétences de passage de noix chez les chimpanzés de la forêt de Taï, Côte d'Ivoire (*Pan troglodytes verus*). *Am. J. Primatol.* 81:e23022. doi : 10.1002/ajp.23022
- Fedurek, P., Tkaczynski, P. J., Hobaiter, C., Zuberbühler, K., Wittig, R. M. et Crockford, C. (2021). La fonction des cris de bienvenue des chimpanzés est modulée par leur variation acoustique. *Anim. Behav.* 174, 279-289. doi : 10.1016/j.anbehav.2021.02.002
- Friard, O. et Gamba, M. (2016). BORIS : un logiciel libre et polyvalent d'enregistrement d'événements pour le codage vidéo/audio et les observations en direct. *Methods Ecol. Evol.* 7, 1325-1330. doi : 10.1111/2041-210X.12584
- Friederici, A. D. (2009). Pathways to language : Fiber tracts in the human brain. *Trends Cogn. Sci.* 13, 175-181. doi : 10.1016/j.tics.2009.01.001
- Froudust-Walsh, S., Browning, P. G. F., Young, J. J., Murphy, K. L., Mars, R. B., Fleysher, L., et al. (2018). Macro-connectomics and microstructure predict dynamic plasticity patterns in the non-human primate brain. *elife* 7:e34354. doi : 10.7554/eLife.34354
- Gallardo, G., Eichner, C., Sherwood, C. C., Hopkins, W. D., Anwender, A., et Friederici, A. D. (2023). Morphological evolution of language-relevant brain areas (évolution morphologique des zones cérébrales liées au langage). *PLoS Biol.* 21:e3002266. doi : 10.1371/journal.pbio.3002266
- Girard-Buttoz, C., Bortolato, T., Laporte, M., Grampp, M., Zuberbühler, Z., Wittig, R. M., et al. (2022b). Population-specific call order in chimpanzee greeting vocal sequences. *iScience* 25:104851. doi : 10.1016/j.isci.2022.104851
- Girard-Buttoz, C., Surbeck, M., Samuni, L., Tkaczynski, P., Boesch, C., Fruth, B., et al. (2020). Information transfer efficiency differs in wild chimpanzees and bonobos, but not social cognition (L'efficacité du transfert d'information diffère chez les chimpanzés sauvages et les bonobos, mais pas la cognition sociale). *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 287:20200523. doi : 10.1098/rspb.2020.0523
- Girard-Buttoz, C., Zaccarella, E., Bortolato, T., Friederici, A. D., Wittig, R. M., et Crockford, C. (2022a). Chimpanzees produce diverse vocal sequences with ordered and recombinatorial properties (Les chimpanzés produisent diverses séquences vocales avec des propriétés ordonnées et recombinatoires). *Commun. Biol.* 5:410. doi : 10.1038/s42003-022-03350-8
- Grampp, M., Samuni, L., Girard-Buttoz, C., Julián León, J., Zuberbühler, K., Tkaczynski, P., et al. (2023). L'incertitude sociale favorise la complexité du signal pendant les approches chez les chimpanzés sauvages (*Pan troglodytes verus*) et les mangabey (*Cercocebus atys atys*). *R. Soc. Open Sci.* 10:231073. doi : 10.1098/rsos.231073
- Gräßle, T., Crockford, C., Eichner, C., Girard-Buttoz, C., Jäger, C., Kirilina, E., et al. (2023). Sourcing high tissue quality brains from deceased wild primates with known socioecology. *Methods Ecol. Evol.* 14, 1906-1924. doi : 10.1111/2041-210X.14039
- Gruber, T., Muller, M. N., Strimling, P., Wrangham, R. et Zuberbühler, K. (2009). Wild chimpanzees rely on cultural knowledge to solve an experimental honey acquisition task (Les chimpanzés sauvages s'appuient sur leurs connaissances culturelles pour résoudre une tâche expérimentale d'acquisition de miel). *Curr. Biol.* 19, 1806-1810. doi : 10.1016/j.cub.2009.08.060
