



HAL
open science

Relations entre variabilités interindividuelles dans les performances de flexibilité cognitive et socialité chez le babouin de Guinée (*Papio papio*)

Julie Gullstrand

► **To cite this version:**

Julie Gullstrand. Relations entre variabilités interindividuelles dans les performances de flexibilité cognitive et socialité chez le babouin de Guinée (*Papio papio*). Sciences cognitives. Université Aix Marseille, 2023. Français. NNT: . tel-04146879

HAL Id: tel-04146879

<https://hal.science/tel-04146879v1>

Submitted on 30 Jun 2023

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

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



Distributed under a Creative Commons Attribution - NonCommercial - NoDerivatives 4.0 International License

THÈSE DE DOCTORAT

Soutenue à Aix-Marseille Université

Le 15 juin 2023 par

Julie GULLSTRAND

**Relations entre les variabilités
interindividuelles dans les performances de
flexibilité cognitive et la socialité chez le
babouin de Guinée (*Papio papio*)**

Discipline

Sciences Cognitives

École doctorale

ED 356 - Cognition, Langage, Education

Laboratoire/Partenaires de recherche

Laboratoire de Psychologie Cognitive

CNRS UMR 7290

•	Composition du jury	
•	Marie CHARPENTIER	Rapporteuse
•	DR, CNRS	
•	Guillaume DEZECACHE	Rapporteur
•	MCF HDR, Université Clermont Auvergne	
•	Erica VAN de WAAL	Examinatrice
•	Pr. Assistante, Université De Lausanne	
•	Isabelle REGNER	Présidente du jury
•	PR, Université Aix-Marseille	
•	Joël FAGOT	Directeur de thèse
•	DR, CNRS	

Affidavit

Je soussignée, Julie GULLSTRAND, déclare par la présente que le travail présenté dans ce manuscrit est mon propre travail, réalisé sous la direction scientifique de Joël Fagot, dans le respect des principes d'honnêteté, d'intégrité et de responsabilité inhérents à la mission de recherche. Les travaux de recherche et la rédaction de ce manuscrit ont été réalisés dans le respect à la fois de la charte nationale de déontologie des métiers de la recherche et de la charte d'Aix-Marseille Université relative à la lutte contre le plagiat.

Ce travail n'a pas été précédemment soumis en France ou à l'étranger dans une version identique ou similaire à un organisme examinateur.

Fait à Tourves, le 18 avril 2023



Cette œuvre est mise à disposition selon les termes de la [Licence Creative Commons Attribution - Pas d'Utilisation Commerciale - Pas de Modification 4.0 International](https://creativecommons.org/licenses/by-nc-nd/4.0/).

Liste de publications et/ou brevets et participation aux conférences

1) Liste des publications réalisées dans le cadre du projet de thèse :

1. Gullstrand, J., Claidière, N. & Fagot, J. (2021). Computerized assessment of dominance hierarchy in baboons (*Papio papio*). *Behavior Research Methods*. <https://doi.org/10.3758/s13428-021-01539-z>

2. Gullstrand, J., Claidière, N. & Fagot, J. (2022). Age effect in expert cognitive flexibility in Guinea baboons (*Papio papio*). *Behavioural Brain Research*, 434, 114043. <https://doi.org/10.1016/j.bbr.2022.114043>

3. Gullstrand, J., Claidière, N. & Fagot, J. (en préparation). Cognitive flexibility and sociality in Guinea baboons (*Papio papio*).

2) Participation aux conférences au cours de la période de thèse :

1. Gullstrand, J., Claidière, N. & Fagot J. Flexibilité cognitive chez le babouin de Guinée (*Papio papio*), communication orale au 50e colloque de la Société Francophone de l'Etude du Comportement Animal (SFECA), 31 mai 2021.

2. Gullstrand, J., Claidière, N. & Fagot J. Flexibilité cognitive et socialité chez le babouin de Guinée (*Papio papio*), communication orale au 34e colloque de la Société Francophone de Primatologie (SFDP), 7 octobre 2022.

Résumé

La flexibilité cognitive est une fonction exécutive permettant de passer d'une opération cognitive à une autre. Cette capacité est importante dans des situations de résolution de problèmes dans le monde physique, mais elle semble également jouer un rôle important dans le monde social. Dans ce contexte, l'objectif de cette thèse était de vérifier s'il existe un lien entre les capacités individuelles de flexibilité cognitive chez le babouin, et son positionnement social. Cette étude a été réalisée avec une troupe de babouins de Guinée (*Papio papio*) de la plateforme Cognition et Comportement du primate (CCDP) installée sur le site de la station de primatologie CNRS de Rousset sur Arc. Cette plateforme permet aux babouins d'interagir librement avec une batterie de systèmes de conditionnement opérant (ALDM, Fagot & Paleressompoule, 2009) sur lesquels nous présentons des tests cognitifs sur écrans tactiles.

Dans un premier temps, nous avons exposé pendant deux ans les individus du groupe à une adaptation de la tâche du Wisconsin Card Sorting Test (WCST : Berg, 1948). L'analyse des données montre un fort effet d'âge, la flexibilité cognitive – telle que mesurée par le nombre de persévérations dans la tâche de WCST – est maximale chez les adultes, mais moins efficace chez les babouins les plus jeunes et les plus âgés. Dans un second temps, nous avons étudié les comportements de supplantation dans les systèmes de test ALDM afin de vérifier si ces comportements reflètent les rangs hiérarchiques. La comparaison de ces données avec celles d'observations directes a permis une validation de cette hypothèse. Enfin, dans un troisième temps, nous avons analysé les réseaux sociaux et les rangs hiérarchiques à la lumière des performances cognitives dans la tâche de WCST. Ces analyses révèlent que les individus au centre du réseau (indice de centralité) sont les plus flexibles dans la tâche de WCST, alors qu'aucun effet n'apparaît en ce qui concerne le rang hiérarchique. L'ensemble de ces données montre l'importance du contrôle exécutif dans la gestion de problèmes sociaux chez le babouin de Guinée.

Mots clés : Flexibilité cognitive, Socialité, Variabilité, Ethologie, Babouins.

Abstract

Cognitive flexibility is an executive function that allows us to switch from one cognitive operation to another. This ability is important for problem-solving in the physical and social worlds. The aim of this thesis was to investigate whether there is a link between individual cognitive flexibility abilities in baboons and their social position. This study was carried out with a group of Guinea baboons (*Papio papio*) from the “Cognition et comportement du Primate” (CCDP) platform housed at the Rousset sur Arc CNRS primatology center. This platform allows baboons to interact freely with a battery of operant conditioning systems (ALDM, Fagot & Paleressompoule, 2009) on which we present cognitive tests on touch screens.

First, we exposed the baboons to an adaptation of the Wisconsin Card Sorting Test task (WCST: Berg, 1948) for two years. Analysis of the data shows an effect of age, with cognitive flexibility - as measured by the number of perseveration errors - being maximal in adults but less effective in the youngest and oldest baboons. Second, we studied supplanting behaviours in ALDM test systems to test whether these measures reflect hierarchical ranks. Comparison with data from direct observations allowed a validation of this hypothesis. Third, we analysed social networks and hierarchical ranks considering cognitive performance in the WCST task. The baboons at the centre of the network (centrality index) are the most flexible in the WCST task, while no effect appears with respect to hierarchical rank. Together, these data show the importance of executive control in the management of social problems in the Guinea baboon.

Keywords : Cognitive flexibility, Sociality, Variability, Ethology, Baboons

Remerciements

Cette thèse est l'accomplissement d'un travail et d'un parcours qui a débuté bien avant mon inscription en école doctorale, c'est pourquoi ces remerciements seront peut-être un peu plus abondants qu'habituellement... D'avance, mille pardons pour la longueur de ce texte mais il aurait été, selon moi, dommage et injuste de ne pouvoir remercier tous ceux qui ont contribué à ce projet.

Tout d'abord, je remercie les membres de mon jury de thèse, les Professeures Isabelle Régner et Marie Charpentier et les Docteurs Erica van de Waal et Guillaume Dezecache, pour avoir accepté de lire et évaluer mon manuscrit et de discuter de mes recherches.

Je remercie évidemment Joël Fagot, pour avoir accepté de diriger cette thèse mais également pour m'avoir fait confiance il y a maintenant onze ans et m'avoir appris tant... Merci pour toutes ces compétences que j'ai pu acquérir, merci pour son esprit synthétique que je m'acharne, à ne serait-ce qu'approcher, mais aussi merci pour cette patience ! J'espère qu'il gardera quelques bons souvenirs de cette dernière doctorante... Je me dois également de le remercier pour cette belle plateforme et ce dispositif nous permettant d'apprendre tant sur la cognition, sur la socialité, et surtout sur les babouins. En espérant continuer à œuvrer pour faire perdurer la qualité de ces recherches et des innovations pour accéder à toutes ces données de manière respectueuse envers ces êtres vivants qui nous sont si chers !

Je remercie également celui qui a été d'une aide plus que précieuse, Nicolas Claidière, qui m'a permis d'effectuer ces recherches avec des analyses statistiques de dernières générations et surtout sans que les réseaux sociaux n'auraient peut-être pas vu le jour sur notre plateforme. Merci pour sa patience, son ouverture d'esprit et merci de sa confiance et son enthousiasme pour nos futures recherches (et pour tout ce qui nous attend dans ces prochaines années).

Merci à Jo Ziegler, qui a été un moteur dans la démarche de réaliser cette thèse et qui me pousse dans cette carrière qu'il encadre et suit de près !

Merci à Colette Pourpe et Frédérique Lombardo, de véritables anges gardiens, pour leur aide et leurs conseils précieux dans toutes les démarches logistiques et administratives.

Merci à la direction de la Station de Primatologie, Christophe Arnoult, Alexia Cermolacce et Annie Massa de rendre possible ces recherches en accueillant nos équipes dans un environnement serein et un cadre stimulant. Merci pour votre aide et votre bienveillance.

Merci à tout le personnel de la Station pour leur aide et leur appui dans nos recherches. Un merci tout particulier à mes complices de toujours : Merci à Richard Francioly et sa compagne Lydia Moreno pour leur présence, leur soutien, leur enthousiasme... Ici ou ailleurs, c'est pour toujours... sur un fond de « Garota de Ipanema ». Merci à Valérie Moulin, ou « Huggy les bons tuyaux », toujours les infos là où il faut et quand il faut ! Merci à Brigitte Rimbaud ou le « McGyver » des babouins, pour ses conseils et ses idées bricolage, elle vous transforme des récupés de bidons en fusée pour la lune ! Merci à Jean-Christophe Marin, pour ses dictons, et ses petits sourires du matin ! Merci à Grégory Desor, qui, jusqu'aux derniers moments de l'écriture de cette thèse, essaie encore de comprendre ce que j'attends des

ordinateurs, cette espèce si difficile à domestiquer ! Et merci bien évidemment à Slaveïa Ekimova-Garbit, ou « Slabella » ... merci pour son écoute et sa bonne humeur. Merci pour les trois petits compliments du matin qui donnent le sourire pour la journée et les dictons de son père !

Merci à l'équipe Animalliance qui prend soin de nos poilus. Un merci tout particulier à Janneke Verschoor, peut-être la personne la plus bienveillante que je connaisse, toujours aux petits soins de tous... Merci pour son écoute, sa présence et sa douceur !

Merci à l'ensemble de l'équipe Cognition Comparée de me faire confiance au quotidien et de m'avoir ouvert l'horizon de la Psychologie Cognitive. Merci à Arnaud Rey, pour son soutien ; merci de me challenger en m'embarquant dans ses aventures scientifiques au-delà des frontières du B7 ! Merci à Adrien, évidemment, qui restera à tout jamais mon « SUPER ETHOLOGUE » en « SUPER COMBI ». Merci de m'avoir montré la voie du bien-être animal et du training. Merci à Sébastien Barniaud, de prendre soin de notre plateforme et surtout de nos poilus. Merci de veiller sur eux, merci de m'aider dans cette tâche qui est loin d'être évidente au quotidien... Un grand MERCI également pour son écoute, et pour tous ces petits moments où l'inspiration, le calme et surtout le temps étaient réunis pour écrire grâce à ses remplacements au pied levé !

Même s'ils ne sont pas de la Team Cognition Comparée, ils le sont par adoption... merci aux chercheurs et ingénieurs qui collaborent régulièrement avec la plateforme : Merci à Thierry Legoux, pour ses idées, pour son enthousiasme, sa bonne humeur. Merci pour ce fou rire avec la fameuse maison Foucault. Merci à Yoursi Marzouki, mon premier « R' mentor », merci de m'avoir initiée, merci de m'avoir fait confiance et d'avoir pris le temps pour me former ; et de manière générale, merci pour ta gentillesse et tous tes conseils.

Merci également aux étudiants, actuels ou passés de l'équipe, de la plateforme... Merci à la première, Anaïs Maugard pour avoir joué les entremetteuses/recruteuses, à l'époque, entre l'équipe et moi... Je vois maintenant « cet horizon de possibilités qui s'ouvrait à moi » ! Merci à Laure Minier-Munding, qui pendant des années s'est acharnée à me pousser à faire ce que je devais faire... merci de m'avoir aidé à prendre confiance en moi ! Merci à Pauline Fresnais, pour avoir été à l'écoute et là dans les hauts comme les bas, merci pour nos balades infinies aussi. Merci à Raphaëlle Malassis, pour tous ces moments de partages et de communions babouinesques. Merci d'avoir été là pour « eux » aussi, merci de m'avoir boostée aux moments opportuns... Merci à Yannick Becker, pour sa bonne humeur, pour ces moments de partage et pour ses piques de rappels. Merci à Thomas Chartier, pour sa gentillesse, son pragmatisme et sa façon de voir et faire les choses (et merci pour ce magnifique tableau !) Merci à Fatimzahra Ennaji, ma belette ! Merci pour ta bonne humeur, pour ton écoute, pour ton sourire, merci de faire partie de ma vie ! (Et merci de ne pas ramener de tarte aux citrons). Merci à Anthony Formaux, pour ton aide, pour ta présence auprès d' « eux », pour nos échanges, et pour nos raclettes parties ! Tout comme de l'équipe, merci à Alysson Couchouron, pour son soutien, et merci de me sponsoriser à coups de M&M'S et Chupa Chups. Merci à Lise Habib-Dassetto, pour sa relève, pour son humour, pour son amour des Papios (surtout de Lips). Merci à Siham Bouziane, ma belle, merci du fond du cœur pour avoir été là dans tous ces moments de doute, d'angoisse, de joie, de peur, de partage, de ragots, de vanes... Tu as été à l'écoute et présente, telle un psychanalyste... Bref, tu en sais bien trop maintenant... Je vais devoir me résoudre à t'éliminer ! Sorry ! Tu vas me manquer !

Merci aux étudiants stagiaires qui ont contribué à ces recherches : Merci à mes jeunes Padawan, dont les premiers ont déjà fait un peu de chemin, Diane Austray, Julien Bourdiol, Lauriane Faraut, Aurélien Frick, Manon Genet, Marion Serre et Tiphaine Quetel. Merci de votre aide dans ces projets et merci pour tes ces souvenirs !

Merci à ceux qui m'ont insufflé l'envie de réaliser cette thèse et/ou de travailler dans le monde de la recherche : Je garderai toujours en tête mes deux professeures de biologie, Madame Beucher et Madame Hivers, qui passionnées par leur métier m'ont transmis leur passion pour cette discipline, et m'ont particulièrement intéressée aux sociétés animales. Puis c'est Pascal Hilbert à l'UFR de Rouen, qui quelques années plus tard m'a décidée à rejoindre un master en éthologie et conseillé sur les différents stages qu'il me fallait réaliser.

Merci à mes deux « Carole », qui ont joué ce rôle si important dans ma vie.

Merci à la première, Carole Michelet, qui a cru en moi, qui m'a fait tomber amoureuse des Mandrills, qui m'a appris la rigueur et le travail bien fait ! Merci de m'avoir « appris » à aimer ces merveilles de singes, sans pour autant être intrusive, et à faire passer leurs besoins avant les nôtres. Merci à elle qui m'a appris la Niaque et à ne rien lâcher ; et qui à la manière d'« Inception » a fait germer en moins tout un tas de rêves... A l'époque, tu m'avais dit qu'autre chose m'attendait, j'ai maintenant compris... (Et n'oublions pas, de la remercier pour être certainement à l'origine, avec l'aide de Thomas Urbain, d'un certain nombre de TOCs et d'obsessions autour de cadenas, évier et entretien des sols !).

Merci à la seconde, arrivée un peu plus tard dans ma vie, telle une explosion solaire ! Merci à Carole Parron, pour tous ses encouragements, tous ses conseils. Merci pour sa bienveillance et pour son amour inconditionnel de tout ce qui vit ! Merci d'avoir fait partie de nos vies, merci d'avoir été parmi ceux qui défendent, jusqu'au bout, la vie, le respect et le bien-être au vrai sens de ces termes. Merci pour nos fous rires, merci pour nos rêves communs... Merci pour toutes les idées et ambitions que tu nous as laissés en héritage ; la barre est fixée haute, le challenge sera de ne pas te décevoir !

Merci à Marie Montant, (Eh oui ! Il fallait bien que je te détache du simple statut de collègue d'équipe). Merci de son soutien de toujours et de l'intérêt qu'elle porte à l'éthologie. Merci pour ces moments partagés (les bons et les moins bons, certes, mais qui resteront des moments forts) et merci de compter parmi mes amies. Comme dit plus haut, il nous faudra reprendre quelques projets... En changeant quelques paramètres...

Merci à Sabrina Ravel, pour ses conseils, sa clairvoyance et sa bienveillance. Merci pour son implication (jusqu'à traquer toutes les dernières fautes et coquilles !), son aide, son écoute. Merci pour ces moments partagés, dans des contextes parfois loin de l'idéal et des instants bien compliqués aussi, mais au-delà desquels on ne retient que le meilleur. Et de ces points communs qui nous rapprochent, entre autres l'amour de nos bestioles, à domicile et autres...

Merci à toutes celles qui m'entourent, me soutiennent (à plus ou moins longue distance). Merci à vous toutes qui m'avez poussée et motivée au fil des années, à tour de rôles. Merci à Alexandra Bulard, Hélène Doubet et Sophie Thievent, mes sœurs de cœur, dont l'éloignement de la Normandie et du Forez nous tiennent à distance mais comme on dit : « loin des yeux, près du cœur » (Alex, à très vite pour nos mojitos 'party, bercées aux creux d'une balancelle). Merci à Caroline Mongin pour ton soutien et tes ondes positives (bien reçues à temps et bien

efficaces). Merci à Dorothée Lambert pour toutes nos passions communes, l'amour de la biologie, de la botanique, des paysages et de la marche avec nos loulous.

Merci à ma famille, ma belle-famille, et tous les amis qui m'ont soutenue, qui comprennent les sacrifices de l'éloignement et la rareté des visites ces derniers mois/années... Merci à mes parents évidemment qui m'ont élevée avec le précepte suivant : « travailler pour faire ce qui nous donne envie, et se lever tous les matins pour faire ce que l'on aime » ; je crois que c'est une réussite ! A mes grands-parents également, ces épicuriens de toujours, qui ont enfoncé le clou ! A « Ma Reine » et mon parrain, qui ont poussé encore dans ce sens... Avec tout ce beau monde, ce projet ne pouvait qu'aboutir ! Merci à ma sœur, qui malgré la distance et qui malgré nos différences de caractère, me comprend plus que jamais ! Pardon de ne pas être autant présente que je l'aurais souhaité pour voir pousser ma furie de nièce, ma beauté, petite Hiroshima de Janna, et ma merveille de neveu, mon mini moi, mon amour d'Elouan (futur éthologue... ou catcheur).

Enfin, un énorme merci à ma moitié, Matthieu Arlandes, qui m'a soutenue du début à la fin de cette thèse, qui a tout supporté, les moments de joie et d'exaltation, comme les moments de doutes, de panique et d'angoisse (y en a eu pas mal). Merci à lui, qui a vécu les pétales de plombs, les insomnies... Merci d'avoir accepté ces sacrifices, merci d'être là au quotidien, merci d'être celui qui m'apaise, mon plus grand confident, et ma force, sans qui cela n'aurait été possible.

Et je n'oublie pas mes poilus qui m'ont entourée pendant cette thèse, qui m'ont câlinée et m'ont imposée ces petites pauses (en mode « tiens, je m'étale sur ton clavier » ou « tiens, je t'ai rentré un oiseau dans la maison pour t'amuser » ou encore « viens dehors, j'ai un super jeu où tu me lances la balle ! »), merci mes amours à poils : Sati, Loulou et Darwin.

Je n'oublie pas non plus mes premiers coups de foudre simiesques : les Mandrills, et tout particulièrement Bateke, Malembe, Mboko et Nyombe.

Enfin, merci à ceux qui ont été indispensables à cette plateforme et ces recherches : Petoulette, Pipo, Kali, Brigitte, Mona, B06 (aka Mémé), Atmosphere, Romy, Vanina, Uranie, Michelle, B11, B15, Vivien, Violette, Angele, Arielle, Bobo, Articho, Barnabe, Cauet, Cloclo, Dan, Dream (ma belette), Dora, Ewine, Fana, Felipe, Feya, Flute, Filo, Grimm, Hermine, Harlem, Lome, Lips, Mali, Muse, Mako, Nekketsu (« Grunt, grunt, lipsmack, grunt »).

Table des matières

Affidavit	2
Liste de publications et/ou brevets et participation aux conférences	3
Résumé	4
Abstract.....	5
Remerciements	6
Table des matières	10
Avant-propos	15
Partie 1 : Volet théorique.....	17
Chapitre 1 : La flexibilité cognitive chez l'humain.....	18
1.1. Les fonctions exécutives : Définitions	18
1.2. Les fonctions exécutives : Le modèle de Miyake	19
1.3. Définition de la flexibilité cognitive.....	21
1.4. Structures cérébrales impliquées dans la flexibilité cognitive	22
1.5. Implication de la flexibilité cognitive dans la résolution de problème	23
1.6. Les protocoles d'évaluation de la flexibilité cognitive.....	25
1.7. Synthèse.....	29
Chapitre 2. Etudes des variabilités inter-individuelles dans la flexibilité cognitive chez l'humain	31
2.1. Le facteur Age : développement, vieillissement... et expertise	31
2.2. Les autres facteurs (facteurs socio-culturels et genre)	35

2.3. Flexibilité cognitive et cognition sociale.....	36
2.4. Flexibilité cognitive et cas pathologiques	39
2.5. Synthèse.....	42
Chapitre 3 : La flexibilité cognitive chez les primates non-humains (PNH)	44
3.1. Les PNH : modèles d'étude de la flexibilité cognitive.....	44
3.2. Les différentes tâches pour étudier la flexibilité cognitive chez les PNH.....	46
3.3. Variabilités inter-individuelles de flexibilité cognitive chez les PNH	52
3.3.1. Le facteur Age.....	52
3.3.2. La variabilité de flexibilité cognitives liées à d'autres facteurs et performances	54
3.4. Synthèse.....	57
Chapitre 4 : La socialité chez les PNH	58
4.1. Les PNH : modèles de socialité.....	58
4.2. Etude de la socialité chez les PNH : définitions et indices.....	59
4.2.1. Hiérarchie de dominance : concepts et méthodes d'évaluation	61
4.2.2. L'analyse des réseaux sociaux : concepts et méthodes d'évaluation.....	64
4.3. Compréhension de la complexité sociale par les PNH.....	67
4.4. Synthèse.....	69
Chapitre 5 : Objectifs de la thèse.....	71
Partie 2 : Volet expérimental.....	74
Chapitre 6 : Procédure générale	75
6.1. L'espèce <i>Papio papio</i> et sa structure sociale.....	75

6.1.1. Phylogénie : le genre <i>Papio</i> parmi d'autres primates.....	75
6.1.2. L'espèce parmi le genre <i>Papio</i> , répartition géographique et généralités	76
6.1.3. Structure sociale	77
6.2. Les sujets d'étude	80
6.3. Procédure expérimentale	84
6.3.1. Le dispositif expérimental ALDM	84
Chapitre 7 : Etude des variabilités inter-individuelles dans les performances de flexibilité cognitive chez le babouin de Guinée liées en fonction de l'âge et de l'expertise 87	
7.1. Résumé de l'article : "Age effect in expert cognitive flexibility in Guinea Baboons (<i>Papio papio</i>)."	87
7.2. Article	90
Chapitre 8 : Recherche méthodologique, Procédures d'extraction de l'information sociale à partir du dispositif ALDM.....	
8.1. Comparaison des comportements affiliatifs : Extraction des réseaux sociaux	100
8.2. Extraction de la hiérarchie de dominance à partir du dispositif ALDM	103
8.2.1. Résumé de l'article : "Computerized assessment of dominance hierarchy in baboons (<i>Papio papio</i>)."	103
8.2.2. Article.....	106
Chapitre 9 : Etude des variabilités inter-individuelles dans les performances de flexibilité cognitive chez le babouin de Guinée liées à la position sociale	
9.1. Sujets et dispositif.....	118
9.2. Données cognitives de la tâche du CSST	119

9.3. Données pour l'extraction des indices sociaux	120
9.4. Analyses des données	123
9.5. Résultats	124
9.6. Conclusions préliminaires sur cette étude	130
Partie 3 : Discussion Générale.....	131
Chapitre 10 : Résumé et discussion des travaux expérimentaux.....	132
10.1. Effets d'âge et d'expertise	132
10.2. Extraction automatisée d'information sociale	134
10.3. Lien entre flexibilité cognitive et socialité	136
10.3.1. Existe-t-il un lien entre flexibilité cognitive et rang hiérarchique ?.....	136
10.3.2. Lien entre flexibilité cognitive et centralité ?	138
10.4. Direction de la relation entre flexibilité cognitive et socialité	140
10.5. Lien entre centralité et âge : un isolement corrélé avec l'âge	142
Chapitre 11 : Conclusions et perspectives.....	146
Références bibliographiques	149
ANNEXES	168
Annexe I : Article référence de la partie 8.1.	169
Annexe II : Tableau des indices de centralité obtenus pour les trois périodes A1, A2 et A3 (voir chapitre 9.3.)	180
Annexe III : Tableau des rangs hiérarchiques obtenus pour les trois périodes A1, A2 et A3 (voir chapitre 9.3.)	181
Annexe IV : Illustration de la corrélation entre âge et indice de centralité.....	182

Annexe V : Nombre d'essais réalisés par an pour chacun des sujets avant la collecte
de données analysées pour l'étude présente 183

Avant-propos

Cette thèse se situe à l'interface entre les sciences cognitives et l'éthologie, et s'attache à rassembler ces domaines. Son objectif consiste à relier les notions de flexibilité cognitive, de variabilité inter-individuelle et de socialité dans un contexte phylogénique. La première partie de cette thèse vise à définir chacun de ces concepts, et de présenter la littérature s'y rapportant, ainsi :

- ❖ Le premier chapitre décrit et définit le concept de flexibilité cognitive, à l'aune des autres fonctions exécutives,
- ❖ Les deux chapitres suivants présentent l'état de l'art des recherches portant sur les différents facteurs qui induisent des variabilités inter-individuelles de flexibilité cognitive chez l'humain (chapitre 2), et le primate non-humain (chapitre 3) ;
- ❖ Le quatrième chapitre sera consacré à la socialité chez le primate non-humain et aux différentes méthodes développées pour l'étudier.
- ❖ Le cinquième chapitre présentera les objectifs de cette thèse.

Le volet expérimental de ce document sera consacré à l'étude des relations qui existent entre la variabilité inter-individuelle dans les performances de flexibilité cognitive et la socialité. Cette partie expérimentale sera organisée de la façon suivante :

- ❖ Dans un premier temps (chapitre 6), nous décrivons les méthodes que nous avons utilisées pour étudier la flexibilité cognitive chez le babouin.
- ❖ La littérature suggère l'importance du facteur âge sur la flexibilité cognitive. Dans un second temps (chapitre 7), nous étudierons donc en priorité l'effet de

ce facteur sur les variabilités inter-individuelles de flexibilité cognitive du babouin.

- ❖ Dans un troisième temps (chapitre 8), nous validerons une méthode innovante pour extraire l'information sociale sur la hiérarchie de dominance. Cette méthode, qui repose sur analyse des comportements de supplantation dans les cabines expérimentales, complètera un travail méthodologique antérieur (Claidière et al., 2017), où nous avons montré que les interactions avec ces mêmes cabines expérimentales permettent également d'inférer les réseaux sociaux.
- ❖ Enfin, dans un dernier temps (chapitre 9), nous analyserons les liens entre performances de flexibilité cognitive et les indices sociaux extraits à partir des méthodes décrites précédemment.

La dernière partie de ce document discutera les résultats obtenus.

Partie 1 :

Volet théorique



Chapitre 1 : La flexibilité cognitive chez l'humain

1.1. Les fonctions exécutives : Définitions

Les fonctions exécutives (FE) correspondent aux fonctions de contrôle de la cognition et du comportement. C'est l'ensemble des processus cognitifs qui permettent d'agir de façon efficace et adaptée au contexte, par la régulation intentionnelle de sa pensée et de ses actions pour atteindre un but (Jurado & Rosselli, 2007). Par manque de consensus clair, le concept de FE est difficilement résumable en une définition unique. Dans un chapitre traitant de l'historique des FE, Goldstein et collaborateurs (2014) citent pas moins de 30 définitions. Les termes utilisés pour référer à ce concept sont nombreux : fonctionnement exécutif, contrôle attentionnel, attention exécutive (Chevalier, 2010), contrôle exécutif ou encore contrôle cognitif (Diamond, 2013).

