



Mécanismes neuronaux pour la communication chez les primates

Neuronal mechanisms of communication in Primates

Julia Sliwa, Daniel Y Takahashi et Stephen V Shepherd



Édition électronique

URL : <http://journals.openedition.org/primatologie/2950>

DOI : 10.4000/primatologie.2950

ISSN : 2077-3757

Éditeur

Société francophone de primatologie

Référence électronique

Julia Sliwa, Daniel Y Takahashi et Stephen V Shepherd, « Mécanismes neuronaux pour la communication chez les primates », *Revue de primatologie* [En ligne], 9 | 2018, mis en ligne le 14 février 2019, consulté le 16 février 2019. URL : <http://journals.openedition.org/primatologie/2950> ; DOI : 10.4000/primatologie.2950

Ce document a été généré automatiquement le 16 février 2019.



Les contenus de la *Revue de primatologie* sont mis à disposition selon les termes de la Licence Creative Commons Attribution - Pas d'Utilisation Commerciale - Pas de Modification 4.0 International.

Mécanismes neuronaux pour la communication chez les primates

Neuronal mechanisms of communication in Primates

Julia Sliwa, Daniel Y Takahashi et Stephen V Shepherd

NOTE DE L'ÉDITEUR

Soumis le 8 décembre 2017, accepté après révisions le 28 novembre 2018.

1 Le répertoire de communication des primates

- 1 La plupart des primates se rassemblent dans des abris partagés et vivent dans des groupes aux liens familiaux et amicaux complexes. Les alliances changeantes entre les individus sont importantes tant pour la compétition au sein des groupes qu'entre les groupes. Ces conditions de vie en société sont accompagnées d'échanges réguliers de signaux entre les individus via de multiples canaux sensoriels ainsi que d'une communication flexible, que nous décrivons ci-dessous.

1.1 Une communication multi-sensorielle

- 2 Comme la plupart des mammifères, les primates communiquent par des signaux olfactifs présents dans les urines, la salive, les fèces, la sueur, les sécrétions vaginales, et parfois dans des glandes odorantes spécialisées. Les odeurs voyagent passivement dans l'air pour atteindre un récepteur proche de l'émetteur, mais les espèces qui possèdent des glandes odorantes opèrent de plus un « marquage » actif en appliquant leur odeur sur différents supports de l'environnement afin d'indiquer les frontières de leur territoire (Heymann, 2006). La communication olfactive est importante tant chez les primates ayant des glandes odorantes que chez les espèces qui en sont dépourvues. La signalisation olfactive joue notamment un rôle important dans les parades nuptiales et la compétition intra-

sexuelle. Comme les signaux olfactifs codent le phénotype individuel (Smith, 2006) par association au système d'histocompatibilité majeur (Knapp *et al.*, 2006), ils signalent de manière fiable le genre, la parenté, la place hiérarchique et l'état de reproduction de l'émetteur. Cette information est utilisée par les récepteurs, principalement pour guider le comportement d'accouplement (par exemple l'évitement des individus apparentés : Porter, 1998 ; Weisfeld *et al.*, 2003 ; Olsson *et al.*, 2006 ; Boulet *et al.*, 2009).

- 3 Le toucher est le premier sens à se développer chez les primates. Les comportements interpersonnels primaires basés sur le toucher, tels l'allaitement ou l'accouplement, sont élaborés en des types de communication tactile incluant les étreintes amicales, l'épouillage social, les comportements socio-sexuels et le jeu. Ils permettent l'établissement de l'attachement et un développement normal des individus (Suomi *et al.*, 1971). La communication tactile apparaît donc nécessaire pour le bien-être émotionnel et le comportement pro-social dans les grands groupes de primates. La forme prototypique du toucher interpersonnel est l'épouillage. L'épouillage social a évolué d'un comportement de nettoyage, utilisé à l'origine pour éliminer les tiques et les parasites, vers un rituel de lien social qui réduit le stress et consolide les alliances (Dunbar, 1991 ; Dunbar, 2010). À l'inverse, le toucher agressif (morsures, griffures, coups, etc.) non seulement blesse et entrave le récepteur mais établit également une dominance psychologique. Ces deux formes de communication tactile structurent les relations au sein du groupe (de Waal et Yoshihara, 1983 ; Judge et de Waal, 1997). Et le temps que l'émetteur y dévoue est modulé par l'effet d'audience, *i.e.* par le genre, le grade ou la parenté du récepteur (Seyfarth, 1977 ; Schino, 2001). Enfin, notons l'existence de formes de communication tactile ayant été ritualisées ontogénétiquement dans certaines cultures humaines et simiennes, comme la poignée de main utilisée comme salutation.
- 4 Les primates utilisent également des postures corporelles, et des gestes oro-faciaux et manuels qui peuvent être vus ou entendus par les récepteurs. La communication gestuelle comprend 1) des signaux qui attirent l'attention, 2) des expressions faciales et corporelles (par exemple van Hooff, 1967 ; de Meijer, 1989 ; Atkinson *et al.*, 2004 ; de Gelder, 2009), et 3) des signaux de pointage. Les signaux utilisés pour attirer l'attention et les signaux de sollicitation indiquent une intention communicative de la part de l'émetteur. Ces signaux sont utilisés avec souplesse, sont sensibles à l'effet d'audience et sont des exemples de ritualisation ontogénétique de comportements (Call et Tomasello, 2007). Les mangabeys les utilisent par exemple afin d'induire en erreur leurs pairs (Coussi-Korbel, 1994). Les expressions, quant à elles, comprennent les postures faciales et les postures corporelles exprimant des états comportementaux d'affiliation, d'évitement ou d'agression (Partan, 2002). Chez les macaques, ces expressions faciales correspondent respectivement au « lipsmack », à la présentation silencieuse des dents mâchoires fermées ou « fear grin » et à la menace bouche ouverte (Parr et Heintz, 2009 ; Ghazanfar et Takahashi, 2014). Enfin, les signaux de pointage peuvent être définis de façon large comme des comportements d'orientation ritualisés. Ils incluent non seulement le geste manuel de pointage du doigt, mais également par exemple la prise de postures corporelles exagérément tendues vers une direction, les comportements exagérément affichés pour atteindre un objet ou encore les fixations exagérées du regard dans une direction donnée. Ces signaux coordonnent l'attention conjointe de l'émetteur et du récepteur vers une cible externe (Shepherd, 2010 ; Shepherd et Cappuccio, 2011 ; Meunier *et al.*, 2013). Les primates identifient non seulement la nature des signaux corporels, oro-faciaux et gestuels émis par l'émetteur, mais également le statut de celui qui produit ces signaux, y compris son

rang de dominance, sa parenté, son appartenance à un groupe, son âge, son sexe, son statut reproductif et son identité, à l'aide des caractéristiques du visage et du corps utilisés pour créer ces mêmes signaux (Waitt *et al.*, 2003 ; Deaner *et al.*, 2005 ; Waitt *et al.*, 2006, Gerald *et al.*, 2009 ; Pokorny et de Waal, 2009 ; Schell *et al.*, 2011 ; Sliwa *et al.*, 2011).

- 5 Les signaux qui attirent l'attention comprennent souvent une composante acoustique ; les expressions faciales et corporelles sont parfois de plus accompagnées d'émissions de vocalises. Par exemple les trois principales classes d'expressions faciales sont généralement accompagnées de vocalisations. Ces vocalisations sont produites de façon automatique selon l'état émotionnel de l'individu et sont spécifiques à l'espèce. Cependant, l'intensité des vocalises et de la réponse aux appels peuvent également être modulés par l'effet d'audience ajoutant de la flexibilité à ce mode de communication (Seyfarth *et al.*, 1980, Cheney et Seyfarth, 1997). De nombreuses espèces reconnaissent l'espèce, l'identité, l'appartenance au groupe, la taille, l'âge et la parenté des émetteurs de vocalises (Cheney et Seyfarth, 1999 ; Rendall *et al.*, 1996 ; Bachorowski et Owren, 1999 ; Adachi *et al.*, 2006 ; Ghazanfar *et al.*, 2007 ; Sliwa *et al.*, 2011) notamment à l'aide des formants présents dans leurs appels (Fant, 1960 ; Fitch et Fritz, 2006).
- 6 Les humains communiquent aussi par le langage. Le langage est amodal : il peut être parlé et entendu, signé et vu, écrit et lu (à l'œil ou par le toucher en braille). Dans le langage, des symboles arbitraires sont organisés en séquences pour coder des relations conceptuelles. Cette syntaxe sémantique compositionnelle, n'a été trouvée jusqu'à présent que dans la langue humaine (Wheeler et Fischer, 2012 ; Petkov et Wilson 2012). Cependant l'aptitude au langage aurait été facilitée par l'utilisation croissante de gestes communicatifs comme observés chez d'autres grands singes (Arbib *et al.*, 2008 ; Shepherd et Cappuccio, 2011) et constituerait une réponse adaptative (ou même une condition préalable) à une complexité sociale toujours croissante (Dunbar, 1992 ; Byrne, 1997). Ainsi le langage renforce les alliances sociales ; l'humain ayant probablement remplacé en partie l'épouillage social par le papotage (Dunbar, 2010). Les tentatives d'enseignement de la langue à des grands singes élevés par des humains ont montré que, bien que ces grands singes ne parvenaient pas à apprendre la grammaire humaine (Terrace *et al.*, 1979 ; Yang, 2013), ils utilisaient les signes et les symboles arbitraires appris pour communiquer avec les humains.
- 7 Des études de terrain ont, depuis, décrit l'utilisation de signaux référentiels ou « sémantiques » chez diverses espèces de primates (Macedonia et Evans, 1993). Par exemple de nombreux singes produisent des appels d'alarme spécifiques pour différents types de prédateurs (Seyfarth *et al.*, 1980, Macedonia, 1990, Pereira et Macedonia, 1991). Les singes rhésus produisent également des appels spécifiques lors la découverte d'aliments et du recrutement d'alliances (Gouzoules *et al.*, 1984 ; Hauser et Marler, 1993). Ces signaux référentiels sont définis chez certains primates (mais non chez d'autres, Owren *et al.*, 1993 ; Wheeler et Fischer, 2012) par la culture du groupe et non seulement par l'espèce à laquelle ils appartiennent. Ainsi la transmission culturelle s'applique aux signaux référentiels chez les populations de chimpanzés. Ceux-ci abandonnent par exemple l'appel « alimentaire » qu'ils utilisent, lors de la fusion avec un nouveau groupe, en faveur de l'appel utilisé par leurs hôtes (Watson *et al.*, 2015). D'autres études ont de plus décrit que certaines espèces combinent ces signaux référentiels en une « proto-syntaxe ». Ainsi les Cercopithèques de Campbell (*Cercopithecus campbelli*) et les Cercopithèques Hocheurs (*Cercopithecus nictitans*) échangent des appels d'alarme signalant la présence de différents types de prédateurs (léopard, aigle...) à l'aide de combinaisons de sons (Ouattara *et al.*,

2009 ; Arnold et Zuberbühler, 2006). La signification de la combinaison de sons diffère de celle des sons individuels en faisant partie.

1.2 Une communication flexible

- 8 Chaque espèce possède un répertoire de signaux innés et réflexes. Ceux-ci peuvent être de plus modulés ou complétés par un apprentissage ontogénétique qui confère de la flexibilité à la communication (Cheney & Seyfarth, 2018).
- 9 Historiquement, la phylogénie des signaux innés a été reconstituée par l'observation des espèces. Darwin a par exemple étudié l'expression des émotions à travers différents taxons et a trouvé que certaines expressions faciales humaines ont des homologues apparents chez les autres primates et chez d'autres mammifères (Darwin, 1872). Par exemple, la peur serait exprimée chez de nombreuses espèces par une large ouverture de la bouche et des yeux et les sourcils levés. Certaines caractéristiques des signaux innés de détresse, telles que les vocalisations aversives à motifs irréguliers, ou les odeurs accablantes et persistantes, semblent également être conservées à travers les taxons, à la fois en termes d'émission des signaux et de réception des signaux, par exemple l'augmentation de la fréquence des battements cardiaques, le tremblement des muscles et la transpiration froide. Ces signaux de communications innés et réflexes, le plus souvent impliqués dans les réponses à des dangers imminents, dans la parade nuptiale et dans la prise en charge parentale (Domb & Pagel, 2001 ; Ghazanfar & Santos, 2004), peuvent de plus être modulés ou complétés par un apprentissage ontogénétique.
- 10 Ainsi on observe chez plusieurs espèces un affinement de la communication au cours du développement. Par exemple, les jeunes singes Vervet affinent leur production de vocalisations par observation des adultes Vervets, leur utilisation de ces vocalises dans des circonstances appropriées, et leur réponse aux vocalisations des autres individus (Seyfarth & Cheney, 1986). Selon les espèces et les signaux de communication, cet apprentissage ontogénétique peut résulter de l'apprentissage par essais et erreurs, de l'habituation, de l'association pavlovienne, de l'émulation, de l'imitation, de la « ritualisation » (Johnstone, 1997), ou encore de l'enseignement actif. L'apprentissage ontogénétique concerne au moins deux aspects de la communication : 1) l'apprentissage de schémas de communication typiques des espèces et 2) la modulation de la communication en fonction du contexte, et plus particulièrement du contexte social.
- 11 Un exemple de schéma de communication typique d'une espèce sont les signaux « sémantiques » ou « référentiels » décrits ci-dessus au §1.1. Ces signaux « sémantiques » sont probabilistes : un appel « léopard » est utilisé pour signifier la présence d'un prédateur terrestre, mais est aussi occasionnellement utilisé dans des conflits de groupe - montrant que les appels « référentiels » sont des constructions sociales, plutôt que des signaux réellement indexicaux. L'apprentissage de ces signaux « sémantiques » est d'autant plus évident du côté des receveurs. Alors que les appels d'alarme provoquent un état de surprise innée chez la plupart des animaux, chez les espèces utilisant des appels d'alarme « sémantiques », les individus apprennent à afficher des réponses spécifiques selon le type d'appel d'alarme qu'ils entendent. Dans ce cas, la réponse innée initiale est complétée par une association apprise ontogénétiquement. Jusqu'à récemment, peu de preuves existaient de variations culturelles intra-espèce des signaux de communication, dans le sens où tous les membres d'une espèce utilisaient et répondaient aux mêmes appels « référentiels ». Ce n'est que récemment que les pratiques sociales de différents

groupes d'individus au sein d'une même espèce ont commencé à être analysées. Ainsi la transmission culturelle de signaux « référentiels » a par exemple été observée chez les chimpanzés, lorsqu'une population de chimpanzés utilisant un appel « alimentaire » particulier l'a abandonné en fusionnant avec un nouveau groupe, adoptant l'appel utilisé par leurs hôtes (Watson et al., 2015).

- 12 Le second type majeur d'apprentissage ontogénétique concerne la modulation de l'émission et de la réponse aux signaux de communication en fonction du contexte. Cette modulation peut être définie par exemple par la généralisation d'un certain signal à de nouveaux contextes, par la sélection d'un signal parmi plusieurs en fonction du contexte, ou encore par la capacité à renoncer à la signalisation dans des contextes particuliers. L'effet « d'audience » illustre comment un signal émis peut être modulé en intensité ou même inhibé selon le contexte social. Cet effet a été documenté chez plusieurs espèces de singes (Gouzoules et al., 1984, Cheney et Seyfarth, 1990) et de grand-singes (Crockford et al., 2012) qui modulent l'intensité et le type de signaux utilisés en fonction de la présence de congénères, du statut social de ces congénères et de leur identité. Cette modulation peut s'appliquer également à la réception du signal. Dans ce cas la réponse à un même signal peut différer en fonction de celui qui l'a émis et du contexte dans lequel il a été émis, ou peut encore être totalement inhibée. Par exemple, les appels d'alarme émis par les bébés babouins ne sont pas seulement détectés et localisés par les babouins adultes, mais ils sont également interprétés. Les babouins adultes déduisent à partir des propriétés acoustiques d'une vocalisation la taille, l'âge et la lignée familiale de celui qui appelle (Cheney et Seyfarth, 1999). A l'aide de ces informations, les babouins réagissent de manière flexible à l'appel reçu en inhibant leurs réponses de sauvetage et en regardant plutôt la mère de l'enfant. Dans ce cas, le signal de motivation (le type d'appel) et l'information de parenté (la voix de l'enfant) sont encodés dans le même signal auditif ; dans d'autres situations, les destinataires des signaux peuvent rechercher des informations contextuelles concernant l'appel à partir d'autres modalités, par exemple visuelles, notamment en regardant vers la source d'appel (Kirchhof & Hammerschmidt, 2006).
- 13 Les Primates produisent et répondent à une large gamme de signaux communicatifs, depuis les signaux attirant l'attention à portée rapide et automatiques jusqu'aux signaux « référentiels » complexes, multimodaux et flexibles ; la plupart étant multisensoriels. Ceci suggère que les Primates présentent des mécanismes neuronaux pour une gamme diversifiée de systèmes de communication. Comment les signaux de communication sont-ils produits et perçus par les cerveaux des primates ? Dans quelle mesure les mécanismes neuronaux pour la communication sont-ils modulaires et comment ces modules sont-ils organisés ? Seuls quelques modèles de primates ont été étudiés de façon approfondie, tels les macaques rhésus et les macaques à longue queue, les ouistitis et les humains, mais la plupart possèdent probablement des voies neuronales spécialisées dédiées à la production et à la perception des signaux communicatifs.