- Gudbjartsson, H. et Patz, S. (1995). The Rician distribution of noisy MRI data. *Magn. Reson. Med.* 34, 910-914. doi : 10.1002/mrm.1910340618
- Gunz, P., Mitteroecker, P., Neubauer, S., Weber, G. W., et Bookstein, F. L. (2009). Principes pour la reconstruction virtuelle des crânes d'hominines. *J. Hum. Evol.* 57, 48-62. doi : 10.1016/j.jhevol.2009.04.004
- Gunz, P., Neubauer, S., Falk, D., Tafforeau, P., Le Cabec, A., Smith, T. M., et al. (2020). Les endocastes d'*Australopithecus afarensis* suggèrent une organisation du cerveau semblable à celle des singes et une croissance cérébrale prolongée. *Sci. Adv.* 6:eaz4729. doi : 10.1126/sciadv.aaz4729
- Hecht, E. E., Murphy, L. E., Gutmann, D. A., Votaw, J. R., Schuster, D. M., Preuss, T. M., et al. (2013). Différences dans l'activation neuronale pour la saisie dirigée d'objets chez les chimpanzés et les humains. *J. Neurosci.* 33, 14117-14134. doi : 10.1523/JNEUROSCI.2172-13.2013
- Helms, G., Dathe, H., Kallenberg, K. et Dechent, P. (2008). Cartes haute résolution du transfert de magnétisation avec correction inhérente de l'inhomogénéité RF et de la relaxation T1 obtenues à partir de l'IRM 3D FLASH. *Magn. Res. Med.* 60, 1396-1407. doi : 10.1002/mrm.21732
- Holloway, R. L., Hurst, S. D., Garvin, H. M., Schoenemann, P. T., Vanti, W. B., Berger, L. R., et al. (2018). Morphologie de l'endocaste d'*Homo Naledi* de la chambre de Dinaledi, Afrique du Sud. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 115, 5738-5743. doi : 10.1073/pnas.1720842115
- Hutson, S. (2010). Suivant l'exemple de l'Europe, le Congrès interdit la recherche sur les singes. *Nat. Med.* 16:1057. doi : 10.1038/nm1010-1057a
- Johnson-Frey, S. H. (2004). The neural bases of complex tool use in humans (Les bases neurales de l'utilisation d'outils complexes chez l'homme). *Trends Cogn. Sci.* 8, 71-78. doi : 10.1016/j.tics.2003.12.002
- Kaiser, J. (2013). NIH to phase out most chimp research (Le NIH va abandonner progressivement la plupart des recherches sur les chimpanzés). *Science* 341, 17-18. doi : 10.1126/science.341.6141.17
- Kellner, E., Dhital, B., Kiselev, V. G. et Reisert, M. (2016). Suppression de l'artefact Gibbs-ringing basée sur des décalages locaux de sous-voxels. *Magn. Reson. Med.* 76, 1574-1581. doi : 10.1002/mrm.26054
- Kirilina, E., Helbling, S., Morawski, M., Pine, K., Reimann, K., Jankuhn, S., et al. (2020). Imagerie de la matière blanche superficielle : mécanismes de contraste et cartographie in vivo du cerveau entier. *Sci. Adv.* 6:eaz9281. doi : 10.1126/sciadv.aaz9281
- Koenderink, J. J., et van Doorn, A. J. (1992). Échelles de forme et de courbure des surfaces. *Image Vis. Comput.* 10, 557-564. doi : 10.1016/0262-8856(92)90076-F
- Kopp, K. S., Ebel, S. J., Wittig, R. M., Haun, D. B. M., et Crockford, C. (2021). Small mirrors do the trick : a simple, but effective method to study mirror self-recognition in chimpanzees (Les petits miroirs font l'affaire : une méthode simple mais efficace pour étudier l'auto-reconnaissance par le miroir chez les chimpanzés). *Anim. Behav. Cogn.* 8, 391-404. doi : 10.26451/abc.08.03.05.2021
- Langergraber, K. E., Prüfer, K., Rowney, C., Boesch, C., Crockford, C., Fawcett, K., et al. (2012). Generation times in wild chimpanzees and gorillas suggest early divergence times in great ape and human evolution. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 109, 15716-15721. doi : 10.1073/pnas.1211740109