Décrites pour la première fois par Baddeley et Hitch (1974), les FE ont été découvertes par l'observation de lésions cérébrales localisées au niveau du cortex préfrontal (CPF). Un cas emblématique de ces observations fut celui de Phineas Gage en 1848, qui survécut à un accident dans lequel son crâne fut perforé par une barre de fer, engendrant de nombreux dommages au lobe frontal gauche de son cerveau. Hormis la perte de l'usage de son œil gauche, il ne souffrait d'aucune séquelle physique, mais présentait des bouleversements sur le plan émotionnel, social et personnel à cause de difficultés à contrôler et réguler son comportement. Décrit comme une personne sérieuse, sociable, fiable et attentionnée avant son accident, Phineas Gage montrait après cet évènement une humeur changeante, un langage grossier et un comportement capricieux ; il devint asocial et instable professionnellement. Ce cas ouvrit la voie à de nombreuses recherches liant les descriptions de lésions cérébrales des lobes frontaux et déficits de la régulation du comportement.

Luria (1966) mit ensuite en évidence un lien entre la localisation des lésions au niveau des lobes frontaux et la régulation du comportement et des processus psychologiques. Il constata de nombreux déficits dans la résolution de problèmes chez les patients cérébrolésés frontaux. Luria sera le premier à proposer un modèle des « fonctions exécutives » (sans que ces termes ne soient utilisés) en démontrant que la résolution de problème nécessite une analyse de la situation avec la formulation d'un but, suivi d'une planification des étapes puis l'exécution de celles-ci et le contrôle du résultat (Luria, 1973).

Différents modèles se sont ensuite succédés, avec dans un premier temps ceux qui définissaient les FE comme unitaires (Baddeley & Hitch, 1974; Norman & Shallice, 1986). L'accumulation de cas cliniques de cérébrolésés frontaux a fait émerger une diversité de symptômes, conduisant à la proposition de nouveaux modèles allant dans le sens d'un fractionnement des fonctions exécutives avec la description de la décomposition des Systèmes de Supervisions (Burgess & Shallice, 1994) ou des sous-composantes d'un Administrateur Central (Baddeley, 1996). Les modèles reconnus actuellement sont clairement en faveur d'une séparation des fonctions exécutives, définissant celles-ci comme des processus indépendants et interreliés (Anderson, 2002; Miyake et al., 2000; Stuss & Alexander, 2000). Nous ne présenterons pas la totalité de ces modèles, mais nous nous attarderons sur le modèle de Miyake et collaborateurs (2000), car il s'agit du modèle le plus cité et encore le plus largement repris.

1.2. Les fonctions exécutives : Le modèle de Miyake

Dans ce modèle (Miyake et al., 2000), les composantes des fonctions exécutives sont indépendantes mais corrélées entre elles et au nombre de trois : les mécanismes inhibiteurs, la mise à jour de la mémoire de travail et la flexibilité cognitive.

Le contrôle inhibiteur correspond aux mécanismes permettant de supprimer de manière délibérée des actions dominantes pour orienter le comportement de façon plus appropriée.

L'inhibition est la capacité à bloquer les réponses automatiques, routinières et prépondérantes mais non pertinentes par rapport à l'objectif. L'inhibition peut être motrice (blocage d'une réponse comportementale) ou cognitive (blocage d'un concept). Elle empêche aussi la focalisation de l'attention sur des informations internes ou externes qui viendraient perturber la tâche en cours. Il s'agit là de résistance à l'interférence des distracteurs (stimuli externes venant perturber la tâche en cours) et de la résistance à l'interférence proactive (blocage des informations mémorisées qui ne sont plus pertinentes). Cette fonction peut être mesurée notamment par *la tâche de Go/No-go* dans laquelle il existe un conflit entre la production et la rétention d'une réponse motrice. L'expérimentateur demande aux sujets de répondre le plus rapidement possible dans le cas de présentation d'une cible (stimulus Go) et de ne pas répondre dans le cas de la présentation d'un distracteur (stimulus No-go).

La mise à jour de la mémoire de travail, attribuée à (Baddeley & Hitch, 1974), est la capacité à surveiller, encoder et rafraichir l'information entrante pertinente dans une tâche. Cette fonction permet de réviser le contenu de la mémoire de travail pour remplacer les informations obsolètes par de nouvelles entrées plus appropriées. Bien plus qu'un maintien passif d'informations pertinentes en mémoire de travail, cette fonction de mise à jour consiste en la manipulation active de ces informations (Morris & Jones, 1990). Cette fonction peut être mesurée par *la tâche de SOPT* (pour « Self Ordered Pointing Task » ; Petrides & Milner, 1982). Dans ce paradigme, les sujets doivent pointer à chaque essai, parmi un ensemble de stimuli dont l'agencement est randomisé, l'un des stimuli qui n'a pas encore été pointé.

Enfin, la flexibilité cognitive, que Chevalier (2010) nomme également flexibilité mentale, flexibilité attentionnelle, capacité de « switching » ou « shifting », est la capacité de basculer efficacement d'une tâche à une autre, de passer d'une opération cognitive à une autre ou encore de changer de stratégie ou d'état mental pour l'orienter vers un autre. Elle implique le désengagement dans une tâche pour se réengager dans une autre. La description de cette FE fait l'objet du paragraphe suivant.

1.3. Définition de la flexibilité cognitive

La flexibilité cognitive, comme dit précédemment, fait référence à la capacité de passer rapidement et efficacement d'un registre de réponses à un autre (Anderson, 2002; Miyake et al., 2000). Cette FE correspond à la faculté de déplacer intentionnellement son focus attentionnel, d'une catégorie de stimuli à une autre, comme le changement volontaire d'un traitement cognitif à un autre. Blaye et Chevalier (2006) énoncent que la flexibilité intervient lorsqu'il s'agit de choisir de façon adaptative une nouvelle réponse en fonction d'une modification de l'environnement. Selon les auteurs, elle requiert (1) un encodage des différentes propriétés des objets pour accéder aux représentations multiples et (2) un encodage des variations de situation (comme un changement de consigne) permettant de choisir la bonne réponse. Cette fonction exécutive est très étroitement liée à la fonction d'inhibition et à la fonction de mise à jour de la mémoire de travail : elle se déploie sur leur base mais reste bien distincte. En effet, le contrôle inhibiteur serait nécessaire pour bloquer les réponses qui ne sont plus appropriées, tandis que la mise à jour de la mémoire de travail serait requise pour gérer les nouvelles règles à suivre et répondre en fonction de celles-ci (Diamond, 2006). Selon Eslinger & Grattan (1993), la flexibilité cognitive peut prendre deux formes distinctes: la flexibilité spontanée et la flexibilité réactive.

La *flexibilité spontanée* correspond à un enchaînement rapide et fluide d'idées et de propositions différentes, généralement en réponse à une seule question. Elle permet la production d'une diversité de réponses, dans un environnement stable, par le contournement des stratégies/réponses automatiques et habituelles, pour se concentrer sur d'autres aspects et caractéristiques de la connaissance. La flexibilité spontanée est liée à la créativité puisqu'elle permet de générer diverses solutions, en mettant en place des stratégies de recherches efficaces pour se déplacer entre les classes et catégories de connaissances. La flexibilité cognitive

spontanée peut être évaluée par le test de *fluence verbale*, dans lequel les sujets doivent énoncer le plus rapidement possible le plus grand nombre de mots commençant par une lettre précisée, ou appartenant à une même catégorie sémantique.

La *flexibilité réactive* (ou adaptative) est la capacité à produire de nouvelles propositions ou des stratégies en réponse aux exigences et au contexte particulier d'une situation. Il s'agit d'alterner entre des registres cognitifs différents, en déplaçant son foyer d'attention d'un registre à l'autre en réponse à une modification du contexte, pour répondre de façon adaptée au changement contextuel. La flexibilité réactive peut être évaluée en utilisant la *tâche de tri de carte* communément appelée le *Wisconsin Card Sorting Test (WCST)*, (Berg, 1948). Dans ce test, le sujet doit classer des cartes en fonction d'une dimension changeante, choisie par l'expérimentateur (couleur, forme ou nombre). Cette tâche sera détaillée de manière plus approfondie dans la partie 1.6.

1.4. Structures cérébrales impliquées dans la flexibilité cognitive

Les travaux de Luria ont mis en évidence une association entre les fonctions exécutives et les lobes frontaux du cortex cérébral (Luria, 1966, 1973). Dans une étude réalisée sur des patients épileptiques, Milner (1963) a démontré que les patients concernés par des lésions au niveau du cortex frontal dorsolatéral manifestaient des défaillances dans les tâches de flexibilité cognitive, telles que le *Wisconsin Card Sorting Test (WCST)*. Ce résultat a été confirmé dans d'autres études chez des patients cérébrolésés (Eslinger & Grattan, 1993; Stuss & Alexander, 2000) et retrouvé dans des travaux en neuro-imagerie (SPECT : Kawasaki et al., 1993; IRM : Konishi et al., 1999). Les zones pariétales sont également impliquées dans la flexibilité cognitive (Gehring & Knight, 2002).

D'autres études menées en imagerie cérébrale mettent en évidence la distinction entre les régions impliquées dans la flexibilité réactive et spontanée. Les régions préfrontales,

pariétales et sous-corticales seraient plus spécifiquement engagées dans des tâches de flexibilité réactive (Fink et al., 1997; Rogers et al., 2000) alors que la flexibilité spontanée impliquerait plus spécialement les régions de la portion antérieure du gyrus frontal inférieur et du noyau thalamique dorso-médian gauche (Paulesu et al., 1997).

1.5. Implication de la flexibilité cognitive dans la résolution de problème

La notion de problème correspond aux situations avec un objectif à atteindre et dans laquelle les moyens pour y parvenir ne sont pas disponibles et sont à construire (Clément, 2001). La résolution de problème concerne ainsi toute tâche cognitive impliquant des processus intentionnels dirigés vers un but à atteindre, et le contournement des obstacles à cet objectif (Anderson, 1980). Ainsi, les principes de base des recherches sur la résolution de problèmes se transposent très souvent à de nombreux autres processus cognitifs.

Newell & Simon (1972) ont proposé une théorie de la résolution de problème, dans le contexte de la création d'un programme informatique pour résoudre des problèmes universels (GPS pour Global Problem Solving). Dans cette théorie, la stratégie de résolution de problème se décompose en 4 étapes (voir Figure 1) de traitement de l'information :

- La première étape correspond à la construction mentale de la représentation et compréhension du problème. Elle est elle-même scindée en 3 parties lorsque le problème est bien défini : l'état initial du problème avec ses contraintes, les opérations à réaliser et le but à atteindre.
- La seconde étape correspond à la recherche de solutions. Il s'agit d'analyser la différence entre l'état initial et le but à atteindre pour sélectionner un certain nombre d'opérateurs. Les opérateurs correspondent à des actions mentales qui transforment l'information et/ou récupère des informations pertinentes en mémoire à long terme.

- L'application du ou des opérateurs lors de la troisième étape va transformer le problème qui passera d'un état à un autre, jusqu'à l'état de solution. Ensemble, les concepts d'état et d'opérateur définissent le concept d'espace du problème. A chaque état, un certain nombre d'opérateurs s'appliquent, chacun d'entre eux produisant un nouvel état, à partir duquel divers opérateurs peuvent s'appliquer, produisant de nouveaux états, et ainsi de suite.
- Dans la quatrième étape, la solution est évaluée en fonction de sa pertinence. Si la solution obtenue est appropriée (ou correcte), alors le problème est considéré comme résolu. Dans le cas contraire, le système repart en boucle à l'étape initiale, jusqu'à obtention d'une solution valide pour résoudre le problème.

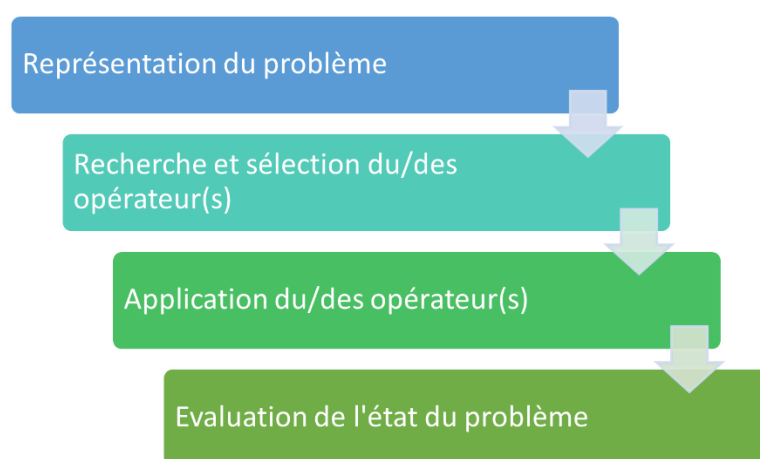


Figure 1 : Les 4 étapes stratégiques impliquées dans la résolution de problème
(Newell & Simon, 1972).

Une situation problématique autorise souvent plusieurs solutions. Dans ce cas, plusieurs possibilités sont à disposition, avec différents critères d'efficacité (simplicité, rapidité, économie cognitive, etc...), la résolution optimale consiste à choisir le critère d'efficacité le plus adapté au contexte. Déterminer les impératifs d'une situation problématique, et sélectionner la meilleure stratégie, implique les deux types de flexibilité cognitive proposés par Eslinger & Grattan (1993), à savoir la flexibilité spontanée et la flexibilité réactive. Il s'agit alors d'identifier les contraintes d'une situation et les difficultés rencontrées dans la mise en

place d'une stratégie pour résoudre un problème, ce qui revient à réinterpréter la situation afin de construire une nouvelle représentation basée sur le codage de propriétés non-traitées jusque-là (Clément, 2006). D'une part, la flexibilité spontanée donne lieu au codage de la diversité des caractéristiques pertinentes de la situation et autorise un panel de différents moyens pour atteindre le but. La découverte de la solution est alors orientée par des processus contrôlés, ce qui permet d'anticiper hors action, plusieurs points de vue et de sélectionner la stratégie optimale, facilitant le passage d'une stratégie à l'autre. D'autre part, dans une situation d'impasse, lorsque les stratégies mises en place s'avèrent inefficaces, la flexibilité réactive permet une réorientation de l'attention vers des propriétés qui n'étaient pas traitées jusqu'alors. Le désengagement de l'action en cours et le recodage pour initier une nouvelle action permet de changer de point de vue ou de but, et de sortir de l'impasse.

La flexibilité cognitive est donc indispensable à la résolution de problème, quel que soit le contexte et domaine cognitif touché, que ce soit dans la mise en place de la diversité de solutions disponibles (des solutions connues et des solutions nouvelles), le choix de la stratégie la plus efficiente, ou dans le ré-encodage de la représentation d'une situation d'impasse avec changement de stratégie. En d'autres termes, l'étude de la flexibilité cognitive et de ses variations permet d'expliquer les différences de conduite dans la résolution de problème, et par extension les comportements différents des individus mis dans des contextes similaires.

1.6. Les protocoles d'évaluation de la flexibilité cognitive

Nous nous focaliserons dans la suite de cette thèse sur les performances de flexibilité dite réactives. Dans cette partie, nous présenterons les protocoles rendant possible l'évaluation de ce type de flexibilité cognitive.

La flexibilité cognitive est très largement étudiée dans des situations de *permutation de tâches* ou « *tasks-switching* », dans lesquels les sujets doivent alterner entre différents types de

traitement incompatibles, sur des stimuli d'une même catégorie. Dans l'ensemble de ces tâches, l'expérimentateur compare les performances dans des situations dites simples où le sujet n'applique qu'un type d'opération à celles de situations plus complexes, où le sujet alterne entre différents types d'opérations.

Parmi ces tâches de permutation, nous citerons le *Plus-Minus* (Jersild, 1927) dans lequel on compare les performances dans des tâches qui impliquent une succession d'additions ou de soustractions à celles de tâches plus complexes où l'on demande d'alterner entre additions et soustractions.

Un autre exemple de protocole est le *Global-Local task* (Miyake et al., 2000), dans laquelle on demande de traiter l'aspect global ou local d'une « figure de Navon » (Figure 2).

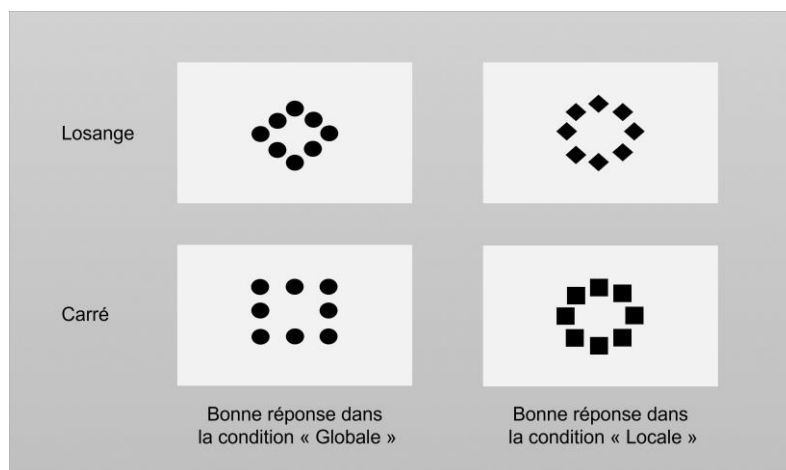


Figure 2 : Illustrations de la tâche Global/Local avec la démonstration des bonnes réponses dans le cas où le stimuli recherché (au niveau Local ou Global) est un Losange ou un Carré.

Nous citerons également le *Trail Making test* (TMT) dans lequel on demande de relier le plus rapidement possible, par ordre croissant et sans interruption du tracé, des chiffres répartis au hasard sur une feuille. Cette situation est comparée à une seconde condition, qui implique de relier de manière alternée des lettres (dans l'ordre alphabétique) à des chiffres (toujours dans un ordre croissant ; voir Figure 3).

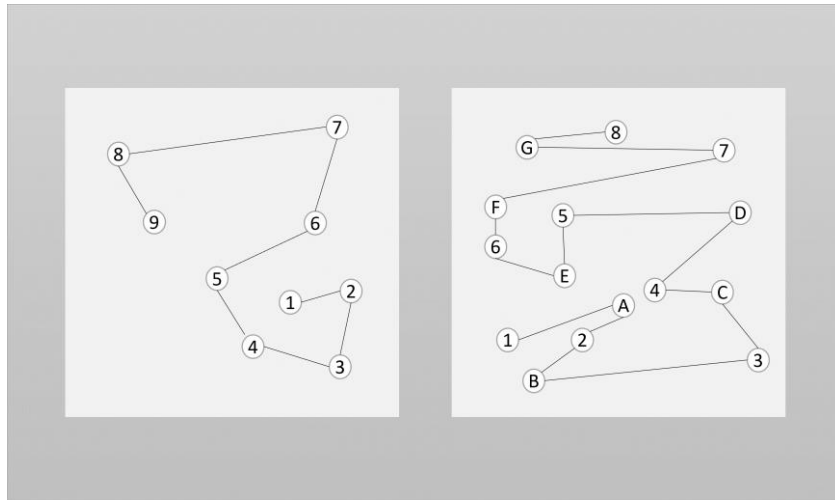


Figure 3 : Exemples de tracés de TMT, avec à gauche le tracé simple composé d'une suite numérique croissante et à droite le tracé complexe composé d'une suite numérique croissante alterné par une suite alphabétique.

Dans la tâche d'*Apprentissage Inversé* (ou *Reversal Learning task*), on présente deux stimuli visuels entre lesquels le sujet doit choisir. Le sujet apprend par essai-erreur lequel des deux est renforcé (par un feed-back positif lorsque le sujet le sélectionne - la cible). Après cet apprentissage, l'expérimentateur introduit un changement dans les contingences de renforcement ; le stimulus précédemment renforcé devient distracteur et l'autre devient la cible. Dans ce type de tâche, il est courant de mesurer à la fois les temps de réponses des sujets (en ms) et leur taux de persévération, c'est-à-dire le nombre de fois où le sujet continue à sélectionner le stimulus devenu distracteur alors que celui-ci n'est plus renforcé.

Le test de *Tri de Carte du Wisconsin* (ou *Wisconsin Card Sorting Test* ; Berg, 1948) reste le protocole le plus utilisé pour évaluer la flexibilité cognitive. Dans cette tâche, l'expérimentateur demande au sujet de trier des cartes en fonction de dimensions prédéfinies (dimension couleur, forme ou nombre ; voir Figure 4). Le sujet apprend par essai-erreur quelle dimension est pertinente pour le classement des cartes. Après atteinte d'un critère d'apprentissage, l'expérimentateur change la dimension de classement (par exemple, en passant de la forme à la couleur) et le sujet doit apprendre la nouvelle règle de classement. Dans cette

tâche, il est courant d'évaluer les performances de flexibilité cognitive par une analyse des réponses de persévération après le changement de règle. On peut également mesurer les temps de réponses (en ms) et calculer la latence d'apprentissage (soit le nombre d'essais réussis pour atteindre un critère défini).

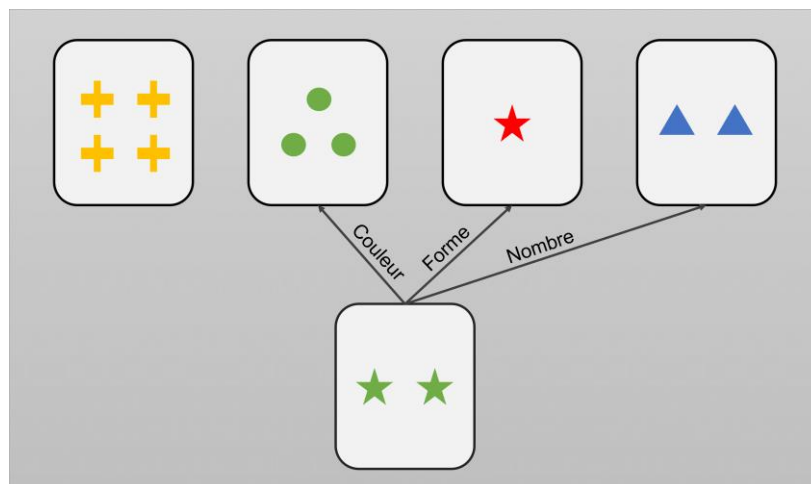


Figure 4 : Illustration d'un classement de carte en fonction de sa dimension Couleur, Forme ou Nombre dans la tâche du Wisconsin Card Sorting Test (WCST ; Berg, 1948).

Il existe de nombreuses variantes du protocole de WCST. Le *Dimensional Change Card Sort* (DCCS) est une adaptation du WCST aux jeunes enfants préscolaires (Zelazo et al., 1996) dans laquelle le sujet doit classer des cartes (lapins bleus et bateaux rouges) sous des cartes-cibles (un lapin rouge et un bateau bleu), toujours en fonction de la dimension pertinentes, avec un changement de règle au cours du test.

Une autre variation du WCST est appelée *Intra-Extra Dimensional Set Shift (ID-ED task* ou *IEDSS*; Downes et al., 1989). Ce test a été développé dans une version automatisée dans la batterie des tests « CANTAB ». Cette version permet de tester les sujets (Humains et non-humains) sur des écrans, à différents changements de règle de classement des stimuli. Dans cette tâche, les sujets doivent discriminer des stimuli composés de formes simples colorées, auxquelles on ajoute ensuite des lignes blanches superposée aux premières formes. La flexibilité des sujets est évaluée en changeant régulièrement la dimension pertinente pour

discriminer les stimuli, par exemple : le sujet doit dans une première série traiter la forme (sans traiter les lignes), puis dans une seconde, il doit traiter les lignes en négligeant les formes (voir pour davantage de détails la partie 3.2. ou Figure 9). Des tests d'apprentissages inversés sont également effectués sur les sujets.

Il est important de noter que ces versions basées sur des critères visuels conviennent aux sujets humains, mais que la comparaison avec d'autres espèces peut nécessiter de changer les dimensions des stimuli à traiter dans la tâche, en fonction des capacités perceptives de l'espèce à tester. On retiendra par exemple chez les rongeurs une adaptation de ce même test qui utilise les dimensions tactiles et olfactives (Tait et al., 2018).

Nota bene : Evaluer la flexibilité cognitive pure, c'est-à-dire donner une mesure exclusive de la flexibilité, semble inaccessible (Maintenant & Bodi, 2021), puisqu'elle est toujours mêlée à d'autres processus cognitifs. Les types d'évaluation choisis pour cette mesure implique donc en plus grande proportion ce processus, mais il est impossible de l'isoler des autres fonctions exécutives. Répondre à une tâche de flexibilité nécessitera l'implication du contrôle inhibiteur (par exemple : inhiber des réponses qui ne sont plus pertinentes) et/ou la mise à jour de la mémoire de travail (rafraichir pour avoir accès à des informations appropriées).

1.7. Synthèse

La flexibilité cognitive fait partie des fonctions exécutives qui modulent le traitement de l'information et le comportement en fonction du contexte, pour l'adapter à de nouvelles situations. Dans le Modèle de Miyake (2000) la flexibilité cognitive coexiste avec les autres fonctions que sont le contrôle inhibiteur et la mise à jour de la mémoire de travail. Elle correspond à la capacité de basculer volontairement d'une tâche cognitive à une autre pour s'adapter aux changements du contexte, ce qui implique de se désengager

d'une stratégie ou d'un état pour s'engager dans un autre. Les structures cérébrales impliquées dans la flexibilité cognitive sont localisées au niveau des zones frontales, pariétales et sous-corticales. Cette fonction serait indispensable à la résolution de problème, à la mise en place des différentes stratégies disponibles en mémoire, ou pour faire preuve d'innovation face à des situations inédites. Les protocoles d'évaluation de la flexibilité cognitive sont divers et variés, mais se rejoignent tous sur les variables utilisées pour son évaluation : l'étude des erreurs de persévérations à la suite d'un changement de règle et les latences d'apprentissages.

Chapitre 2. Etudes des variabilités inter-individuelles dans la flexibilité cognitive chez l'humain

Les recherches menées sur la flexibilité cognitive chez l'Humain ont mis en lumière des différences inter-individuelles. Ces variations peuvent, entre autres, être expliquées par différents facteurs que sont l'âge, le genre, le niveau d'expertise, et d'autres facteurs sociaux ou culturels. Je discuterai l'effet de ces facteurs ci-dessous.

2.1. Le facteur Age : développement, vieillissement... et expertise

Dans la tâche du *Dimensional Change Card Sort (DCCS)*, la plupart des enfants de 3 ans réussissent à trier une série de cartes en fonction de la première dimension (par exemple : par forme), mais échouent à changer de dimension (par exemple : par couleur) alors qu'ils y parviennent autour de 4 à 5 ans (Zelazo et al., 2003). Ces résultats démontrent que la flexibilité cognitive se développe entre 3 et 4 ans. Il serait extrêmement difficile, selon Chevalier & Blaye (2006), d'activer une dimension précédemment inhibée pour les enfants de 3 ans, ce qui expliquerait des erreurs de persévération suite au changement de règle. A partir de 4 ans, l'enfant deviendrait capable de basculer d'une dimension à l'autre (réussir le tri aux changements de dimension successifs ; Diamond, 2013), et de résoudre cette tâche avec des changements de consignes explicites (Chevalier, 2010), où les changements de dimensions sont énoncées par l'expérimentateur. Les protocoles de *permutation de tâches* et du *tri de cartes du Wisconsin*, dans lesquels les changements de dimensions de tri doivent être inférés, montrent également une amélioration des performances au cours du développement. Dans ces études, les performances s'améliorent jusqu'à la fin de l'adolescence (Cepeda et al., 2001 ; Cianchetti et al., 2007).

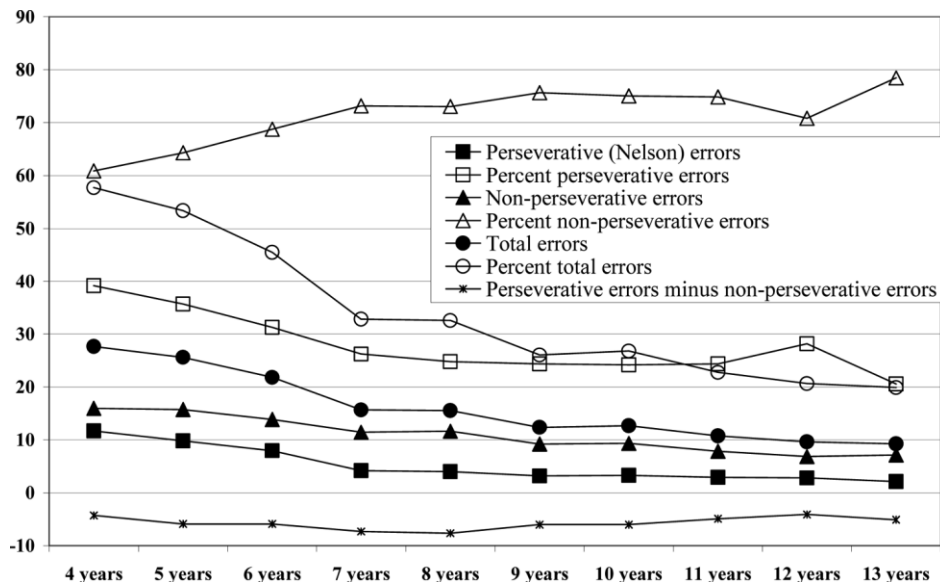


Figure 5 : Evolution des scores et des différents types d'erreurs en fonction de l'âge, figure adaptée de la publication (Cianchetti et al., 2007). Ce graphique montre que la totalité des erreurs et surtout, les erreurs de persévérations diminuent au fil des âges, quel que soit la version de la tâche employée.