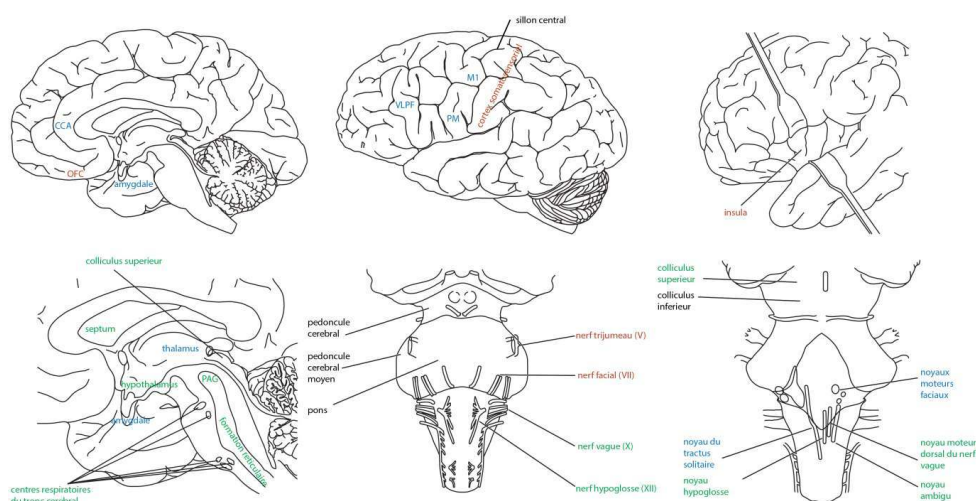
2 Mécanismes neuronaux pour la production de signaux de communication

- 14 Dans cette section, nous discutons des mécanismes neuronaux relativement bien étudiés par lesquels deux types de production de signaux de communication sont produits : les expressions faciales et les vocalisations.

2.1 Produire des expressions faciales

- 15 L'une des caractéristiques singulières de la communication des primates, par rapport à la communication d'autres mammifères, est l'importance des mouvements orofaciaux. Les primates utilisent une suite relativement conservée de muscles faciaux (Diogo *et al.*, 2009) pour produire des postures et mouvements faciaux stéréotypés qui communiquent leurs états internes (Ekman *et al.*, 1969 ; van Hooff, 1967). Les muscles du visage sont principalement contrôlés par deux nerfs crâniens : le nerf trijumeau (V) qui innerve les muscles de la mâchoire liés à l'ingestion et le nerf facial (VII) qui innerve les muscles « mimétiques » plus superficiels (Figure 1). Tous deux projettent sur le noyau du nerf facial, qui (chez les anthropoïdes uniquement) reçoit également des projections directes du cortex moteur (Sherwood *et al.*, 2005). En effet, cinq représentations motrices faciales interconnectées exercent un contrôle cortical sur les mouvements. Elles sont localisées dans les régions corticales motrices primaires et supplémentaires, les aires cingulaires rostrales et caudales et les aires motrices ventro-latérales préfrontales (VLPFC, Morecraft *et al.*, 2001).

Figure 1



Principales régions cérébrales impliquées dans la production des expressions faciales et des vocalisations. Les nerfs, noyaux et aires cérébrales impliqués dans les expressions faciales sont indiqués en rouge, pour les vocalisations en vert, et communes aux deux processus en bleu. Les indications en noir dénotent des repères cérébraux. CCA: cortex cingulaire antérieur, OFC: cortex orbito-frontal, VLPFC: cortex ventrolatéral préfrontal, M1: cortex moteur primaire, PM: cortex prémoteur, PAG: substance grise péri-aqueducatale.

Main brain regions involved in producing facial expressions and vocalizations. Nerves, nuclei and brain areas for producing facial expressions are indicated in red, for vocalizations in green, and common areas are shown in blue. Indications in black denote brain landmarks. CCA: anterior cingulate cortex, OFC: orbito-frontal cortex, VLPFC: ventro-lateral prefrontal cortex, M1: primary motor cortex, PM: premotor cortex, PAG: peri-aqueductal gray.

- 16 La survenue de lésions cérébrales chez l'Homme suggère que les contrôles neuronaux des mouvements faciaux volontaires et automatiques peuvent être dissociés (Hopf *et al.*, 1992 ; Morecraft *et al.*, 2004). Ainsi lors de paralysie faciale dite « volontaire », les patients ont des difficultés pour bouger volontairement leurs muscles faciaux, par exemple pour parler, mais non lorsqu'ils répondent de façon automatique à des stimuli provoquant une réponse émotionnelle. Cet état est associé à des lésions dans l'aire corticale motrice M1 et

dans la substance blanche sous-jacente (Figure 1). L'état opposé est la paralysie faciale dite « émotionnelle », dans laquelle un patient cesse de produire des expressions faciales spontanées d'un côté du visage, bien qu'il puisse les mimer volontairement en faisant un effort. Cette condition est habituellement associée à des lésions impliquant le cortex cingulaire antérieur (CCA), l'insula, le thalamus, la région striatocapsulaire et le pont (Figure 1). Les rapports cliniques montrent que la signalisation oro-faciale émotionnelle et souvent non-vocale est régie par des régions motrices médiales, tandis que les mouvements faciaux volontaires et ceux pour la parole seraient régis par les régions ventrolatérales.

- 17 Les circuits neuronaux qui régissent la production de mouvements faciaux communicatifs dans un contexte social sont moins bien compris. Bien que l'activité du système limbique soit impliquée dans la génération des expressions faciales (Weintstein et Bender, 1943), les mécanismes sous-jacents spécifiques demeurent méconnus. Parmi les zones limbiques et para-limbiques liées aux mouvements du visage, le CCA est l'une des plus étudiées. La stimulation du CCA induit à la fois des expressions faciales affectives et des vocalisations (Smith, 1945), et une lésion du CCA induit une diminution des expressions faciales et des vocalisations spontanées (Devinsky *et al.*, 1995). L'enregistrement des neurones du gyrus antérieur du CCA et du sillon du CCA à proximité des aires motrices du visage a montré une activité neuronale associée aux vocalisations affectives (West et Larson, 1995). Étant donné que le CCA est également fortement impliqué dans le traitement des récompenses, cette région pourrait transformer les récompenses et les risques sociaux perçus par l'individu en comportements sociaux, tels des vocalisations ou expressions faciales adaptées au contexte (Behrens *et al.*, 2009 ; Paus, 2001 ; Rushworth *et al.*, 2007). En particulier, les informations neuronales codées dans le gyrus du CCA, dont la lésion perturbe l'évaluation sociale (Rudebeck *et al.*, 2006), pourraient moduler les représentations motrices adjacentes du sillon cingulaire antérieur.
- 18 Le CCA fait partie d'un réseau plus large impliqué dans les comportements sociaux adaptatifs, comprenant le cortex orbitofrontal (OFC), le cortex prémoteur, le cortex somatosensoriel et l'amygdale (Figure 1). Ainsi, il a été démontré que la stimulation de l'amygdale déclenche également une production adaptative de signaux faciaux *via* ses connexions aux systèmes moteurs (Livneh *et al.*, 2012).

2.2 Produire des vocalisations

- 19 Les vocalisations des primates sont le résultat d'une action coordonnée de plusieurs effecteurs, comprenant le diaphragme, les muscles de la poitrine, les côtes, les poumons, le larynx et la cavité vocale supérieure. Chacun de ces effecteurs est régi par des noyaux spécifiques de neurones. Les muscles respiratoires sont contrôlés par les neurones moteurs de la corne ventrale de la moelle épinière thoracique et lombaire supérieure, tandis que les muscles internes du larynx sont contrôlés par les neurones moteurs du noyau ambigu. Les groupes cellulaires situés en dessous du noyau du nerf grand hypoglosse contrôlent les muscles laryngés externes tandis que les muscles orofaciaux articulatoires sont contrôlés par les neurones moteurs du nerf facial, du nerf trijumeau, de la corne ventrale du cordon cervical supérieur, du noyau ambigu et du noyau hypoglosse (voir Jürgens, 2009 pour plus de détails et Figure 1). Il existe très peu de projections directes entre ces différents groupes de neurones moteurs, ce qui suggère que ce sont les régions cérébrales qui les coordonnent. Conformément à cette hypothèse, les

études anatomiques, les études de microstimulation, les enregistrements et les lésions ont identifié la formation réticulaire latérale et le noyau retro-ambigu comme étant des zones de coordination de ces groupes de neurones moteurs (Hage et Jürgens, 2006 ; Hannig et Jürgens, 2006 ; Jürgens, 2000 ; Lüthe *et al.*, 2000). La formation réticulaire a des connexions directes avec tous les neurones moteurs phonatoires et contient des neurones qui ont une activité corrélée à la durée et à la modulation de fréquence des vocalisations. Le noyau retro-ambigu est un relais aux centres respiratoires avec des connexions directes aux régions parabrachiales et il est relié de manière réciproque à la formation réticulaire latérale.

- 20 Ces deux zones de coordination du tronc cérébral reçoivent des informations de la substance grise péri-aqueducatale (PAG, Figure 1). La stimulation électrique de PAG produit des vocalisations ressemblant aux vocalises spécifiques à l'espèce produites naturellement, et qui diffèrent des vocalisations plus artificielles produites lorsque la formation réticulaire latérale seule est stimulée (Jürgens et Ploog, 1970). Plus de la moitié des neurones de PAG augmentent leur activité juste avant la production d'une vocalisation. Et la majeure partie de leur activité n'est pas corrélée aux caractéristiques acoustiques spécifiques des vocalisations (Dusterhoft, 2004). Ces données suggèrent que PAG fonctionne comme un déclencheur vocal plutôt que comme un générateur de motifs vocaux (Hage et Jürgens, 2006). PAG fonctionne également comme une station relais pour l'interaction sensorimotrice, ayant de fortes connexions réciproques avec le colliculus supérieur et l'aire paralemniscale. Enfin PAG reçoit plusieurs informations provenant de structures limbiques, y compris du CCA, de l'amygdale, de l'hypothalamus, de l'hippocampe, du thalamus, du noyau accumbens, de la strie terminale, des zones préoptiques, du septum et du gyrus sous-calleux (Dujardin et Jürgens, 2005 ; Mantyh, 1983). La lésion de ces structures limbiques abolit ou réduit considérablement les productions vocales spontanées, qui peuvent être rétablies par stimulation directe de PAG (Jürgens et Pratt, 1979). Ces structures sont donc susceptibles d'initier et de moduler la production vocale et la communication, et sont à leur tour probablement modulées par une activité provenant du cortex frontal (Figure 2). Cette vision hiérarchique est cependant simplificatrice, notamment parce que les retours sensoriels jouent un rôle crucial à chaque étape de la production vocale : par exemple, si les deux nerfs vagues sont coupés, perturbant les retours somatosensoriels des poumons, les vocalisations ne peuvent pas être provoquées par la stimulation de PAG (Nakazawa *et al.*, 1997).

Figure 2

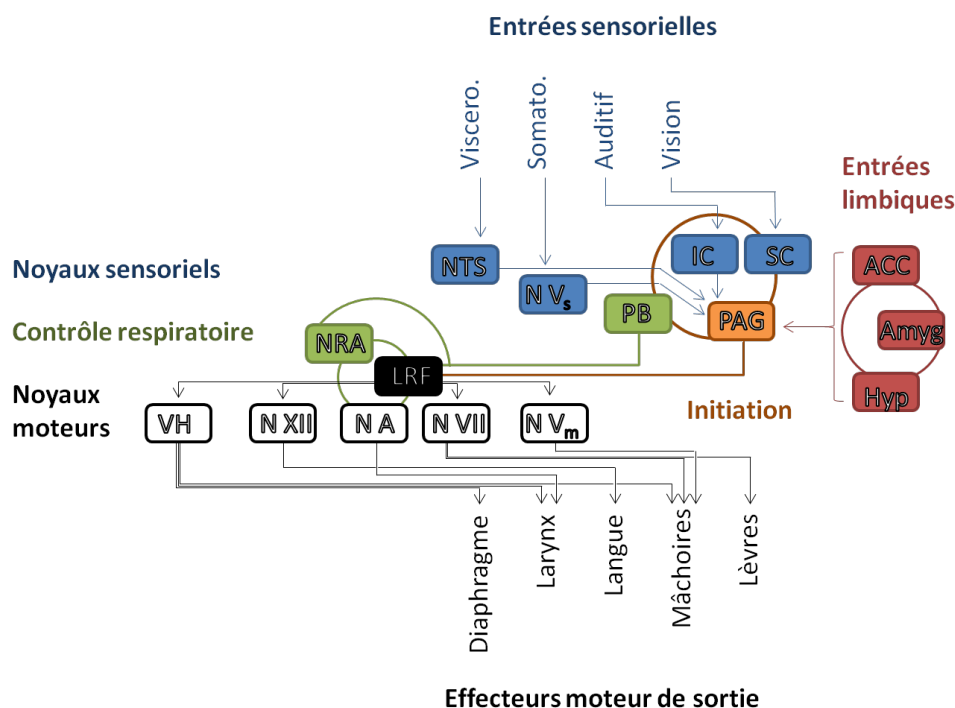


Diagramme des principales connexions entre les zones cérébrales permettant les vocalisations. Les noyaux moteurs de sortie sont représentés par un contour noir (VH : corne ventrale de la moelle épinière, N XII : noyau du nerf grand hypoglosse, N A : noyau ambigu, N VII : noyau du nerf facial, N V_m : noyau du nerf trijumeau moteur). Les centres de contrôle respiratoire et les connexions sont représentés en vert (NRA : noyau retro-ambigu, PB : région parabrachiale). La formation réticulaire latérale (LRF, noir trait plein) joue un rôle de coordination clé parmi ces noyaux moteurs, tandis que substance grise péri-aqueducatale (PAG, orange) joue un rôle crucial dans la coordination de l'état comportemental et l'initiation des vocalisations affectives. Le contrôle exécutif descendant du système limbique est montré en rouge (ACC : cortex cingulaire antérieur, Amyg : amygdale, Hyp : hypothalamus). Les entrées sensorielles des stimuli viscéro-moteurs, somato-sensoriels, auditifs et visuels (y compris les feedbacks moteurs) sont présentées en bleu (NTS : noyau du tractus solitaire, N V_s : noyau du nerf trijumeau sensoriel, IC : colliculus inférieur, SC : colliculus supérieur). Une projection cruciale est omise : seuls les primates anthropoïdes ont des connexions directes entre le cortex moteur et les noyaux moteurs qui gouvernent les mouvements de la face et de la mâchoire.

Diagram of the main connections between brain areas in pathways leading to vocalization. Motor output nuclei are shown in black outline (VH, ventral horn of the medulla; N XII, hypoglossal nucleus; N A, nucleus ambiguus; N VII, facial nucleus; N V_m, motor trigeminal nucleus). Respiratory control centers and connections are in green (NRA, nucleus retroambiguus; PB, parabrachial region). The lateral reticular formation (LRF, solid black) plays a key coordinating role among these motor nuclei, while the periaqueductal gray (orange, PAG) plays a crucial role in coordinating behavioral state and initiating affective vocalization. Descending executive control from the limbic system is shown in red (ACC, anterior cingulate cortex; Amyg, amygdala; Hypo, hypothalamus); while incoming sensory input from visceromotor, somatosensory, auditory and visual stimuli (including motor feedback) are shown in blue (NTS, solitary nucleus; N V_s, sensory trigeminal nucleus; IC, inferior colliculus; SC = superior colliculus). A crucial projection is omitted: uniquely, anthropoid primates have direct connections from motor cortex to the motor nuclei governing face and jaw movements.