- Lipp, I., Kirilina, E., Edwards, L. J., Pine, K. J., Jäger, C., Gräßle, T., et al. (2023). B1+ correction of magnetization transfer saturation maps optimized for 7T postmortem MRI of the brain. *Magn. Reson. Med.* 89, 1385-1400. doi : 10.1002/mrm.29524
- Logan, C. J., Avin, S., Boogert, N., Buskell, A., Cross, F. R., Currie, A., et al. (2018). Au-delà de la taille du cerveau : découvrir les corrélats neuronaux de la spécialisation comportementale et cognitive. *Comp. Cogn. Behav. Rev.* 13, 55-89. doi : 10.3819/CCBR.2018.130008
- Luncz, L. V., Mundry, R. et Boesch, C. (2012). Evidence for cultural differences between neighboring chimpanzee communities. *Curr. Biol.* 22, 922-926. doi : 10.1016/j.cub.2012.03.031
- Lutti, A., Hutton, C., Finsterbusch, J., Helms, G. et Weiskopf, N. (2010). Optimisation et validation des méthodes de cartographie du champ d'émission radiofréquence à 3T. *Magn. Reson. Med.* 64, 229-238. doi : 10.1002/mrm.22421
- Lutti, A., Stadler, J., Josephs, O., Windischberger, C., Speck, O., Bernarding, J., et al. (2012). Robust and fast whole brain mapping of the RF transmit field B1 at 7T. *PLoS One*

7:e32379. doi: 10.1371/journal.pone.0032379

- McElreath, R. (2020). *Repenser la statistique : A Bayesian course with examples in R and Stan*. 2nd Edn (New York : Chapman and Hall/CRC Press). doi : 10.1201/9780429029608
- Mielke, A., Crockford, C., et Wittig, R. M. (2019). Les cris d'alarme des serpents comme un bien public chez les mangabey fuligineux. *Anim. Behav.* 158, 201-209. doi : 10.1016/j.anbehav.2019.10.001
- Mohan, K., et Pearl, J. (2021). Modèles graphiques pour le traitement des données manquantes. *J. Am. Statistic. Assoc.* 116, 1023-1037. doi : 10.1080/01621459.2021.1874961
- Morawski, M., Kirilina, E., Scherf, N., Jager, C., Reimann, K., Trampel, R., et al. (2018). Développement de la microscopie 3D avec CLARITY sur le tissu cérébral humain : vers un outil d'information et de validation de l'histologie basée sur l'IRM. *Neuroimage* 182, 417-428. doi : 10.1016/j.neuroimage.2017.11.060
- Neubauer, S., Gunz, P. et Hublin, J.-J. (2009). The pattern of endocranial ontogenetic shape changes in humans (Le modèle des changements de forme endocrânienne ontogénétique chez les humains). *J. Anat.* 215, 240-255. doi : 10.1111/j.1469-7580.2009.01106.x
- Neubauer, S., Hublin, J. J., et Gunz, P. (2018). L'évolution de la forme du cerveau humain moderne. *Sci. Adv.* 4:eaa05961. doi : 10.1126/sciadv.aao5961
- Numsen, O., Bzdok, D. et Hartwigsen, G. (2021). Spécialisation fonctionnelle au sein de s lobes pariétaux inférieurs dans les domaines cognitifs. *Elife* 10:e63591. doi : 10.7554/eLife.63591
- Patrono, L. V., Pleh, K., Samuni, L., Ulrich, M., Rothemeier, C., Sachse, A., et al. (2020). L'émergence du virus de la variole du singe chez les chimpanzés sauvages révèle des résultats cliniques distincts et une diversité virale. *Nat. Microbiol.* 5, 955-965. doi : 10.1038/s41564-020-0706-0
- Pearl, J. (1995). Causal diagrams for empirical research. *Biometrika* 82, 669-688. doi : 10.1093/biomet/82.4.669
- Perani, D., Saccuman, M. C., Scifo, P., Anwander, A., Spada, D., Baldoli, C., et al. (2011). Les réseaux neuronaux du langage à la naissance. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 108, 16056-16061. doi : 10.1073/pnas.1102991108