Comme pour les autres fonctions exécutives, les performances de flexibilité cognitive sont optimales à l'âge adulte et les premiers déclin apparaissent en parallèle des modifications du cortex préfrontal (CPF) avec l'âge. D'après Samson & Barnes (2013), les fonctions cognitives impliquant le CPF (i.e., contrôle inhibiteur, flexibilité cognitive et mise à jour de la mémoire de travail) seraient particulièrement affectées par le vieillissement normal. West (1996) démontre que le contrôle exécutif est parmi les premières fonctions cognitives à être détériorées par le vieillissement normal. Selon lui, la majorité des altérations relevées au cours du vieillissement sont dues aux dégradations des aptitudes assurées par les lobes frontaux qui subiraient des dommages avec l'avancement en âge. En effet, le vieillissement est associé à une réduction de 10% du volume du cortex frontal (Haug & Eggers, 1991). Ces mêmes auteurs expliquent cette baisse par une diminution du volume des corps cellulaires et une réduction du nombre de synapses dans la région préfrontale chez les sujets âgés de 65 ans et plus.

Les recherches ont rapporté différents exemples de déclin dans les performances de flexibilité cognitive avec l'âge, notamment dans les tâches d'alternance. Ainsi, les performances sont altérées et diminuent de 20 à 89 ans dans les tâches de *Trail making test*, de *Fluence Verbale* et de *Fluidité dans la production graphique* ou « *Design fluency* » (Wecker et al., 2005). De même, les individus âgés effectuent un plus grand nombre d'erreurs de persévération par rapport aux jeunes dans la tâche du *Wisconsin Card Sorting test* (Daigneault, Braun, et Whitaker 1992 ; Ridderinkhof, Span, et van der Molen 2002). Selon Kramer et collaborateurs (1999), les individus âgés (60-75 ans) présentent plus de difficultés dans l'alternance de tâches que les jeunes (18-25 ans). Les altérations de ces performances sont présentes à 50 ans, voire bien plus tôt. Dans une *tâche de Permutation* de discrimination (alternant la catégorisation du genre et des émotions de sujets photographiés), Reimers & Maylor (2005) démontrent des différences de coût de ces alternances de catégories de discrimination sur les temps de réponses. En effet, ces différences de temps de réponses sont visibles à partir des 18-20 ans et augmentent drastiquement jusqu'aux 61-66 ans (voir Figure 6).

Les altérations touchant la flexibilité cognitive dues à l'âge ne sont pas toujours faciles à détecter, avec parfois des résultats contradictoires selon les auteurs et selon les protocoles utilisés. Une étude (Etienne et al., 2008) comparant des sujets jeunes (18-30 ans) à des sujets âgés sains (65-78 ans), a mis en évidence des altérations de performance dans des tests évaluant l'inhibition et la mémoire de travail, mais pas dans tous les tests de flexibilité cognitive (*Plus-Minus test*). Selon Salthouse (1996), les altérations liées à l'âge dans des tâches cognitives seraient dues à un ralentissement cognitif général. Des résultats similaires pour la tâche de *fluence verbale* ont mis en lumière une adaptation cognitive (Troyer et al., 1997) au vieillissement par réorganisation stratégique. Dans cette étude, les sujets âgés présentent des difficultés à changer de catégorie, mais obtiennent néanmoins une performance globale équivalente aux jeunes en produisant davantage de mots dans chaque catégorie grâce à leur

vocabulaire plus enrichi, compensant ainsi leur capacité de flexibilité moins efficace. Dans une autre étude utilisant un protocole de *tâche de permutation*, Kramer et collaborateurs (1999) ont montré, un effet du vieillissement atténué par l'entraînement. Les différences de coûts des alternances de la tâche sur les temps de réponses qui étaient au départ très importantes, entre jeunes (18-25 ans) et les plus âgés (60-75 ans), ont diminué avec l'entraînement, pour devenir équivalent à celui des jeunes. De plus, cet effet persiste sur une période de rétention de 2 mois.

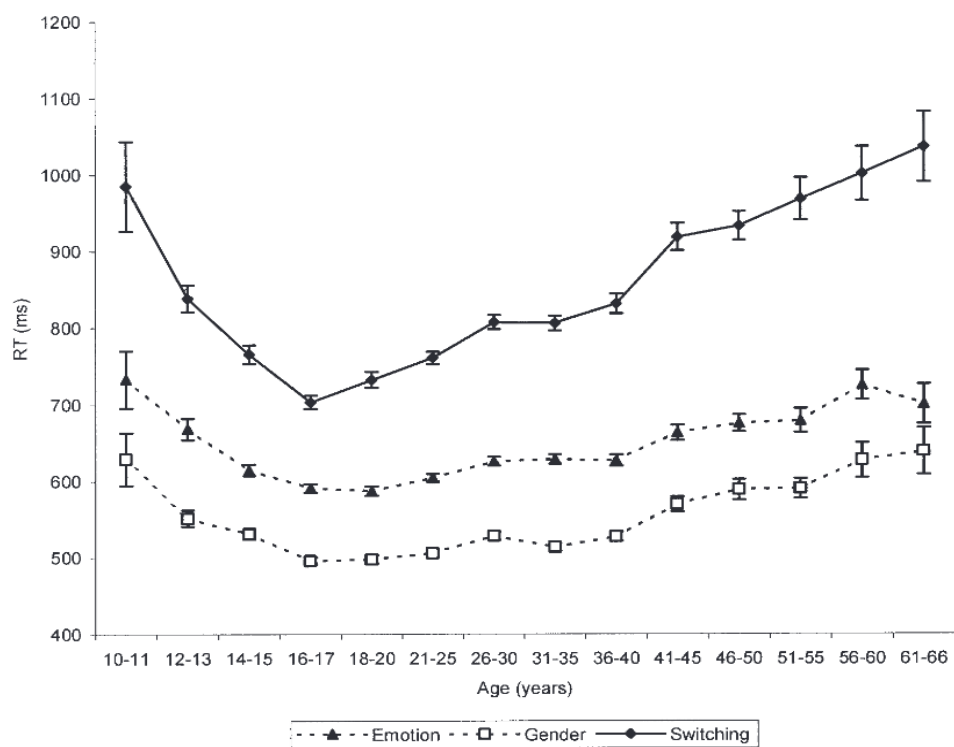


Figure 6 : Temps de réponses (en ms) en fonction de différentes classes d'âge, dans trois tâches de discrimination visuelle de photographie de visages. Les deux premières tâches sont simples, les sujets doivent discriminer les émotions (étoiles) pendant toute une série d'essais, puis le genre (carré) dans une autre série, La troisième tâche qui alterne les deux types de discrimination (rond) montre des performances altérées chez les jeunes, optimales chez les adultes, puis augmentent avec l'âge. Figure adaptée de la publication de Reimers & Maylor (2005).

Les stratégies d'adaptation au vieillissement sont issues d'au moins deux formes de résilience cognitive distinctes : D'une part, l'expertise dans la réalisation d'une tâche prend place avec l'entraînement, ce qui permettrait soit de réduire le besoin en ressources nécessaires à l'exécution de cette tâche, soit la mise en place de stratégies facilitant l'atteinte de l'objectif (Bäckman & Dixon, 1992). D'autre part, l'expérience individuelle construite au cours de la vie fournirait des ressources complémentaires dans différents domaines composant une réserve cognitive qui permettrait de compenser les effets liés à l'âge (Baltes et al., 1986).

2.2. Les autres facteurs (facteurs socio-culturels et genre)

Le contexte socio-économique, dans lequel évoluent les sujets, semble également impacter la flexibilité cognitive. Ainsi, Noble et collaborateurs (2007) décèlent des performances amoindries dans une tâche évaluant la flexibilité cognitive (proche du *WCST*) chez des enfants évoluant dans un contexte socio-économique faible. D'autres études démontrent un lien entre différences de performance de flexibilité cognitive et différences culturelles (via le *DCCS test* chez des enfants de 3 à 5 ans; Legare, 2019), et un effet de l'exposition à de multiples cultures (*switching task* chez des adultes de 30 ans; Bockelmann, 2022). Dans ces études, les temps de réponse sont significativement plus courts dans les essais liés à une alternance (pour des paradigmes utilisant des lettres) chez les sujets multiculturels que chez les monoculturels. Enfin, le bilinguisme induirait également un avantage en terme de flexibilité cognitive. En effet, les sujets bilingues montrent de meilleures performances dans la tâche du *WCST*, et ce dès l'âge de 5 ans : les enfants bilingues font significativement moins d'erreurs de persévération que les monolingues (Bialystok & Martin, 2004).

Enfin, rares sont les études ayant démontré un lien entre flexibilité cognitive et sexe. Overman et collaborateurs (1996) montrent de meilleures performances chez les garçons de 30

mois que chez les filles du même âge dans une *tâche d'apprentissage inversé*, mais les différences entre les sexes disparaissant au-delà de cet âge.

2.3. Flexibilité cognitive et cognition sociale

D'après Adolphs (2006), la cognition sociale est « un ensemble de processus permettant de naviguer dans le monde social, qui n'est pas uniquement basé sur des événements qui se produisent en nous-même. Cela englobe le système d'interactions sociales dans lequel nous sommes engagés avec les autres personnes qui nous entourent » (Adolphs, 2006 ; p33). La cognition sociale implique entre autres, une capacité à interpréter et à prédire les comportements des autres sur la base de leur contenu mental (par exemple, leurs croyances, leurs intentions, leurs émotions). Elle implique également une prise en compte de stimuli sociaux provenant de l'environnement, afin d'adapter notre propre comportement aux situations d'interaction sociale (Moreau & Champagne-Lavau, 2014). Ainsi, la cognition sociale fait référence à deux ensembles des processus intervenants dans les relations sociales : des compétences de décryptage des indices sociaux qui nous entourent, mettant en scène la théorie de l'esprit, mais aussi des aptitudes indispensables à la régulation des conduites et des interactions sociales (comme la régulation émotionnelle et comportementale).

La théorie de l'esprit (*ToM* pour *Theory of Mind*) est la capacité d'un individu à attribuer des états mentaux (tels que des émotions, des pensées, des croyances, des intentions, des désirs...) aux autres que lui-même. L'hypothèse que la ToM ne serait pas un module spécifique de la cognition humaine hyperspécialisé dans le traitement des états mentaux est de plus en plus étayée. Dans une revue de synthèse, Moreau & Champagne-Lavau (2014) avancent le fait qu'il s'agirait d'abord d'un regroupement de processus spécialisés pour traiter les stimuli à valence sociale, comme les expressions faciales, l'orientation du regard et les mouvements corporels d'autrui. Toujours selon ces auteurs, ces processus ou mécanismes précurseurs seraient ensuite

en interaction avec d'autres processus non spécifiques aux stimuli sociaux, comme le langage, la mémoire ou les fonctions exécutives, sur lesquels se développent les raisonnements méta-représentationnels. La ToM est d'abord la capacité à interpréter les signaux pour prédire les comportements et actions d'autrui, puis l'aptitude à se représenter les états mentaux d'autrui et enfin à adopter le point de vue de l'autre. La flexibilité cognitive est une fonction indispensable à la ToM. Envisager le point de vue d'autrui, c'est avoir une perspective différente de la nôtre qui peut correspondre à l'état d'autrui. Cela implique de se désengager de manière flexible de notre propre point de vue pour développer d'autres alternatives. Zelazo et collaborateurs (2003) avancent l'hypothèse selon laquelle l'acquisition de la ToM seraient basée sur le développement de processus généraux, dont les fonctions exécutives, et notamment la flexibilité cognitive. Hughes (1998) montre que le développement de la ToM se fait en parallèle du développement des fonctions exécutives. Il observe en effet chez les enfants d'âge préscolaire des progrès simultanés dans la compréhension d'états mentaux et dans les performances (*test de la Tour de Londres*) impliquant un contrôle inhibiteur et de la flexibilité cognitive. Ces résultats sont complétés par une étude démontrant que les performances de compréhension sociale d'enfants de 7 à 12 ans sont corrélées à leurs performances de flexibilité cognitive testées avec un protocole inspiré du *DCCS*. Les deux processus (ToM et flexibilité) se développent donc en parallèle.

Dans une autre perspective, la cognition sociale nécessite également une régulation émotionnelle et l'ajustement du comportement en adéquation avec le contexte. Les altérations des fonctions exécutives peuvent notamment empêcher l'inhibition d'une réponse émotionnelle qui n'est plus appropriée au contexte, la réévaluation d'une situation en termes non-émotionnels, ou encore la focalisation sur un élément non émotionnel du contexte (Van der Linden, 2004). D'après le même auteur, la flexibilité cognitive contribuerait à la régulation des biais attentionnels. La flexibilité permettrait de limiter l'impact d'un stimulus menaçant par le développement de stratégies consistant à rediriger son attention vers un stimulus source de

sécurité. Les travaux ontogénétiques ont confirmé que l'utilisation de stratégies de régulation émotionnelle par l'enfant affecte favorablement le développement de ses compétences sociales (Calkins & Fox, 2002).

La flexibilité cognitive permet enfin la résolution de conflits sociaux dont l'issue pourra éventuellement modifier la position sociale de l'individu concerné. Les stratégies de résolution de conflits sociaux peuvent être décrites comme des stratégies de résolution de problème social (*Social problem-solving*). Un conflit émerge lorsque deux individus ou plus ont des objectifs contradictoires et la résolution de problèmes sociaux implique, comme dans des situations non sociales, (1) la représentation du problème avec (2) l'identification du but, (3) la détermination puis (4) l'application des étapes pour atteindre l'objectif (par la mise en place de différentes stratégies sociales), pour finir par (5) l'évaluation du succès de la stratégie par rapport au but recherché. La résolution de problèmes sociaux fait donc appel aux mêmes mécanismes cognitifs que la résolution de problèmes non-sociaux (voir chapitre 1.5, ou Figure 1). La flexibilité cognitive peut donc influencer ces stratégies de résolution de problème social. Dans une étude comparant performance au test du *Wisconsin Card Sorting Test* et résolution de problème social chez l'enfant, Bonino & Cattelino (1999) ont constaté que les sujets les plus flexibles cognitivement étaient les plus aptes à agir de manière coopérative, et à résoudre les conflits. Ces sujets étaient capables de se détacher de la situation conflictuelle, d'attendre, d'éviter le conflit ou encore d'identifier de nouvelles stratégies de résolution. De la même manière que dans un contexte non-social, la flexibilité cognitive donnera la capacité aux sujets de se désengager des informations sociales non-pertinentes, pour mettre en place d'autres stratégies efficaces via la mise à jour d'informations sociales cohérentes.

La flexibilité cognitive joue donc un rôle primordial dans la cognition sociale. Elle contribue probablement au développement de la ToM. Elle participe à la mise en place de la régulation émotionnelle et joue un rôle important dans la résolution de problèmes sociaux. Elle permet notamment la gestion ou l'évitement de conflits, la coopération, la création d'alliance

ou d'affinités sociales, autant d'évènements qui pourront avoir un impact, nous le verrons plus tard, sur le statut social des individus.

2.4. Flexibilité cognitive et cas pathologiques

La schizophrénie (SZ) est un trouble mental caractérisé par une perturbation de la pensée, des émotions, de la perception et des comportements des personnes atteintes (Kebir et al., 2008). On distingue trois formes cliniques différentes de la schizophrénie, caractérisées par le regroupement de certains symptômes que sont la distorsion de la réalité (délire et hallucination), la désorganisation (désordre de la pensée, affect inapproprié) et la pauvreté psychomotrice (pauvreté du discours, émoussement affectif, repris social, ralentissement moteur). Ainsi, la forme « psychotique » (ou « positive » selon les auteurs) n'est associée à aucun trouble cognitif, la forme « désorganisation » est associée à des troubles des fonctions exécutives, de la fluidité verbale et de l'attention sélective, et la forme « négative » est associée à des troubles des fonctions exécutives et de la fluidité verbale (Bejaoui & Pardinielli, 2010). Dans cette dernière étude, seuls les schizophrènes classés dans la dimension négative, montrent de faibles performances de flexibilité cognitive : évalués avec la tâche du *Tri de carte du Wisconsin (WSCT)*, les patients atteints de SZ réalisent de nombreuses erreurs de persévération et achèvent peu de catégories de classements. La tâche du *WSCT* peut être utilisée pour estimer le potentiel d'apprentissage de sujets schizophrènes (Raffard et al., 2009) en vérifiant l'évolution des performances dans la tâche du *WSCT*, à la suite d'un entraînement dans cette même tâche, afin d'apprécier et d'optimiser les chances de réussite d'un traitement permettant la réhabilitation et la réinsertion sociale des patients atteints de SZ.

Les troubles du spectre autistique (TSA) sont des troubles développementaux (débutant entre 6 et 12 mois) se caractérisant par une combinaison de différents symptômes plus ou moins marqués, tels que des anomalies qualitatives dans l'interaction sociale réciproque et la

communication (verbale et non verbale), associées à un répertoire répétitif des intérêts et des activités comme les comportements stéréotypés et la diminution des activités spontanées et imaginatives (Fuentes et al., 2012). De nombreuses recherches ont étudié les liens entre TSA et d'éventuels déficits de flexibilité cognitive (voir pour une revue de la littérature Leung & Zakzanis, 2014). Un grand nombre d'études démontre un déficit de flexibilité cognitive chez les personnes atteintes de TSA, avec toutefois une importante variabilité dans les tailles d'effet de ces études et leurs conclusions associées. Un examen de cette littérature (voir Leung & Zakzanis, 2014) permet trois conclusions. En premier lieu, la méthode de mesures neuropsychologiques la plus discriminante est la *tâche du tri de carte du Wisconsin (WCST)*. La seconde est la mise en évidence d'un lien entre ces altérations de la flexibilité cognitive et la présence de comportements répétées (les mouvements moteurs, les obsessions d'objet et l'insistance sur des routines rigides) chez les TSA ; il existe en effet, une corrélation positive et significative entre la fréquence de comportements répétés et le nombre d'erreurs de persévération dans la tâche du *WCST* (South et al., 2007). Enfin, ces études ne révèlent aucune corrélation entre le niveau d'altération de la flexibilité cognitive et la mesure de quotient intellectuel (QI).

Le Trouble Déficitaire de l'Attention avec ou sans Hyperactivité (TDA/H) est un trouble neurodéveloppemental fréquemment diagnostiqué chez l'enfant scolaire (5 à 7%). Ce trouble est caractérisé par des symptômes d'inattention, d'hyperactivité et d'impulsivité avec des fréquences plus élevées que ce qui est attendu pour le niveau de développement, provoquant un dysfonctionnement chez l'enfant au quotidien (Fournier, 2018). Les enfants atteints de TDA/H présentent fréquemment des difficultés dans leurs comportements sociaux et dans leurs interactions avec les autres (Mary et al., 2009). Une interaction complexe de facteurs génétiques, neurobiologiques et environnementaux serait à l'origine de ce trouble (Vézina, 2019). Les études divergent sur le lien entre ce trouble et l'altération de la flexibilité cognitive, avec des résultats contradictoires quant aux performances dans la *tâche du Wisconsin (WCST)*.

Cependant, une méta-analyse sur 33 recherches montre que les personnes atteintes de TDA/H présentent de manière assez constante une performance inférieure à celle des personnes sans diagnostic clinique sur le *WCST*, mesurée par le pourcentage de réponses correctes, le nombre de catégories, le total d'erreurs, et la fréquence des erreurs de persévération (Romine et al., 2005).

La maladie d'Alzheimer (MA) est une maladie neurodégénérative de l'adulte qui entraîne une altération cognitive. D'après Delacourte et collaborateurs (2007), cette maladie conduit de manière irréversible à la perte de la mémoire (amnésie) et des fonctions cognitives à l'origine d'aphasie (perte des capacités liées au langage), d'apraxie (perte des capacités liées au mouvement) et d'agnosie (perte de la capacité de reconnaissance). Dans une revue de littérature, Guarino et collaborateurs (2019) exposent les résultats des 14 études recensées ayant eu pour but d'évaluer la flexibilité cognitive chez des patients atteints de MA en utilisant des protocoles de *Tri de cartes du Wisconsin (WCST)*, plus ou moins modifiés. Dans la majorité des études, les personnes atteintes de MA achèvent moins de catégories et réalisent davantage d'erreurs de persévération que les sujets sains. On notera toutefois que six de ces études présentent des résultats plus ambigus, avec des performances proches de celles de sujets sains dans des tâches modifiées du *WCST* (avec des versions plus courtes, plus faciles où l'on informe les sujets du changement de règle).

En résumé, l'examen de la littérature montre que les pathologies neurodéveloppementales ou neurodégénératives décrites ci-dessus sont souvent associées, mais à divers degrés, à un déficit de flexibilité cognitive. Il est important de noter que les patients atteints de ces différentes pathologies souffrent d'isolement social. Nous pouvons donc faire l'hypothèse que leur déficience de flexibilité cognitive peut être à l'origine (au moins en partie) de ce retrait social.

Par ailleurs, la littérature suggère qu'il existe un lien entre ces pathologies (exceptée la Maladie d'Alzheimer) et les gènes (comme *SLC6A4*) codant pour la protéine de transport de la

sérotonine 5HTT. Ce gène est notamment impliqué dans la flexibilité cognitive (Nilsson et al., 2019), ainsi que dans la régulation des émotions et de la cognition sociale (Canli & Lesch, 2007). Les allèles HTTLPR du gène SLC6A4, en version courte (S pour Short), sont associés à l'anxiété, la dépression, et à une de plus forte sensibilité au stress, alors que les versions longues (L) sont associées à une augmentation significative de la sévérité des symptômes de la schizophrénie (Goldberg et al., 2009). D'autre part, Brune et collaborateurs (2006) ont montré que les sujets TSA du groupe « court » de 5-HTTLPR (génotypes S/L ou S/S) présentaient une incapacité sévère « à utiliser la communication non verbale pour réguler l'interaction sociale » (p2154). Les sujets du groupe long (génotype L/L) exprimaient davantage d'agressivité, de comportements « moteurs stéréotypés et répétitifs », et présentaient des déficits plus sévères dans « les expressions faciales dirigées et les intérêts sensoriels inhabituels ».

2.5. Synthèse

Il existe de nombreuses causes de variabilités inter-individuelles dans la flexibilité cognitive chez l'humain. L'âge en est un des principaux : en effet, chez les sujets sains, la flexibilité se développe progressivement jusqu'à la fin de l'adolescence, pour atteindre des performances optimales à l'âge adulte. Ces performances déclinent ensuite chez les sujets d'âge mûr et présentent de plus en plus d'altérations chez les individus les plus âgés. D'autres facteurs font varier les niveaux de flexibilité cognitive, comme l'expertise, qui permet notamment de compenser l'apparition de déficit avec l'âge.

Il semble, par ailleurs, que la flexibilité est liée à la socialité. La flexibilité cognitive serait un élément indispensable à la théorie de l'esprit et permettrait la régulation des émotions, des comportements dans les interactions sociales. Elle jouerait un rôle primordial dans la résolution de problèmes sociaux, par exemple dans les conflits sociaux.

Enfin, ce lien entre flexibilité et socialité se retrouve également dans de nombreuses neuropathologies (par exemple TSA) qui présentent à la fois des déficiences de la flexibilité cognitive associées à un retrait social pour les patients atteints. Ce lien entre flexibilité et pathologie peut avoir un support génétique et physiologique. En effet, les gènes codant pour les protéines du transport de la sérotonine semblent être à l'origine d'une prédisposition génétique pour ces pathologies, qui affecte à la fois la flexibilité cognitive et la régulation sociale des personnes atteintes.

Chapitre 3 : La flexibilité cognitive chez les primates non-humains (PNH)

3.1. Les PNH : modèles d'étude de la flexibilité cognitive

Du fait de sa proximité génétique avec l'humain, l'étude des PNH (pour Primate Non-Humain) permet de retracer l'histoire phylogénétique de la mise en place de la flexibilité cognitive, ainsi que celle des autres FE. Lorsque des divergences apparaissent de façon uniforme sur un clade, on peut faire l'hypothèse d'un changement évolutif, et estimer sa date d'apparition avec celle du dernier ancêtre commun à ce clade (voir la Figure 7).

Le PNH est devenu un modèle (ou groupe de modèles) animal privilégié dans le domaine des neurosciences. Que ce soit dans des études biomédicales ou de neurosciences cognitives, l'utilisation du modèle « PNH » enrichit nos connaissances sur les cerveaux, leurs cartographies anatomiques et fonctionnelles, par différentes méthodes d'études (électroencéphalographie (EEG), magnétoencéphalographie (MEG), tomographie par émission de positons (TEP), imagerie par résonance magnétique anatomique ou fonctionnelle (IRM/IRMf), etc...). Les espèces de prédilection en neurosciences et dont on a une bonne connaissance du cerveau sont les macaques rhésus (*Macaca mulatta*) et crabier/cynomolgus (*Macaca fascicularis*), le ouistiti (*Callithrix jacchus*), le microcèbe (*Microcebus murinus*) et le babouin (*Papio anubis*). Les Grands-singes ne sont plus utilisés dans des protocoles invasifs, mais les études réalisées antérieurement à cette période de protection, surtout chez le chimpanzé (*Pan troglodytes*), fournissent des informations précieuses sur leur cerveau et son fonctionnement. Cette bonne connaissance de l'anatomie cérébrale et la possibilité d'étudier leurs comportements, font des PNH de bons sujets d'étude de la flexibilité cognitive.

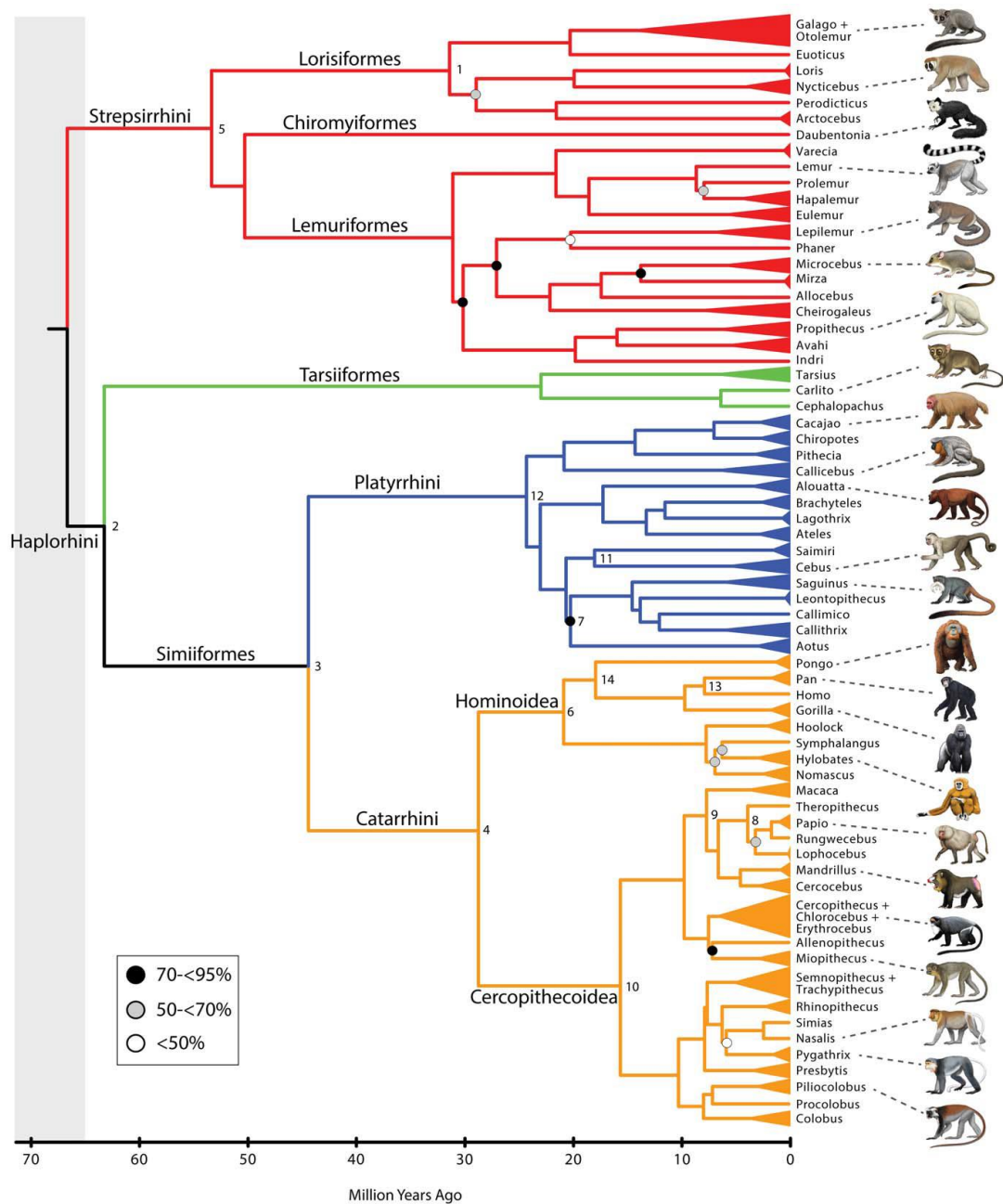


Figure 7 : Arbre phylogénétique, adapté de la publication de Springer et collaborateurs (2012), de 70 genres de primates déduites d'une super-matrice d'espèces, permettant de dater la séparation de l'espèce *Homo sapiens* par exemple, de 6.6 Ma (Million d'années) avec le genre *Pan* (les chimpanzés et bonobos), 15.09 Ma avec le genre *Pongo* (les orang-outans), 17.36 Ma avec la famille des *Hylobatidae* (les gibbons), 25.07 Ma avec la famille des *Cercopithecoidea* (grande famille regroupant entre autres les genres *Macaca* (les macaques) et *Papio* (les babouins)), 40.60 Ma avec les *Platyrrhiniens* (clade des singes du nouveau monde regroupant notamment les familles *Cebidae* (par exemple : capucins,

saimiris) et *Callitrichidae* (par exemple : *ouistitis*, *tamarins*)), 61.16 Ma avec les *Tarsiformes* et enfin 67.84 Ma avec l'ensemble des *Strepsirrhiniens* englobant les *Lémuriformes* (par exemple : *microcèbes*, *lémurs catta*, ...) et *Lorisiformes* (par exemple : *loris*, *galagos*, ...).