- 21 Bien que les humains et les autres primates partagent les mêmes structures anatomiques et neuronales de base pour l'émission de signaux de communication, certaines différences intéressantes existent. Les humains produisent des vocalises sonores plus distinctes que ne le font les autres primates, y compris des consonnes et des voyelles différentes, en utilisant des mouvements spécialisés des lèvres, de la langue et des muscles respiratoires (Maclarnon et Hewitt, 2004). Une théorie affirme que le « larynx descendu » spécifiquement humain, qui élargit le tractus vocal humain par rapport à celui d'autres

primates, a permis d'augmenter le nombre et la variété possible des formants présents dans la parole humaine qui peuvent être produits par des mouvements subtils de la langue (Fitch, 2000). En outre, les différences neuronales entre les primates non-humains et les humains pourraient expliquer la souplesse vocale relativement plus grande de ces derniers. En particulier, alors que des lésions étendues des régions homologues de l'aire de Broca chez le macaque ne modifient pas de manière significative la production vocale et la communication (Kirzinger et Jürgens, 1982), elles conduisent chez les humains à des troubles significatifs de la parole, y compris au mutisme (Trupe *et al.*, 2013). La stimulation électrique du CCA induit systématiquement des vocalisations chez les singes (Jürgens et Ploog, 1970 ; Robinson, 1967 ; Smith, 1945), mais non chez l'Homme (Pool et Ransohoff, 1949 ; Pool, 1954 ; Talairach *et al.*, 1973), bien que des arrêts momentanés de la parole (Lewin et Whitty, 1960) et des changements de prosodie aient été rapportés. Par contre la stimulation électrique des régions orofaciales du cortex moteur primaire humain induit systématiquement des vocalisations, mais non chez le singe (Jürgens et Ploog, 1970 ; Robinson, 1967). Ces données suggèrent que le néocortex chez l'Homme exerce un contrôle plus fort sur la parole que sur d'autres types de vocalises — la raison exacte de cette différence demeurant méconnue. Cependant le néocortex module également, bien que dans une moindre mesure, les autres types de vocalises volontaires en fonction des contextes et des contingences apprises, chez l'Homme comme chez les autres espèces de primates.

- 22 La capacité des primates à produire des signaux auditifs et visuels variés nécessite en retour des capacités neuronales pour traiter ces signaux lors de leur réception. Ceci amène les questions suivantes : comment le cerveau lit-il les signaux de communication ? Comment ces signaux sont-ils traités au niveau neuronal dans le cerveau de l'individu récepteur ? Quelles sont les caractéristiques et les conjonctions de caractéristiques de ces signaux que le cerveau du récepteur décode ?

3 Mécanismes neuronaux pour la perception des signaux de communication

- 23 Les mécanismes neuronaux des primates pour la perception des signaux de communication sont bien mieux connus que ceux pour la production des signaux de communication. La perception des signaux de communication débute dans plusieurs voies représentant des modalités sensorielles distinctes, bien que nous verrons que ces modalités sont finalement intégrées. Alors que les réponses réflexes, y compris l'orientation vers des signaux attirant l'attention, sont traitées principalement par des structures sous-corticales, les réponses flexibles dépendent fortement du traitement cortical.

3.1 Percevoir les signaux qui attirent l'attention du récepteur

- 24 Les signaux qui attirent l'attention indiquent principalement la localisation de l'émetteur. Ils sont traités rapidement par des voies génériques, comme en témoigne l'orientation rapide vers l'emplacement d'un son ou d'un mouvement brusque (tels un raclement de gorge ou un signe de la main). La direction du mouvement d'orientation est calculée dans des aires cérébrales qui codent à la fois une représentation spatiale sensorielle de l'emplacement du signal et une représentation spatiale motrice de l'orientation à prendre

(Figure 3). Les aires cérébrales les plus précoces ayant ces deux types de représentation incluent les colliculi inférieur et supérieur (Jay et Sparks, 1984). De même les gestes tactiles (tels que le sont les gestes « poke at » ou « throw chips » observés chez les chimpanzés) peuvent être détectés par les voies somatosensorielles et simultanément transformés en coordonnées d'orientation par le colliculus supérieur (Groh et Sparks, 1996). Ces voies sous-corticales sont utilisées pour le traitement de signaux de communication, mais ne sont pas spécifiques à ceux-ci. Par ailleurs, l'orientation réflexe vers des stimuli sociaux, comme les visages et les yeux, implique également un système de structures sous-corticales incluant le colliculus supérieur, le pulvinar et l'amygdale (Sewards et Sowards, 2002 ; Vuilleumier *et al.* 2003 ; Johnson, 2005).

- 25 Alors que les signaux qui attirent l'attention suscitent un comportement réflexe rapide, ces signaux sont traités de façon concomitante au niveau des voies corticales relativement plus lentes. L'orientation du corps, de la tête, des yeux et/ou encore de la main de l'émetteur peut déclencher des changements d'orientation sophistiqués de l'attention chez le récepteur. Ces comportements d'orientation flexibles nécessitent un calcul géométrique de la ligne de visée et impliquent un calcul neuronal survenant dans les réseaux corticaux. Pour la direction du regard, ce réseau comprend le cortex intrapariétal latéral (LIP), le cortex inferotemporal postérieur dorsal (PITd) et le sillon temporal postérieur supérieur (pSTS) des macaques (Shepherd *et al.*, 2009 ; Roy *et al.*, 2012 ; Marciniak *et al.*, 2014) et leurs homologues putatifs, le sillon intrapariétal et le pSTS des humains (Hoffman et Haxby, 2000 ; Pelphrey *et al.*, 2005). Ces réseaux codent l'orientation de l'émetteur et calculent le comportement d'orientation à entreprendre par le récepteur, tel un « mécanisme miroir » décrit plus en détail au §4.

3.2 Traitement sous-cortical des signaux de communication

- 26 Le traitement des signaux de communication conservés phylogénétiquement implique généralement les aires sous-corticales du cerveau (Figure 3) (Sewards et Sowards, 2002). Un grand nombre de travaux de recherche ont examiné l'implication de l'amygdale dans le traitement automatique de la peur et d'autres émotions telles que perçues au travers des expressions faciales humaines (Breiter *et al.*, 1996 ; Morris *et al.*, 1996 ; Costafreda *et al.*, 2008), au travers de la voix (Dolan *et al.*, 2001 ; Sander et Scheich, 2001 ; Fecteau *et al.*, 2007), et des postures et mouvements corporels (De Gelder *et al.*, 2004). Les études chez le singe rhésus montrent que cette voie d'analyse est largement conservée (Gil-da-Costa *et al.*, 2004 ; Hoffman *et al.*, 2007 ; Petkov *et al.*, 2008 ; Hadj-Bouziane *et al.*, 2012) et ont décrit les calculs réalisés par les neurones individuels de l'amygdale (Leonard *et al.*, 1985 ; Kuraoka et Nakamura, 2006 ; Gothard *et al.*, 2007 ; Kuraoka et Nakamura, 2007).

Figure 3

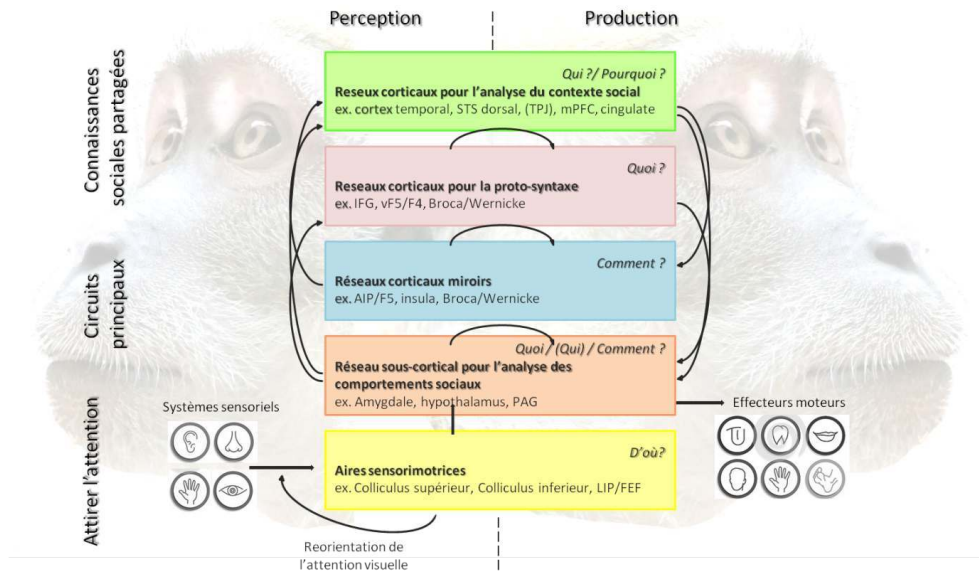


Schéma des processus cognitifs impliqués dans la perception et la production de signaux de communication par les primates et les substrats neuronaux associés. Les processus cognitifs impliqués dans la communication peuvent être décrits comme suit, en partant du bas : « D'où provient le signal ? » qui engage les zones sensori-motrices, « Qu'est-ce qui est signalé ? » qui engage le réseau sous-cortical et le réseau cortical proto-syntaxique, « Qui est l'émetteur et pourquoi signale-t-il ? » qui engage les réseaux corticaux pour l'analyse de contexte social, et « Comment le signal est-il transmis ? » qui engage les réseaux corticaux miroirs. Le schéma souligne que les aires pour la perception et celles pour la production de ces différents processus cognitifs sont largement intégrées, à l'exception des premières aires sensori-motrices, qui sont principalement impliquées dans la détection des signaux et dans l'orientation de l'attention. Les flèches signifient les flux de traitement du signal et représentent comment ces différents processus interagissent et sont mutuellement modulés.

Schematic representation of the cognitive processes involved in primates' perceiving and producing communicative signals, and their associated neural substrate. The cognitive processes depicted include, starting from the bottom: "Where the signal comes from", by sensorimotor areas, "What is being signaled", by the subcortical social behavior network and the proto-syntactic cortical network, "Who is signaling and Why", by social context analysis cortical networks, and "How the signal is transmitted", by cortical mirror networks. The figure highlights that the perception and production parts of these different cognitive processes are largely integrated, with the exception of early sensorimotor areas, which are primarily involved in detecting signals and orienting attention. The arrows show streams of signal processing and depict how these different processes interact with and modulate each other.

- 27 L'un des systèmes de communication le moins bien compris dans le cerveau des primates est celui de la communication olfactive. Le système olfactif secondaire comprend l'organe vomeronasal (VNO) et ses projections vers le bulbe olfactif accessoire (AOB) et vers les systèmes limbiques et corticaux. La fonction vomeronasale est présente chez les Strepsirrhini et les tarsiers, réduite chez les Platyrrhini et principalement absente chez les Catarrhini, y compris chez les humains (Evans, 2006). Cependant, même chez les humains, chez qui le VNO est rudimentaire (Wyatt, 2014), le fait de sentir certaines hormones provoque une activation hypothalamique différente en fonction du sexe du récepteur (Savic *et al.*, 2001). De même, chez les ouistitis males, l'odeur sexuelle d'une femelle ouistiti en cours d'ovulation augmente l'activité neurale dans la zone préoptique et l'hypothalamus antérieur (Ferris *et al.*, 2001), le striatum, le septum, la substance grise periaqueductale et le cervelet (Ferris *et al.*, 2004) par rapport à l'odeur de femelles ovariectomisées.

3.3 Traitement cortical des signaux de communication

- 28 Les réseaux corticaux permettent des calculs complexes basés sur des modèles appris et des expériences vécues. Chez les primates, ceux-ci réalisent une analyse flexible des signaux de communication exprimés par le visage, le corps ou une vocalisation de l'émetteur et une intégration de ces informations avec le contexte social dans lequel ces signaux sont exprimés (notamment « qui est-ce » qui exprime ce signal et « pourquoi »). Les voies de traitement cortical fonctionnent en grande partie en parallèle des voies sous-corticales (Figure 3) et sont organisées hiérarchiquement, depuis les zones sensorielles primaires jusqu'au lobe temporal antérieur et au cortex préfrontal, les représentations neurales devenant graduellement de plus en plus complexes et intégrées (Rosa et Tweedale, 2005).
- 29 Dès les années 1970, des études ont montré l'existence de neurones préférentiellement actifs lorsque les macaques regardent un visage (Gross *et al.*, 1969 ; Gross *et al.*, 1972). Ces neurones apparaissaient dispersés dans tout le lobe temporal, mais on sait depuis qu'ils sont regroupés en un réseau de régions corticales spécialisées pour la perception des visages (Tsao *et al.*, 2006 ; Bell *et al.*, 2011). Ce réseau a été identifié par imagerie chez l'Homme (Sergent *et al.*, 1992; Haxby *et al.*, 1994; Puce *et al.*, 1995; Kanwisher *et al.*, 1997; McCarthy *et al.*, 1997; Kriegeskorte *et al.*, 2007; Tsao *et al.*, 2008a), chez les chimpanzés (Parr *et al.*, 2009), les macaques (Logothetis *et al.*, 1999 ; Tsao *et al.*, 2003 ; Moeller *et al.*, 2008 ; Ku *et al.*, 2011) et les ouistitis (Hung *et al.*, 2015). Par ailleurs ces aires corticales consacrées à l'analyse des visages sont contiguës et chevauchent partiellement des aires corticales spécialisées dans la perception des corps chez l'Homme (Downing *et al.*, 2001) et les macaques (imagerie : Pinsk *et al.*, 2005 ; Pinsk *et al.*, 2009 ; électrophysiologie : Perrett *et al.*, 1985a ; Bell *et al.*, 2011 ; Popivanov *et al.*, 2014). Chez toutes les espèces étudiées, le réseau cortical pour l'analyse des visages est localisé dans des régions similaires du lobe temporal, ce qui suggère que la spécialisation corticale pour le traitement des visages pourrait être apparue au cours de l'évolution avant la spéciation entre singes du Nouveau et du Vieux Monde. Cependant des différences importantes existent : par exemple, les zones de traitement des visages découvertes dans le cortex frontal orbital et ventrolatéral chez les macaques (Tsao *et al.*, 2008b) sont moins évidentes chez l'Homme.
- 30 De façon similaire, un réseau cortical existe pour l'analyse des voix, également localisé dans le lobe temporal mais en position dorsale par rapport aux régions pour l'analyse des visages et des corps. Ce réseau a été identifié chez l'Homme (DéMonet *et al.*, 1992 ; Belin *et al.*, 2000 ; Binder *et al.*, 2000 ; Belin *et al.*, 2002), les chimpanzés (Tagliabue *et al.*, 2009), les macaques (Gil-da-Costa *et al.*, 2004 ; Poremba *et al.*, 2004 ; Gil-da-Costa *et al.*, 2006 ; Ghazanfar et Rendall, 2008 ; Petkov *et al.*, 2008) et les ouistitis (Sadagopan *et al.*, 2014). Les neurones sélectifs aux voix, aussi appelés neurones « détecteurs d'appel », ont été enregistrés pour la première fois chez les saïmiris et chez les ouistitis (Wang *et al.*, 1995 ; Wang, 2000, Wang et Kadia, 2001). Par la suite des neurones sélectifs aux voix ont été décrits chez les macaques (Rauschecker *et al.*, 1995; Tian *et al.*, 2001; Recanzone, 2008 ; Russ *et al.*, 2008, Kikuchi *et al.*, 2010), principalement localisés dans des régions corticales identifiées par IRMf (Perrodin *et al.*, 2011), mais aussi dans l'insula (Remedios *et al.*, 2009a) et dans le cortex préfrontal et orbitofrontal (Romanski et Goldman-Rakic, 2002 ; Cohen *et al.*, 2004 ; Rolls *et al.*, 2006). De façon intéressante ces aires corticales contribuent également à la perception des signaux de communication auditifs non vocaux : le

tambourinement des Macaques (un signal auditif d'attention sociale) active à la fois l'amygdale et les régions corticales des « voix » chez les macaques (Remedios *et al.*, 2009b).