- Pereira-Pedro, A. S., Bruner, E., Gunz, P. et Neubauer, S. (2020). A morphometric comparison of the parietal lobe in modern humans and Neanderthals. *J. Hum. Evol.* 142:102770. doi : 10.1016/j.jhevol.2020.102770
- Ponce de León, M. S., Bienvenu, T., Marom, A., Engel, S., Tafforeau, P., Alatorre Warren, J. L., et al. (2021). Le cerveau primitif des premiers Homo. *Science* 372, 165-171. doi : 10.1126/science.aaz0032
- Rilling, J. K. (2014). Comparative primate neuroimaging : insights into human brain evolution (neuro-imagerie comparative des primates : aperçu de l'évolution du cerveau humain). *Trends Cogn. Sci.* 18, 46-55. doi : 10.1016/j.tics.2013.09.013
- Rilling, J. K., Glasser, M. F., Preuss, T. M., Ma, X. Y., Zhao, T. J., Hu, X. P., et al. (2008). The evolution of the arcuate fasciculus revealed with comparative DTI. *Nat. Neurosci.* 11, 426-428. doi : 10.1038/nn2072
- Ruthotto, L., Kugel, H., Olesch, J., Fischer, B., Modersitzki, J., Burger, M., et al. (2012). Correction diffeomorphique de l'artefact de susceptibilité des images de résonance magnétique pondérées en diffusion. *Phys. Med. Biol.* 57, 5715-5731. doi : 10.1088/0031-9155/57/18/5715
- Sherwood, C. C., Cranfield, M. R., Mehlman, P. T., Lilly, A. A., Garbe, J. A. L., Whittier, C. A., et al. (2004). Brain structure variation in great apes, with attention to the mountain gorilla (*Gorilla beringei beringei*). *Am. J. Primatol.* 63, 149-164. doi : 10.1002/ajp.20048
- Sherwood, C. C., et Gómez-Robles, A. (2017). La plasticité cérébrale et l'évolution humaine. *Annu. Rev. Anthropol.* 46, 399-419. doi : 10.1146/annurev-anthro-102215-100009
- Sirianni, G., Mundry, R., et Boesch, C. (2015). Quand choisir quel outil : sélection multidimensionnelle et conditionnelle des marteaux de cassage de noix chez les chimpanzés sauvages. *Anim. Behav.* 100, 152-165. doi : 10.1016/j.anbehav.2014.11.022
- Skeide, M., Brauer, J., et Friederici, A. D. (2016). Prédicteurs cérébraux fonctionnels et structurels de la performance linguistique. *Cereb. Cortex* 26, 2127-2139. doi : 10.1093/cercor/bhv042
- St-Jean, S., De Luca, A., Tax, C. M. W., Viergever, M. A., et Leemans, A. (2020). Caractérisation automatisée des distributions de bruit dans les données d'IRM de diffusion. *Med. Image Anal.* 65:101758. doi : 10.1016/j.media.2020.101758
- Surbeck, M., Boesch, C., Crockford, C., Thompson, M. E., Furuichi, T., Fruth, B., et al. (2019). Les mâles dont la mère vit dans leur groupe ont un succès de paternité plus élevé chez les bonobos mais pas chez les chimpanzés. *Curr. Biol.* 29, R354-R355. doi : 10.1016/j.cub.2019.03.040
- Surbeck, M., Girard-Buttoz, C., Samuni, L., Boesch, C., Fruth, B., Crockford, C., et al. (2021). Attractiveness of female sexual signaling predicts differences in female grouping patterns between bonobos and chimpanzees. *Commun. Biol.* 4, 1-11. doi : 10.1038/s42003-021-02641-w
- Tabelow, K., Balteau, E., Ashburner, J., Callaghan, M. F., Draganski, B., Helms, G., et al. (2019). hMRI - a toolbox for quantitative MRI in neuroscience and clinical research. *Neuroimage* 194, 191-210. doi : 10.1016/j.neuroimage.2019.01.029
- Tsokos, M., et Byard, R. W. (2012). La "rigidité cadavérique" putréfactive. *Forensic Sci. Med. Pathol.* 8, 200-201. doi : 10.1007/s12024-011-9232-y