Les PNH montrent également de nombreux points communs avec les humains dans leurs différentes structures sociales. La flexibilité cognitive est fortement liée au comportement, notamment au comportement social, ce qui renforce cet argument pour l'étude des primates. Enfin, l'étude des PNH dans un contexte social (en groupe) permet souvent un meilleur contrôle des variables expérimentales que pour l'espèce humaine dont le groupe social est moins facilement contrôlable. Pour toutes ces raisons, les PNH font de très bons modèles d'étude dans les domaines des sciences comportementales ou en neurosciences, et donc *a priori*, de bons modèles pour l'étude de la flexibilité cognitive.

3.2. Les différentes tâches pour étudier la flexibilité cognitive chez les PNH

Différentes tâches ont été développées pour étudier la flexibilité cognitive chez le PNH. Elles sont majoritairement utilisées avec des systèmes informatisés qui délivrent automatiquement les récompenses. Nous décrivons dans cette partie les différents protocoles employés :

La tâche la plus largement utilisée est la tâche d'*Apprentissage inversé* (ou *Reversal learning task*). Cette tâche consiste en la présentation de deux stimuli, avec des positions généralement randomisées. Le sujet est renforcé positivement en choisissant un premier stimulus (A+) mais il est puni s'il choisit l'autre stimulus (B-), c'est-à-dire le distracteur à éviter. L'apprentissage se fait habituellement par essai-erreur et après l'atteinte d'un critère de réussite, on procède à l'inversion des contingences de renforcement : A devient le distracteur à

éviter, et B devient la cible qu'il faut choisir (Figure 8). On évalue ensuite l'impact de l'inversion de règle en calculant le pourcentage de réponses correctes avant et après l'inversion ou en calculant le nombre d'erreurs de persévération après l'inversion.

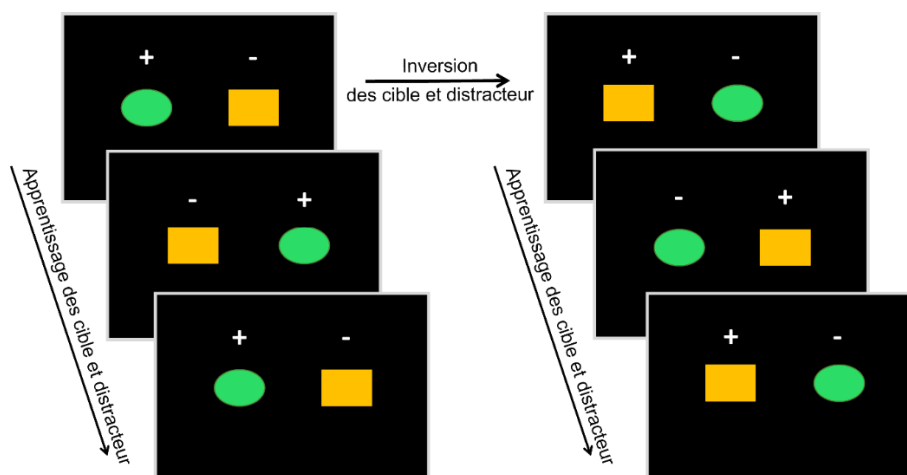


Figure 8 : Illustration de l'Apprentissage inversé (ou Reversal learning task). Dans le premier bloc, les sujets doivent simplement choisir A+ (le rond vert) et éviter B- (le carré orange). La règle est inversée dans le second bloc. Il doit maintenant choisir B+, et éviter A-.

La tâche de *Transfer index* est une version particulière d'apprentissage inversé, développée par Rumbaugh (1971). Comme dans les autres tâches d'apprentissage inversé, les sujets doivent apprendre à discriminer une paire de stimuli jusqu'à l'atteinte d'un critère de réussite (Rumbaugh, 1971). L'expérimentateur utilise deux critères d'apprentissage différents (par exemple 67% ou 84% de succès sur 50 essais, chez Bonté et al., 2014) pour moduler la force de l'apprentissage des stimuli. Les contingences de renforcements sont inversées après atteinte de chacun des deux critères (S+ et S-). L'indice de transfert (ou TI pour Transfer Index) est calculé en faisant le rapport entre le pourcentage de bonnes réponses aux essais d'inversion et le critère d'apprentissage dans la situation considérée. Cette tâche a été utilisée sur un grand nombre d'espèces de PNH : gorille (*Gorilla gorilla gorilla*), gibbon (*Hylobates lar*), talapoin (*Miopithecus talapoin*) permettant un échantillon de comparaison des performances des petits aux grands singes (Rumbaugh, 1971). Le panel d'espèces s'est ensuite élargi notamment aux

macaques rhésus (*Macaca mulatta* ; Massel et al., 1981), aux babouins (*Papio papio* ; Bonté et al., 2014; et *Papio anubis* ; Zürcher et al., 2010), aux singes du nouveau monde avec les capucins (*Cebus apella* ; De Lillo & Visalberghi, 1994) et les ouistitis (*Callithrix jacchus* ; Dias et al., 1996), ou encore aux strepsirrhiniens avec les microcèbes (*Microcebus murinus* ; Picq, 2007).

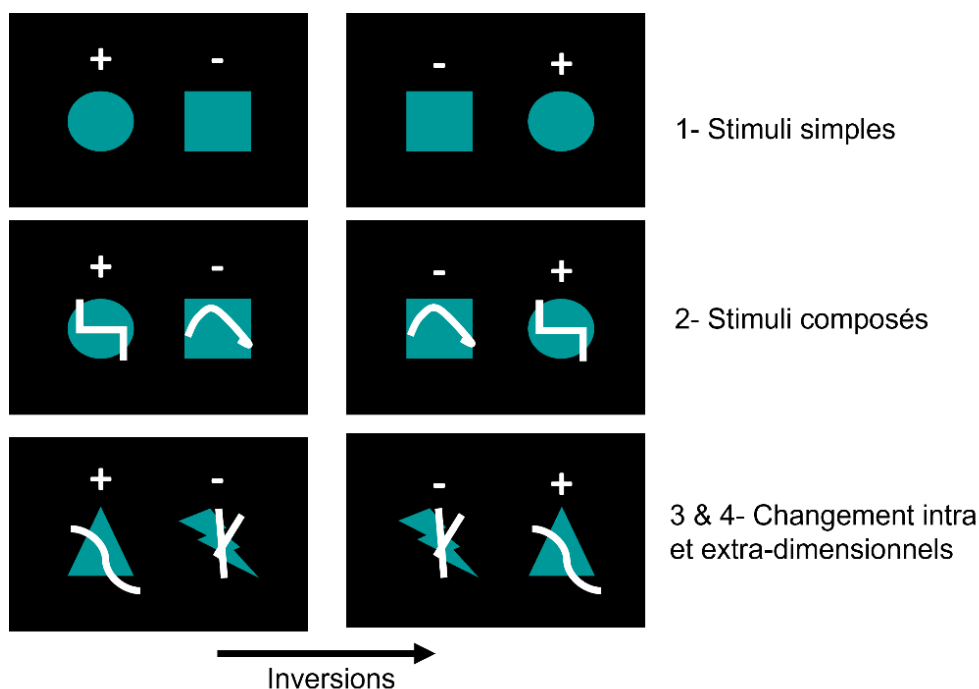


Figure 9 : Illustration de l’ID/ED task et des différentes phases de test et des stimuli qui les composent : 1) discrimination simple et sa possible inversion de valence des stimuli, 2) la discrimination des formes sur les stimuli composés et son inversion de valence, 3) le changement intra-dimension (changement des formes) ou 4) le changement extra-dimensionnel (changement des lignes) et leurs inversions.

Une autre variante du paradigme de l’apprentissage inversé est la tâche *Intra/extra-dimensionnelle* (ID/ED task ou encore *IED task*). Cette tâche est un peu plus complexe que les précédentes. Elle consiste dans un premier temps à apprendre à discriminer des formes simples sur lesquelles on va ajouter, dans un second temps, différentes lignes blanches (qui ne devront pas être traitées à ce stade). Dans un troisième temps, l’expérimentateur propose d’apprendre à

discriminer une nouvelle paire stimuli sur la même dimension (la forme) que dans les phases précédentes, il s'agit du changement intra-dimensionnel. Dans la quatrième phase, le sujet devra traiter les lignes et se mettre à négliger les formes, ce qui correspond au changement extra-dimensionnel. Enfin, dans l'ensemble de ces phases, les valences du renforcement des stimuli sont inversables (Figure 9). L'évaluation de la flexibilité se fait par la comparaison des scores et taux d'erreurs sur les différentes phases. Cette tâche a été utilisée avec différentes espèces de PNH, notamment chez les ouistitis (*Callithrix jacchus* : Dias et al., 1996, 1996; Roberts et al., 1988), les macaques rhésus (*Macaca mulatta* : Baxter & Gaffan, 2007; Weed et al., 2008), les microcèbes (*Microcebus murinus* : Picq, 2007) ou encore les babouins (*Papio anubis* : Zürcher et al., 2010).

La tâche du Tri de cartes du Wisconsin (ou WCST pour Wisconsin Card Sorting test) a aussi été fréquemment adaptée pour le test des PNH. Moore et collaborateurs (2003) ont développé une première version de ce test intitulée le Conceptual Set-Shifting Task (CSST). La tâche de CSST consiste à présenter au sujet trois objets de couleurs (rouge, verte et bleue) et de formes (rond, étoile, triangle) différentes sur un même affichage. A chaque affichage, la totalité des couleurs et des formes sont représentées pour former trois stimuli par combinaison des deux dimensions (par exemple : une étoile verte, un rond rouge et un triangle bleu ; voir Figure 10). Le sujet doit sélectionner le stimulus renforcé en suivant une règle unique (par exemple : choisir le triangle) jusqu'à l'atteinte d'un critère de réussite (par exemple : 9 succès sur 10 essais consécutifs) qui déclenche le changement de règle. Dans la tâche originale de Moore, les macaques devaient toucher le triangle, puis la couleur bleue, et enfin l'étoile. Ce protocole a notamment été employé pour évaluer la flexibilité cognitive chez le macaque rhésus (*Macaca mulatta* ; Moore et al., 2003), chez le babouin de Guinée (*Papio papio* ; Bonté et al., 2011) et le chimpanzé (*Pan troglodytes* ; Lacreuse et al., 2014).

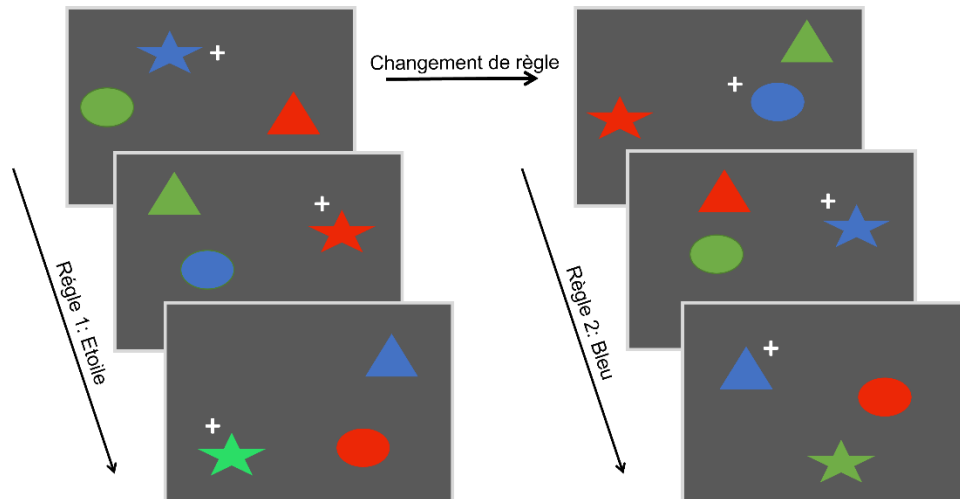


Figure 10 : Illustration de la tâche de *Conceptual Set-Shifting task* (CSST ; Moore et al., 2003). Au cours de la première session (figures de gauche) le sujet doit systématiquement choisir l'étoile, quelle que soit sa couleur. La règle change après atteinte du critère, il doit alors choisir dans ce cas, la forme bleue.

Une autre version du *WCST* adaptée aux PNH a été développée dans le cadre d'études lésionnelles et électrophysiologiques avec des macaques rhésus (*Macaca mulatta* ; Buckley et al., 2009) et des macaques japonais (*Macaca fuscata* ; Mansouri & Tanaka, 2002). Comme dans la tâche originale, les sujets doivent appairer deux stimuli, en considérant leur couleur ou leur forme. On présente au sujet un premier affichage avec un premier stimulus modèle (par exemple : un carré bleu) qui devra ensuite être associé à un second stimulus, sur un écran composé du stimulus cible, qui partage la dimension cible avec le modèle (par exemple : sa couleur bleue), et de deux distracteurs qui partagent, pour l'un, la dimension alternative, et pour l'autre aucune dimension avec le modèle. Le protocole fait appel à un lot de 36 stimuli correspondant à la combinaison des 6 couleurs et 6 formes proposées. Dans une autre variante de la tâche (Figure 11), le stimulus modèle doit être associé à l'objet qui ne comporte aucune des dimensions le composant (par exemple : si le modèle est un carré bleu, et les autres objets sont un carré rouge, une croix bleue et un rond vert). De la même manière que pour les autres protocoles inspirés du *WCST*, la règle change après atteinte d'un critère d'apprentissage, puis

la flexibilité cognitive est évaluée en considérant les variables score et taux d'erreurs de persévération.

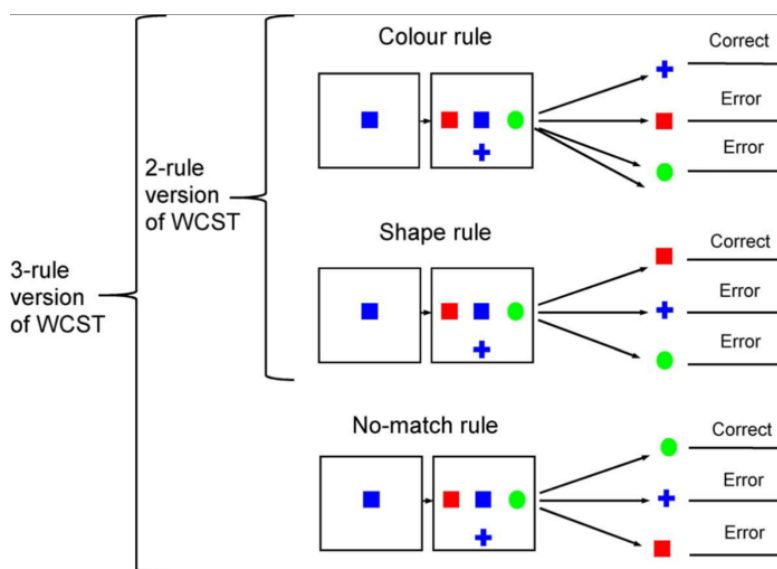


Figure 11 : Illustration du paradigme de WCST utilisé chez le macaque rhésus (*Macaca mulatta*) et le macaque japonais (*Macaca fuscata*) avec les deux règles habituelles « 2-rule version » et sa variante « 3-rule version of WCST ». (Mansouri et al., 2020).

Enfin, un autre paradigme permettant de tester la flexibilité cognitive chez les PNH est la tâche de *Permutation* (ou *Switching task* ou encore *Shifting task*). Dans cette tâche, le sujet est entraîné à sélectionner des stimuli en fonction de dimensions pertinentes déterminées par des indices visuels. Ainsi, le sujet devra par exemple, toucher les items du plus clair au plus foncé si l'écran est bleu, ou toucher les items du plus petit au plus gros si l'écran est rouge (Figure 12). Cette tâche implique donc d'adapter les réponses en fonction de l'indice contextuel, les blocs d'essais étant généralement organisés en suites consécutives d'essais « switch » (avec une règle différente) ou non-switch (essais consécutifs avec la même règle à suivre). La flexibilité cognitive est évaluée par le pourcentage d'erreurs ou de bonnes réponses ou les temps de réponses moyens (RT) en fonction des conditions. Ce protocole a surtout été utilisé avec le macaque rhésus (*Macaca mulatta* ; Avdagic et al., 2014).

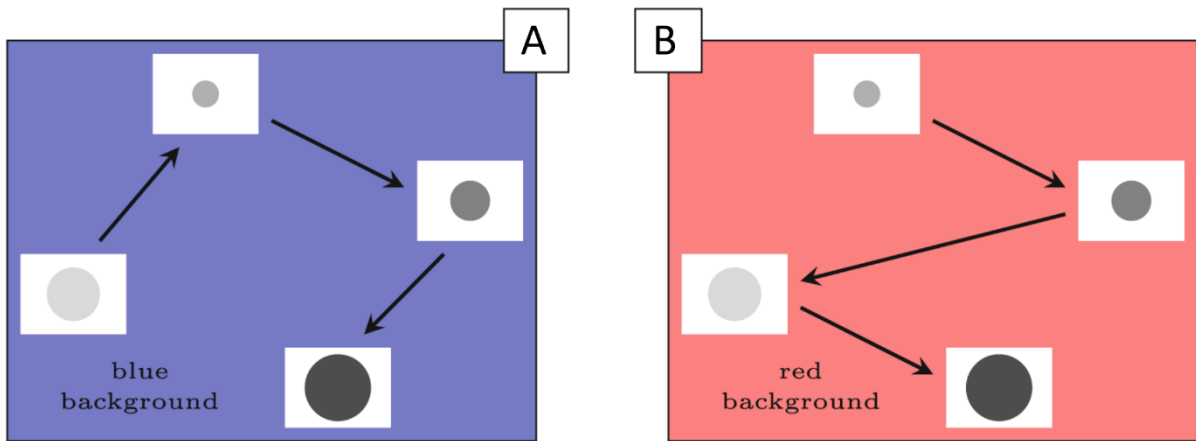


Figure 12 : Exemple de tâche de Permutation (ou Switching task) : paradigme de Avdagic et collaborateurs (2014) où les sujets doivent classer les stimuli en fonction de leur luminance dans le cas d'un fond bleu (A), et en fonction de leur taille pour un fond rouge (B). Figure adaptée de la publication de Avdagic et collaborateurs (2014).

Les protocoles utilisés pour évaluer la flexibilité cognitive chez le PNH sont ainsi nombreux et divers, et de complexité différente. Cependant, ces protocoles ont pour point commun d'imposer l'apprentissage d'une règle qui devra ensuite être négligée par le sujet. Dans toutes ces études, la flexibilité est inférée par l'évaluation des scores d'apprentissage et des erreurs de persévération à la suite du changement de règle.

3.3. Variabilités inter-individuelles de flexibilité cognitive chez les PNH

3.3.1. Le facteur Age

Dans la suite de ce chapitre, nous exposerons les différences de performance de flexibilité cognitive chez des PNH à différents stades de développement, en l'occurrence chez les jeunes (juvéniles, adolescents ou prépubères), chez les adultes (ou jeunes adultes en sortie

de puberté), chez les individus d'âge mûr (ou middle-age car ils sont arrivés à la moitié de leur espérance de vie) et les plus âgés. Les espérances de vie étant très différentes d'une espèce à l'autre, nous utiliserons ces classes d'âge pour homogénéiser la lecture de cette évolution (Cf tableau 1 pour la correspondance âge et classe d'âge en fonction de l'espèce et des références bibliographiques).

Classe d'âge citées	Correspondance des âges dans l'article	Espèce	Référence de l'article	Espérance de vie en milieu naturel	Maximum connu en captivité
Juvenile	Jusqu'à 15 ans	Chimpanzé (<i>Pan troglodytes</i>)	Cantwell <i>et al</i> , 2022	40	80
Jeune adulte	15 à 20 ans			40	80
Adulte	À partir de 20 ans			40	80
Jeune adulte	12 à 17 ans	Chimpanzé (<i>Pan troglodytes</i>)	Lacreuse <i>et al</i> , 2014	40	80
D'âge mûr	17 à 31 ans			40	80
Adulte âgé	33 à 56 ans			40	80
Juvenile	2 ans	Macaque rhésus (<i>Macaca mulatta</i>)	Weed <i>et al</i> , 2008	25	40
Adultes	5 à 16 ans			25	40
Jeunes adultes	5 à 9 ans	Macaque rhésus (<i>Macaca mulatta</i>)	Moore <i>et al</i> , 2003 & 2006	25	40
D'âge mûr	12 à 19 ans			25	40
Adulte âgé	20 à 30 ans			25	40
Jeune adulte	2 à 4 ans	Microcèbe (<i>Microcebus murinus</i>)	Picq, 2007	5	15
Adulte âgé	7 à 11 ans			5	15

Tableau 1 : Correspondance entre âge et classe d'âge en fonction des espèces citées.

Dans une première étude comparant deux groupes de macaques rhésus (*Macaca mulatta*), Weed et collaborateurs (2008) mettent en évidence des performances plus faibles chez les jeunes individus (prépubères) que chez les adultes. Dans cette étude, les jeunes commettaient davantage d'erreurs suite aux changements ou inversions de règle dans une tâche *IDED*. Des résultats similaires sont retrouvés chez le chimpanzé (*Pan troglodytes*) avec des performances moins bonnes chez les juvéniles que chez les jeunes adultes dans une tâche de *d'apprentissage inversé* (Cantwell et al., 2022).

Par ailleurs, la littérature suggère que les performances de flexibilité cognitive deviennent optimales à l'âge adulte, donc après la puberté, Que ce soit chez le macaque rhésus

(*Macaca mulatta*), testé avec le protocole de CSST (Moore et al., 2003, 2006), chez le chimpanzé (*Pan troglodytes*) avec le même type de test (Lacreuse et al., 2014) ou encore chez le microcèbe (*Microcebus murinus*) avec une *tâche de permutation* (*shifting task*, Picq, 2007), les auteurs rapportent de meilleurs scores chez les jeunes adultes (par rapport aux classes plus âgées), avec moins d'erreurs (notamment de persévération) après les changements de règle et des latences d'apprentissage plus courtes pour atteindre le critère.

Chez les individus d'âge mûr (ou « middle-age »), les données suggèrent un début d'altération des performances cognitives, en comparaison avec les jeunes adultes. Des performances qui sont d'autant plus détériorées chez les individus les plus âgés. Ces résultats émergent de travaux utilisant les tâche de CSST chez les macaques rhésus (*Macaca mulatta* ; Moore et al., 2003, 2006) et les chimpanzés (*Pan troglodytes* ; Lacreuse et al., 2014), Ils ont également été confirmés dans une tâche de *Transfert index* chez les babouins de Guinée (*Papio papio* ; Bonté, 2012; Bonté et al., 2011) et dans une *tâche de permutation* chez les microcèbes (*Microcebus murinus* ; Picq, 2007).

On notera que les effets d'âge décrits plus haut se retrouvent chez différentes espèces de PNH, ce qui nous laisse penser à une homologie évolutive.

3.3.2. La variabilité de flexibilité cognitives liées à d'autres facteurs et performances

Le sexe des individus est le second attribut biologique (après l'âge) pouvant avoir un effet sur la flexibilité cognitive, mais rares sont les études rapportant ce phénomène. Dans une étude portant sur de très jeunes macaques rhésus (*Macaca mulatta*), Goldman et collaborateurs (1974), décrivent une différence de performance chez de très jeunes sujets (2 mois et demi) dans une *tâche d'apprentissage inversé* avec des mâles totalisant moins d'erreurs que les femelles avant d'atteindre le critère de réussite (de 90 de bonnes réponses sur 100 essais

consécutifs). Cependant, cet effet est très transitoire puisqu'il n'est plus détectable à 18 et 24 mois (pour les seconds et troisièmes tests de l'étude). A notre connaissance, il n'y a pas d'autre publication rapportant un effet du sexe chez le macaque rhésus sain dans une tâche évaluant la flexibilité cognitive. Dans une étude plus récente, LaClair et collaborateurs (2019), montrent une meilleure flexibilité cognitive chez les mâles ouistitis adultes (*Callithrix jacchus*), comparativement aux femelles. Les ouistitis femelles montrent de moins bonnes performances *d'apprentissage inversé* que les mâles, dans certaines conditions (quand les stimuli sont plus difficiles à discriminer). L'étude des mêmes sujets par IRM fonctionnelle au repos, révèle également des différences entre les sexes dans les régions impliquant la flexibilité cognitive, comme le cortex préfrontal, ou les ganglions de la base. Faute d'autres d'exemples, ce lien avec le sexe semble trop peu documenté pour permettre des conclusions définitives.

Dans un tout autre registre, Minier et collaborateurs (2014) se sont intéressés aux liens entre les performances de Raisonnement Analogique d'un groupe de babouin de Guinée (*Papio papio*) dans une *tâche d'appariement relationnel*, d'une part, et leurs performances de flexibilité cognitive dans une *tâche de CSST (tâche de Wisconsin adapté aux PNH)*, d'autre part. L'étude montre une corrélation positive et significative entre les deux tâches (corrélation de Pearson $r = 0.55$; $p < 0.05$), démontrant que « les fonctions exécutives, [dont la flexibilité cognitive], sous-tendent l'appariement relationnel au cœur du Raisonnement Analogique » (Minier et al., 2014 ; p84).

Les différences de flexibilité cognitive ont également été mises en lien, de manière plus ou moins directe, avec le comportement social. Dans une étude conduite avec des macaques crabier (*Macaca fascicularis* ; Bunnell et al., 1980), les individus les plus dominants présentent plus de difficulté dans une *tâche d'apprentissage inversé* que les individus dominés. Les auteurs justifient ce résultat par le fait que les individus subordonnés seraient davantage contraints à inhiber certaines réponses comportementales en présence d'individus de haut rang. D'autres études décrivent les conséquences sur le comportement social de lésions effectuées au niveau

du cortex frontal (entres autres), c'est-à-dire dans une structure cérébrale impliquée dans la flexibilité cognitive. Ainsi, Franzen & Myers (1973) montrent que l'ablation bilatérale du cortex préfrontal chez le macaque rhésus entraîne une diminution de la fréquence de toilettage, des expressions faciales, des vocalisations, et de nombreux comportements sociaux (maternel, sexuel et autres interactions). Les macaques lésés présentent un défaut d'inhibition dans leurs approches vers leurs congénères, et un manque de flexibilité comportementale qui limite leur adaptation comportementale au statut des individus approchés, provoquant des conflits et agressions dont ils sont victimes. Ces mêmes macaques perdent également leur statut hiérarchique et se retrouvent complètement isolés de toute interaction sociale. Deux autres études montrent des résultats comparables sur les comportements affiliatifs et agonistiques chez le singe vervet (*Chlorocebus aethiops sabaesus* ; Raleigh et al., 1979 ; Raleigh & Steklis, 1981). Enfin, dans une étude bien plus récente chez le macaque rhésus (*Macaca mulatta*), Izquierdo et collaborateurs (2007) ont testé les effets sur la flexibilité cognitive et sur la régulation socio-émotionnelle, d'un variant orthologue (similaire à la version humaine) du gène encodant pour le transporteur de la sérotonine (5-HTT). La variation de ce gène est connue pour affecter la transcription de la protéine transporteuse de sérotonine et son efficacité fonctionnelle dans les régions du cortex préfrontal ventromédial et de l'amygdale. Elle est également impliquée dans la variabilité de comportements sociaux, notamment les récompenses et punitions sociales (Watson et al., 2009), et la gestion émotionnelle et le développement des compétences sociales dans un contexte de séparation maternelle (Canli & Lesch, 2007). Dans l'étude de Izquierdo et collaborateurs (2007), la comparaison a été réalisée entre des individus homozygotes pour la version courte (SS pour short), homozygotes pour la version longue (LL pour long) et hétérozygotes (SL), en utilisant une *tâche d'apprentissage inversé*, un *test d'extinction de récompense*, des *tests de réponses émotionnelles à la peur*, et des *tests de d'évaluation de récompenses alimentaires*. Les sujets homozygotes SS présentent à la fois de faibles performances de flexibilité cognitive (une persévérance plus importante à la tâche d'apprentissage inversé et au test d'extinction de récompense), et une altération des

comportements socio-émotionnels (augmentation de la durée des comportements agressifs) en réponse à l'intrusion humaine.

3.4. Synthèse

Les PNH sont des modèles pertinents dans l'étude de la variabilité inter-individuelle de performances de flexibilité cognitive, et leur étude contribue à mieux comprendre cette diversité de réponses. Chez les PNH, l'expression de la flexibilité cognitive semble dépendre à la fois d'attributs identitaires (âge, sexe, génétique) ou sociaux (rang hiérarchique et autres positions sociales), mais la contribution exacte de chacune de ces variables reste encore peu étudiée. Leurs relations (de causalité par exemple) demeurent également hypothétiques. Un des enjeux de cette thèse sera (1) de mieux identifier les liens unissant variables individuelles (par exemple l'âge) et sociales (par exemple le rang hiérarchique) à la flexibilité cognitive et (2) et d'en expliquer les liens de causalité.

Chapitre 4 : La socialité chez les PNH

4.1. Les PNH : modèles de socialité

La socialité correspond au regroupement d'individus dans des circonstances autres que sexuelles et parentales. De manière générale, se regrouper permet de diminuer le risque face aux prédateurs par des phénomènes de confusion, de dilution et protection active du groupe (Alexander, 1974). Hormis les quelques espèces présentant des modes de vie solitaire (plus répandu chez les *Lemuridae*), et semi-solitaire (chez les *Pongidés*), les primates se regroupent, augmentant leurs chances de survie et de reproduction, dans la localisation des ressources alimentaires (la recherche d'eau et de nourriture), via des phénomènes de vigilance partagée (comme dans la surveillance des prédateurs) ou encore par l'élevage et le soin des jeunes (Krause et al., 2002). Mais cette vie en groupe permet également l'apparition de comportements sociaux plus complexes, dont la tolérance (vis-à-vis de ressources alimentaires et/ou reproductive), la chasse coopérative ou la mise en place d'alliances sociales (Cords, 1997; Van Schaik & Aureli, 2000).