- 31 Les réseaux corticaux pour l'analyse des signaux de communications olfactifs et tactiles ont reçu beaucoup moins d'attention que les réseaux pour la communication visuelle et auditive, mais ils suivent probablement des modèles similaires pour l'analyse flexible des odeurs et des signaux tactiles. Le traitement cortical des signaux olfactifs se produit dans le cortex piriforme et insulaire, s'étendant dans le lobe temporal antérieur et frontal (Gottfried, 2010), où ces signaux peuvent interagir avec les voies de traitement des signaux auditifs et visuels (Ferris *et al.*, 2004 ; Pause, 2012). Le traitement cortical des signaux tactiles survient dans le cortex somatosensoriel et les aspects affectifs du toucher impliquent de plus l'insula postérieure et antérieure, le cortex orbito-frontal et le cortex cingulaire antérieur (Gazzola *et al.*, 2012 ; Gordon *et al.*, 2011 ; Keysers *et al.*, 2010).

3.3.1 Analyser les signaux de communication

- 32 Les visages, les corps et les voix signalent au récepteur l'état interne actuel de l'émetteur. La perception de ces états internes implique non seulement l'amygdale, mais aussi un réseau d'aires corticales dédiées (Figure 3).
- 33 La perception des postures statiques et des expressions corporelles dynamiques active chez l'Homme un réseau d'aires corticales interconnectées à l'amygdale, comprenant les aires corticales pour la perception des corps localisées dans le gyrus fusiforme et dans le sillon temporal supérieur (STS) (de Gelder, 2006). Le STS apparaît spécialement impliqué dans le traitement des caractéristiques dynamiques du corps (Vangeneugden *et al.*, 2014). Ainsi chez les macaques, une étude par IRMf a révélé que les aires corticales de la perception des corps du STS sont préférentiellement sensibles aux signaux de menace (de Gelder et Partan, 2009).
- 34 La perception des mouvements du visage et notamment les mouvements communicatifs (Pitcher *et al.*, 2011 ; Furl *et al.*, 2014), tels que le regard (Allison *et al.*, 2000, Hoffman et Haxby, 2000), les mouvements des lèvres (Puce *et al.*, 1998) et les expressions faciales (Harris *Et al.*, 2012) activent également sélectivement le STS chez l'Homme. Chez les macaques, les régions homologues du STS supérieur apparaissent également spécialisées pour l'analyse des traits faciaux dynamiques (Polosecki *et al.*, 2013 ; Fisher et Freiwald, 2015). Cependant, alors que les enregistrements neurophysiologiques chez le macaque ont révélé que les neurones du STS supérieur répondent différemment à différentes expressions faciales (Hasselmo *et al.*, 1989; Sugase *et al.*, 1999), les études par IRMf n'ont pas permis de contraindre les réponses aux expressions faciales à des régions corticales uniques (Hadj-Bouziane *et al.*, 2008 ; Furl *et al.*, 2012 ; Hadj-Bouziane *et al.*, 2012 ; Polosecki *et al.*, 2013 ; Zhu *et al.*, 2013; Morin *et al.*, 2014 ; Janssens *et al.*, 2014).
- 35 La voix est un moyen de choix pour communiquer l'état interne de l'émetteur. Le cortex préfrontal ventromédian chez les macaques contient des neurones catégorisant différents types de vocalisations perçues selon leur sens émotionnel (Cohen *et al.*, 2004 ; Gifford *et al.*, 2005 ; Cohen *et al.*, 2006 ; Cohen *et al.*, Russ *et al.*, 2009 ; Russ *et al.*, 2008 ; Russ et Cohen, 2009) et, de même, les régions préfrontales chez les humains codent les sons vocaux entendus ayant une composante émotionnelle (Imaizumi *et al.*, 1997). Il est important de noter que ces aires préfrontales qui codent les énoncés émotionnels chez l'Homme sont distinctes des aires pour l'analyse du langage et plus largement pour l'analyse des signaux

non-émotionnels sémantiques ou indexicaux (Vouloumanos *et al.*, 2001 ; von Kriegstein *et al.*, 2003 ; von Kriegstein et Giraud, 2004). Ces deux voies d'analyse auraient évolué de manière indépendante (Petkov *et al.*, 2009) et les régions homologues à cette deuxième voie chez les autres primates pourraient être impliquées dans l'analyse de la proto-syntaxe qu'elle soit exprimée vocalement ou non (Petkov et Wilson, 2012). En effet, l'analyse du contenu communicatif non-émotionnel des gestes corporels engage les régions corticales du STS postérieur chez l'Homme, mais également les régions frontales inférieures gauches impliquées dans le traitement sémantique (Holle *et al.*, 2008 ; Straube *et al.*, 2011).

3.3.2 Percevoir les traits des émetteurs : leur identité et leur statut

- 36 Comment les neurones de ces réseaux codent-ils les informations sociales relatives à l'émetteur à partir des informations présentes sur son visage, son corps ou sa voix (y compris son identité, son genre, son âge, son statut de dominance, son espèce, son état reproductif, son état de santé, ses liens de parenté, son appartenance au groupe, s'il est attirant ou non, etc., Figure 3) ?
- 37 Plus on avance antérieurement dans le lobe temporal, plus l'activité des neurones spécifiques aux visages devient indépendante du point de vue avec lequel le visage est présenté (Perrett *et al.*, 1985b ; De Souza *et al.*, 2005 ; Freiwald et Tsao, 2010), ce qui suggère que ces zones antérieures représentent l'identité individuelle ou les catégories auxquelles le visage appartient (Sergent *Et al.*, 1992 ; Rotshtein *et al.*, 2005 ; Kriegeskorte *et al.*, 2007). Dans ces aires cérébrales, les neurones encodent l'identité des visages comme une norme par rapport à un visage moyen, selon un modèle dit de « carte des visages », plutôt que sur un modèle où chaque visage serait encodé par un neurone unique (Leopold *et al.*, 2006 ; Freiwald *et al.*, 2009 ; Chang et Tsao, 2017). Cette « carte des visages » serait probablement construite en fonction des visages perçus au cours de la vie (Sugita, 2008). Ainsi la familiarité d'un visage donné est codée à la fois par ces aires temporales antérieures du cortex (Sugiura *et al.*, 2001 ; Eifuku *et al.*, 2010 ; Eifuku *et al.*, 2011 ; Sliwa *et al.*, 2014) et par le complexe hippocampique mnésique adjacent (Leveroni *et al.*, 2000 ; Denkova *et al.*, 2006 ; Sliwa *et al.*, 2014). Les aires cérébrales de la voix, comme les aires cérébrales des visages, encodent l'identité dans les régions les plus antérieures du réseau cortical dédié à l'analyse vocale chez les humains (Imaizumi *et al.*, 1997 ; Nakamura *et al.*, 2001 ; Andics *et al.*, 2010) comme chez les macaques (Petkov *et al.*, 2008 ; Kikuchi *et al.*, 2010 ; Perrodin *et al.*, 2011). De même, les voix familières activent le complexe parahippocampique (Nakamura *et al.*, 2001 ; von Kriegstein et Giraud, 2004 ; Sliwa *et al.*, 2014). Le traitement de l'identité à partir des caractéristiques du corps a été relativement moins étudié, mais puisque les zones corticales dédiées à l'analyse corporelle sont situées à des positions similaires dans la hiérarchie du traitement visuel à celles pour l'analyse des visages, les régions antérieures pourraient encoder l'identité corporelle. Ainsi, les aires corticales pour l'analyse des formes corporelles situées dans le gyrus fusiforme chez l'Homme traitent les aspects statiques plus que dynamiques de l'apparence du corps (Vangeneugden *et al.*, 2014).
- 38 Une autre propriété de l'émetteur, qui est traitée par le destinataire du signal, est son attractivité. L'attractivité du visage est associée chez les humains au cortex orbitofrontal, proche des régions consacrées au traitement de la récompense (Nakamura *et al.*, 1998 ; Ishai, 2007 ; Kim *et al.*, 2007). De même, l'attractivité du corps active le cortex

orbitofrontal chez l'homme (Sescousse *et al.*, 2010) et pourrait de façon similaire moduler les réponses des lobes frontaux aux visages et aux corps chez d'autres primates.

- 39 Il convient de souligner que l'intégration multisensorielle est une caractéristique importante de la perception des signaux de communication chez les primates (Partan, 2002 ; Ghazanfar et Santos, 2004). Les processus fonctionnels similaires sont regroupés dans des régions cérébrales proches, indépendamment de leur modalité, comme décrit ci-dessus. Ceci se manifeste également par l'existence de larges régions du cerveau, telles que les régions dorsales du sillon temporal supérieur, maximale­ment impliquées lorsque les signaux sont présentés dans de multiples modalités à la fois (Beauchamp *et al.*, 2004 ; Chandrasekaran et Ghazanfar, 2009 ; Dahl *et al.*, 2009).

4 Mécanismes neuronaux intégrés pour la communication

- 40 Le cadre que nous avons décrit — avec des voies distinctes pour la perception et la production de signaux de communication — ne décrit pas l'ensemble de la boucle de communication. En effet, nous avons déjà noté l'existence de certains nœuds cruciaux du circuit, tels que l'amygdale, qui sont engagés à la fois dans la perception et dans la production de signaux de communication, permettant des réponses rapides aux signaux urgents. L'existence de ces boucles intégrées, avec des nœuds ayant les deux fonctions, illustre la thèse de Darwin d'un lien direct entre la production d'expressions faciales ou corporelles et les émotions ressenties, par exemple en réponse à un signal perçu (Darwin, 1872). Aussi simple qu'il soit de relier une émotion à une perception antécédente, le point de vue de Darwin souligne que les émotions sont tout aussi liées aux réponses comportementales qu'elles suscitent, au lieu d'être seulement des états mentaux privés et abstraits.
- 41 Un exemple illustrant comment la perception du signal, l'état interne et la production d'un signal de réponse sont fortement interconnectés, à la fois au niveau comportemental et neuronal, est la communication du dégoût. Ces trois composants activent sélectivement une région corticale particulière : l'insula. L'observation d'un visage dégoûté déclenche de façon réflexe la production d'un visage dégoûté et s'accompagne d'un sentiment de dégoût (Lundqvist et Dimberg, 1995). Les trois expériences sont, dans une certaine mesure, inséparables. Nous semblons « refléter » les états affectifs des autres comme des miroirs.
- 42 Les signatures neuronales de ces réactions en miroir sont répandues dans le cortex. Le premier cas d'école à avoir été observé concerne la compréhension des gestes dans les régions pariétales et frontales des singes macaques. Les neurones dans ces régions étaient initialement connus pour être impliqués dans le guidage de nos propres actions motrices, mais en 1992, Rizzolatti et ses collègues ont découvert que certains de ces neurones sont également sensibles à l'observation des actions réalisées par d'autres personnes (di Pellegrino *et al.*, 1992). Par la suite, de tels réseaux neuronaux miroirs ont été documentés chez d'autres espèces de primates, dont l'Homme (Caspers *et al.*, 2010). Ces propriétés « miroirs » peuvent jouer un rôle dans la représentation des objectifs de l'émetteur, dans la prédiction de ses actions, et motiver des comportements d'imitation, de coopération et de compétition (Rizzolatti et Craighero, 2004 ; Cook *et al.*, 2014), chacune de ces étapes cognitives étant présente dans un cycle de communication. De plus comme indiqué au

§3.1, des neurones miroirs sont actifs dans le cortex pariétal lorsque l'on suit le regard de quelqu'un, ce qui suggère que les neurones miroirs jouent un rôle dans la communication des états attentionnels (Shepherd *et al.*, 2009).

- 43 Tous les animaux sociaux coordonnent leurs mouvements ; certains coordonnent de plus leurs actions dirigées vers le monde extérieur. L'activité miroir peut donc avoir une pertinence générale pour la coordination sociale, par exemple à travers la « contagion » cognitive récursive entre les individus. Au cours des interactions sociales, les humains adoptent spontanément les états comportementaux des autres ; ils alignent leurs mots, leurs phrases et leurs postures corporelles, synchronisent leurs mouvements et imitent de façon réflexe les expressions et la direction du regard de l'autre, ce qui change en parallèle leurs états émotionnels et attentionnels (Lakin et Chartrand, 2003). Lors de cycles de communication effectifs entre deux individus, cette synchronisation est concomitante à une synchronisation de leurs états neuraux (Hasson *et al.*, 2012 ; Jiang *et al.*, 2012 ; Yun *et al.*, 2012 ; Stolk *et al.*, 2013 ; Dikker *et al.*, 2014). Une telle contagion des états comportementaux n'est certainement pas limitée aux humains.
- 44 En synchronisant les concepts entre les individus, le langage pourrait être le roi des processus miroirs. Lorsque nous parlons, utilisons la langue des signes ou écrivons, nous activons des représentations similaires en nous-mêmes et chez les autres (Stolk *et al.*, 2013, Dikker *et al.*, 2014). Les humains dépendent fortement du langage, dont on considère classiquement qu'il est produit grâce aux interactions entre l'aire de Wernicke à la jonction temporo-pariétale gauche et l'aire de Broca dans le gyrus frontal inférieur gauche. Cette première aire joue un rôle dominant dans la perception du langage (de par son lien avec le cortex auditif primaire), la seconde dans la production du langage (de par son lien avec le cortex moteur primaire), les deux étant fortement interconnectées grâce au faisceau arqué (Geschwind, 1970). Une compréhension moderne du circuit du langage met l'accent sur une distinction entre aires ventrales et aires dorsales ; les premières codant les relations conceptuelles et les secondes les séquences audio-motrices (Hickok et Poeppel, 2007) en partie par une boucle thalamo-cortico-striatale importante (Petkov et Jarvis, 2012). Il est intéressant de noter que les aires du cerveau dans lesquelles les neurones « miroirs » ont été découverts incluent le gyrus frontal inférieur et le cortex pariétal inférieur, qui sont des homologues potentiels des aires de Broca et de Wernicke chez l'Homme. Parmi les nombreuses théories sur l'origine du langage, plusieurs soulignent explicitement le rôle que pourrait jouer le fait de refléter les actions des autres dans l'évolution du langage et de la parole (Arbib, Liebal et Pika, 2008), par exemple dans l'évolution de l'action de pointage dans le but de guider des comportements flexibles partagés entre l'émetteur et le récepteur vers le monde extérieur (Cappuccio et Shepherd, 2013).

5 Conclusion

- 45 Les primates présentent une vaste gamme de stratégies de communication utilisant différentes modalités. La plupart des mécanismes neuronaux sous-tendant la communication ont été étudiés chez seulement trois espèces, les singes macaques, les humains et les ouistitis. De plus les mécanismes neuronaux de certains types de communication commencent à n'être étudiés que maintenant, comme par exemple la communication tactile et la communication olfactive. Cependant, des principes généraux

concernant la communication peuvent être décrits à partir des études existantes dans le domaine audio-visuel.

- 46 Le premier principe concerne les rôles de la phylogenèse et de l'ontogenèse. Bien que la plupart des comportements de signalisation et de production aient été transmis génétiquement de génération en génération et qu'ils soient présents à la naissance chez les primates, ces comportements subissent un processus important de raffinement ontogénétique par apprentissage et par imitation des pairs au cours de la vie. Ce processus de ritualisation ontogénétique, qui permet éventuellement des variations fines des signaux entre les groupes d'une même espèce, peut aller jusqu'à créer différentes cultures chez certaines espèces. Bien que le rôle de l'apprentissage et de la motivation sociale dans l'apprentissage de la production et de la perception des signaux de communication soient essentiels, des études supplémentaires seraient nécessaires pour comprendre les mécanismes neuronaux qui les sous-tendent dans le cerveau en développement des primates.
- 47 Le deuxième principe concerne la création de systèmes de perception et de production coordonnés dans les cerveaux émetteurs et récepteurs. Nous avons vu que les boucles sous-corticales et corticales lient étroitement la perception et la production des signaux communicatifs, de manière réflexe ou flexible. De plus, des études chez l'Homme ont commencé à montrer la façon dont deux cerveaux se synchronisent lors de la communication en face à face. Des études similaires chez d'autres primates seraient utiles pour comprendre si ce mécanisme peut servir de base aux « tit calls » réciproques des ouistitis ou aux « lipsmacks » des singes macaques. Ceci permettrait de comprendre les mécanismes qui sous-tendent le partage d'intentions et d'interactions entre deux individus lors de la création de bases communes pour la communication. La synchronisation pourrait également être le mécanisme par lequel les humains ont développé leur capacité à comprendre l'esprit et les états mentaux des autres. Et une exploration plus poussée de ces mécanismes chez d'autres primates pourrait démêler les processus phylogénétiques à travers lesquels cette aptitude a émergé.
- 48 Le troisième principe concerne le fait que la signalisation sociale est antérieure à l'évolution des cerveaux de vertébrés (Sliwa, Takahashi et Shepherd, 2017) et que de nombreux homologues moléculaires peuvent donc gouverner les systèmes régissant les aspects métaboliques et sociaux pour la perception et la réaction face à l'environnement (Goodson, 2013). En outre, parce que la signalisation sociale est également antérieure à l'évolution des organismes multicellulaires, ces outils moléculaires largement conservés au cours de l'évolution peuvent comprendre la régulation et le développement de la transcription. L'importance de la signalisation sociale dans l'évolution des systèmes nerveux devrait être soulignée : la régulation des interactions sociales, au même titre que la régulation du métabolisme énergétique et de l'homéostasie, est l'un des principaux défis qui ont contribué à l'évolution des cerveaux des primates.
- 49 Pour conclure, l'une des raisons qui rend l'étude de la communication des primates et des mécanismes neuronaux associés passionnante est qu'elle offre la possibilité de comprendre l'étendue des connaissances des primates sur leur monde social et extérieur. Ainsi elle nous fournit une fenêtre sur notre propre perception du monde conscient et inconscient, inné et appris.