- Vaculčíková, L., Podranski, K., Edwards, L. J., Ocal, D., Veale, T., Fox, N. C., et al. (2022). Combinaison du navigateur et de la correction optique du mouvement prospectif pour une cartographie multiparamétrique quantitative de haute qualité avec une résolution de 500 µm à 7T. *Magn. Reson. Med.* 88, 787-801. doi : 10.1002/mrm.29253
- van Essen, D. C., Donahue, C. J., et Glasser, M. F. (2018). Développement et évolution du cortex cérébral et cérébelleux. *Brain Behav. Evol.* 91, 158-169. doi : 10.1159/000489943
- Van Essen, D. C., et Glasser, M. F. (2018). Parceler le cortex cérébral : comment les études invasives sur les animaux informent la cartographie non invasive chez l'homme. *Neuron* 99, 640-663. doi : 10.1016/j.neuron.2018.07.002
- Vos, S. B., Tax, C. M. W., Luijten, P. R., Ourselin, S., Leemans, A., et Froeling, M. (2017). L'importance de la correction de la dérive du signal en IRM de diffusion. *Magn. Reson. Med.* 77, 285-299. doi : 10.1002/mrm.26124
- Weiskopf, N., Edwards, L., Helms, G., Mohammadi, S. et Kirilina, E. (2021). Imagerie par résonance magnétique quantitative de l'anatomie du cerveau : vers l'histologie in-vivo. *Nat. Rev. Phys.* 3, 570-588. doi : 10.1038/s42254-021-00326-1
- Weiskopf, N., Klose, U., Birbaumer, N. et Mathiak, K. (2005). Single-shot compensation of image distortions and BOLD contrast optimization using multi-echo EPI for real-time fMRI. *Neuroimage* 24, 1068-1079. doi : 10.1016/j.neuroimage.2004.10.012
- Weiskopf, N., Suckling, J., Williams, G., Correia, M. M., Inkster, B., Tait, R., et al. (2013). Quantitative multi-parameter mapping of R1, PD(*), MT, and R2(*) at 3T : a multi-center validation. *Front. Neurosci.* 7:95. doi : 10.3389/fnins.2013.00095
- Whiten, A., Goodall, J., McGrew, W. C., Nishida, T., Reynolds, V., Sugiyama, Y., et al. (1999). Cultures in chimpanzees. *Nature* 399, 682-685. doi : 10.1038/21415
- Wilson, M. L., Boesch, C., Fruth, B., Furuichi, T., Gilby, I. C., Hashimoto, C., et al. (2014). L'agression mortelle chez Pan est mieux expliquée par les stratégies adaptatives que par les impacts humains. *Nature* 513, 414-417. doi : 10.1038/nature13727
- Wittig, R. M., et Boesch, C. (2019). "Protocole d'observation et collecte de données à long terme à Tai" in *Les chimpanzés de la forêt de Tai : 40 years of research* eds. C. Boesch, et R. M. Wittig (Cambridge : Cambridge University Press), 44-57.
- Wittig, R. M., et Crockford, C. (2018). "Chimpanzés : enquêter sur la cognition dans la nature" in *Field and laboratory methods in animal cognition*, eds. N. Bueno-Guerra, et F. Amici (Cambridge : Cambridge University Press), 115-145.
- Yang, Q. X., Posse, S., Le Bihan, D. et Smith, M. B. (1996). Double-sampled echo-planar imaging at 3 tesla. *J. Magn. Reson. B* 113, 145-150. doi : 10.1006/jmrb.1996.0167
- Zilles, K., et Amunts, K. (2018). Organisation cytoarchitectonique et récepteurs architectonique dans la région de Broca et le cortex environnant. *Curr. Opin. Behav. Sci.* 21, 93-105. doi : 10.1016/j.cobeha.2018.02.011
- Zuberbühler, K., et Wittig, R. M. (2011). "Field experiments with non-human primates : A tutorial" in *Field and laboratory methods in primatology : A practical guide*. 2nd edition eds. J. M. Setchell et D. J. Curtis (Cambridge : Cambridge University Press), 207-224.