Les formes de vie sociale sont diverses chez les primates. Parmi elles, on compte les structures familiales de type paire monogame simple, comme chez les gibbons (*Hylobates sp*) ou plus complexe avec l'ajout de « helpers » comme chez les ouistitis (*Callithrix sp*), ou de type harémique comme chez les gorilles (*Gorilla sp*). Certains types sociaux (multimâles-multifemelles) regroupent plusieurs familles au sein d'un même groupe, c'est le cas des chimpanzés (*Pan troglodytes*), des macaques (*Macaca sp*) et d'autres espèces de *Cercopithecidae* (babouins, vervets, ...). Certaines espèces présentent des structures sociales sur plusieurs niveaux, c'est le cas chez les babouins de Guinée (*Papio papio*) dont les harems et autres unités de base se regroupent en clans, qui eux-mêmes se regroupent en bandes, formant au plus haut niveau une troupe (Patzelt et al., 2011 ; voir chapitre 6 pour davantage de détails).

La variabilité est présente aussi au niveau de la démographie, que ce soit dans la diversité de répartitions des individus au sein des classes d'âge et celle des ratio mâles/femelles, conditionnée en grande partie par le système de dispersion génétique (c'est-à-dire de quel sexe seront les individus sortants et entrants dans le groupe dont la reproduction évitera la consanguinité). En effet, les flux de dispersion génétique sont possibles chez les deux sexes par exemple chez les gorilles, alors que la dispersion se fera par les femelles chez les chimpanzés (Rodrigo, 2015). Enfin, la stabilité du groupe, et donc des relations sociales, peut être variable d'une espèce à l'autre. Les macaques sont par exemple un bon exemple de stabilité dans le temps, alors (Cords, 1997) que les chimpanzé et les babouins de Guinée présentent des organisations de type fission-fusion (Patzelt, 2013), où les individus vont se séparer et se regrouper de manière temporaire pour différentes activités et durées.

L'ordre des primates montre ainsi une très grande diversité quant aux types de structures et d'organisation sociales, qui vont conditionner la nature et la qualité des relations sociales des individus au sein de leur groupe.

4.2. Etude de la socialité chez les PNH : définitions et indices

D'après le modèle de Hinde (1976), l'organisation d'un groupe se décrit sur plusieurs niveaux. Au premier niveau (voir bas de la Figure 13), on retrouve l'ensemble des comportements émis d'un individu vers les autres, et reçus par cet individu en provenance des autres. Ce niveau totalise les interactions pour chaque type de comportement social, de l'ensemble des individus, et avec tous les autres membres du groupe. Le second niveau correspond aux relations inter-individuelles émergeant des interactions du premier niveau. Ces relations correspondent aux liens d'amitié, aux consorts, aux relations parentales, ou encore aux liens hiérarchiques entre individus, l'ensemble étant bien entendu variable au cours du temps,

et donc dynamique. C'est à partir de ces relations que l'on peut inférer la structure générale du groupe, cumulant pour chaque individu ses relations filiales, affiliatives, hiérarchiques, etc...

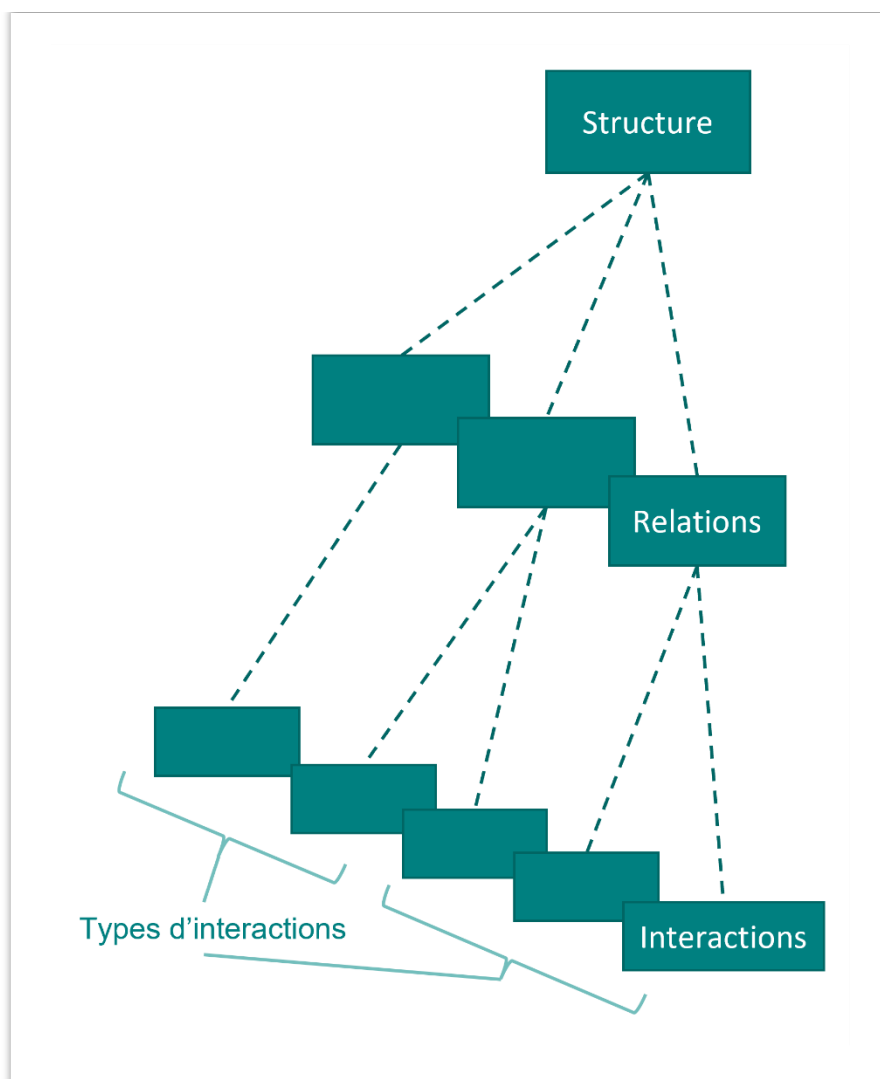


Figure 13 : Représentation des niveaux « Interactions », « Relations » et « Structure » sociales d'un groupe, selon le modèle de Hinde (Hinde, 1976 ; p2). Au 1^{er} niveau, les « interactions » correspondent aux comportements qui peuvent être observés entre différentes dyades (par exemple des interactions de toilettage, des accouplements, ou encore des agressions). Au 2nd niveau, les « relations » de plusieurs types (maternelles, reproductives, affiliatives, agonistiques, etc....) et au 3^{ème}, la structure sociale du groupe, sont déduites de l'accumulation des interactions.

Dans la suite de ce chapitre, je me focaliserai sur les relations sociales de deux types : agonistiques et affiliatives (mettant de côté le réseau de parenté), et sur les méthodes de représentations de celles-ci.

4.2.1. Hiérarchie de dominance : concepts et méthodes d'évaluation

La hiérarchie de dominance correspond à une représentation ordinale des relations de dominance entre les individus d'un groupe. Ces relations de dominance émergent notamment dans un contexte de conflits entre individus ayant les mêmes besoins pour l'accès à une ressource (hydrique, alimentaire, territoriale, reproductive ou encore sociale). Au cours de ces conflits apparaissent des interactions agonistiques à partir desquelles on peut déduire un gagnant et un perdant. A ces comportements liés aux conflits s'ajoutent les comportements de soumissions ; ces interactions particulières permettent aux individus subordonnés d'éviter une escalade d'agressivité avec les conflits et un risque potentiel de blessures (Drews, 1993). L'ensemble des interactions agonistiques et leurs issues sont asymétriques : c'est par l'accumulation de celles-ci que les individus répéteront un statut de gagnant ou de perdant, dans des proportions différentes (Drews, 1993). Il existe alors des individus prenant plus souvent un statut de gagnant que l'on qualifiera de « dominant », et d'autres prenant plus souvent un statut de perdant que l'on qualifiera d'individu « dominé » ou « subordonné ». La proportion de fois où les individus sont observés dans telle ou telle situation permet de calculer un rang relatif pour chacun des individus du groupe (Appleby, 1983; David, 1987). La hiérarchie établie dans le groupe peut présenter plus ou moins de linéarité : dans une hiérarchie linéaire, si A domine B et B domine C, alors A domine C, ce qui ne sera pas le cas dans une hiérarchie de type circulaire (Appleby, 1983; Martin & Bateson, 1993). L'indice de linéarité h' peut être calculé pour établir la force de celle-ci, comprise entre 0 pour une faible linéarité et 1 pour une linéarité maximale (Landau, 1951). Cet indice permet notamment d'établir le niveau d'agressivité d'un groupe, et si ce groupe étudié passe d'une société égalitaire (avec une hiérarchie de dominance

faiblement linéaire) à une société despotique dans laquelle la hiérarchie est abrupte et stricte (Hemelrijk, 1999).

Il existe différentes méthodes d'analyse de la hiérarchie de dominance dans leurs calculs dont nous allons donner quelques exemples. On choisira d'utiliser une ou plusieurs méthodes, de manière complémentaire, en fonction de paramètres liés à l'espèce étudiée comme la linéarité de sa hiérarchie, ou les présences/absences de certains comportements permettant l'évaluation de la dominance. Les tests de compétition alimentaire en sont un premier exemple. Ils permettent d'établir l'ordre des individus dans l'accès à la nourriture, en numérotant par ordre d'arrivée les sujets étudiés. Mais dans certains cas, les préférences alimentaires, ou une forte tolérance entre les membres d'un groupe, peuvent biaiser les résultats. C'est le cas par exemple chez les bonobos où la tolérance entre femelles engendre une différence entre rang hiérarchique et ordre d'accès à la nourriture (Vervaecke et al., 2000). La majorité des protocoles d'évaluation de la hiérarchie de dominance reposent donc sur des observations et enregistrements des comportements agonistiques spontanés, avec d'une part les comportements dits « dominants » tels que les agressions (attaques, chasses, morsures, etc...), menaces, montes sociales, supplantations, et les comportements dits de « subordonnés » tels que les grimaces de peur, soumissions, évitements.

La méthode la plus simple, le Clutton-Brock Index (CBI), consiste à réaliser une matrice de N par N (N étant le nombre d'individus composant le groupe étudié) pour y reporter le nombre additionné d'interactions agonistiques observées « gagnées » (en positif pour les comportements dominants et en négatifs pour les comportements subordonnés) pour chaque dyade possible du groupe (Clutton-Brock et al., 1979). Cette méthode pose le problème de la surévaluation de la position d'un individu, par manque ou excès de données par rapport aux autres sujets étudiés. Une variante de cette première méthode est le David's score (DS) qui est très largement utilisé (David, 1987). Il consiste à réaliser une matrice de proportion de conflits gagnés, c'est-à-dire la même matrice que dans la méthode du CBI, avec dans chaque case la

même somme d'interactions, mais divisée par le nombre total d'interactions de la dyade, ce qui permet d'obtenir un classement corrigé par le nombre d'interactions engagées. La méthode I&SI (Vries, 1998) utilise également les matrices d'interactions sociales pour donner un ou plusieurs classements ordinaux de la hiérarchie de dominance en maximisant la linéarité de la dite hiérarchie. Pour ce faire, la procédure est basée sur une règle de permutation généralisée de la matrice, jusqu'à l'obtention d'une ou plusieurs hiérarchies les plus linéaires possible. La méthode utilise deux critères pour réorganiser la matrice de dominance : 1) la minimisation du nombre d'incohérences « I », soit le nombre de dyades dans lesquelles l'individu de rang inférieur domine celui de rang supérieur, et 2) la minimisation de la force totale des incohérences « SI », c'est-à-dire la somme des différences de rang entre les individus des dyades incohérentes ou, en d'autres termes, la somme des distances des incohérences par rapport à la diagonale de la matrice. Enfin, la méthode d'évaluation Elo a été développée à l'origine pour calculer les rangs de dominance cardinaux et suivre l'évolution de ces rangs dans le temps (Elo, 1978). Dans cette méthode, les rangs de dominance cardinaux sont mesurés par les Elo-scores, où les scores les plus élevés indiquent des individus plus dominants. Le principe de cette procédure est que la différence de score Elo entre deux individus prédit la probabilité que chacun d'eux remporte une rencontre agonistique avec l'autre. Ainsi la méthode suit automatiquement les changements dans les probabilités de victoire attendues parmi toutes les dyades d'individus, en suivant les résultats des interactions agonistiques au cours du temps. L'avantage de cette méthode est la prise en compte de la dynamique sociale du groupe dans le temps et la possibilité que cette hiérarchie ne soit pas strictement linéaire (avec des inversions dans les interactions agonistiques entre certains individus).

Il existe ainsi un panel de méthodes disponibles pour évaluer de manière adaptée et optimale la hiérarchie de dominance d'un groupe et le classement de ces individus. Notons qu'il existe également des méthodes de calcul de la répétabilité et reproductibilité de ces hiérarchies afin d'évaluer le niveau d'incertitude de celles-ci (Sánchez-Tójar et al., 2018).

4.2.2. L'analyse des réseaux sociaux : concepts et méthodes d'évaluation

L'analyse des réseaux sociaux est utilisée pour étudier les relations privilégiées ou liens entre différents individus. Ils permettent notamment de retracer ou modéliser la transmission d'un comportement (Canteloup et al., 2020), la propagation de maladies ou de parasites (Griffin & Nunn, 2012), ou d'identifier les rôles des individus d'un groupe (Lusseau & Newman, 2004; Sueur et al., 2011). Dans notre cas, il s'agira d'étudier les relations entre individus à travers leurs interactions et/ou leurs associations et de qualifier la position de chacun au sein du réseau social. Dans ce cadre, les « interactions » sont des comportements émis et reçus de façon asymétrique, c'est-à-dire avec une direction allant de l'émetteur vers le receveur, comme des comportements agonistiques (par exemple une menace ou une supplantation) ou des comportements affiliatifs (une salutation ou une séance de toilettage). Les « associations » correspondent à des liens qui seront quantifiés de manière symétrique (sans direction particulière d'un individu vers un autre, comme en cas de proximité spatiale). Les matrices d'interactions ou d'associations correspondent à une table de contingence ayant les individus en entrée, et le nombre d'interactions (asymétriques), ou d'associations (symétriques), inscrits dans chaque cellule de la matrice. Dans cette table de contingence que l'on appelle « sociomatrice », les valeurs inscrites correspondent au poids du lien entre les individus de la dyade concernée. La visualisation du réseau social se fait à l'aide de graphes (voir Figure 14) où les « sommets » ou « nœuds » représentent les individus du groupe étudiés et les « connexions » ou « liens » correspondent à la relation entre ces individus. Pour chaque dyade, l'épaisseur de la connexion est proportionnelle au poids du lien entre les individus concernés. Le réseau sera dirigé s'il est construit à partir d'une matrice asymétrique, soit un réseau d'interactions, qui permet notamment d'étudier la réciprocité de ces comportements. Enfin, il sera non-dirigé dans le cas d'une matrice symétrique constituée à partir d'associations.

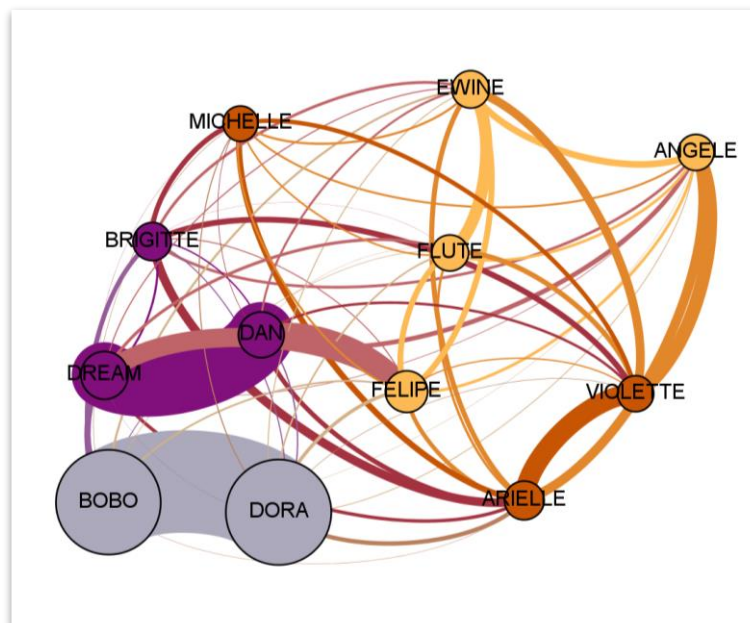


Figure 14 : Exemple de graphe (réseau d'associations affiliatives dans un groupe de babouins de Guinée (*Papio papio*) réalisé à partir de Gephi 0.10 (logiciel de visualisation).

Ce type d'analyses permet plusieurs descriptions de la contribution de chaque individu dans son réseau, en voici quelques exemples :

Le **degré d'un individu** (ou nœud) correspond au nombre de relations que l'individu cumule dans son réseau, soit le nombre d'arêtes connectant un nœud aux autres. Dans un réseau pondéré, **la force** correspond à la somme des relations pondérées, alors qu'elle est égale au degré dans un réseau non-pondéré.

La **centralité de proximité** (ou **closeness centrality**) est calculée à partir de la distance (en nombre de nombre intermédiaires) séparant un nœud des autres. Cette mesure exprime une notion d'effort pour l'individu concerné à interagir avec les autres. Plus la valeur du nœud est haute, plus il est facile (par de plus courts chemins) pour l'individu de contacter l'ensemble des autres individus du réseau. Cette mesure permet d'établir quels sont les individus qui même peu connectés au réseau sont centraux, car connectés à d'autres individus eux-mêmes très centraux dans le groupe.

La **centralité d'intermédiaire** (ou **betweenness centrality**) est liée au nombre de fois où un nœud est sur le chemin le plus court entre deux autres nœuds. L'utilisation de cette mesure est particulièrement pertinente dans l'étude de la diffusion d'information ou de la propagation de maladie par exemples. Il s'agit d'une mesure de médiation de l'information, ainsi, cette mesure permet d'identifier rapidement les individus clé dans la transmission de cette information.

La **centralité spectrale** (ou **eigenvector centrality**) est une mesure qui repose sur le nombre et la force des relations de l'individu, mais aussi sur la centralité des nœuds auxquels l'individu considéré est directement connecté. Cet indice représente la connectivité d'un individu dans son réseau, il varie de 0 (minimum de centralité) à 1 (maximum de centralité). Ainsi, un individu avec une valeur d'Eigenvector élevée a soit de nombreuses relations fortes avec les autres individus, soit peu de relations mais avec des individus qui ont eux-mêmes de nombreuses relations fortes avec d'autres dans le réseau. Autrement dit, l'individu présentant l'Eigenvector centrality la plus élevée est le plus important du groupe par ses relations avec les autres, et/ou entretient des relations avec les individus les plus importants du réseau.

Quelques indices permettent également d'étudier le réseau dans sa globalité, comme :

La **densité** d'un réseau correspond au nombre de connexions totales dans le réseau divisé par le nombre de connexions possibles.

Le **coefficient de clustering** est un indice de regroupement d'individus dans le réseau, qui mesure la transitivité. Dans le cas où A est connecté à B et C, si B et C sont eux-mêmes connectés, ils appartiennent tous les trois au même cluster. Cette mesure permet d'identifier les sous-groupes dans le réseau total étudié.

L'ensemble de ces indices permet d'identifier le ou les rôles des individus dans leur groupe. Ces mesures, mises en relation avec les caractéristiques de l'espèce comme le système d'appariement sexuel, le type de hiérarchie, les flux de gènes, permettent également d'évaluer la nature et le style du groupe. Par exemple, dans certaines espèces, la centralité des individus

pourra avoir un fort impact sur la hiérarchie de dominance comme dans la mise en place de stratégies de coalitions alors que chez d'autres, les rangs hiérarchiques seront plutôt conditionnés par les liens de parenté comme les systèmes matrilineaires.

4.3. Compréhension de la complexité sociale par les PNH

Les primates sont confrontés à une réelle complexité pour comprendre leur monde social. Un premier élément indispensable à cette compréhension est la discrimination des individus. Par exemple, les capucins bruns (*Cebus apella*) et les macaques de Tonkean (*Macaca tonkeana*) sont capables de discriminer les visages, et ce, avec de meilleures performances dans leur propre espèce (Dufour et al., 2006). Les primates peuvent aussi reconnaître les individus d'autres espèces, dès lors qu'ils sont exposés régulièrement à celle-ci, c'est par exemple le cas pour les macaques rhésus (*Macaca mulatta*) qui discriminent les visages d'humains qui leurs sont familiers (Sliwa et al., 2011), ou encore pour les babouins capables de discriminer les chevreux lorsqu'ils sont régulièrement utilisés comme chiens de berger (Cheney & Seyfarth, 2008). D'autres études ont démontré que les primates sont capables de différencier les voix d'individus familiers de non-familiers (Candiotti et al., 2013). Rendall et collaborateurs (1996) ont montré que les macaques rhésus (*Macaca mulatta*) étaient capables de discriminer des voix d'individus apparentés, et qu'ils pouvaient reconnaître individuellement des sujets grâce à leur voix. Cette reconnaissance des individus et des liens de parenté peut également s'appuyer sur des indices olfactifs (Henkel & Setchell, 2018), comme cela a été montré chez le chimpanzé (*Pan troglodytes*). Ces indices, qu'ils soient visuels, acoustiques ou encore olfactifs, peuvent transmettre des informations relatives au sexe, à la taille, à l'état physiologique ou encore au statut social des individus dont ils proviennent. Les primates transmettent des informations liées à leur fertilité ou leur santé en arborant des couleurs sur le visage, la poitrine ou encore les parties génitales ; de même, ils peuvent signaler un accouplement ou leur position hiérarchique

par des vocalisations, autant d'indices qu'ils sont capables de discriminer (pour une revue de littérature voir Ghazanfar & Santos, 2004).

Les primates ont une compréhension de leur environnement social, ils reconnaissent les individus, mais aussi leurs relations avec eux, et entre eux. Un des exemples les plus connus de reconnaissance individuelle et des relations de parenté est l'expérience de playback réalisée chez les vervets (*Chlorocebus aethiops*) par Cheney & Seyfarth (1980). Les individus de cette espèce sont capables de reconnaître la voix de jeunes individus et d'associer correctement les voix de ces jeunes à leur mère respective. Une expérience de discrimination visuelle (Dasser, 1988) montre des aptitudes similaires dans la discrimination de liens « mère-enfant » chez le macaque crabier (*Macaca fascicularis*). La reconnaissance de ces liens de parenté passe par des indices qui restent mal connus (associations comportementales, ressemblances physiques, odeurs), surtout quand il s'agit des relations paternelles. Pourtant, les mâles babouins, malgré la confusion possible, semblent bien reconnaître leurs progénitures parmi d'autres jeunes non-apparentés, et les soutiennent dans des conflits sociaux (Buchan et al., 2003).

Des expériences de playback menées par le couple Cheney & Seyfarth (1999) indiquent que les femelles babouins Chacma (*Papio ursinus*) reconnaissent les cris et les grognements de menace, non seulement de leurs propres proches parents, mais aussi d'individus non apparentés. Des recherches ont montré que les vervets (*Chlorocebus aethiops*) sont sensibles aux relations agonistiques et aux alliances dans lesquelles leurs congénères sont, ou ont été, impliqués (Cheney et al., 1986). D'autres études, chez le macaque rhésus (*Macaca mulatta*), vont dans ce sens, avec des expériences de catégorisation d'individus en fonction de leur statut de dominant (Bovet & Washburn, 2003; Paxton et al., 2010). Les primates reconnaissent donc les individus, ainsi que les liens de parenté ou les relations de dominance d'individus tiers avec d'autres individus. Ils peuvent alors agir, et interagir, en conséquence.

L'expérience de Cheney & Seyfarth (1999) montre que les femelles Chacma (*Papio ursinus*) reconnaissent les proches apparentés d'individus tiers, mais aussi qu'elles ajustent leurs

interactions sociales en fonction des interactions qu'elles observent entre congénères. Les macaques à bonnet (*Macaca radiata*) utilisent également des informations sur les relations hiérarchiques de tiers lorsqu'ils cherchent à obtenir le soutien d'autres mâles au cours de conflits sociaux (Silk, 1999). Cette étude montre que ces mâles choisissent systématiquement des alliés qui ont un rang supérieur au leur et à celui de leurs adversaires.

La théorie des marchés biologiques (Noë & Hammerstein, 1995) postule que la coopération entre individus peut être considérée comme un échange de marchandises mutuellement bénéfique, avec des caractéristiques économiques telles que la concurrence entre les services proposés (par exemple : surenchères), des préférences pour les partenaires offrant des services de valeurs plus élevées, et des conflits sur la valeur d'échange de marchandises. Ces marchés de service donné contre service rendu, interviennent dans les domaines de la reproduction, le partage de nourriture, le toilettage, les conflits sociaux... La connaissance du statut social ou de relation de parenté apparaît dans de nombreux exemples comme la condition *sine qua none* de l'échange de service : toilettage de la mère contre accès à un petit (Fruteau et al., 2009), toilettage d'individus dominants en l'échange d'une tolérance pour l'accès à la nourriture (Barrett et al., 2002), toilettage contre le soutien dans les conflits (Schino, 2007), ou encore toilettage contre des rapports sexuels avec des individus de haut rang (Gumert, 2007). La connaissance des statuts sociaux ou des relations de parenté des individus de son groupe procure un certain avantage dans ce type de démarches. Cette connaissance permet une adaptation du comportement en fonction des statuts sociaux des individus avec lesquels il y a interaction.

4.4. Synthèse

Les primates évoluent dans des systèmes sociaux complexes apportant de nombreux avantages, par exemple pour la reproduction, l'accès aux ressources, ou la

protection vis-à-vis des prédateurs. Ces systèmes sociaux présentent une large diversité d'organisations. Ces différents types de relations peuvent être étudiés sous forme de hiérarchies de dominance et de réseaux sociaux qui permettent de synthétiser les statuts de chacun. Les primates semblent avoir des représentations sociales complexes. Ils reconnaissent l'identité de leurs congénères, et ils ont également une bonne connaissance de la position sociale de leurs congénères par rapport aux autres membres du groupe. La connaissance de ces relations, qui peuvent être d'ordre filiatifs, affiliatifs ou encore hiérarchiques, leur permet une meilleure adaptation des comportements sociaux. Elle permet d'optimiser les bénéfices, ou au contraire de limiter les pertes, en fonction des individus avec lesquels ils interagissent.

Chapitre 5 : Objectifs de la thèse

L'objectif principal de cette thèse est d'étudier la variabilité de performances de flexibilité cognitive dans un groupe de babouin de Guinée (*Papio papio*), et de relier ces performances individuelles au positionnement social de ces mêmes individus au sein de leur groupe. Cette approche, qui fait appel à des mesures des fonctions cognitives et relations sociales d'un seul et même groupe d'individus, a été possible grâce la plateforme « Comportement et Cognition du Primate » sur laquelle est réalisée cette thèse. Cette plateforme permet à la fois d'étudier les performances cognitives des babouins via des cabines de tests automatisés en libre accès (Fagot & Paleressompouille, 2009) et d'observer le comportement spontané des individus testés vivant en groupe.

Dans un premier temps, nous avons utilisé une *tâche de Wisconsin* adaptée aux PNH qui se rapproche du *CSST* (*Conceptual Set Shifting task* : Moore et al., 2005). Cette tâche nous a permis d'évaluer les performances de flexibilité cognitive des individus en termes de latence d'apprentissage, de persévération et de temps de réponse, à la suite de changements de règle. Ce travail implique un jeu de données important, obtenu durant deux années consécutives d'expérimentation. La flexibilité cognitive chez l'Humain et les PNH est fortement liées à l'âge des sujets considérés. Compte tenu de l'importance de ce facteur, nous avons en priorité vérifié s'il existe des effets d'âge dans la tâche de *WCST*, avant de tester des corrélations avec d'autres facteurs. Nos prédictions pour cette étude étaient que les jeunes n'ayant pas achevé leur développement présenteront des performances inférieures aux adultes, tout comme les individus les plus âgés qui devraient être touchés par des baisses de performances liées au vieillissement cérébral.

Dans un second temps, nous nous sommes intéressés aux relations sociales entre individus. Notre projet nécessitait la mise en œuvre d'une méthodologie permettant de récolter l'information sociale, qu'elle soit de nature affiliative comme agonistique. Dans une étude qui

a été réalisée avant cette thèse (Claidière et al., 2017 ; Annexe I), nous avons déjà validé une première méthode automatisée d'extraction d'information de proximité sociale, permettant de déduire des indices de centralité des babouins dans leur réseau social, à partir de leurs coprésences dans des cabines de test qui permettent habituellement d'évaluer leur performances cognitives. Nous décrirons cette approche ci-après, lorsque nous utiliserons cette méthode pour en inférer les réseaux sociaux. Afin d'enrichir notre approche méthodologique, nous avons dans cette thèse développé une seconde méthodologie d'extraction automatisée de l'information sociale, cette fois agonistique, afin de recueillir la hiérarchie de dominance du groupe. Les résultats présentés ci-après montreront que la hiérarchie élaborée à partir de supplantations détectées dans ces cabines est fortement corrélée à la hiérarchie de dominance du groupe construite à partir des comportements agonistiques spontanés observés dans leur parc.