Remerciements

- 50 JS a reçu le soutien de Human Frontier Science Program Organisation (LT000418/2013-L) et de la Fondation Bettencourt-Schueller. SVS a reçu le soutien de la Leon Levy Foundation et par une bourse NIH K99HD077019. Cette revue est une version modifiée, augmentée et traduite d'un chapitre de livre écrit par les trois auteurs (Sliwa, Takahashi et Shepherd, 2017).
-

BIBLIOGRAPHIE

- Adachi I, Kuwahata H, Fujita K, Tomonaga M, Matsuzawa T (2006). Japanese macaques form a cross-modal representation of their own species in their first year of life. *Primates*, 47, 350-354. <https://doi.org/10.1007/s10329-006-0182-z>.
- Allison T, Puce A, McCarthy G (2000). Social perception from visual cues: Role of the STS region. *Trends in Cognitive Sciences*, 4, 267-278. [https://doi.org/10.1016/S1364-6613\(00\)01501-1](https://doi.org/10.1016/S1364-6613(00)01501-1).
- Andics A, McQueen JM, Petersson KM, Gál V, Rudas G, Vidnyánszky Z (2010). Neural mechanisms for voice recognition. *NeuroImage*, 52, 1528-1540. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2010.05.048>
- Arbib MA, Liebal K, Pika S (2008). Primate vocalization, gesture, and the evolution of human language. *Current Anthropology*, 49(6), 1053-1076. <https://doi.org/10.1086/593015>.
- Arnold K, Zuberbühler K (2006). The alarm-calling system of adult male putty-nosed monkeys, *cercopithecus nictitans martini*. *Animal behaviour*, 72, 643-653. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2005.11.017>.
- Atkinson AP, Dittrich WH, Gemmell AJ, Young AW (2004). Emotion perception from dynamic and static body expressions in point-light and full-light displays. *Perception*, 33, 717-746. <https://doi.org/10.1068/p5096>.
- Bachorowski JA, Owren MJ (1999). Acoustic correlates of talker sex and individual talker identity are present in a short vowel segment produced in running speech. *The Journal of the Acoustical Society of America*, 106, 1054-1063. <https://doi.org/10.1121/1.427115>.
- Beauchamp MS, Argall BD, Bodurka J, Duyn JH, Martin A (2004). Unraveling multisensory integration: Patchy organization within human sts multisensory cortex. *Nature neuroscience*, 7, 1190-1192. <https://doi.org/10.1038/nn1333>.
- Behrens TEJ, Hunt LT, Rushworth, MFS (2009). The computation of social behavior. *Science*, 324 (5931), 1160-4. <https://doi.org/10.1126/science.1169694>.
- Belin, P, Zatorre, RJ, Ahad, P (2002) Human temporal-lobe response to vocal sounds. *Cognitive Brain Research*, 13, 17-26. [https://doi.org/10.1016/S0926-6410\(01\)00084-2](https://doi.org/10.1016/S0926-6410(01)00084-2).
- Belin, P, Zatorre, RJ, Lafaille, P, Ahad, P, Pike, B (2000) Voice-selective areas in human auditory cortex. *Nature*, 403, 309-312. <https://doi.org/10.1038/35002078>.
-

- Bell AH, Malecek NJ, Morin EL, Hadj-Bouziane F, Tootell RBH, Ungerleider LG (2011). Relationship between functional magnetic resonance imaging-identified regions and neuronal category selectivity. *The Journal of Neuroscience*, 31, 12229-12240. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.5865-10.2011>.
- Binder JR, Frost JA, Hammeke TA, Bellgowan PSF, Springer JA, Kaufman JN, Possing ET (2000). Human temporal lobe activation by speech and nonspeech sounds. *Cerebral Cortex*, 10, 512-528. <https://doi.org/10.1093/cercor/10.5.512>.
- Boulet M, Charpentier MJ, Drea CM (2009). Decoding an olfactory mechanism of kin recognition and inbreeding avoidance in a primate. *BMC Evol Biol*, 9, 281. <https://doi.org/10.1186/1471-2148-9-281>.
- Breiter HC, Etcoff NL, Whalen PJ, Kennedy WA, Rauch SL, Buckner RL, Strauss MM, Hyman SE, Rosen BR (1996). Response and habituation of the human amygdala during visual processing of facial expression. *Neuron*, 17, 875-887. [https://doi.org/10.1016/S0896-6273\(00\)80219-6](https://doi.org/10.1016/S0896-6273(00)80219-6).
- Byrne RW (1997). Machiavellian intelligence. *Evolutionary Anthropology*, 172-180. <https://doi.org/10.1017/CBO9780511525636.002>.
- Call, J., & Tomasello, M. eds.(2007). *The gestural communication of apes and monkeys*. Mahwah, NJ: Lawrence Erlbaum
- Cappuccio ML, Shepherd SV (2013). Pointing hand: Joint attention and embodied symbols. In: *The hand, an organ of the mind: What the manual tells the mental*, p 303. <https://doi.org/10.1007/s11552-013-9493-x>.
- Caspers S, Zilles K, Laird AR, Eickhoff SB (2010). ALE meta-analysis of action observation and imitation in the human brain. *NeuroImage* 50, 1148-1167. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2009.12.112>
- Chandrasekaran C, Ghazanfar AA (2009). Different neural frequency bands integrate faces and voices differently in the superior temporal sulcus. *Journal of Neurophysiology*, 101, 773-7. <https://doi.org/10.1152/jn.90843.2008>.
- Chang L & Tsao DY (2017). The code for facial identity in the primate brain. *Cell*, 169, 1013-1028. <https://doi.org/10.1016/j.cell.2017.05.011>.
- Cheney DL, Seyfarth RM (1990). Attending to behaviour versus attending to knowledge: Examining monkeys' attribution of mental states. *Animal behaviour*, 40, 742-753. [https://doi.org/10.1016/S0003-3472\(05\)80703-1](https://doi.org/10.1016/S0003-3472(05)80703-1)
- Cheney DL, Seyfarth RM (1997). Reconciliatory grunts by dominant female baboons influence victims' behaviour. *Anim Behav*, 54, 409-418. <https://doi.org/10.1006/anbe.1996.0438>.
- Cheney DL, Seyfarth RM (1999). Recognition of other individuals' social relationships by female baboons. *Anim Behav*, 58, 67-75. <https://doi.org/10.1006/anbe.1999.1131>.
- Cheney DL, Seyfarth RM (2018). Flexible usage and social function in primate vocalizations. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. <https://doi.org/10.1073/pnas.1717572115>
- Cohen YE, Hauser MD, Russ BE (2006). Spontaneous processing of abstract categorical information in the ventrolateral prefrontal cortex. *Biology Letters*, 2, 261-265. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2005.0436>.
- Cohen YE, Russ BE, Gifford GW, Kiringoda R, MacLean KA (2004). Selectivity for the spatial and nonspatial attributes of auditory stimuli in the ventrolateral prefrontal cortex. *The Journal of Neuroscience*, 24, 11307-11316. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.3935-04.2004>.

- Cohen YE, Theunissen F, Russ BE, Gill P (2007). Acoustic features of rhesus vocalizations and their representation in the ventrolateral prefrontal cortex. *Journal of Neurophysiology*, 97, 1470-1484. <https://doi.org/10.1152/jn.00769.2006>.
- Cook R, Bird G, Catmur C, Press C, Heyes C (2014). Mirror neurons: From origin to function. *Behavioral and Brain Sciences*, 37, 177-192. <https://doi.org/10.1017/S0140525X13000903>.
- Costafreda SG, Brammer MJ, David AS, Fu CHY (2008). Predictors of amygdala activation during the processing of emotional stimuli: A meta-analysis of 385 pet and fMRI studies. *Brain Research Reviews*, 58, 57-70. <https://doi.org/10.1016/j.brainresrev.2007.10.012>.
- Coussi-Korbel S (1994). Learning to outwit a competitor in mangabeys (*Cercocebus torquatus torquatus*). *Journal of Comparative Psychology*, 108, 164. <https://doi.org/10.1037/0735-7036.108.2.164>.
- Crockford C, Wittig, Roman M, Mundry R, Zuberbühler K (2012). Wild chimpanzees inform ignorant group members of danger. *Current Biology*, 22, 142-146. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2011.11.053>
- Dahl CD, Logothetis NK, Kayser C (2009). Spatial organization of multisensory responses in temporal association cortex. *The Journal of neuroscience: the official journal of the Society for Neuroscience*, 29, 11924-11932. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.3437-09.2009>.
- Darwin CR (1872). *The expression of the emotions in man and animals*. London: John Murray. 1st edition. <https://doi.org/10.1037/10001-000>.
- de Gelder B (2006). Towards the neurobiology of emotional body language. *Nat Rev Neurosci*, 7, 242-249. <https://doi.org/10.1038/nrn1872>.
- de Gelder B (2009). Why bodies? Twelve reasons for including bodily expressions in affective neuroscience. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 364, 3475-3484. <https://doi.org/10.1098/rstb.2009.0190>.
- de Gelder B, Partan S (2009). The neural basis of perceiving emotional bodily expressions in monkeys. *Neuroreport*, 20, 642-646. <https://doi.org/10.1097/WNR.0b013e32832a1e56>.
- de Gelder B, Snyder J, Greve D, Gerard G, Hadjikhani N (2004). Fear fosters flight: A mechanism for fear contagion when perceiving emotion expressed by a whole body. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 101, 16701-16706. <https://doi.org/10.1073/pnas.0407042101>.
- de Meijer M (1989). The contribution of general features of body movement to the attribution of emotions. *J Nonverbal Behav*, 13, 247-268. <https://doi.org/10.1007/BF00990296>.
- De Souza WC, Eifuku S, Tamura R, Nishijo H, Ono T (2005) Differential characteristics of face neuron responses within the anterior superior temporal sulcus of macaques. *Journal of Neurophysiology*, 94, 1252-1266. <https://doi.org/10.1152/jn.00949.2004>.
- De Waal FBM, Yoshihara D (1983). Reconciliation and redirected affection in rhesus monkeys. *Behaviour*, 85, 224-241. <https://doi.org/10.1163/156853983X00237>.
- Deaner RO, Khera AV, Platt ML (2005). Monkeys pay per view: Adaptive valuation of social images by rhesus macaques. *Current Biology*, 15, 543-548. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2005.01.044>.
- DéMonet J-F, Chollet F, Ramsay S, Cardebat D, Nespoulous J-L, Wise R, Rascol A, Frackowiak R (1992). The anatomy of phonological and semantic processing in normal subjects. *Brain*, 115, 1753-1768. <https://doi.org/10.1093/brain/115.6.1753>.

- Denkova E, Botzung A, Manning L (2006) Neural correlates of remembering/known famous people: An event-related fmri study. *Neuropsychologia*, 44, 2783-2791. <https://doi.org/10.1016/j.neuropsychologia.2006.05.029>.
- Devinsky O, Morrell MJ, Vogt BA (1995). Contributions of anterior cingulate cortex to behaviour. *Brain*, 118, 279-306. <https://doi.org/10.1093/brain/118.1.279>.
- Diogo R, Wood BA, Aziz MA, Burrows AM (2009). On the origin, homologies and evolution of primate facial muscles, with a particular focus on hominoids and a suggested unifying nomenclature for the facial muscles of the Mammalia. *Journal of Anatomy*, 215(3), 300-19. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7580.2009.01111.x>.
- di Pellegrino G, Fadiga L, Fogassi L, Gallese V, Rizzolatti G (1992). Understanding motor events: A neurophysiological study. *Exp Brain Res*, 91, 176-180. <https://doi.org/10.1007/BF00230027>.
- Dikker S, Silbert LJ, Hasson U, Zevin JD (2014). On the same wavelength: Predictable language enhances speaker-listener brain-to-brain synchrony in posterior superior temporal gyrus. *The Journal of Neuroscience*, 34, 6267-6272. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.3796-13.2014>.
- Dolan RJ, Morris JS, de Gelder B (2001). Crossmodal binding of fear in voice and face. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 98, 10006-10010. <https://doi.org/10.1073/pnas.171288598>.
- Domb LG, Pagel M (2001). Sexual swellings advertise female quality in wild baboons. *Nature*, 410, 204-206. <https://doi.org/10.1038/35065597>.
- Downing PE, Jiang Y, Shuman M, Kanwisher N (2001). A cortical area selective for visual processing of the human body. *Science*, 293, 2470-2473. <https://doi.org/10.1126/science.1063414>.
- Dujardin, E., & Jürgens, U. (2005). Afferents of vocalization-controlling periaqueductal regions in the squirrel monkey. *Brain Research*, 1034, 114-131. <https://doi.org/10.1016/j.brainres.2004.11.048>.
- Dunbar RIM (1992). Neocortex size as a constraint on group size in primates. *Journal of human evolution*, 22, 469-493. [https://doi.org/10.1016/0047-2484\(92\)90081-J](https://doi.org/10.1016/0047-2484(92)90081-J).
- Dunbar RIM (2010). The social role of touch in humans and primates: Behavioural function and neurobiological mechanisms. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*, 34, 260-268. <https://doi.org/10.1016/j.neubiorev.2008.07.001>.
- Dunbar RIM (1991). Functional significance of social grooming in primates. *Folia Primatologica*, 57, 121-131. <https://doi.org/10.1159/000156574>.
- Dusterhoft F (2004). Neuronal activity in the periaqueductal gray and bordering structures during vocal communication in the squirrel monkey. *Neuroscience*, 123(1), 53-60. <https://doi.org/10.1016/j.neuroscience.2003.07.007>.
- Eifuku S, De Souza WC, Nakata R, Ono T, Tamura R (2011). Neural representations of personally familiar and unfamiliar faces in the anterior inferior temporal cortex of monkeys. *PLoS One*, 6, e18913. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0018913>.
- Eifuku S, Nakata R, Sugimori M, Ono T, Tamura R (2010). Neural correlates of associative face memory in the anterior inferior temporal cortex of monkeys. *The Journal of Neuroscience*, 30, 15085-15096. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.0471-10.2010>.
- Ekman P, Sorenson ER, Friesen WV (1969). Pan-cultural elements in facial displays of emotion. *Science*, 164(3875), 86-88. <https://doi.org/10.1126/science.164.3875.86>.

- Evans CS (2006). Accessory chemosignaling mechanisms in primates. *American journal of primatology*, 68, 525-544. <https://doi.org/10.1002/ajp.20250>.
- Fant G (1960). *Acoustic theory of speech production*. La Haye, Netherlands: Mouton & Co.
- Fecteau S, Belin P, Joanette Y, Armony JL (2007). Amygdala responses to nonlinguistic emotional vocalizations. *NeuroImage*, 36, 480-487. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2007.02.043>
- Ferris CF, Snowdon CT, King JA, Duong TQ, Ziegler TE, Ugurbil K, Ludwig R, Schultz-Darken NJ, Wu Z, Olson DP, Sullivan Jr. JM, Tannenbaum PL, Vaughan JT (2001). Functional imaging of brain activity in conscious monkeys responding to sexually arousing cues. *Neuroreport*, 12, 2231-2236. <https://doi.org/10.1097/00001756-200107200-00037>
- Ferris CF, Snowdon CT, King JA, Sullivan JM, Ziegler TE, Olson DP, Schultz-Darken NJ, Tannenbaum PL, Ludwig R, Wu Z, Einspanier A, Vaughan JT, Duong TQ (2004). Activation of neural pathways associated with sexual arousal in non-human primates. *Journal of Magnetic Resonance Imaging*, 19, 168-175. <https://doi.org/10.1002/jmri.10456>
- Fisher C, Freiwald WA (2015). Contrasting specializations for facial motion within the macaque face-processing system. *Current biology*, 25, 261-266. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2014.11.038>
- Fitch WT (2000). The evolution of speech: A comparative review. *Trends Cogn Sci*, 4, 258-267. [https://doi.org/10.1016/S1364-6613\(00\)01494-7](https://doi.org/10.1016/S1364-6613(00)01494-7)
- Fitch WT, Fritz JB (2006). Rhesus macaques spontaneously perceive formants in conspecific vocalizations. *The Journal of the Acoustical Society of America*, 120, 2132-2141. <https://doi.org/10.1121/1.2258499>
- Freiwald WA, Tsao DY (2010). Functional compartmentalization and viewpoint generalization within the macaque face-processing system. *Science*, 330, 845-851. <https://doi.org/10.1126/science.1194908>
- Freiwald WA, Tsao DY, Livingstone MS (2009). A face feature space in the macaque temporal lobe. *Nature neuroscience*, 12, 1187-1196. <https://doi.org/10.1038/nn.2363>
- Furl N, Hadj-Bouziane F, Liu N, Averbek BB, Ungerleider LG (2012). Dynamic and static facial expressions decoded from motion-sensitive areas in the macaque monkey. *The Journal of Neuroscience*, 32, 15952-15962. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.1992-12.2012>
- Furl N, Henson RN, Friston KJ, Calder AJ (2014). Network interactions explain sensitivity to dynamic faces in the superior temporal sulcus. *Cerebral Cortex*, 25, 2876-2882.
- Gazzola V, Spezio ML, Etzel JA, Castelli F, Adolphs R, Keysers C (2012). Primary somatosensory cortex discriminates affective significance in social touch. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 109(25), E1657-66. <https://doi.org/10.1073/pnas.1113211109>.
- Gerald MS, Waitt C, Little AC (2009). Pregnancy coloration in macaques may act as a warning signal to reduce antagonism by conspecifics. *Behavioural Processes*, 80, 7-11. <https://doi.org/10.1016/j.beproc.2008.08.001>.
- Geschwind N (1970). The organization of language and the brain. *Science*, 170, 940-944. <https://doi.org/10.1126/science.170.3961.940>.
- Ghazanfar AA, Rendall D (2008). Evolution of human vocal production. *Current biology*, 18, R457-460. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2008.03.030>.
- Ghazanfar AA, Santos LR (2004). Primate brains in the wild: The sensory bases for social interactions. *Nat Rev Neurosci*, 5, 603-616. <https://doi.org/10.1038/nrn1473>.

Ghazanfar AA, Tureson HK, Maier JX, van Dinther R, Patterson RD, Logothetis NK (2007). Vocal-tract resonances as indexical cues in rhesus monkeys. *Current biology*, 17, 425-430. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2007.01.029>.

Ghazanfar AA, Takahashi DY (2014). Facial expressions and the evolution of the speech rhythm. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 26(6), 1196-207. https://doi.org/10.1162/jocn_a_00575.

Gifford GW, MacLean KA, Hauser MD, Cohen YE (2005). The neurophysiology of functionally meaningful categories: Macaque ventrolateral prefrontal cortex plays a critical role in spontaneous categorization of species-specific vocalizations. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 17, 1471-1482. <https://doi.org/10.1162/0898929054985464>.

Gil-da-Costa R, Braun A, Lopes M, Hauser MD, Carson RE, Herscovitch P, Martin A (2004). Toward an evolutionary perspective on conceptual representation: Species-specific calls activate visual and affective processing systems in the macaque. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 101, 17516-17521. <https://doi.org/10.1073/pnas.0408077101>.

Gil-da-Costa R, Martin A, Lopes MA, Munoz M, Fritz JB, Braun AR (2006). Species-specific calls activate homologs of Broca's and Wernicke's areas in the macaque. *Nature neuroscience*, 9, 1064-1070. <https://doi.org/10.1038/nn1741>.

Goodson JL (2013). Deconstructing sociality, social evolution and relevant nonapeptide functions. *Psychoneuroendocrinology*, 38(4), 465-78. <https://doi.org/10.1016/j.psyneuen.2012.12.005>.

Gordon I, Voos AC, Bennett RH, Bolling DZ, Pelphrey KA, Kaiser MD (2011). Brain mechanisms for processing affective touch. *Human Brain Mapping*, 32, 914-922.

Gothard KM, Battaglia FP, Erickson CA, Spitler KM, Amaral DG (2007). Neural responses to facial expression and face identity in the monkey amygdala. *Journal of Neurophysiology*, 97, 1671-1683. <https://doi.org/10.1152/jn.00714.2006> 80.

Gottfried JA (2010). Central mechanisms of odour object perception. *Nature Reviews. Neuroscience*, 11(9), 628-41. <https://doi.org/10.1038/nrn2883>.

Gouzoules S, Gouzoules H, Marler P (1984). Rhesus monkey (*Macaca mulatta*) screams: Representational signalling in the recruitment of agonistic aid. *Animal Behaviour*, 32, 182-193. [https://doi.org/10.1016/S0003-3472\(84\)80336-X](https://doi.org/10.1016/S0003-3472(84)80336-X).

Groh JM, Sparks DL (1996). Saccades to somatosensory targets. II. Motor convergence in primate superior colliculus (1996). *J Neurophysiol*, 75, 428-38.

Gross CG, Bender DB, Rocha-Miranda CE (1969). Visual receptive fields of neurons in inferotemporal cortex of the monkey. *Science*, 166, 1303-1306. <https://doi.org/10.1126/science.166.3910.1303>.

Gross CG, Rocha-Miranda CE, Bender DB (1972). Visual properties of neurons in inferotemporal cortex of the macaque. *Journal of Neurophysiology*, 35, 96-111. <https://doi.org/10.1152/jn.1972.35.1.96>.

Hadj-Bouziane F, Bell AH, Knusten TA, Ungerleider LG, Tootell RBH (2008). Perception of emotional expressions is independent of face selectivity in monkey inferior temporal cortex. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 105, 5591-5596. <https://doi.org/10.1073/pnas.0800489105>.

Hadj-Bouziane F, Liu N, Bell AH, Gothard KM, Luh W-M, Tootell RBH, Murray EA, Ungerleider LG (2012). Amygdala lesions disrupt modulation of functional MRI activity evoked by facial expression in the monkey inferior temporal cortex. *Proceedings of the National Academy of*

- Sciences of the United States of America, 109, E3640-E3648. <https://doi.org/10.1073/pnas.1218406109>.
- Hage SR, Jürgens U (2006). Localization of a vocal pattern generator in the pontine brainstem of the squirrel monkey. *The European Journal of Neuroscience*, 23(3), 840–4. <https://doi.org/10.1111/j.1460-9568.2006.04595.x>.
- Hannig, S., & Jürgens, U. (2006). Projections of the ventrolateral pontine vocalization area in the squirrel monkey. *Experimental Brain Research*, 169, 92–105. <https://doi.org/10.1007/s00221-005-0128-5>.
- Harris RJ, Young AW, Andrews TJ (2012). Morphing between expressions dissociates continuous from categorical representations of facial expression in the human brain. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 109, 21164–21169. <https://doi.org/10.1073/pnas.1212207110>.
- Hasselmo ME, Rolls ET, Baylis GC (1989). The role of expression and identity in the face-selective responses of neurons in the temporal visual cortex of the monkey. *Behav Brain Res*, 32, 203–218. [https://doi.org/10.1016/S0166-4328\(89\)80054-3](https://doi.org/10.1016/S0166-4328(89)80054-3).
- Hasson U, Ghazanfar AA, Galantucci B, Garrod S, Keysers C (2012). Brain-to-brain coupling: A mechanism for creating and sharing a social world. *Trends in cognitive sciences*, 16, 114–121. <https://doi.org/10.1016/j.tics.2011.12.007>.
- Hauser MD, Marler P (1993). Food-associated calls in rhesus macaques (*Macaca mulatta*): II. Costs and benefits of call production and suppression. *Behavioral Ecology*, 4, 206–212. <https://doi.org/10.1093/beheco/4.3.206>.
- Haxby JV, Horwitz B, Ungerleider LG, Maisog JM, Pietrini P, Grady CL (1994). The functional organization of human extrastriate cortex: A pet-rcbf study of selective attention to faces and locations. *The Journal of neuroscience*, 14, 6336–6353.
- Heymann EW (2006). The neglected sense–olfaction in primate behavior, ecology, and evolution. *American journal of primatology*, 68, 519–524. <https://doi.org/10.1002/ajp.20249>.
- Hickok G, Poeppel D (2007). The cortical organization of speech processing. *Nature Reviews Neuroscience*, 8, 393–402. <https://doi.org/10.1038/nrn2113>.
- Hoffman EA, Haxby JV (2000). Distinct representations of eye gaze and identity in the distributed human neural system for face perception. *Nature neuroscience*, 3, 80–84. <https://doi.org/10.1038/71152>.
- Hoffman KL, Gothard KM, Schmid MC, Logothetis NK (2007). Facial-expression and gaze-selective responses in the monkey amygdala. *Current Biology*, 17, 766–772. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2007.03.040>.
- Holle H, Gunter TC, Rüschemeyer S-A, Hennenlotter A, Iacoboni M (2008). Neural correlates of the processing of co-speech gestures. *NeuroImage*, 39, 2010–2024. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2007.10.055>.
- Hopf HC, Müller-Forell W, Hopf NJ (1992). Localization of emotional and volitional facial paresis. *Neurology*, 42(10), 1918–23. <https://doi.org/10.1212/WNL.42.10.1918>.
- Hung C, Yen CC, Ciuchta JL, Papoti D, Bock NA, Leopold DA, Silva AC (2015). Functional Mapping of Face-Selective Regions in the Extrastriate Visual Cortex of the Marmoset. *J Neurosci*, 35(3), 1160–1172. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.2659-14.2015>.
- Imaizumi S, Mori K, Kiritani S, Kawashima R, Sugiura M, Fukuda H, Itoh K, Kato T, Nakamura A, Hatano K, Kojima S, Nakamura K (1997). Vocal identification of speaker and emotion activates

- different brain regions. *Neuroreport*, 8, 2809-2812. <https://doi.org/10.1097/00001756-199708180-00031>.
- Ishai A (2007). Sex, beauty and the orbitofrontal cortex. *Int J Psychophysiol*, 63, 181-185. <https://doi.org/10.1016/j.ijpsycho.2006.03.010>.
- Janssens T, Zhu Q, Popivanov ID, Vanduffel W (2014). Probabilistic and single-subject retinotopic maps reveal the topographic organization of face patches in the macaque cortex. *The Journal of Neuroscience*, 34, 10156-10167. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.2914-13.2013>.
- Jay MF, Sparks DL (1984). Auditory receptive fields in primate superior colliculus shift with changes in eye position. *Nature*, 309, 345-347. <https://doi.org/10.1038/309345a0>.
- Jiang J, Dai B, Peng D, Zhu C, Liu L, Lu C (2012). Neural synchronization during face-to-face communication. *The Journal of Neuroscience*, 32, 16064-16069. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.2926-12.2012>.
- Johnson MH (2005). Subcortical face processing. *Nat Rev Neurosci*, 6, 766-774. <https://doi.org/10.1038/nrn1766>.
- Johnstone RA (1997). The Evolution of Animal Signals. In J. R. Krebs & N. B. Davies (Eds.), *Behavioral Ecology: An Evolutionary Approach* (4th ed., pp. 155-178). Oxford: Blackwell Science Ltd.
- Judge PG, De Waal FBM (1997). Rhesus monkey behaviour under diverse population densities: Coping with long-term crowding. *Animal Behaviour*, 54, 643-662. <https://doi.org/10.1006/anbe.1997.0469>.
- Jürgens, U. (2000). Localization of a pontine vocalization-controlling area. *The Journal of the Acoustical Society of America*, 108, 1393-1396. <https://doi.org/10.1121/1.1289204>.
- Jürgens U (2009). The neural control of vocalization in mammals: a review. *Journal of Voice : Official Journal of the Voice Foundation*, 23(1), 1-10. <https://doi.org/10.1016/j.jvoice.2007.07.005>.
- Jürgens U, Ploog D (1970). Cerebral representation of vocalization in the squirrel monkey. *Experimental Brain Research*, 554. <https://doi.org/10.1007/BF00234269>.
- Jürgens U, Pratt R (1979). Role of the periaqueductal grey in vocal expression of emotion. *Brain Research*, 167, 367-378. [https://doi.org/10.1016/0006-8993\(79\)90830-8](https://doi.org/10.1016/0006-8993(79)90830-8).
- Kanwisher N, McDermott J, Chun MM (1997). The fusiform face area: A module in human extrastriate cortex specialized for face perception. *The Journal of neuroscience: the official journal of the Society for Neuroscience*, 17, 4302-4311.
- Keyzers C, Kaas JH, Gazzola V (2010). Somatosensation in social perception. *Nature Reviews. Neuroscience*, 11(6), 417-28. <https://doi.org/10.1038/nrn2833>.
- Kikuchi Y, Horwitz B, Mishkin M (2010). Hierarchical auditory processing directed rostrally along the monkey's supratemporal plane. *The Journal of Neuroscience*, 30, 13021-13030. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.2267-10.2010>.
- Kim H, Adolphs R, O'Doherty JP, Shimojo S (2007). Temporal isolation of neural processes underlying face preference decisions. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 104, 18253-18258. <https://doi.org/10.1073/pnas.0703101104>.
- Kirchhof J, Hammerschmidt K (2006). Functionally referential alarm calls in tamarins (*saguinus fuscicollis* and *saguinus mystax*)—evidence from playback experiments. *Ethology*, 112, 346-354. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0310.2006.01165.x>.

- Kirzinger A, Jürgens U (1982). Cortical lesion effects and vocalization in the squirrel monkey. *Brain Research*, 233(2), 299–315. [https://doi.org/10.1016/0006-8993\(82\)91204-5](https://doi.org/10.1016/0006-8993(82)91204-5).
- Knapp LA, Robson J, Waterhouse JS (2006). Olfactory signals and the MHC: A review and a case study in *Lemur catta*. *American journal of primatology*, 68, 568–584. <https://doi.org/10.1002/ajp.20253>.
- Kriegeskorte N, Formisano E, Sorger B, Goebel R (2007). Individual faces elicit distinct response patterns in human anterior temporal cortex. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 104, 20600–20605. <https://doi.org/10.1073/pnas.0705654104>.
- Ku S-P, Tolia AS, Logothetis NK, Goense, J (2011). fMRI of the face-processing network in the ventral temporal lobe of awake and anesthetized macaques. *Neuron*, 70, 352–362. <https://doi.org/10.1016/j.neuron.2011.02.048>.
- Kuraoka K, Nakamura K (2006). Impacts of facial identity and type of emotion on responses of amygdala neurons. *Neuroreport*, 17, 9–12. <https://doi.org/10.1097/01.wnr.0000194383.02999.c5>.
- Kuraoka K, Nakamura K (2007). Responses of single neurons in monkey amygdala to facial and vocal emotions. *Journal of Neurophysiology*, 97, 1379–1387. <https://doi.org/10.1152/jn.00464.2006>.
- Lakin JL, Chartrand TL (2003). Using nonconscious behavioral mimicry to create affiliation and rapport. *Psychol Sci*, 14, 334–339. <https://doi.org/10.1111/1467-9280.14481>.
- Leonard CM, Rolls ET, Wilson FA, Baylis GC (1985). Neurons in the amygdala of the monkey with responses selective for faces. *Behavioural brain research*, 15, 159–176. [https://doi.org/10.1016/0166-4328\(85\)90062-2](https://doi.org/10.1016/0166-4328(85)90062-2).
- Leopold DA, Bondar IV, Giese MA (2006). Norm-based face encoding by single neurons in the monkey inferotemporal cortex. *Nature*, 442, 572–575. <https://doi.org/10.1038/nature04951>.
- Leopold DA, Rhodes G (2010). A comparative view of face perception. *J Comp Psychol*, 124, 233–251. <https://doi.org/10.1037/a0019460>.
- Leveroni CL, Seidenberg M, Mayer AR, Mead LA, Binder JR, Rao SM (2000). Neural systems underlying the recognition of familiar and newly learned faces. *The Journal of Neuroscience*, 20, 878–886.
- Lewin, W., & Whitty, C. W. M. (1960). Effects of anterior cingulate stimulation in conscious human subjects. *Journal of Neurophysiology*, 23, 445–447. <https://doi.org/10.1152/jn.1960.23.4.445>.
- Livneh U, Resnik J, Shohat Y, Paz R (2012). Self-monitoring of social facial expressions in the primate amygdala and cingulate cortex. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 109(46), 18956–61. <https://doi.org/10.1073/pnas.1207662109>.
- Logothetis NK, Guggenberger H, Peled S, Pauls J (1999). Functional imaging of the monkey brain. *Nat Neurosci*, 2, 555–562. <https://doi.org/10.1038/9210>.
- Lundqvist L-O, Dimberg U (1995). Facial expressions are contagious. *Journal of Psychophysiology*, 203–211.
- Lüthe, L., Häusler, U., & Jürgens, U. (2000). Neuronal activity in the medulla oblongata during vocalization. A single-unit recording study in the squirrel monkey. *Behavioural Brain Research*, 116, 197–210. [https://doi.org/10.1016/S0166-4328\(00\)00272-2](https://doi.org/10.1016/S0166-4328(00)00272-2).
- Macedonia JM (1990). What is communicated in the antipredator calls of lemurs: Evidence from playback experiments with ringtailed and ruffed lemurs. *Ethology*, 86, 177–190. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0310.1990.tb00428.x>.