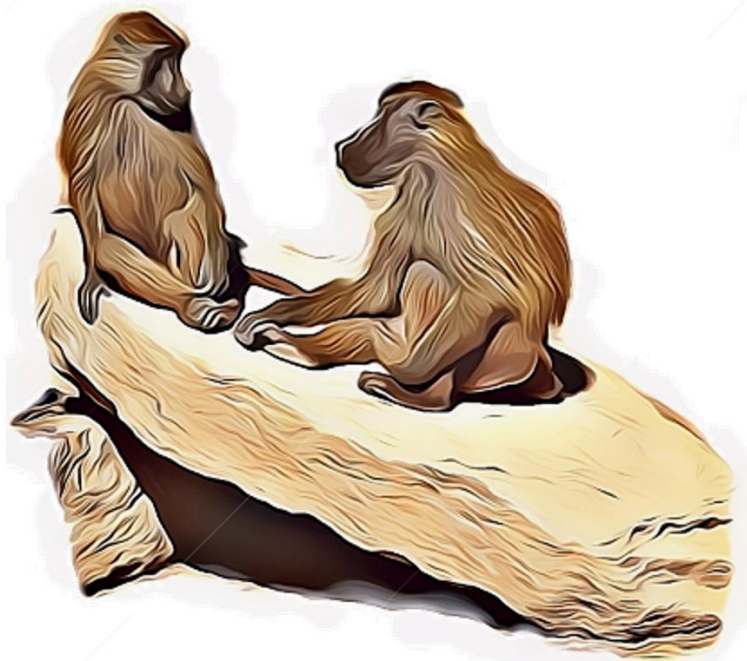
Enfin, dans un troisième temps, nous avons vérifié s'il existe une relation entre les mesures de flexibilité cognitive des babouins (première partie de cette thèse), et leur positionnement dans la hiérarchie de dominance et/ou dans le réseau social du groupe (seconde partie). Ce travail permet, entre autres, de s'interroger sur la nature des liens entre flexibilité cognitive et positionnement social.

Dans ce contexte, nous pouvons émettre l'hypothèse que la flexibilité cognitive permettrait de naviguer entre différentes stratégies sociales possibles en fonction des situations qui se présentent, mais aussi en fonction des statuts des protagonistes avec lesquels les individus sont en interactions au cours de ces situations. Il s'agirait alors d'inhiber certaines stratégies qui ne seraient pas adaptées ou optimales dans certains cas, de passer en revue les possibles alternatives, voire d'innover, pour rechercher la stratégie comportementale la plus adaptée à la situation sociale pour minimiser les risques et en tirer un maximum de bénéfices. On s'attend à ce que les individus qui présentent les meilleures performances de flexibilité soient les plus centraux et les plus dominants du groupe, puisque cette flexibilité leur aura conféré des

aptitudes d'adaptation à leur environnement (y compris social), et de meilleures dispositions dans l'établissement de stratégies sociales.

Partie 2 :

Volet expérimental



Chapitre 6 : Procédure générale

Ma contribution expérimentale repose sur l'étude des relations sociales (affiliatives et agonistiques) et des performances cognitives (de flexibilité cognitive) chez le babouin de Guinée (*Papio papio*). Les sujets de mon étude ont tous été testés à l'aide d'un système de test automatisé mis en place par Joël Fagot (Fagot & Paleressompoulle, 2009). Dans la suite de ce chapitre, je présenterai : 1) l'espèce étudiée et ses particularités sociales, 2) les individus étudiés dans cette thèse, 3) ainsi que le dispositif utilisé pour évaluer les performances cognitives et collecter les informations sociales.

6.1. L'espèce *Papio papio* et sa structure sociale

6.1.1. Phylogénie : le genre *Papio* parmi d'autres primates

Le genre *Papio* fait partie des *Cercopithecinae*, une famille de primates (Catarrhiniens) dont le dernier ancêtre commun avec les humains remonte à environ 25 Ma (voir Figure 15). Les *Papios* ont donc une divergence évolutive bien plus récente que les Strepsirrhiniens (dont les Lémuriens) qui date 67.8 Ma, ou encore les Platyrrhiniens (comme le Capucin) qui date de 40.6 Ma. Ce genre partage un ancêtre bien plus récent avec le genre *Macaca* datant d'environ 6.15 Ma (Springer et al., 2012).

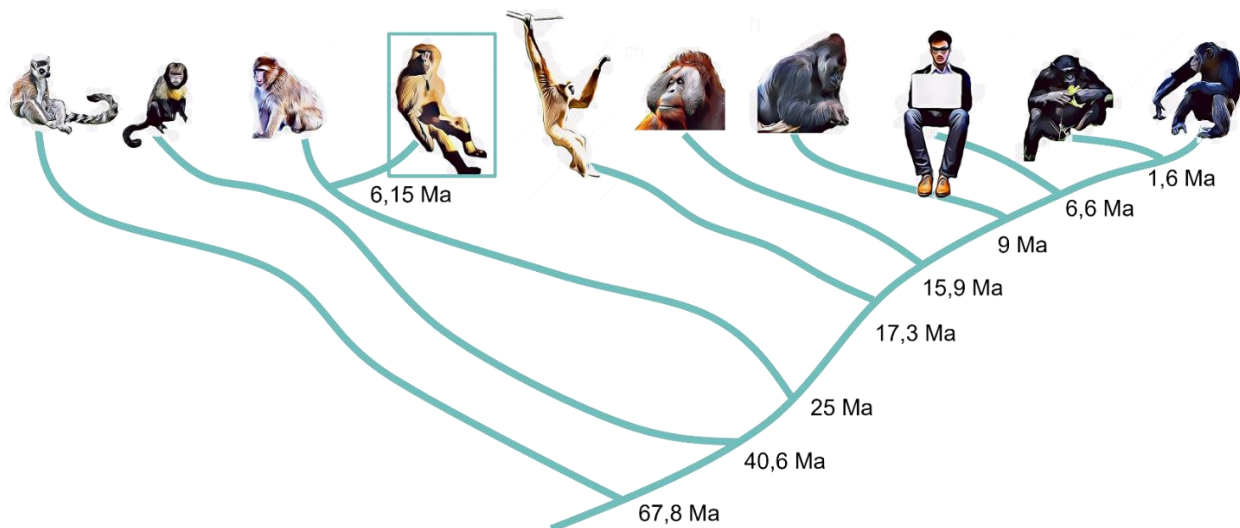


Figure 15 : Phylogénie du genre *Papio* (encadré dans la figure) parmi d'autres primates. De gauche à droite, le lémur *catta* (*Maki catta*), le capucin à poitrine jaune (*Sapajus xanthosternos*), le macaque de Barbarie (*Macaca sylvanus*), le babouin de Guinée (*Papio papio*), le Gibbon à mains blanches (*Hylobates lar*), L'orang-outan de Sumatra (*Pongo abelii*), le Gorille des plaines (*Gorilla gorilla gorilla*), l'humain (*Homo sapiens*), le bonobo (*Pan paniscus*) et le chimpanzé commun (*Pan troglodytes*).

6.1.2. L'espèce parmi le genre *Papio*, répartition géographique et généralités

On compte six espèces de babouins, toutes réparties sur le continent africain (voir Figure 16). Le babouin de Guinée (*Papio papio*) est l'espèce la plus occidentale du genre *Papio*, voisine et hybridable avec le babouin Olive (*Papio anubis*). Son aire de répartition s'étend sur le Sénégal, la Gambie, la Guinée, le sud de la Mauritanie et le sud-ouest du Mali. Ces régions offrent au Babouin de Guinée une diversité d'habitats tels que des forêts, savanes et prairies. Ce sont des primates diurnes, terrestres mais qui dorment à l'abri des prédateurs dans les arbres ou sur les flancs de rochers.

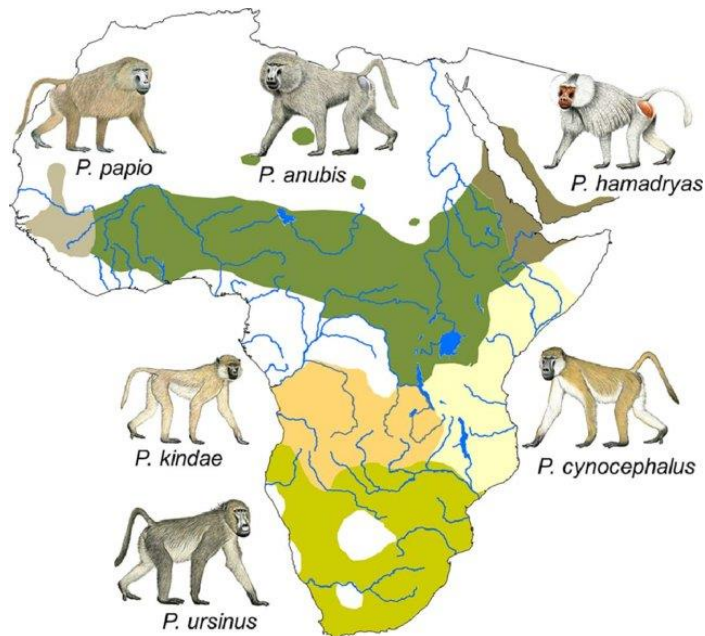


Figure 16 : Répartition des espèces appartenant au genre *Papio*, les six espèces de babouins. Illustration adaptée de la publication de Fischer et collaborateurs (2017).

Les babouins de Guinée portent une fourrure rousse et leur visage est glabre, de couleur brun foncé à noir. C'est l'espèce la plus gracile du genre *Papio*, pesant 13 à 26 kg et mesurant 40 à 80 cm. Ils présentent un dimorphisme sexuel, avec des mâles plus grands, plus gros, avec davantage de fourrure et des canines plus longues. Les femelles arborent des gonflements rouges/roses de la zone ano-génitale en période d'œstrus et d'autres, plus légers et violets pendant la gestation, qui dure 6 mois. Les petits sont allaités environ 8 mois.

6.1.3. Structure sociale

Les babouins de Guinée (*Papio papio*) présentent une structure sociale complexe multi-niveaux (Figure 17 ; Fischer et al., 2017; Patzelt, Zinner, Fickenscher, et al., 2011). Au premier niveau, on retrouve des unités de base intermédiaires à celles que l'on trouve chez les babouins hamadryas (*Papio hamadryas*), les harems (ou OMU pour One Male Unit) composés d'un unique mâle entouré de ses femelles et de leurs jeunes ; et à celles des babouins de savane (*P.*

anubis, *P. cynocephalus* & *P. ursinus*) qui correspondent à des groupes multimâles (MMU) regroupant plusieurs mâles, femelles et leurs jeunes, dans lesquels peuvent se former une coalition de mâles pour s'accoupler avec les femelles. Les unités de base chez le babouin de Guinée sont soit des harems simples (A de la Figure 17), soit de vraies unités multimâles comportant plusieurs mâles adultes (B1), ou enfin des unités de type harémique que de jeunes mâles ont rejoint (B2). Dans l'ensemble de ces unités multimâles, on peut retrouver le cas d'un mâle monopolisant ses femelles mais aussi des structures sociales plus souples, où les femelles s'associent à plusieurs mâles (Patzelt, 2013).

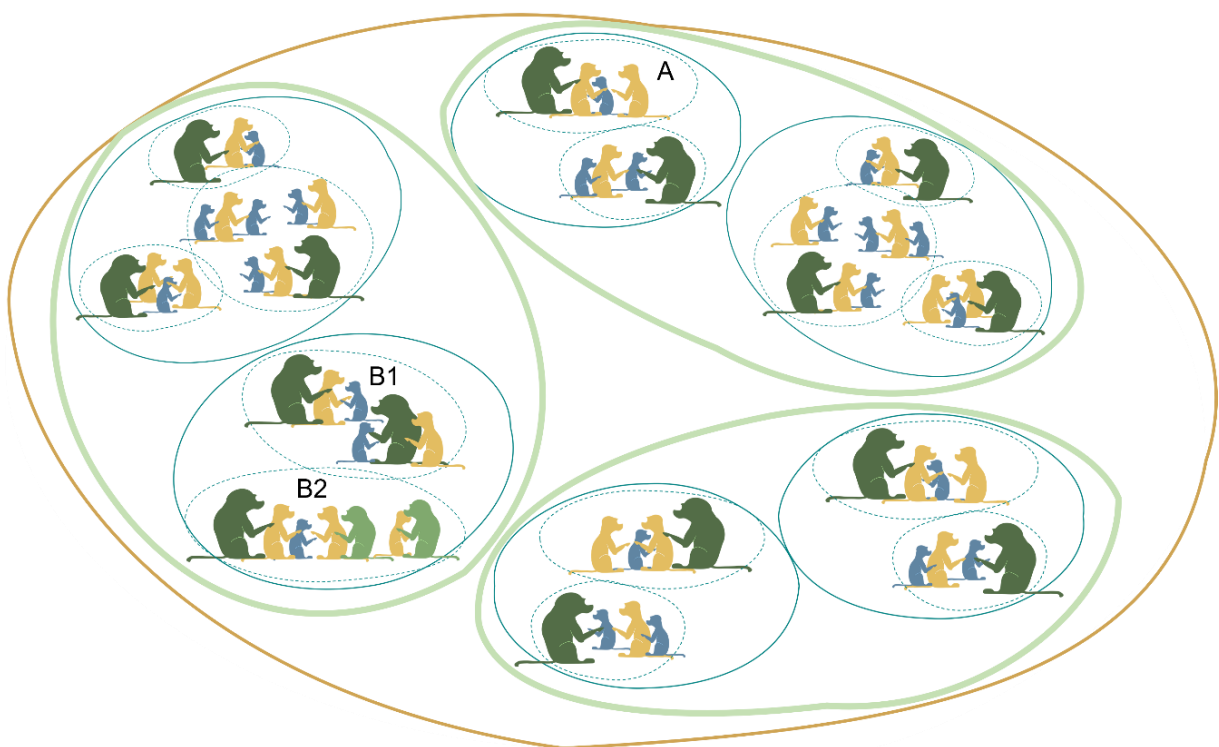


Figure 17 : Schéma d'une communauté de babouins de Guinée (entourée en orange).
 Au 1^{er} niveau, les « Unités » (entourées en pointillés) s'organisent autour (A) d'un mâle (harems) ou (B) autour de plusieurs mâles, formées exclusivement de mâles adultes (vert foncé) pour B1, ou avec de jeunes mâles (en vert clair) pour B2, puis des femelles (en jaune) et leurs progénitures (en bleu). Ces unités de base se regroupent en « Clans » (entourés en bleu) au second niveau, qui composent au troisième niveau des « Bandes » (entourées en vert) regroupées au quatrième niveau en communauté.

Cette espèce suit un mode social de type fission-fusion. Au niveau supérieur de l'organisation sociale, les unités se regroupent en « Parties » (Fischer et al., 2017) ou « Clans » (Patzelt, Zinner, Kopp, et al., 2011), totalisant une ou plusieurs dizaines d'individus entretenant des relations privilégiées.

Au troisième niveau, les clans se regroupent en « Gangs » (Fischer et al., 2017) ou « Bandes » (Patzelt, Zinner, Kopp, et al., 2011), soit 30 à 60 individus qui passent la journée ensemble notamment pour voyager et fourrager. Enfin, l'ensemble de ces Gangs utilisent un même domaine vital formant au plus haut niveau, une communauté.

Les relations sociales des babouins de Guinée (*Papio papio*) sont caractérisées par une forte tolérance entre mâles, qui serait entre autres due à la dispersion génétique biaisée par les femelles (Kopp, 2015). Les mâles restent généralement dans leur clan d'origine. Ils maintiennent donc une certaine proximité avec leur père ainsi qu'avec leurs frères et oncles. Cette tolérance se révèle notamment par de nombreuses salutations entre mâles tout au long de la journée, mais aussi vis-à-vis des femelles qui ont l'opportunité (contrairement aux autres espèces de babouins) de fréquenter des mâles secondaires, c'est-à-dire des mâles autres que celui avec lequel elles s'accouplent habituellement (Goffe et al., 2016). La hiérarchie de dominance de cette espèce est difficile à obtenir de façon linéaire et fiable en milieu naturel, en raison de cette tolérance et de la faible fréquence d'apparition de comportements agonistiques observables (Fischer et al., 2017; Patzelt, 2013).

6.2. Les sujets d'étude



Figure 18 : Photographie du groupe étudié, les babouins de Guinée dans leur enclos où sont réalisées les observations éthologiques.

Mes sujets d'étude font partie de la colonie de babouins de Guinée (*Papio papio*) de la plateforme « Comportement et Cognition de Primate » (CCdP ; voir figure 18) du Laboratoire de Psychologie Cognitive (UMR_7290). Cette plateforme est hébergée par la Station de Primatologie de Rousset (CNRS_ UAR 846). La colonie étudiée est composée d'un grand groupe vivant en parc et d'un plus petit vivant en volières. Le grand groupe vit dans un enclos d'environ 700m², enrichi de pierres et de structures en bois, connecté, d'un côté, aux systèmes de tests ALDM, et de l'autre à l'animalerie de 20m² dans laquelle ils passent la nuit et sont nourris (voir Figure 19).

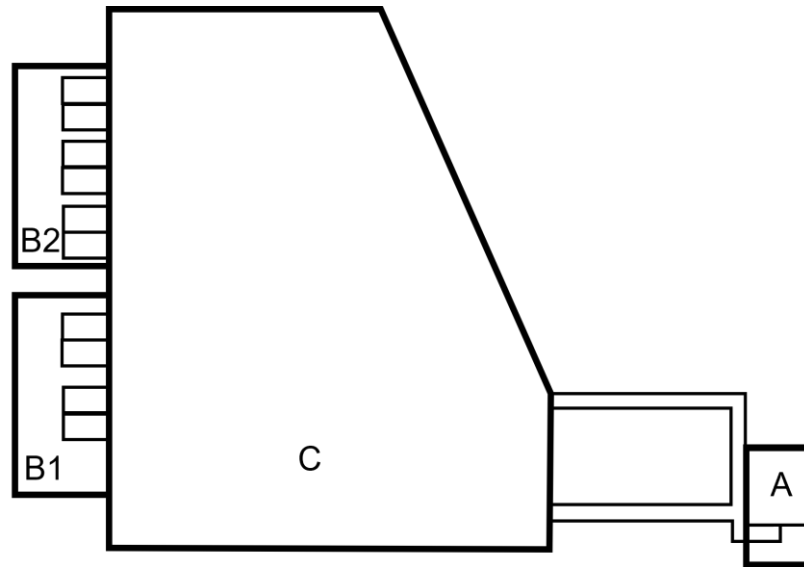


Figure 19 : Plan de l'hébergement du grand groupe étudié. Les singes sont nourris et passent la nuit dans l'animalerie intérieure chauffée (A), et réalisent les tests dans les bungalows B1 et B2, contenant respectivement 4 et 6 systèmes de test ALDM en libre accès. Ils passent la majeure partie de leur temps dans le parc (C) où sont réalisées les observations éthologiques. Le parc est également relié à l'animalerie (A) par un système de tunnels.

Le petit groupe vit dans deux volières extérieures d'une surface totale de 54m² enrichies de tablettes, de chaînes avec jouets et de bidons, connectées également d'un côté, aux systèmes de tests ALDM et de l'autre à l'animalerie de 13 m² dans laquelle ils passent la nuit (voir Figure 20). Le nourrissage quotidien est composé de croquettes pour primates Catarrhiniens ainsi que de fruits et légumes. L'eau est en accès libre à l'extérieur comme dans l'animalerie intérieure. Les animaux sont capturés une fois par an pour un contrôle sanitaire durant lequel ils sont pesés et auscultés par des vétérinaires. En dehors de ce contrôle annuel, ils ne sont capturés qu'en cas de maladie ou de blessures.

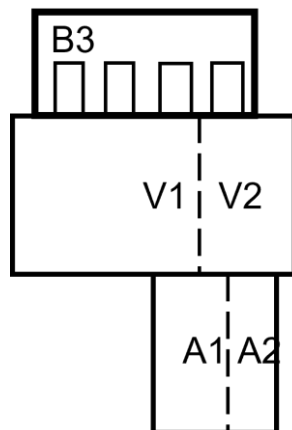


Figure 20 : Plan de l'hébergement du petit groupe étudié. Les singes passent la nuit dans les animaleries intérieures chauffées (A1 et A2), et réalisent les tests dans le bungalow (B3) contenant 4 systèmes de test ALDM en libre accès. Ils passent la majeure partie de leur temps dans les volières (V1 et V2).

La colonie étudiée est constituée de mâles et femelles de différents âges et issus de différentes matriline. Le groupe a subi des changements socio-démographiques au cours des années liés à des naissances, remaniement de groupe ou décès. Le tableau 2 et la Figure 21 présentent la totalité des sujets que nous avons étudiés, mais il est important de noter que les babouins ne seront pas tous présents dans l'ensemble des études décrites ci-après.

Le groupe est constitué de cinq familles différentes, issues des matriarches Petoulette, Mona, Brigitte, Kali, et Léa (décédée avant le début de cette étude), ainsi que de trois autres sujets non affiliés, Atmosphère, Pipo et Vivien (voir généalogie du groupe à la Figure 21).

NOM	Sexe	Date de naissance
KALI	F	06/09/1995
BRIGITTE	F	09/02/1996
MONA	F	02/03/1997
ATMOSPHERE	F	08/03/1998
PETOULETTE	F	14/03/1999
PIPO	M	28/08/1999
VIVIEN	M	22/10/2004
VIOLETTE	F	20/12/2004
ANGELE	F	14/05/2005
ARIELLE	F	25/10/2005
BOBO	M	09/08/2006
DAN	M	10/03/2008
DREAM	F	28/05/2008
DORA	F	28/07/2008
EWINE	F	27/07/2009
FANA	F	20/02/2010
FELIPE	M	22/05/2010
FEYA	F	05/08/2010
FLUTE	F	18/09/2010
FILO	M	28/10/2010
HERMINE	F	05/03/2012
HARLEM	M	16/07/2012
LOME	M	29/08/2015
LIPS	F	24/11/2015
MALI	F	08/02/2016
MUSE	F	21/06/2016
MAKO	M	24/07/2016
NEKKE	F	24/10/2017

Tableau 2 : Identité, sexe et date de naissance des individus étudiés au cours de cette thèse.

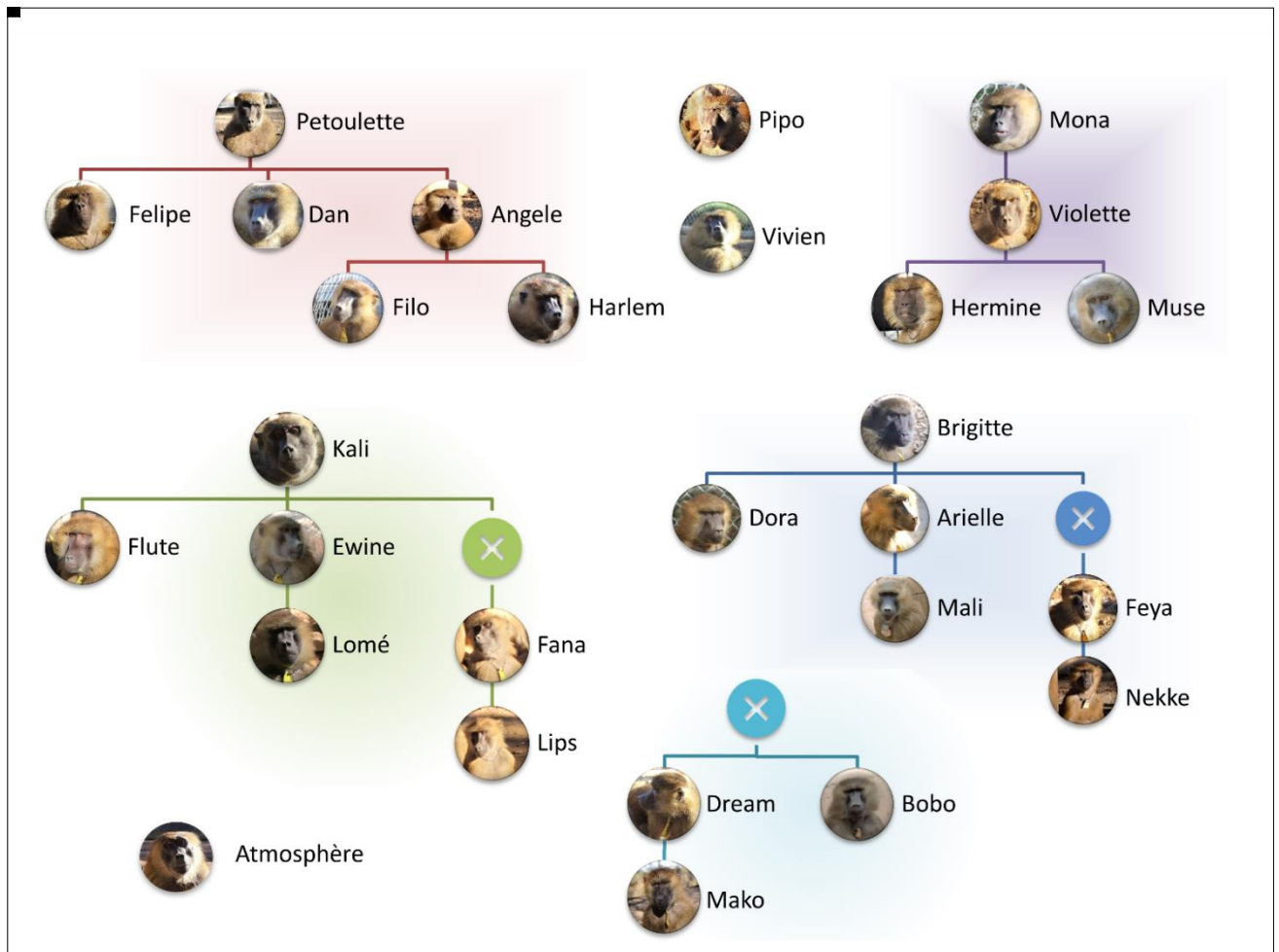


Figure 21 : Représentation de la constitution en matriline du groupe étudié avec ses 5 grandes familles (Petoulette en rouge, Mona en violet, Kali en vert, Brigitte en bleu marine et Lea en bleu turquoise), Pipo, Vivien et Atmosphère n'étant pas issus de ces familles. Les ronds sans photos correspondent aux individus ascendants absents du groupe pendant la thèse.

6.3. Procédure expérimentale

6.3.1. Le dispositif expérimental ALDM

Le dispositif avec lequel le groupe de babouins est étudié est appelé ALDM pour « Automated Learning Device for Monkeys ». Il a été développé et installé par Joël Fagot (Fagot et Paleressompouille 2009) sur la plateforme CCDP de Rousset-sur-Arc, dans des

bungalows adjacents au parc où vivent les babouins (voir Figure 22 A, photographie du bas).

Ces dispositifs sont accessibles en continu, 24h/24 et 7j/7.

Les babouins sont tous implantés au niveau des avant-bras avec une puce RFID permettant leur identification et le système ALDM les reconnaît lorsqu'ils se présentent à l'intérieur d'un des systèmes. Les dix machines de test sont toutes en réseau et connectées à un serveur délivrant les tests et récoltant les données (voir Figure 22 A1). Ainsi, à n'importe quel moment, un individu peut entrer dans n'importe quelle cabine, être identifié (en passant un de ses bras au niveau des lecteurs de puce), et répondre à la tâche qui lui est assignée via un écran tactile (Figure 22 B2).

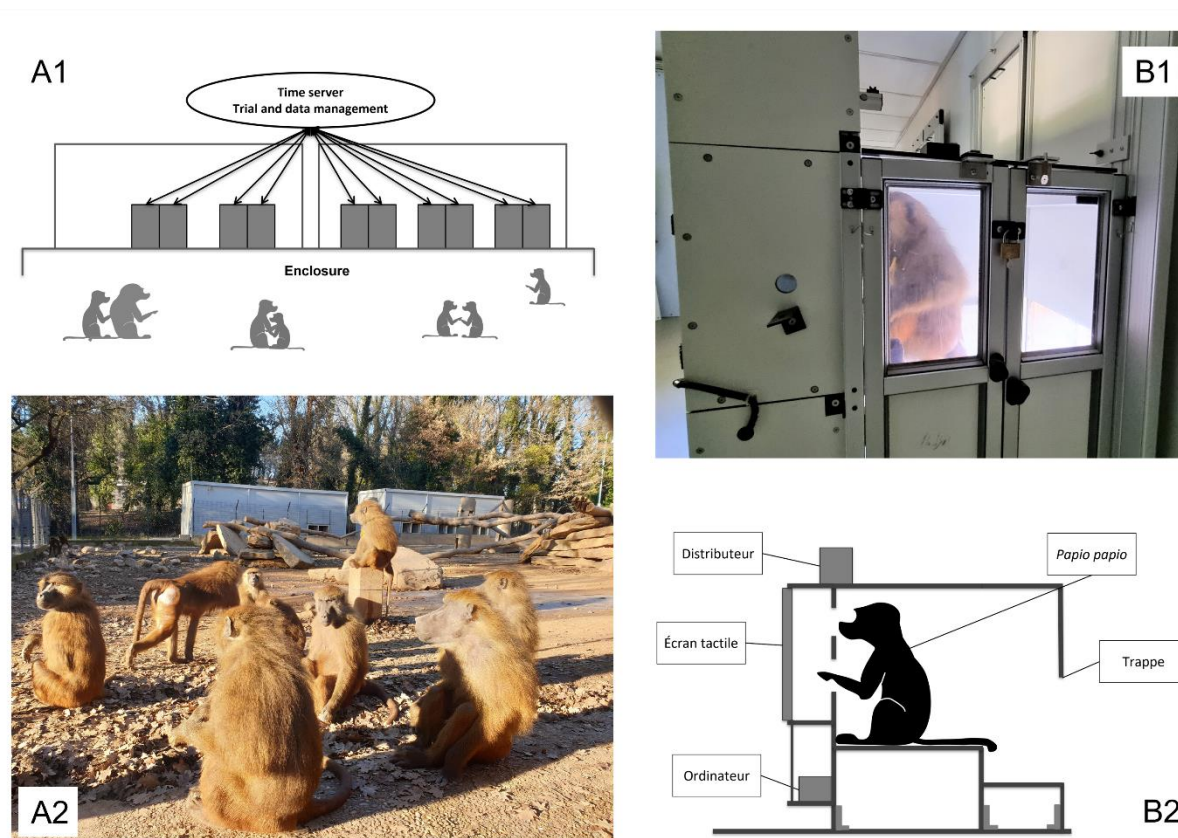


Figure 22 : Illustration du dispositif ALDM (pour Automated Learning Device for Monkeys). Vue d'ensemble à gauche : représentation schématique des machines en réseau (A1) et photographie du parc donnant accès libre aux cabines de test cognitif automatisé (A2). Cabine de test à droite : photographie d'une cabine de test en cours d'utilisation (B1) et schéma du système (B2).

Les puces RFID sont implantées quand le jeune babouin atteint l'âge de 18 mois. A ce stade, il peut, lorsqu'il le souhaite, passer son bras au niveau des lecteurs de puces, ce qui l'identifie. Le système propose alors une tâche sur l'écran, dont la nature dépend de l'identité du sujet et du plan expérimental qui lui est assigné. Le sujet peut résoudre les tests en touchant l'écran tactile. Il est renforcé en cas de bonne réponse par quelques grains de blé. S'il échoue au test, un écran vert s'affiche pendant 3 secondes avant de passer à l'essai suivant. Cet écran sert de punition. Toutes les informations concernant le sujet (c'est-à-dire son identité, son âge et son sexe), la tâche (c'est-à-dire le type d'essai et la cible à toucher) et sa réponse (score et temps de réponse en ms) sont automatiquement enregistrées à la fin de chaque essai. Le singe peut quitter le test à n'importe quel moment pour le reprendre plus tard, dans une autre cabine s'il le souhaite. Ce dispositif permet ainsi une expérimentation cognitive sans capture, évitant tout stress au sujet (Fagot et al., 2014).

Le système ALDM est installé et teste les individus de ce groupe depuis 2008 (Fagot et Bonté 2010). Jusqu'à la fin 2017, les cabines ALDM étaient au format simple, avec cinq cabines dans chaque bungalow. Depuis 2018, les cabines qui équipent le plus grand enclos sont installées par paires (donc quatre dans le premier bungalow et six dans le second), ce qui nous permet maintenant de proposer à ce groupe des tâches impliquant une coopération entre les individus (Formaux et al., 2022).

Chapitre 7 : Etude des variabilités inter-individuelles dans les performances de flexibilité cognitive chez le babouin de Guinée liées en fonction de l'âge et de l'expertise

7.1. Résumé de l'article : "Age effect in expert cognitive flexibility in Guinea Baboons (*Papio papio*)."

La tâche utilisée pour évaluer la flexibilité cognitive des babouins est la même tâche de CSST que celle employée par Bonté et collaborateurs (2011), il y a quelques années sur la plateforme. Cette tâche fait appel à un ensemble de 9 stimuli résultant de la combinaison de trois couleurs possibles (vert, violet et jaune) et de trois formes ("Cercle", "Triangle" et "Splash"). Au début de chaque session, le programme de test sélectionne aléatoirement une forme (par exemple, un triangle) ou une couleur de stimulus (par exemple, le vert) qui sera utilisée comme cible pendant toute la session. Chaque essai consiste en l'affichage de 3 stimuli, répartis au hasard dans une matrice de 9 positions possibles sur l'écran. Les trois stimuli sont sélectionnés de sorte que les trois formes et les trois couleurs soient toutes représentées sur l'écran. La tâche du sujet consiste alors à toucher le stimulus cible, ce qui le récompense par quelques grains de blé (voir Figure 23). Si le sujet touche l'un des distracteurs, ce comportement initie un « time-out » correspondant à l'apparition d'un écran vert pour un délai de 3 secondes.

Les essais sont organisés en sessions et en blocs. Les sessions correspondent à des séries d'essais consécutifs impliquant la même règle, par exemple choisir la couleur jaune ou le triangle. Les sessions sont ensuite organisées en blocs de 100 essais. A la fin de chaque bloc, le pourcentage de réponses correctes est automatiquement calculé. Le critère de changement de règle est de 80% de réponses correctes dans le bloc de 100 essais. Si le score du sujet est inférieur à 80% de réussite, le système reste dans la même session et relance un nouveau bloc de 100 essais en conservant la même règle que précédemment. Mais si le critère de 80% de

réussite est atteinte, le système lance une nouvelle session sur le même principe, et le sujet commence un bloc avec une nouvelle cible, choisie au hasard parmi l'ensemble de cinq cibles potentielles de forme ou de couleur différentes de la précédente. Au premier essai de cette nouvelle session, le système évite de présenter le stimulus correspondant à l'intersection entre l'ancienne et la nouvelle cible. Ainsi, si la cible précédente était "Vert" et que la nouvelle est "Rond", la cible ne peut pas être un rond vert lors du premier essai. Notons que le sujet n'est pas informé explicitement de ce changement de règle.

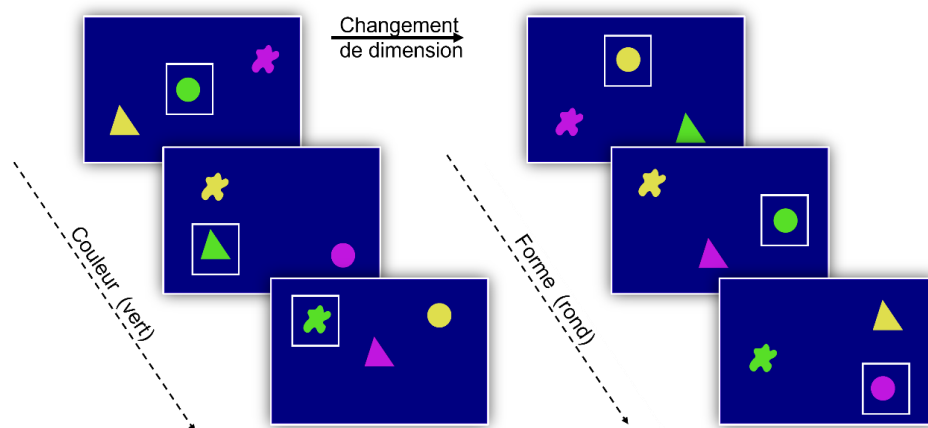


Figure 23 : Tâche du CSST utilisée pour évaluer la flexibilité cognitive. Dans la première session (à gauche), le sujet doit sélectionner le stimulus de couleur verte, puis après atteinte du critère de réussite (de 80%), il passe dans une nouvelle session où il doit sélectionner le stimulus de forme ronde.

Nous avons testé 24 babouins dans cette tâche, avec un total de 1 664 118 essais de CSST cumulées entre le 15 mai 2018 et le 11 décembre 2020. Après filtration (voir article ci-dessous), ces données ont permis une analyse portant sur une moyenne de 577 sessions de test par participant, et 14997 changements de règle au niveau du groupe.

L'âge des sujets sur l'étude qui a duré deux ans allait de 2 à 24 ans. Nous avons classé les sujets en 4 classes d'âge à savoir : 1) les jeunes individus en période de croissance et de développement cérébral jusqu'à la fin de l'adolescence (jusqu'à 60 mois, soit 5 ans), 2) les

jeunes adultes à la sortie de cette période de puberté (de 61 à 130 mois, soit de 5 à un peu moins de 11 ans), 3) les individus d'âge mûr arrivés à la moitié de leur espérance de vie (soit de 131 à 200 mois, soit de 11 à un peu 16 ans et demi), et enfin 4) les individus les plus âgés (de 201 à 300 mois, soit jusqu'à 25 ans). Il s'agit là de la première étude regroupant les performances de ces quatre classes d'âge chez une espèce de PNH.

La taille du jeu de données a nécessité une analyse statistique par l'utilisation de modèles Bayésiens. L'analyse a tenu compte des facteurs : Classe d'âge, Sexe, Dimension de la cible (couleur ou forme), Position de l'essai dans la session (de 1 à 50). Nous avons appliqué ce schéma d'analyse pour étudier les Persévérations, les Latences d'apprentissage, et les Temps de réponses (en ms) dans la tâche.

Les résultats des modèles Bayésiens mettent en évidence, en accord avec la littérature (Bonté et al., 2011; Lacreuse et al., 2018; Moore et al., 2003, 2006), un fort effet de l'âge sur les performances de flexibilité cognitive. La flexibilité est au stade de développement chez les juvéniles et adolescents. Elle est optimale chez les jeunes adultes post-pubères. Ces résultats montrent également que les premiers déclin de la flexibilité cognitive surviennent chez les individus d'âge moyen, cette tendance se renforce chez les babouins les plus âgés.

Au-delà de recherches confirmant des effets d'âges, il s'agit là de l'étude sur la flexibilité cognitive chez le PNH totalisant le plus grand nombre de sujets, sur une longue période, avec un très grand nombre de sessions, permettant de présenter des performances de flexibilité cognitive meilleures que dans les études basées sur trois alternances de règle (Bonté et al., 2011; Lacreuse et al., 2018; Moore et al., 2003).

L'analyse de ces données, confrontées à celles de Bonté et collaborateurs (2011) ont également permis de mettre en lumière un effet d'expertise chez nos sujets. En effet, l'ensemble des sujets communs aux deux études ont amélioré leurs performances, quelle que soit la classe d'âge, suggérant qu'une exposition de 10 ans dans cette tâche compense les déficiences cognitives qui surviennent normalement avec l'âge.

Contents lists available at [ScienceDirect](https://www.sciencedirect.com)

Behavioural Brain Research

journal homepage: www.elsevier.com/locate/bbrAge effect in expert cognitive flexibility in Guinea baboons (*Papio papio*)Julie Gullstrand^{*,1}, Nicolas Claidière, Joel Fagot

Laboratory of Cognitive Psychology, CNRS, Aix-Marseille University, and Primatology Station of the CNRS-Celphedia, France

ARTICLE INFO

Keywords:

Expert cognition
Wisconsin card sorting task
Executive function
Aging
Automated testing

ABSTRACT

Cognitive flexibility in non-human primates is traditionally measured with the conceptual set shifting task (CSST). In our laboratory, Guinea baboons (N = 24) were continuously tested with a CSST task during approximately 10 years. Our task involved the presentation of three stimuli on a touch screen all made from 3 possible colours and 3 shapes. The subjects had to touch the stimulus containing the stimulus dimension (e.g., green) that was constantly rewarded until the stimulus dimension changed. Analysis of perseveration responses, scores and response times collected during the last two years of testing (approximately 1.6 million trials) indicate (1) that the baboons have developed an “expert” form of cognitive flexibility and (2) that their performance was age-dependent, it was at a developing stage in juveniles, optimal in adults, declining in middle-aged, and strongly impaired in the oldest age group. A direct comparison with the data collected by Bonté, Flemming & Fagot (2011) on some of the same baboons and same task as in the current study indicates that (3) the performance of all age groups has improved after 10 years of training, even for the now old individuals. All these data validate the use of non-human primates as models of human cognitive flexibility and suggest that cognitive flexibility in humans has a long evolutionary history.

1. Introduction

Cognitive flexibility is an executive function defined as the ability to shift attention from one category of stimuli to another [1] which is of major importance to adapt to changes in the physical or social environment. This cognitive function contributes for instance to problem solving requiring adapting the response to the new demands of the situation [2]. Cognitive flexibility is traditionally assessed in humans using the Wisconsin Card Sorting Test (WCST, [3]). In the WCST, subjects must sort cards according to the relevant dimension (number, shape or colour) inferred from the experimenter’s feedback, with regular changes of this relevant dimension. Cognitive flexibility is measured from the number of perseverative errors corresponding to the number of repetitions of the initial response after the change of dimension.

The WCST has been amply used in clinical studies, showing for example that lesions of the frontal lobes in human epileptic patients impair cognitive flexibility [4], which supports Luria’s [5] claim about the management of executive functions by the frontal lobes. WCST has also been used to assess how flexibility evolves during development and

aging in normal populations (e.g., [6]). Results show that 3 years-old children can sort cards on one dimension but fail after the change of the relevant dimension [7]. At 4 years old, children start to succeed and performance improves until the end of adolescence [8]. Performance is optimal in young adults but it later starts declining between 40 and 50 years [9]. These declines in flexibility parallel structural changes in the prefrontal cortex, the volume of which decreases after 50 years with an accentuation of the phenomenon after 65 years [10].

From a comparative perspective, cognitive flexibility has been explored in non-human-primates using an analogue of the WCST referred to as intradimensional / extradimensional set shifting (ID/ED) task. This task involves the use of bi-dimensional compound stimulus, such as a configuration of black lines shown on a blue-filled shape serving as a background [11,12]. After the participants have learned that the selection of the stimulus containing one cue (i.e., a specific configuration of line or a specific background shape) triggers a food reward, the test involves the learning of a new association between a novel cue from the same dimension (intra-dimensional shift) or the alternative dimension (interdimensional shift). The use of this ID/ED

Abbreviations: WCST, Wisconsin Card Sorting Test; CSST, Conceptual Set Shifting Task.

* Correspondence to: Laboratoire de Psychologie Cognitive, CNRS UMR 7290 / Aix-Marseille Université, 3 Place Victor Hugo, Bât. 9, Case D, cedex 1 13331 Marseille, France.

E-mail addresses: julie.gullstrand@univ-amu.fr (J. Gullstrand), joel.fagot@univ-amu.fr (J. Fagot).

¹ **Authors’ address:** LPC, CNRS, UMR 7290, Aix-Marseille University, 3 Place Victor Hugo, Bât. 9, Case D, 13331 Marseille cedex 1, France.

<https://doi.org/10.1016/j.bbr.2022.114043>

Received 19 January 2022; Received in revised form 29 July 2022; Accepted 1 August 2022

Available online 3 August 2022

0166-4328/© 2022 Elsevier B.V. All rights reserved.

task with Marmosets (*Callitrix jacchus*) revealed that intra-dimensional set shifting was easier than the extra-dimensional shifting. Performance also improved with successive testing and was altered by lesions of the prefrontal cortex. In rhesus macaques (*Macaca mulatta*), the ID/ED performance depended on the age of the subjects: The young macaques (mean 2.3 years) committed more perseverative errors than adults (mean 10.3 years; [12]).

A slightly different adaptation of the WCST, referred to as the Conceptual Set-Shifting Task, (CSST) was also developed for rhesus macaques by Moore et al. [13,14]. In their study, the participants were presented with three visual stimuli selected from a set made from the combination of three possible colours (red, green, and blue) and three shapes (triangle, star and circle, nine stimuli altogether). Monkeys had to initially form a concept by establishing a pattern of responding to the red stimulus class, and then shift to a different stimulus class when the reward contingency changed. Three conceptual set shiftings were proposed in these studies, in which the new rule involved the selection of the triangle shape, the blue colour, and the star. The old macaques (24–30 years) were slower for learning the new rules after set shifting and revealed more perseverative errors than younger individuals (5–10 years), suggesting an age-related decline in the functioning of the prefrontal cortex [14]. The CSST of Moore et al. (2003) was further adapted in our laboratory to measure cognitive flexibility in a troop of 24 Guinea baboons (*Papio papio*, [15], Experiment 1). A first study [15] confirmed that cognitive flexibility diminishes with aging, as the rate of perseverative errors correlated positively with the age of the baboons. Interestingly, our baboons were younger on average than in Moore et al. (2003), with an age only varying from 2.2 to 14.6 years (baboons and macaques have similar life expectancies). Our study [15] therefore indicates a relatively early decline in cognitive flexibility that occurs in mid-adulthood, before animals reach older age.

In summary, the IE/ED and CSST adaptations of WCST in different species of monkeys all confirmed the existence of a cognitive flexibility decline with aging which might be related to reduced frontal cortex efficiency. However, inspection of this literature on aging suggests two remarks. First, the number of studies in that domain remains extremely limited, probably due to the necessity to have access to a large group of monkeys to assess age effects on cognitive flexibility. Second, most of the studies on nonhuman primates interested in age differences in conceptual shifting involved a very limited number of conceptual shifts, typically 3 or 4 shifts as in Moore et al. [13,14] or Bonté et al. [15], and 8 in the ED/ID task of Weed et al. [12] and Dias et al. [11]. Such a limited number of shifts per participant suggests that the measures of cognitive flexibility might not be optimal in these studies, because the animals were still in the process learning the task when tested.²

The current study alleviates these concerns. This study takes advantage of a unique feature of our laboratory in which a troop of Guinea baboons have had a free and unlimited access, since 2009, to a battery of operant conditioning test systems referred to as the Automated Learning Devices for Monkeys (ALDM, see [16]). In practice, the baboons from that group have been exposed to a large number of cognitive experiments addressing a variety of scientific questions (e.g., on the properties of their perceptual system [17], memory [18], reasoning [19], or social cognition [20]). As a baseline protocol in our laboratory, the same CSST task as in Bonté et al. [15] has been repeatedly used since 2012 as a filler task in between our different experimental programs. The vicissitude of our research (e.g., change in software and data loss) prevents statistical analyses of perseverative errors from the CSST data collected from 2012 to 2018, but one can

² More extensive training was proposed in the context of electrophysiological studies in monkeys, but these studies remain limited for our purpose due to a too small number of subjects (N = 2; see [37–41]) or an absence of report of the age of the subjects preventing any comparison among age groups (e.g., [42, 43]).

nevertheless infer from the data set that our baboons received a total number of 143 772 CSST trials on average (range 3469–327198, see supplemental Table 1) prior to the collection of the current data. This leaves the opportunity to study cognitive flexibility from the CSST data collected from 2018 to 2020, after years of exposure to this task. Although limited to two years of testing, our data set remains uniquely large in comparison to previously published studies in this domain, with exactly 1 664 118 CSST trials (an average of 69 338 trials per subject, SE = 11 248 trials).

Our goal in this context is threefold. First, we want to document an “expert” form of cognitive flexibility in non-human primates, which is measured behaviorally after the subjects have been exposed over 10 years to thousands of set shifts. Second, we want to document to what extent cognitive flexibility in our task depends on the age of the subjects. Our last goal is to compare our measures of cognitive flexibility in that situation with previously published behavioural data obtained with much less training by Bonté et al. [15], to document the reliability of previous conclusions.

2. Material and methods

2.1. Participants and living conditions

The participants are 24 Guinea baboons (*Papio papio*) from the CNRS primates Centre, Rousset-sur-Arc, France. This colony is divided in two different social groups of 6 (2 males and 4 females) and 18 baboons (6 males and 12 females). The small group is housed in 7.5 × 6.4 m outdoor enclosures connected to indoor housings. The biggest group is housed in a 25 × 30 m outdoor enclosure connected by tunnels to indoor housing used at night. The groups has ad libitum access to water, and feeding is provided daily at 4 pm. Table 1 provides information the sex and mean age of the participant during the study period. The females were neither pregnant nor lactating during the study period. Note that all age classes were represented in our baboons, ranging from 31 to 291 months (i.e., 2–24 years).

Table 1
Information on the age, sex, group of the participants, with the number of RS (rule sessions) exploitable after filtering data.

Name	Sex	MeanAge	Age Class	RS
LIPS	F	49	Young	987
LOME	M	54	Young	1324
MAKO	M	41	Young	–
MALI	F	48	Young	869
MUSE	F	42	Young	–
NEKKE	F	31	Young	85
EWINE	F	124	Adult	1576
FANA	F	117	Adult	1013
FELIPE	M	114	Adult	218
FEYA	F	111	Adult	1108
FLUTE	F	103	Adult	447
HARLEM	M	88	Adult	647
HERMINE	F	89	Adult	337
ANGELE	F	175	Middle-age	313
ARIELLE	F	170	Middle-age	1399
ARTICHO	M	168	Middle-age	253
BOBO	M	165	Middle-age	63
CAUET	M	145	Middle-age	875
DORA	F	133	Middle-age	464
DREAM	F	140	Middle-age	738
VIOLETTE	F	180	Middle-age	1672
ATMOSPHERE	F	263	Old	438
BRIGITTE	F	270	Old	39
KALI	F	292	Old	48
PETOULETTE	F	249	Old	37
PIPO	M	249	Old	55

2.2. Ethical statements

This research adhered to the applicable French and E.U rules for the ethical treatment of research animals. It received ethical approval from the national French ethics committee "Comité d'Éthique CE-14" for experimental animal research, as well as the French Ministry of Education (approval APAFIS#2717–2015111708173794 10 v3).

2.3. Apparatus

The enclosures available to each group are connected to experimental trailers providing free access to a total of ten (large group) and four (small group) automatized ALDM test systems. Each ALDM testing booth consists of a 70 × 70 cm automatic operant test chamber equipped with RFID tag reader. When a monkey enters an ALDM, it is identified by RFID microchips implanted in its forearms. This identification triggers the task which is displayed on a 19 in. touchscreen. Correct responses are rewarded by a few grains of wheat delivered by a food dispenser, while incorrect responses results in a display of a green screen as time out for 3 s. At any time, monkeys can leave ALDM systems or decide to resume testing (see [21] and [16] for more details). When monkeys return voluntarily to the test system after a break, testing is resumed as the point it was left off.

2.4. CSST task

Our task was the same CSST task as in Bonté et al. [15]. It used a set of 9 stimuli resulting from the combination of three possible colours (green, pink and yellow) and three shapes ("Circle", "Triangle" and "Splash"). At the beginning of each session, the test program automatically selected either one stimulus shape (e.g., triangle) or one stimulus colour (e.g. green) that was used as target during the entire session. Each trial consisted in the display of 3 stimuli from the set randomly located in a matrix of 9 possible positions on the screen. The three stimuli were selected in such a way that the three shapes and three colours were all represented by only one stimulus. The task for the subject was to touch the stimulus containing the target. Each time the monkey reached the target, it was rewarded with a few wheat grains. If the subject touched one of the distractors, this behaviour triggered a 3 s timeout and the appearance of a green screen. All information concerning the subject (i. e., identity, age and sex), the task (i.e., type of trial, target) and response behaviour (score and response time) was automatically recorded at the end of each trial.

Testing was organized in sessions and blocks. Sessions corresponded to series of consecutive trials involving the same rule, for instance select the yellow colour or the triangle. For clarity, sessions will hereafter be referred to as "Rule sessions" (RS). RS were organized in blocks of 100 trials, at the end of each block the percentage of correct responses was automatically calculated. The criterion for rule shift was 80% correct response in the block of 100 trials. If that percentage was lower than 80%, the subject resumed testing with a new block of 100 trials conserving the same rule as previously (i.e. stayed in the same RS). Once the learning criterion has been reached in a given RS, the subject started a new RS with a new target which was selected at random from the set of five potential shape or colour targets different from the previous one. After a rule shift, the novel RS followed the same procedure as above, with the only difference that we avoided any intersection between the old and the new target during the first trial of the RS. Thus, if the previous target was "Yellow" for instance and the new one was "Triangle", the target could not be a yellow triangle during the first trial. Note that on this first trial the monkeys could not have known that the rule had changed. This constraint was removed from the second trials onward.

We acknowledge that our procedure for rule changes slightly differs from most studies in the field who used a sliding window to suddenly change the rule after the subjects had reached a criterion (typically after the subject has produced 10 consecutive correct responses [13]). Two

reasons justify our choice to use trial blocks to compute the training criterion. First, a too rapid change in reinforcement contingencies after learning would hamper the free participation of the monkeys to the experiment, due to a too low reinforcement rate at the session level. Second, use of a trial block procedure allowed us to document the stabilisation of the rule, and not only focus on the initial learning process. Similar block procedures had already been used in Bonté et al. [15] and in Mansouri and Tanaka [22] who used a criteria of 90% correct responses in blocks of 40 trials, then 80% correct responses in blocks of 20 trials. To guaranty that our procedure allowed the same level of learning as with more traditional procedures using sliding windows, we computed the mean score obtained by the baboons during the last ten last of the block prior to the shift. At the group level, we found that the baboons performed 92.6% correct on average (SD = 0.05) during the last ten trials. This performance is therefore in the same range as in past studies of the field.

2.5. Data filtering

Data were collected on this CSST task from May 15th, 2018, to December 11th, 2020. During this period, the continuous use of CSST as a filler task allowed the recording of a uniquely large number of trials per animal, but also imposed (and allowed) stringent data filtering. First, the ALDM testing procedure implies that the monkeys can stop and resume testing. Long breaks can therefore sometime occur between two consecutive trials in a RS. Second, CCST testing was used as a filler task in our laboratory, and the priority given to the other tasks over our twelve years of testing created a situation in which many RS were interrupted by and then resumed after another experiment. During data filtering, we discarded all the RS which were interrupted by a break of three days or more, as well as all the incomplete RS interrupted by another experiment. Therefore, the RS retained for data analyses were all preceded by another complete RS during which the subjects had to select a different target. Secondly, to verify the coherence of our data, we reasoned that the chance of randomly finding the correct target during the first trial of a novel session (i.e., immediately after a switch) should be of the same order of magnitude as the probability of making an error during the last 10 trials of the preceding session (because the monkeys could not know that the rule had just changed). We computed the average score of the first trial of the RS retained for data analysis and compared that score to the percentage of incorrect responses obtained at the end of the preceding session. From this analysis, we found that all baboons behaved as expected during the first trial, except for two monkeys (Mako and Muse) that produced for reasons that we could not explain more correct responses on the first trial than expected by chance. We therefore cautiously removed these two subjects from analysis, considering that a sufficiently large number of subjects (N = 22) remained available for meaningful conclusions. Finally, we removed from analysis all the RS that started with a first successful trial because (1) these correct responses might have been produced by chance and (2) the rewarding of the first response after the shift might affect learning curve in the subsequent trials of the RS [23]. The data analysed in this study have an average of 577 RS per participant (see details in Supplemental Table 2), and 14997 set shiftings at the group level, which is well beyond the order of magnitude of past behavioural studies.

2.6. Data analyses

Our aim was to explore the hypothesis that cognitive flexibility as inferred by our CSST task is age dependent in baboons. To do so, we calculated the average age of the subjects during the study period and used individual mean ages to assign each subject to an age class. Age classes were defined as follows. "Young": up to 60 months (5 years old max); "Adult": from 61 to 130 months (5–10.8 years old); "Middle-age": from 131 to 200 months (10.8–16.7 years old), and "Old": from 201 to 300 months (16.7 years old and more). The "Young" class corresponds to

Table 2

Results of Perseveration. Bayesian model considering the Age class, Sex, the Current dimension and Number of trials of the session as factors. SD: standard Deviation, SE: standard error, Conf.low: Lower confidence interval, Conf.high: Higher confidence interval, confidence intervals that do not overlap zero are in bold.

Perseveration Bayesian Model				
Term	Group	Estimate		
sd_(Intercept). Name	Name	0.412		
sd_Ntrial_Session.Name	Name	0.0158		
cor_(Intercept). Ntrial_Session. Name	Name	0.185		
Term	Estimate	SE	Conf.low	Conf. high
(Intercept)	-0.651	0.214	-1.09	-0.220
Age Class: Adult	-0.567	0.262	-1.11	-0.0321
Age Class: Middle-age	-0.239	0.258	-0.772	0.296
Age Class: Old	0.612	0.279	0.0483	1.18
Ntrial_Session	-0.0599	0.00794	-0.0764	-0.0436
Current_Dimension: Shape	0.110	0.0753	-0.0350	0.255
Sex: Male	0.284	0.190	-0.115	0.670
Age Class: Adult by Ntrial_Session	-0.0139	0.0103	-0.0347	0.00694
Age Class: Middle-age by Ntrial_Session	0.00267	0.00974	-0.0172	0.0227
Age Class: Old by Ntrial_Session	0.0166	0.0104	-0.00575	0.0388
Ntrial_Session by Current_Dimension: Shape	-0.00847	0.00207	-0.0126	-0.00436
Age Class: Adult by Current_Dimension: Shape	-0.00711	0.0886	-0.177	0.165
Age Class: Middle-age by Current_Dimension: Shape	-0.163	0.0800	-0.319	-0.00844
Age Class: Old by Current_Dimension: Shape	-0.166	0.0816	-0.321	-0.00931

the juvenile period until puberty. The “Adult” class includes sexually mature individuals with the development of secondary sexual characteristics, ready for reproduction, which corresponds to young adults. The “Middle-age” class corresponds to older adults, and the “Old-class” corresponds to the period of life approaching and exceeding the life expectancy in the natural environment.

We explored three dependent variables that are related to task performance to assess age effects in cognitive flexibility. The first one was perseveration represented by the number of times the target from the previous session had been selected after the shift. The response at the very first trial of the session was not included in the calculation of perseverative error, because for the first trial the subject had not yet received feedback indicating that the rule had changed. The second dependent variable was learning latency described the time it took the individual to learn the new rule (we used the number of trials before ten successful trials were performed in a row). The last one was Response time (RT), which was defined as the time (in ms) it took the participant to select a response.

The independent variables were Age class (described previously, see Table 1), Sex (male or female), and Current dimension of the target (either shape or colour). Age was included because our main hypothesis was that cognitive flexibility is age dependent in baboons. The sex was included because previous studies found subtle differences between sex in reversal learning [24]. The current dimension was also included, because previous studies have shown that the baboons performed better with the shape than with the colour dimensions [15]. Note that the comparison between intra- (e.g., from one colour to another one) and inter-dimensional shifts (e.g., from colour to shape) was made impossible because of uneven baseline probabilities in these two conditions. This is because there were three possible targets (e.g., all three colours) in the case of an interdimensional shift, whereas there were only two possible targets in case of intra-dimensional (e.g., green or pink, if the previous target was yellow). To account for repeated measures, we used a random intercept per individual and a random slope where appropriate (see details of the models in Tables 2–5).