- Macedonia JM, Evans CS (1993). Essay on contemporary issues in ethology: Variation among mammalian alarm call systems and the problem of meaning in animal signals. *Ethology*, 93, 177-197. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0310.1993.tb00988.x>.
- Maclarnon A, Hewitt G (2004). Increased breathing control: Another factor in the evolution of human language. *Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews*, 13, 181-197. <https://doi.org/10.1002/evan.20032>.
- Mantyh, P. W. (1982). The ascending input to the midbrain periaqueductal gray of the primate. *Journal of Comparative Neurology*, 211, 50-64. <https://doi.org/10.1002/cne.902110106>.
- Marciniak K, Atabaki A, Dicke PW, Thier P (2014). Disparate substrates for head gaze following and face perception in the monkey superior temporal sulcus. *eLife*, 3, e03222. <https://doi.org/10.7554/eLife.03222>.
- McCarthy G, Puce A, Gore JC, Allison T (1997). Face-specific processing in the human fusiform gyrus. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 9, 605-610. <https://doi.org/10.1162/jocn.1997.9.5.605>.
- Meunier H, Prieur J, Vauclair J (2013). Olive baboons communicate intentionally by pointing. *Animal cognition*, 16, 155-163. <https://doi.org/10.1007/s10071-012-0558-y>.
- Moeller S, Freiwald WA, Tsao DY (2008). Patches with links: A unified system for processing faces in the macaque temporal lobe. *Science*, 320, 1355-1359. <https://doi.org/10.1126/science.1157436>.
- Morin EL, Hadj-Bouziane F, Stokes M, Ungerleider LG, Bell AH (2014). Hierarchical encoding of social cues in primate inferior temporal cortex. *Cerebral Cortex*, bhu099.
- Morecraft RJ, Louie JL, Herrick JL, Stilwell-Morecraft KS (2001). Cortical innervation of the facial nucleus in the non-human primate: a new interpretation of the effects of stroke and related subtotal brain trauma on the muscles of facial expression. *Brain: A Journal of Neurology*, 124 (Pt 1), 176-208. <https://doi.org/10.1093/brain/124.1.176>.
- Morecraft RJ, Stilwell-Morecraft KS, Rossing WR (2004). The Motor Cortex and Facial Expression: New Insights From Neuroscience. *The Neurologist*, 10(5), 235-249. <https://doi.org/10.1097/01.nrl.0000138734.45742.8d>.
- Morris JS, Frith CD, Perrett DI, Rowland D, Young AW, Calder AJ, Dolan RJ (1996). A differential neural response in the human amygdala to fearful and happy facial expressions. *Nature*, 383, 812-815. <https://doi.org/10.1038/383812a0>.
- Nakamura K, Kawashima R, Nagumo S, Ito K, Sugiura M, Kato T, Nakamura A, Hatano K, Kubota K, Fukuda H, Kojima S (1998). Neuroanatomical correlates of the assessment of facial attractiveness. *Neuroreport*, 9, 753-757. <https://doi.org/10.1097/00001756-199803090-00035>.
- Nakamura K, Kawashima R, Sugiura M, Kato T, Nakamura A, Hatano K, Nagumo S, Kubota K, Fukuda H, Ito K, Kojima S (2001). Neural substrates for recognition of familiar voices: A pet study. *Neuropsychologia*, 39, 1047-1054. [https://doi.org/10.1016/S0028-3932\(01\)00037-9](https://doi.org/10.1016/S0028-3932(01)00037-9).
- Nakazawa K, Shiba K, Satoh I, Yoshida K, Nakajima Y, Konno A (1997). Role of pulmonary afferent inputs in vocal on-switch in the cat. *Neuroscience Research*, 29(1), 49-54. [https://doi.org/10.1016/S0168-0102\(97\)00071-0](https://doi.org/10.1016/S0168-0102(97)00071-0).
- Olsson SB, Barnard J, Turri L (2006). Olfaction and identification of unrelated individuals: Examination of the mysteries of human odor recognition. *J Chem Ecol*, 32, 1635-1645. <https://doi.org/10.1007/s10886-006-9098-8>.

- Ouattara K, Lemasson A, Zuberbühler K (2009). Campbell's monkeys concatenate vocalizations into context-specific call sequences. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 106, 22026-22031. <https://doi.org/10.1073/pnas.0908118106>.
- Owren MJ, Dieter JA, Seyfarth RM, Cheney DL (1993). Vocalizations of rhesus (*Macaca mulatta*) and Japanese (*M. fuscata*) macaques cross-fostered between species show evidence of only limited modification. *Developmental Psychobiology*, 26, 389-406. <https://doi.org/10.1002/dev.420260703>.
- Parr LA, Hecht E, Barks SK, Preuss TM, Votaw JR (2009). Face processing in the chimpanzee brain. *Current Biology*, 19, 50-53. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2008.11.048>.
- Parr LA, Heintz M (2009). Facial expression recognition in rhesus monkeys, *Macaca mulatta*. *Animal Behaviour*, 77, 1507-1513. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2009.02.024>.
- Partan SR (2002). Single and multichannel signal composition: Facial expressions and vocalizations of rhesus macaques (*Macaca mulatta*). *Behaviour*, 139, 993-1027. <https://doi.org/10.1163/15685390260337877>.
- Paus T (2001). Primate anterior cingulate cortex: where motor control, drive and cognition interface. *Nature Reviews. Neuroscience*, 2(6), 417-24. <https://doi.org/10.1038/35077500>.
- Pause BM (2012). Processing of body odor signals by the human brain. *Chemosensory Perception*, 5(1), 55-63. <https://doi.org/10.1007/s12078-011-9108-2>.
- Pelphrey KA, Morris JP, McCarthy G (2005). Neural basis of eye gaze processing deficits in autism. *Brain*, 128, 1038-1048. <https://doi.org/10.1093/brain/awh404>.
- Pereira ME, Macedonia JM (1991). Ringtailed lemur anti-predator calls denote predator class, not response urgency. *Animal Behaviour*, 41, 543-544. [https://doi.org/10.1016/S0003-3472\(05\)80861-9](https://doi.org/10.1016/S0003-3472(05)80861-9).
- Perrett DI, Smith PA, Mistlin AJ, Chitty AJ, Head AS, Potter DD, Broennimann R, Milner AD, Jeeves MA (1985a). Visual analysis of body movements by neurones in the temporal cortex of the macaque monkey: A preliminary report. *Behav Brain Res*, 16, 153-170. [https://doi.org/10.1016/0166-4328\(85\)90089-0](https://doi.org/10.1016/0166-4328(85)90089-0).
- Perrett DI, Smith PA, Potter DD, Mistlin AJ, Head AS, Milner AD, Jeeves MA (1985b). Visual cells in the temporal cortex sensitive to face view and gaze direction. *Proc R Soc Lond B Biol Sci*, 223, 293-317. <https://doi.org/10.1098/rspb.1985.0003>.
- Perrodin C, Kayser C, Logothetis NK, Petkov, CI (2011). Voice cells in the primate temporal lobe. *Current Biology*, 21, 1408-1415. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2011.07.028>.
- Petkov CI, Jarvis ED (2012). Birds, primates, and spoken language origins: Behavioral phenotypes and neurobiological substrates. *Frontiers in evolutionary neuroscience*, 4. <https://doi.org/10.3389/fnevo.2012.00012>.
- Petkov CI, Kayser C, Steudel T, Whittingstall K, Augath M, Logothetis NK (2008). A voice region in the monkey brain. *Nature neuroscience*, 11, 367-374. <https://doi.org/10.1038/nn2043>.
- Petkov CI, Logothetis NK, Obleser J (2009). Where are the human speech and voice regions, and do other animals have anything like them? *Neuroscientist*, 15, 419-429. <https://doi.org/10.1177/1073858408326430>.
- Petkov CI, Wilson B (2012). On the pursuit of the brain network for proto-syntactic learning in non-human primates: conceptual issues and neurobiological hypotheses. *Philosophical*

- Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences, 367(1598), 2077–2088. <https://doi.org/10.1098/rstb.2012.0073>.
- Pinsk MA, Arcaro M, Weiner KS, Kalkus JF, Inati SJ, Gross CG, Kastner S (2009). Neural representations of faces and body parts in macaque and human cortex: A comparative fMRI study. *Journal of Neurophysiology*, 101, 2581–2600. <https://doi.org/10.1152/jn.91198.2008>.
- Pinsk MA, DeSimone K, Moore T, Gross CG, Kastner S (2005). Representations of faces and body parts in macaque temporal cortex: A functional MRI study. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 102, 6996–7001. <https://doi.org/10.1073/pnas.0502605102>.
- Pitcher D, Dilks DD, Saxe RR, Triantafyllou C, Kanwisher N (2011). Differential selectivity for dynamic versus static information in face-selective cortical regions. *NeuroImage*, 56, 2356–2363. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2011.03.067>.
- Pokorny JJ, de Waal FBM (2009). Monkeys recognize the faces of group mates in photographs. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 106, 21539–21543. <https://doi.org/10.1073/pnas.0912174106>.
- Polosecki P, Moeller S, Schweers N, Romanski LM, Tsao DY, Freiwald WA (2013). Faces in motion: Selectivity of macaque and human face processing areas for dynamic stimuli. *The Journal of Neuroscience*, 33, 11768–11773. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.5402-11.2013>.
- Pool, J. L. (1954). The visceral brain of man. *Journal of Neurosurgery*, 11, 45–63. <https://doi.org/10.3171/jns.1954.11.1.0045>.
- Pool, J. L., & Ransohoff, J. (1949). Autonomic effects on stimulating rostral portion of cingulate gyri in man. *Journal of Neurophysiology*, 12, 385–392. <https://doi.org/10.1152/jn.1949.12.6.385>
- Popivanov ID, Jastorff J, Vanduffel W, Vogels R (2014). Heterogeneous single-unit selectivity in an fMRI-defined body-selective patch. *The Journal of Neuroscience*, 34, 95–111. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.2748-13.2014>.
- Poremba A, Malloy M, Saunders RC, Carson RE, Herscovitch P, Mishkin M (2004). Species-specific calls evoke asymmetric activity in the monkey's temporal poles. *Nature*, 427, 448–451. <https://doi.org/10.1038/nature02268>.
- Porter RH (1998). Olfaction and human kin recognition. *Genetica*, 104, 259–263. <https://doi.org/10.1023/A:1026404319384>.
- Puce A, Allison T, Bentin S, Gore JC, McCarthy G (1998). Temporal cortex activation in humans viewing eye and mouth movements. *The Journal of Neuroscience*, 18, 2188–2199.
- Puce A, Allison T, Gore JC, McCarthy G (1995). Face-sensitive regions in human extrastriate cortex studied by functional MRI. *Journal of Neurophysiology*, 74, 1192–1199. <https://doi.org/10.1152/jn.1995.74.3.1192>.
- Rauschecker JP, Tian B, Hauser M (1995). Processing of complex sounds in the macaque nonprimary auditory cortex. *Science*, 268, 111–114. <https://doi.org/10.1126/science.7701330>.
- Recanzone GH (2008). Representation of con-specific vocalizations in the core and belt areas of the auditory cortex in the alert macaque monkey. *The Journal of Neuroscience*, 28, 13184–13193. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.3619-08.2008>.
- Remedios R, Logothetis NK, Kayser C (2009a). An auditory region in the primate insular cortex responding preferentially to vocal communication sounds. *The Journal of Neuroscience*, 29, 1034–1045. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.4089-08.2009>.

- Remedios R, Logothetis NK, Kayser C (2009b). Monkey drumming reveals common networks for perceiving vocal and nonvocal communication sounds. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 106, 18010-18015. <https://doi.org/10.1073/pnas.0909756106>.
- Rendall D, Rodman PS, Emond RE (1996). Vocal recognition of individuals and kin in free-ranging rhesus monkeys. *Animal Behaviour*, 51, 1007-1015. <https://doi.org/10.1006/anbe.1996.0103>.
- Rizzolatti G, Craighero L (2004). The mirror-neuron system. *Annu Rev Neurosci*, 27, 169-192. <https://doi.org/10.1146/annurev.neuro.27.070203.144230>.
- Robinson B (1967). Vocalization Evoked from Forebrain in *Macaca mulatta*. *Physiology & Behavior*, 2, 345-354. [https://doi.org/10.1016/0031-9384\(67\)90050-9](https://doi.org/10.1016/0031-9384(67)90050-9).
- Rolls ET, Critchley HD, Browning AS, Inoue K (2006). Face-selective and auditory neurons in the primate orbitofrontal cortex. *Experimental brain research Experimentelle Hirnforschung*, 170, 74-87. <https://doi.org/10.1007/s00221-005-0191-y>.
- Romanski LM, Goldman-Rakic PS (2002). An auditory domain in primate prefrontal cortex. *Nature neuroscience*, 5, 15-16. <https://doi.org/10.1038/nn781>.
- Rosa MG, Tweeddale R (2005). Brain maps, great and small: Lessons from comparative studies of primate visual cortical organization. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 360, 665-691. <https://doi.org/10.1098/rstb.2005.1626>.
- Rotshtein P, Henson RNA, Treves A, Driver J, Dolan RJ (2005). Morphing marilyn into maggie dissociates physical and identity face representations in the brain. *Nature neuroscience*, 8, 107-113. <https://doi.org/10.1038/nn1370>.
- Roy A, Shepherd SV, Platt ML (2012). Reversible inactivation of pSTS suppresses social gaze following in the macaque (*Macaca mulatta*). *Soc Cogn Affect Neurosci*, 9, 209-217. <https://doi.org/10.1093/scan/nss123>
- Rudebeck PH, Buckley MJ, Walton ME, Rushworth MFS (2006). A role for the macaque anterior cingulate gyrus in social valuation. *Science*, 313(5791), 1310-2. <https://doi.org/10.1126/science.1128197>.
- Rushworth MFS, Behrens TEJ, Rudebeck PH, Walton ME (2007). Contrasting roles for cingulate and orbitofrontal cortex in decisions and social behaviour. *Trends in Cognitive Sciences*, 11(4), 168-76. <https://doi.org/10.1016/j.tics.2007.01.004>.
- Russ BE, Ackelson AL, Baker AE, Cohen YE (2008). Coding of auditory-stimulus identity in the auditory non-spatial processing stream *Journal of Neurophysiology*, 99, 87-95. <https://doi.org/10.1152/jn.01069.2007>.
- Russ BE, Cohen YE (2009). Rhesus monkeys' valuation of vocalizations during a free-choice task. *PLoS One*, 4, e7834. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0007834>.
- Russ BE, Lee YS, Cohen YE (2007). Neural and behavioral correlates of auditory categorization. *Hear Res*, 229, 204-212. <https://doi.org/10.1016/j.heares.2006.10.010>.
- Sander K, Scheich H (2001). Auditory perception of laughing and crying activates human amygdala regardless of attentional state. *Cognitive Brain Research*, 12, 181-198. [https://doi.org/10.1016/S0926-6410\(01\)00045-3](https://doi.org/10.1016/S0926-6410(01)00045-3).
- Savic I, Berglund H, Gulyas B, Roland P (2001). Smelling of odorous sex hormone-like compounds causes sex-differentiated hypothalamic activations in humans. *Neuron*, 31, 661-668. [https://doi.org/10.1016/S0896-6273\(01\)00390-7](https://doi.org/10.1016/S0896-6273(01)00390-7).

- Schell A, Rieck K, Schell K, Hammerschmidt K, Fischer J (2011). Adult but not juvenile barbary macaques spontaneously recognize group members from pictures. *Animal cognition*, 14, 503-509. <https://doi.org/10.1007/s10071-011-0383-8>.
- Schino G (2001). Grooming, competition and social rank among female primates: A meta-analysis. *Animal behaviour*, 62, 265-271. <https://doi.org/10.1006/anbe.2001.1750>.
- Sergent J, Ohta S, MacDonald B (1992). Functional neuroanatomy of face and object processing. A positron emission tomography study. *Brain*, 115 Pt 1, 15-36. <https://doi.org/10.1093/brain/115.1.15>.
- Sescousse G, Redouté J, Dreher J-C (2010). The architecture of reward value coding in the human orbitofrontal cortex. *The Journal of Neuroscience*, 30, 13095-13104. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.3501-10.2010>.
- Sewards TV, Sewards MA (2002). Innate visual object recognition in vertebrates: Some proposed pathways and mechanisms. *Comp Biochem Physiol A Mol Integr Physiol*, 132, 861-891. [https://doi.org/10.1016/S1095-6433\(02\)00119-8](https://doi.org/10.1016/S1095-6433(02)00119-8).
- Seyfarth RM (1977). A model of social grooming among adult female monkeys. *Journal of Theoretical Biology*, 65, 671-698. [https://doi.org/10.1016/0022-5193\(77\)90015-7](https://doi.org/10.1016/0022-5193(77)90015-7).
- Seyfarth RM, Cheney DL (1986). Vocal development in vervet monkeys. *Animal behaviour*, 34, 1640-1658. [https://doi.org/10.1016/S0003-3472\(86\)80252-4](https://doi.org/10.1016/S0003-3472(86)80252-4).
- Seyfarth RM, Cheney DL, Marler P (1980). Vervet monkey alarm calls: Semantic communication in a free-ranging primate. *Animal Behaviour*, 28, 1070-1094. [https://doi.org/10.1016/S0003-3472\(80\)80097-2](https://doi.org/10.1016/S0003-3472(80)80097-2).
- Shepherd SV, Cappuccio M (2011). Sociality, Attention, and the Mind's Eyes. In A. Seemann (Ed.), *Joint Attention: New Developments* (pp. 205-42). MIT Press.
- Shepherd SV (2010). Following gaze: Gaze-following behavior as a window into social cognition. *Frontiers in Integrative Neuroscience*, 4. <https://doi.org/10.3389/fnint.2010.00005>.
- Shepherd SV, Klein JT, Deaner RO, Platt ML (2009). Mirroring of attention by neurons in macaque parietal cortex. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 106, 9489-9494. <https://doi.org/10.1073/pnas.0900419106>.
- Sherwood CC, Hof PR, Holloway RL, Gannon PJ, Semendeferi K, Frahm HD, Zilles K (2005). Evolution of the brainstem orofacial motor system in primates: a comparative study of trigeminal, facial, and hypoglossal nuclei. *Journal of Human Evolution*, 48(1), 45-84. <https://doi.org/10.1016/j.jhevol.2004.10.003>.
- Sliwa J, Duhamel JR, Pascalis O, Wirth S (2011). Spontaneous voice-face identity matching by rhesus monkeys for familiar conspecifics and humans. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 108, 1735-1740. <https://doi.org/10.1073/pnas.1008169108>.
- Sliwa J, Planté A, Duhamel J-R, Wirth S (2014). Independent neuronal representation of facial and vocal identity in the monkey hippocampus and inferotemporal cortex. *Cereb Cortex*, 26, 950-966. <https://doi.org/10.1093/cercor/bhu257>.
- Sliwa J, Takahashi DY, Shepherd SV (2017). Neural mechanisms of communication. In SV Shepherd (Ed.), *The Wiley Handbook of Evolutionary Neuroscience* (2017th ed., pp. 444-477). UK: John Wiley & Sons. <https://doi.org/10.1002/9781118316757.ch16>.

- Smith WK (1945). The functional significance of the rostral cingular cortex as revealed by its responses to electrical excitation. *Journal of Neurophysiology*, 8(4), 241. <https://doi.org/10.1152/jn.1945.8.4.241>.
- Smith T (2006). Individual olfactory signatures in common marmosets (*Callithrix jacchus*). *American journal of primatology*, 68, 585-604. <https://doi.org/10.1002/ajp.20254>.
- Stolk A, Verhagen L, Schoffelen J-M, Oostenveld R, Blokpoel M, Hagoort P, van Rooij I, Toni I (2013). Neural mechanisms of communicative innovation. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 110, 14574-14579. <https://doi.org/10.1073/pnas.1303170110>.
- Straube B, Green A, Bromberger B, Kircher T (2011). The differentiation of iconic and metaphoric gestures: Common and unique integration processes. *Human Brain Mapping*, 32, 520-533. <https://doi.org/10.1002/hbm.21041>.
- Sugase Y, Yamane S, Ueno S, Kawano K (1999). Global and fine information coded by single neurons in the temporal visual cortex. *Nature*, 400, 869-873. <https://doi.org/10.1038/23703>.
- Sugita Y (2008). Face perception in monkeys reared with no exposure to faces. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 105(1), 394-8. <https://doi.org/10.1073/pnas.0706079105>.
- Sugiura M, Kawashima R, Nakamura K, Sato N, Nakamura A, Kato T, Hatano K, Schormann T, Zilles K, Sato K, Ito K, Fukuda H (2001). Activation reduction in anterior temporal cortices during repeated recognition of faces of personal acquaintances. *NeuroImage*, 13, 877-890. <https://doi.org/10.1006/nimg.2001.0747>.
- Suomi SJ, Harlow HF, Kimball SD (1971). Behavioral effects of prolonged partial social isolation in the rhesus monkey. *Psychological reports*, 29, 1171-1177. <https://doi.org/10.2466/pr0.1971.29.3f.1171>.
- Tagliabue JP, Russell JL, Schaeffer JA, Hopkins WD (2009). Visualizing vocal perception in the chimpanzee brain. *Cereb Cortex*, 19, 1151-1157. <https://doi.org/10.1093/cercor/bhn157>.
- Talairach, J., Bancaud, J., Geier, S., Bordas-Ferrer, M., Bonis, A., Szikla, G., & Rusu, M. (1973). The cingulate gyrus and human behaviour. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*, 34, 45-52. [https://doi.org/10.1016/0013-4694\(73\)90149-1](https://doi.org/10.1016/0013-4694(73)90149-1).
- Terrace HS, Petitto L-A, Sanders RJ, Bever TG (1979). Can an ape create a sentence? *Science*, 206, 891-902. <https://doi.org/10.1126/science.504995>.
- Tian B, Reser D, Durham A, Kustov A, Rauschecker JP (2001). Functional specialization in rhesus monkey auditory cortex. *Science*, 292, 290-293. <https://doi.org/10.1126/science.1058911>.
- Trupe, L. A., Varma, D. D., Gomez, Y., Race, D., Leigh, R., Hillis, A. E., & Gottesman, R. F. (2013). Chronic apraxia of speech and Broca's area. *Stroke*, 44, 740-744. <https://doi.org/10.1161/STROKEAHA.112.678508>.
- Tsao DY, Freiwald WA, Knutsen TA, Mandeville JB, Tootell RB (2003). Faces and objects in macaque cerebral cortex. *Nature neuroscience*, 6, 989-995. <https://doi.org/10.1038/nn1111>.
- Tsao DY, Freiwald WA, Tootell RB, Livingstone MS (2006). A cortical region consisting entirely of face-selective cells. *Science*, 311, 670-674. <https://doi.org/10.1126/science.1119983>.
- Tsao DY, Moeller S, Freiwald WA (2008a). Comparing face patch systems in macaques and humans. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 105, 19514-19519. <https://doi.org/10.1073/pnas.0809662105>.

- Tsao DY, Schweers N, Moeller S, Freiwald WA (2008b). Patches of face-selective cortex in the macaque frontal lobe. *Nature neuroscience*, 11, 877-879. <https://doi.org/10.1038/nn.2158>.
- Vangeneugden J, Peelen MV, Tadin D, Battelli L (2014). Distinct neural mechanisms for body form and body motion discriminations. *The Journal of Neuroscience*, 34, 574-585. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.4032-13.2014>.
- Van Hooff J (1967). The Facial Displays of the Catarrhine Monkeys and Apes. In D. Morris (Ed.), *Primate Ethology* (2006th ed., pp. 7-68). London: Wiedenfled & Nicolson.
- Von Kriegstein K, Eger E, Kleinschmidt A, Giraud AL (2003). Modulation of neural responses to speech by directing attention to voices or verbal content. *Cognitive Brain Research*, 17, 48-55. [https://doi.org/10.1016/S0926-6410\(03\)00079-X](https://doi.org/10.1016/S0926-6410(03)00079-X).
- Von Kriegstein K, Giraud AL (2004). Distinct functional substrates along the right superior temporal sulcus for the processing of voices. *Neuroimage*, 22, 948-955. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2004.02.020>.
- Vouloumanos A, Kiehl KA, Werker JF, Liddle PF (2001). Detection of sounds in the auditory stream: Event-related fMRI evidence for differential activation to speech and nonspeech. *J Cogn Neurosci*, 13, 994-1005. <https://doi.org/10.1162/089892901753165890>.
- Vuilleumier P, Armony JL, Driver J, Dolan RJ (2003). Distinct spatial frequency sensitivities for processing faces and emotional expressions. *Nature neuroscience*, 6, 624-631. <https://doi.org/10.1038/nn1057>.
- Waite C, Gerald MS, Little AC, Kraiselburd E (2006). Selective attention toward female secondary sexual color in male rhesus macaques. *American Journal of Primatology*, 68, 738-744. <https://doi.org/10.1002/ajp.20264>.
- Waite C, Little AC, Wolfensohn S, Honess P, Brown AP, Buchanan-Smith HM, Perrett DI (2003). Evidence from rhesus macaques suggests that male coloration plays a role in female primate mate choice. *Proceedings Biological sciences/The Royal Society*, 270 Suppl 2, S144-146. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2003.0065>.
- Wang X (2000). On cortical coding of vocal communication sounds in primates. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 97, 11843-11849. <https://doi.org/10.1073/pnas.97.22.11843>.
- Wang X, Kadia SC (2001). Differential representation of species-specific primate vocalizations in the auditory cortices of marmoset and cat. *Journal of Neurophysiology*, 86, 2616-2620. <https://doi.org/10.1152/jn.2001.86.5.2616>.
- Wang X, Merzenich MM, Beitel R, Schreiner CE (1995). Representation of a species-specific vocalization in the primary auditory cortex of the common marmoset: Temporal and spectral characteristics. *Journal of Neurophysiology*, 74, 2685-2706. <https://doi.org/10.1152/jn.1995.74.6.2685>.
- Watson SK, Townsend SW, Schel AM, Wilke C, Wallace EK, Cheng L, West V, Slocombe KE (2015). Vocal learning in the functionally referential food grunts of chimpanzees. *Current Biology*, 25, 495-499. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2014.12.032>.
- Weintstein E, Bender M (1943). Integrated facial patterns elicited by stimulation of the brain stem. *Archives of Neurology and Psychiatry*, 789, 34-42. <https://doi.org/10.1001/archneurpsyc.1943.02290190044004>.

- Weisfeld GE, Czilli T, Phillips KA, Gall JA, Lichtman CM (2003). Possible olfaction-based mechanisms in human kin recognition and inbreeding avoidance. *J Exp Child Psychol*, 85, 279-295. [https://doi.org/10.1016/S0022-0965\(03\)00061-4](https://doi.org/10.1016/S0022-0965(03)00061-4).
- West RA, Larson CR (1995). Neurons of the anterior mesial cortex related to faciovocal activity in the awake monkey. *Journal of Neurophysiology*, 74(5), 1856-69. <https://doi.org/10.1152/jn.1995.74.5.1856>.
- Wheeler BC, Fischer J (2012). Functionally referential signals: A promising paradigm whose time has passed. *Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews*, 21, 195-205. <https://doi.org/10.1002/evan.21319>.
- Wyatt, T. D. (2014). *Pheromones and Animal Behavior: Chemical Signals and Signatures (Second)*. Cambridge, UK: Cambridge University Press. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2014.07.025>.
- Yang C (2013). Ontogeny and phylogeny of language. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 110, 6324-6327. <https://doi.org/10.1073/pnas.1216803110>.
- Yun K, Watanabe K, Shimojo S (2012). Interpersonal body and neural synchronization as a marker of implicit social interaction. *Sci Rep*, 2. <https://doi.org/10.1038/srep00959>.
- Zhu Q, Nelissen K, Van den Stock J, De Winter F-L, Pauwels K, de Gelder B, Vanduffel W, Vandenbulcke M (2013). Dissimilar processing of emotional facial expressions in human and monkey temporal cortex. *NeuroImage*, 66, 402-411. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2012.10.083>.

RÉSUMÉS

Les primates, comme tous les animaux, vivent dans un environnement qui comprend d'autres individus. Ils peuvent être détectés par ceux-ci et influencer la probabilité (et les conséquences) de cette détection en envoyant des signaux. Les signaux sont des caractéristiques corporelles transitoires ou des comportements produits par l'émetteur qui déclenchent des comportements spécifiques chez le récepteur. Le récepteur, l'émetteur, le signal (ou message) et les signes qui constituent le message sont les quatre éléments de base du cycle de communication. Chaque composant peut être considéré séparément, mais au service de la communication, ils sont interdépendants et définis uniquement les uns par rapport aux autres. Les échanges de signaux interviennent pendant les interactions sociales, mais même les espèces « non-sociales » coordonnent leur reproduction, gèrent les conflits sur leur territoire et peuvent anticiper et influencer les prédateurs et les proies potentiels. La communication est apparue bien avant l'évolution des primates, des animaux et même des neurones, mais constitue un aspect crucial du comportement des primates et de l'évolution de leur système nerveux. Dans cette revue, nous examinons comment les primates communiquent entre eux et comment les systèmes neuronaux sous-tendent ces échanges.

Primates, like all animals live in an environment that includes others. They can be detected by others and can influence the likelihood (and consequences) of this detection by sending signals. Signals are bodily features or behaviors of the signaler that trigger specific behaviors in the receiver. The receiver, signaler, signal and medium are the four basic building blocks of any communication cycle. Each component can be considered separately, but in the service of communication they are interdependent and defined only in relation to one other. Cycles of reciprocal signal exchange mediate social interactions, but even “asocial” species coordinate

reproduction, manage conflict over territory, and may anticipate and influence potential predators and prey. Communication arose long before the evolution of primates, animals and even neurons, yet is a crucial aspect of primate behavior and of their nervous system evolution. In this review, we examine how exchanges take place among primates and how neural systems act to mediate them.

INDEX

Keywords : communication, social interactions, neurons, brain, facial expressions, vocalizations

Mots-clés : communication, interactions sociales, neurones, cerveau, expressions faciales, vocalises

Thèmes : comportement, cognition, neurophysiologie

AUTEURS

JULIA SLIWA

Institut du Cerveau et de la Moelle épinière, 75013 Paris, France.

Auteure pour la correspondance : julia.sliwa@icm-institute.org

DANIEL Y TAKAHASHI

Princeton University, Princeton, NJ 08544, USA.

Courriel : takahashyd@gmail.com

STEPHEN V SHEPHERD

The Rockefeller University, New York, NY 10065, USA.

Courriel : stephen.v.shepherd@gmail.com