Table 3

Results of Learning latency. Bayesian model considering the Age class, Sex and the Current dimension of the session as factors. SD: standard Deviation, SE: standard error, Conf.low: Lower confidence interval, Conf.high: Higher confidence interval, confidence intervals that do not overlap zero are in bold.

Learning latency bayesian model				
Term	Group	Estimate		
sd_(Intercept). Name	Name	13.0		
sd_Observation.Residual	Residual	14.6		
Term	Estimate	SE	Conf. low	Conf. high
(Intercept)	36.5	6.49	23.3	49.6
Age Class: Adult	-11.9	7.81	-28.6	3.81
Age Class: Middle-age	-4.81	7.80	-20.6	10.6
Age Class: Old	25.1	8.39	7.53	42.4
Current_Dimension: Shape	-1.44	0.519	-2.45	-0.427
Sex: Male	-3.09	5.78	-14.7	8.74
Age Class: Adult by	-0.230	0.647	-1.47	1.09
Current_Dimension: Shape				
Age Class: Middle-age by	-1.84	0.656	-3.09	-0.572
Current_Dimension: Shape				
Age Class: Old by	-3.29	1.30	-5.80	-0.693
Current_Dimension: Shape				

Table 4

Results of the 5 first Response times. Bayesian model considering the Age class, Sex, the Current dimension and Number of trials of the session as factors. SD: standard Deviation, SE: standard error, Conf.low: Lower confidence interval, Conf.high: Higher confidence interval, confidence intervals that do not overlap zero are in bold.

Response times of 5 first trials Bayesian Model				
Term	Group	Estimate		
sd_(Intercept). Name	Name	346		
sd_Ntrial_Session.Name	Name	65.4		
cor_(Intercept). Ntrial_Session. Name	Name	-0.789		
sd_Observation.Residual	Residual	735		
Term	Estimate	SE	Conf. low	Conf. high
(Intercept)	1331	195	944	1724
Age Class:Adult	68.5	238	-407	537
Age Class: Middle-age	138	228	-347	592
Age Class: Old	-311	248	-811	193
Ntrial_Session	64.1	39.8	-17.3	145
Current_Dimension: Shape	30.8	85.2	-137	199
Sex: Male	30.7	102	-181	236
Age Class: Adult by Ntrial_Session	-38.8	47.7	-136	57.6
Age Class: Middle-age by: Ntrial_Session	-18.0	46.2	-114	79.8
Age Class: Old by Ntrial_Session	118	51.6	12.4	220
Ntrial_Session by	-2.96	19.1	-40.8	34.5
Current_Dimension: Shape				
Age Class: Adult by	-72.4	66.5	-202	57.9
Current_Dimension: Shape				
Age Class: Middle-age by	-29.8	66.4	-157	96.1
Current_Dimension: Shape				
Age Class: Old by	36.3	75.2	-106	179
Current_Dimension: Shape				

We used the Rstan package [25] of R to study mixed models of the variables of interest using a Bayesian approach [26]. For perseveration, we used a binomial GLMM with logit link function in which each trial was coded as one, if it was a perseveration, or zero otherwise. For learning latency and reaction times we used LMM models. For perseverative errors and reaction times, the computation time using the entire dataset was excessive, we therefore decided to randomly select a maximum of 50 RS per individual and verified that successive runs of the model with different random sets gave similar results. For learning latency, we had only one value per session (indicating the number of trials until ten successive trials were correct) and therefore included the full

Table 5

Results of the last 45 Response times. Bayesian model considering the Age class, Sex, the Current dimension and Number of trials of the session as factors. SD: standard Deviation, SE: standard error, Conf.low: Lower confidence interval, Conf.high: Higher confidence interval, confidence intervals that do not overlap zero are in bold.

Response times of 45 last trials Bayesian Model				
Term	Group	Estimate		
sd_(Intercept). Name	Name	217		
sd_Ntrial_Session.Name	Name	4.55		
cor_(Intercept). Ntrial_Session. Name	Name	-0.159		
sd_Observation.Residual	Residual	664		
Term	Estimate	SE	Conf. low	Conf. high
(Intercept)	1530	111.	1306	1757
Age Class: Adult	-285	132	-557	-12.4
Age Class: Middle-age	-82.6	132	-342	187
Age Class: Old	488	141	200	781
Ntrial_Session	-10.1	2.23	-14.6	-5.58
Current_Dimension: Shape	-60.1	19.0	-97.1	-23.2
Sex: Male	103	94.7	-83.6	296
Age Class: Adult by Ntrial_Session	-2.48	2.75	-8.15	3.44
Age Class: Middle-age by Ntrial_Session	-2.60	2.72	-8.22	2.91
Age Class: Old by Ntrial_Session	3.87	3.04	-2.27	9.94
Ntrial_Session by Current_Dimension: Shape	1.18	0.454	0.310	2.09
Age Class: Adult by Current_Dimension: Shape	11.8	17.9	-24.2	46.6
Age Class: Middle-age by Current_Dimension: Shape	9.09	17.5	-25.6	43.7
Age Class: Old by Current_Dimension: Shape	-46.8	19.7	-86.1	-8.36

dataset. Note that the goal of the Bayesian approach is not significance testing but to find confidence intervals of model's parameters given the data, therefore giving an estimate of the importance and precision of the parameters of interest (for an introduction to Bayesian statistics, see Kruschke, [27]).

2.7. Data availability

The data and code to reproduce the figure and results is available at: DOI 10.17605/OSF.IO/E267K.

3. Results

3.1. General trends

Results at the group level are illustrated in Fig. 1. Fig. 1A shows that the proportion of perseveration is high following the change of rule and decreases extremely rapidly during the first five trials, mean = 0.48 (SE = 0.03) on the 2nd trial, mean = 0.31(SE = 0.03) on the 5th. This proportion then decreases more progressively, mean = 0.21 (SE = 0.2) on the 10th to reach a mean = 0.05 (SE = 0.01) on the 50th trial.

Fig. 1B shows that the success rate of the group is very low at the onset of the session and increases drastically during the first 5 trials after the rule change, mean = 0.31 (SE = 0.01) at the second trial, mean = 0.46 (SE = 0.02) at the 5th. In a complementary way to the perseverative errors, that increase slows down afterwards to reach the average score of 0.91 (SE = 0.014) at the 50th trial.

Finally, Fig. 1C indicates a pronounced slowing down of RT during the first 5 trials after the rule change, with mean = 1421 ms (SE = 40 ms) on the second trial until mean = 1644 ms (SE = 49 ms) on the 5th. RT then accelerates during the learning of the new target (mean = 1475 ms, SE = 65 ms on the 10th trials) before stabilizing when learning is achieved (mean = 1095 ms, SE = 85 ms) on the 50th trial.

3.2. Age effect

Results on age effects are reported in Fig. 2. They show the same trends for perseveration, learning latency, and RTs. We found that the Adult group has the best performance with the smallest mean perseveration on the 50 first trials (mean = 3.65, SE = 0.38), the fastest learning latency (mean = 22.87 trials, SE = 1.16) and the shortest RTs (mean = 961.25 ms, SE = 34.42). Young group is actually worse, with higher perseveration (mean = 6.85, SE = 1.67), longer learning latency (mean = 35.23 trials SE = 7.96) and longer RTs (mean = 1277.78 ms SE = 88.26). Worse than adults and better than juveniles, Middle-aged baboons show an average number of perseverations of 5.34 (SE = 0.64), a learning latency of 28.86 trials (SE = 1.79) and RT of 1163.48 ms (SE = 69.10). Finally, older baboons show the worst results. Old baboons have the highest mean number of perseverations of 12.5 (SE = 2.08), the longest learning latency of 58.86 trials, and the longest RT of 1790.14 ms (SE = 157.58). Said differently, inspection of the above three dependent variables suggest that baboons experience strong age effects in cognitive flexibility, with the following ordering of cognitive flexibility capacities: Old < Young < Middle age < Adult. Fig. 3.

The results of the Bayesian models are provided in Tables 2 to 5. They support inspection of the results, revealing similar age effects for perseveration, learning latency, and response times. They indicate that the adults perform best with a significant difference from the younger and Middle-age groups, who perform worse. In turn, older baboons had significantly higher perseveration, learning latency and response times than the other three groups (note that due to the dynamic change in RT (slowing down then acceleration), we studied independently the first five trials and the remaining 45 ones).

There is finally a significant interaction between trial position and age class in later RTs. From the 1st to the 5th trial, the oldest individuals experience the greatest slowing down after the rule change, with a steeper slope than the other 3 age classes (see Tables 4 and 5).

3.3. Sex effect

None of the models revealed an effect of sex on performance (see Tables 2 to 5). Males and females showed similar results for perseveration (mean Females = 6.86, SE = 1.13; mean Males = 5.94, SE = 1.03), for learning latency (mean Females = 36.21 trials, SE = 4.96; mean Males = 30.11 trials, SE = 2.41) and for response times (mean Females = 1250.28 ms, SE = 98.35; mean Males = 1263.37 ms, SE = 95.14).

3.4. Current dimension effect

There is a small but consistent interaction between the dimension of the object and age classes. Overall, the results suggest that for older individuals the performance is slightly better when the discrimination of the object is done on the shape rather than the colour, whereas there is no such effect for younger classes (see Fig. 4 and Tables 2–5).

4. Discussion

Not surprisingly, our study confirms Bonté et al. [15]'s conclusions that the baboons are endowed with efficient cognitive flexibility. They understood very quickly (at the group level within two or three trials after their first error) that the rule had changed, and that they had to adapt their response to the new rule. This was evidenced by their score in the task, as well as the transient slowing down of the response times which was only observed during the 5 trials that occurred immediately after the rule change. It remains unclear at this stage if this slowing down in response time reflects the inhibition of the previously learned rule, the process of mentally searching for the novel correct response, or both.

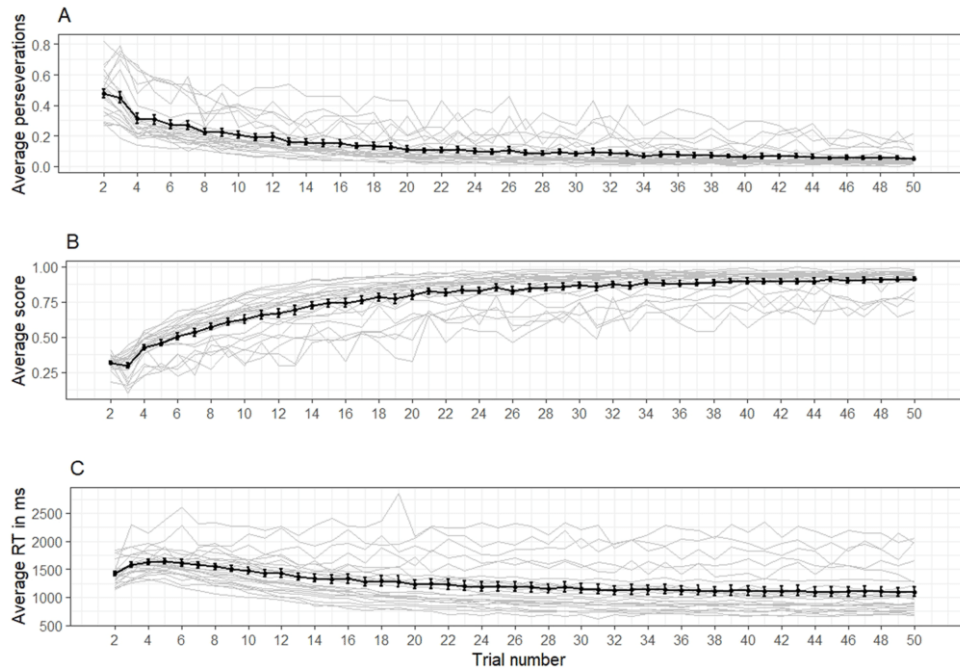


Fig. 1. General performance at the group level during the first 50 trials after the change of rule. A: Number of perseverative errors, B: Score, C: Response time in ms. In light grey, average for each individual, in black group mean (error bars represent standard errors).

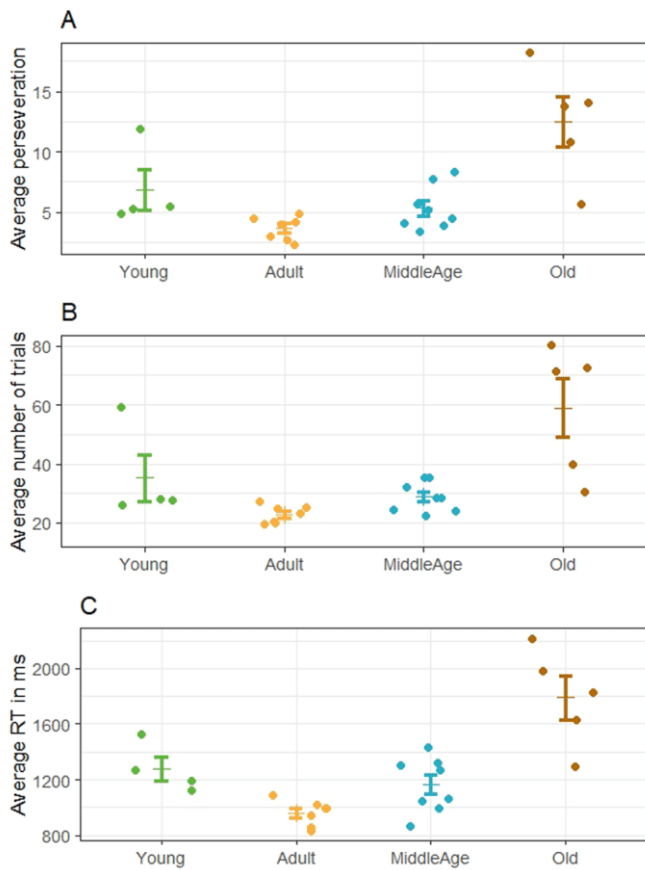


Fig. 2. Results by age class on the first 50 trials, A: average number of errors due to perseveration, B: mean learning latency is the number of trials necessary to cumulate 10 consecutive successful trials, C: Average response time in ms. Dots represent individual means, crosses with error bars are group means (+/- SE).

4.1. Effects of expertise

Our study is unique regarding the length of exposure of the subjects to the CSST task, and size of the dataset. Never had a group of non-human primates been tested for so long on a cognitive flexibility task. The undeniable advantage of this was that the measures of cognitive flexibility were obtained well after learning had occurred, providing an accurate measure of an “expert” form of cognitive flexibility independent of learning processes. Because our CSST task served as a filler task in our laboratory, strict data filtration was essential. Objective criteria independent of the expected results were applied for data filtering, eliminating around half of the RS collected, but guaranteeing reliable and accurate results.

What was the added values of years of training in our task? To address that question, we compared our perseveration results with those of Bonté et al. [15] which used the same task and species as in the current study, moreover on some of the same individuals. Fig. 5 reports individual data on perseverative error for the subgroup of 13 baboons who had served as subjects in both Bonté et al. [15] and in the current study. Because Bonté et al. [15] computed perseverative errors over the first 25 trials after a shift, Fig. 5 only considers these first 25 post-shift trials in both studies. Remember that our subjects are now 10 years older than in Bonté et al., and that they have thus either moved from young-hood or adult-hood to middle-age, or from middle age to old-hood (see the x-axis of Fig. 5).

Fig. 5 shows a decrease in the number of perseverative errors after 10 years of exposure to the task. This finding confirms that the small number of shifts in Bonté et al. [15] (N = 3) were insufficient for revealing optimal performance. We believe that the same limitation may have occurred in most previous studies inferring cognitive flexibility from a limited number of set shifting (e.g., Lacreuse et al. [26] and Moore et al. [13,25]). In our study, it is likely that the extremely small numbers of perseverative errors probably correspond to the best possible performance of our baboons, thanks to the use of a self-service cognitive testing device, the ALDM, allowing long-term testing. Fig. 5 also indicates that this decrease in the number of perseverative errors was observed in all age groups, and that it was even found in the oldest baboons such as Brigitte or Kali who made less perseveration errors in

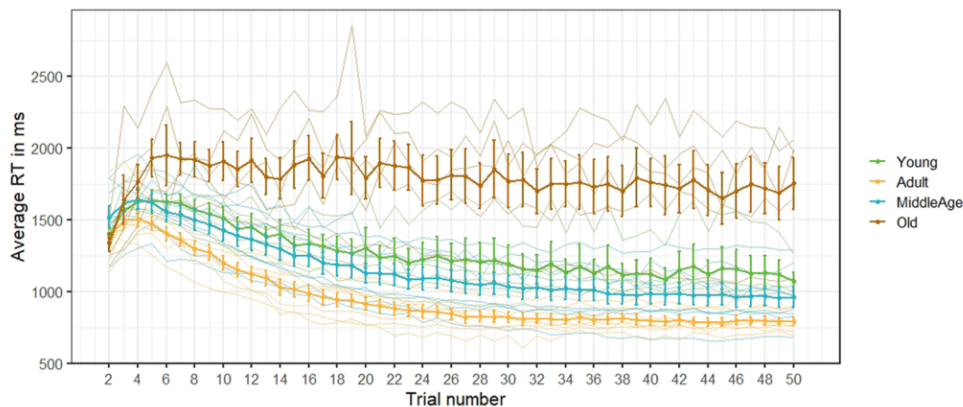


Fig. 3. Average response times in ms by age class on the 50 first trials. In light colour, individual means, in darker colour group mean (error bars represent standard errors).

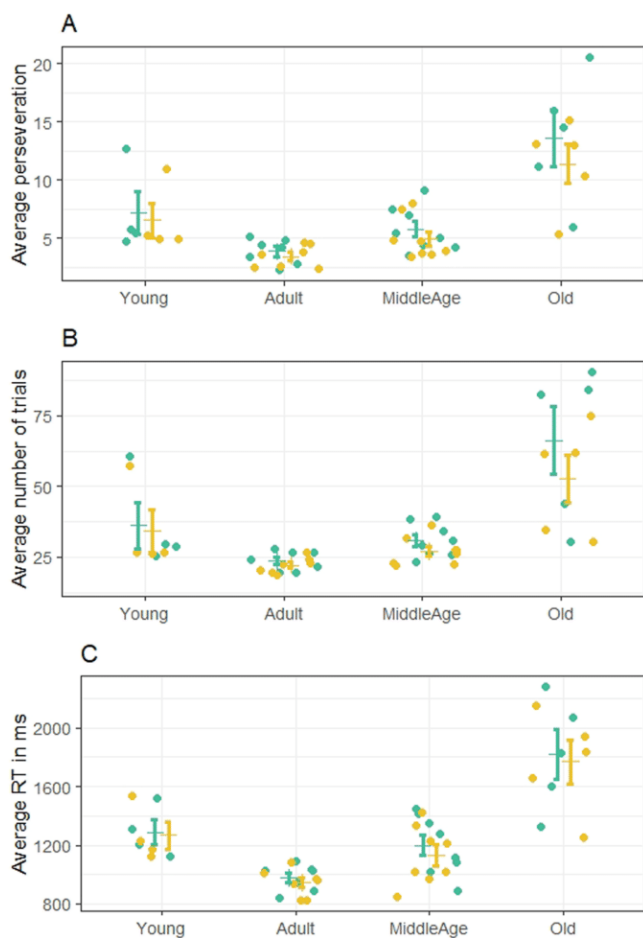


Fig. 4. Age Class and Dimension Interaction effect on our measures of cognitive flexibility, A: Perseveration, B: Learning latency, C: RT in ms, Colour dimension results are green points, Shape dimension results are yellow. Dots represent individual means, crosses with error bars are group means (+/- SE).

the current study in spite of their age than in Bonté et al.³ This important finding suggests that the exposure to the task for 10 years improved cognitive flexibility in our monkeys, and that training had

³ The correlation between the age of the subjects and the difference between the number of the perseveration errors in the two studies was not significant (Spearman correlation, $r_s = 0.04$).

beneficial effects in all age groups.

4.2. Age effects

Our study also indicates important effects of age on cognitive flexibility. Overall, we found that the Adult group performed better than the other three age groups, as inferred by their lower rate of perseveration errors after a rule change, faster learning latencies, and shorter response times. When compared to the Adult group, we found a significant decrease in all of these measures of performance in the Old group. Similar results were already reported in macaques of comparable age [13]. In addition, these effects of ageing were already visible in the middle-aged baboons, whose perseveration rates, learning latencies and response time were intermediate between Adults and Older groups. These results are consistent with those of Moore et al. [28] in rhesus macaques. They also converge with the findings from a female chimpanzee (*Pan troglodytes*, [29]), although a strict comparison between apes and monkeys is difficult due to different lifetimes. Bonté et al. [15] suggested that the decline in executive control occurred earlier in baboons (approximately 6–8 years), but their analyses were different from ours and their conclusions were drawn from a linear regression between age and the number of perseverative errors. We believe that the current analyses are more sensitive for revealing age difference on cognitive flexibility, and this assumption is confirmed by Fig. 5 showing identical age effects in both studies, with the lowest mean of perseverative errors in Adults, and its decline in the Middle-aged class. In a review of the literature on the ageing of the prefrontal areas, Luebke et al. [30] (for a complementary review, see Peters and Kemper [31]) reported that ageing induces a structural change of the myelin sheaths in macaques leading to a reduced “conduction velocity and timing in neuronal circuits” (page 212). Luebke et al. [30,31] further described a regression of dendritic trees in the upper layers of the prefrontal cortex of aged macaques, as well as a loss of dendritic spines and synapses, and an alteration of transmitters and receptors leading to a reduction of inputs to cortical neurons. Our behavioural findings suggest that similar effects might have occurred in our baboons.

Our analyses further reveal poorer performance in the Young group, in comparison to Adults. Admittedly, this could be explained by a shorter exposure to the task and a shorter training period, compared to other age classes who worked on this task for longer period of time. However, given the number of RS completed by these individuals during the two years of testing (range 85–1324, see Table 1), we think that the amount of exposure does not fully explain this difference. These poorer performance for young baboons could rather be explained by their still developing cognitive flexibility and the underlying brain structure at that age (for a study on macaques, see [32]). This conclusion is reminiscent of Weed et al. [12], who showed similar differences between

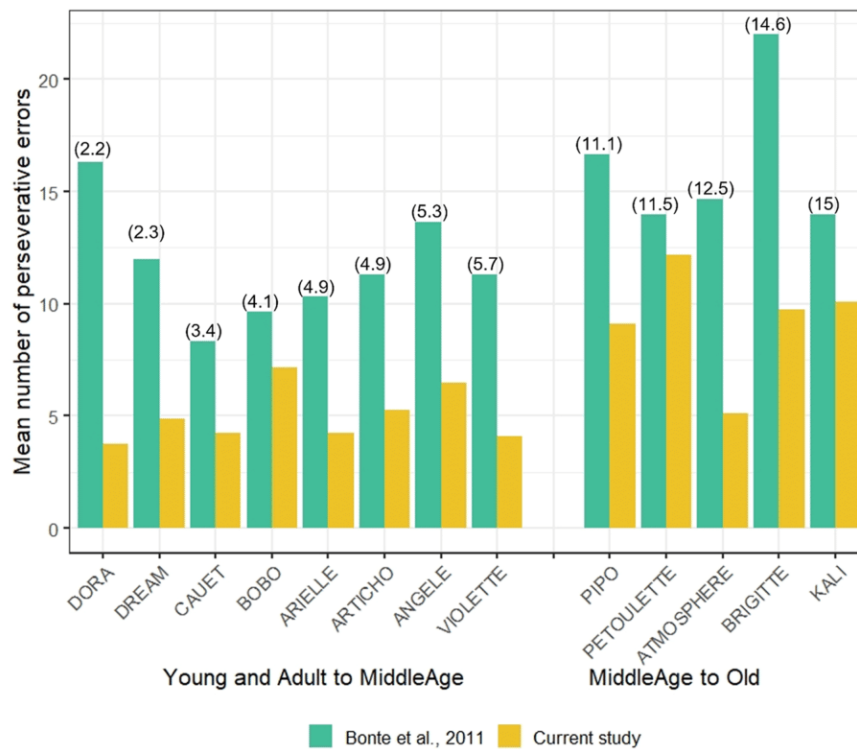


Fig. 5. Average number of perseverative errors for the 13 baboons who participated to both Bonté et al. [15] and the current study. Data corresponds to perseverative errors obtained during the first 25 post-shift trials. Subjects are ordered by Age class, with the baboons considered in Middle-age and Old-age class in the current study being represented on the right-hand side of the graph. Numbers in bracket indicates the age of the subjects (in years) when they were tested by Bonté et al.

juveniles and adults in the rhesus macaques in the ID/ED task. The class of 24 juvenile macaques made more perseverative errors and more errors in the set formation and set-shifting components of the ID/ED task than the 16 adult macaques, and this difference between age groups emerged despite an identical amount of exposure to the ID/ED task. Fig. 5 further reports individual data on perseverative error for the subgroup of 13 baboons who had served as subjects in both Bonté et al. [15] and in the current study. All subjects showed the same pattern of results, corresponding to a systematic decline in the number of perseverative errors after 10 years of exposure to the task. This finding on baboons suggests that exposure to tasks or situations requiring cognitive flexibility has the potential of reducing cognitive impairment that normally occurs with aging. Additional studies will be required to determine if that effect of exposure remains limited to cognitive flexibility mechanisms, or if it also pervades other cognitive domains.

In a different perspective, our results are reminiscent of the findings previously reported on humans. Thus, 3-year-olds children have the ability to sort cards on one dimension but fail when the relevant dimension changes [6,7]. However, at 4 years of age, their WCST performance begins to improve until late adolescence [8,33], which is consistent with the performance of our youngest baboons. Performance is then optimal between the ages of 20 and 40 for all executive functions, but it then declines with ageing [34–36], with deficits already appearing in middle-aged between 40 and 50 years of age [9], again in accordance with the current study on baboons. These declines can also be explained by structural changes in the prefrontal cortex that become more pronounced after age 65 [10]. Taken together, results obtained on humans [9], chimpanzees [29], macaques [13,28], and baboons (current study) all indicate parallel developmental and aging trends regarding cognitive flexibility. This conclusion implies that (1) cognitive flexibility and underlying brain mechanisms were already present in our common ancestor in a similar form as in modern humans, 30–40 million years ago, and that (2) these non-human primate species can serve as

reasonable animal models for both behavioural and brain studies on that function.

Conflicts of interest

The authors have no conflicts of interest to declare.

Data Availability

The data and code to reproduce the figure and results is available at: DOI 10.17605/OSF.IO/E267K.

Acknowledgements

The authors thank S. Barniaud, D. Paleressompouille as well as the staff of the CNRS- Rousset primatology center for technical support. This research was supported by Agence Nationale de la Recherche grants LabEx Brain & Language Research Institute (ANR-11-LABX-0036) and LabEx Institute of Language, Communication and the Brain (ANR-16-CONV-0002).

Appendix A. Supporting information

Supplementary data associated with this article can be found in the online version at doi:10.1016/j.bbr.2022.114043.

References

- [1] A. Miyake, N.P. Friedman, M.J. Emerson, A.H. Witzki, A. Howerter, T.D. Wager, The unity and diversity of executive functions and their contributions to complex “frontal lobe” tasks: a latent variable analysis, *Cogn. Psychol.* 41 (2000) 49–100.
- [2] F. Borjon, Flexibilité cognitive et résolution de problèmes, PhD Thesis, Université Lumière Lyon 2, 2016.
- [3] E.A. Berg, A simple objective technique for measuring flexibility in thinking, *J. Gen. Psychol.* 39 (1948) 15–22.

- [4] B. Milner, Effects of different brain lesions on card sorting: the role of the frontal lobes, *Arch. Neurol.* 9 (1963) 90–100.
- [5] A.R. Luria, Higher cortical functions in man, Basic Books, Oxford, England, 1966.
- [6] P.D. Zelazo, U. Müller, D. Frye, S. Marcovitch, G. Argitis, J. Boseovski, J.K. Chiang, D. Hongwanishkul, B.V. Schuster, A. Sutherland, The development of executive function in early childhood, *Monogr. Soc. Res. Child Dev.* (2003) i–151.
- [7] N. Chevalier, A. Blaye, Le développement de la flexibilité cognitive chez l'enfant préscolaire: enjeux théoriques, *L'année Psychol.* 106 (2006) 569–608.
- [8] N.J. Cepeda, A.F. Kramer, J. Gonzalez de Sather, Changes in executive control across the life span: examination of task-switching performance, *Dev. Psychol.* 37 (2001) 715.
- [9] S. Daigneault, C.M. Braun, H.A. Whitaker, Early effects of normal aging on perseverative and non-perseverative prefrontal measures, *Dev. Neuropsychol.* 8 (1992) 99–114.
- [10] H. Haug, R. Eggers, Morphometry of the human cortex cerebri and corpus striatum during aging, *Neurobiol. Aging* 12 (1991) 336–338.
- [11] R. Dias, T.W. Robbins, A.C. Roberts, Dissociation in prefrontal cortex of affective and attentional shifts, *Nature* 380 (1996) 69–72, <https://doi.org/10.1038/380069a0>.
- [12] M.R. Weed, R. Bryant, S. Perry, Cognitive development in macaques: attentional set-shifting in juvenile and adult Rhesus monkey, *Neuroscience* 157 (2008) 22–28.
- [13] T.L. Moore, R.J. Killiany, J.G. Herndon, D.L. Rosene, M.B. Moss, Impairment in abstraction and set shifting in aged Rhesus monkeys, *Neurobiol. Aging* 24 (2003) 125–134, [https://doi.org/10.1016/S0197-4580\(02\)00054-4](https://doi.org/10.1016/S0197-4580(02)00054-4).
- [14] T.L. Moore, R.J. Killiany, J.G. Herndon, D.L. Rosene, M.B. Moss, A non-human primate test of abstraction and set shifting: an automated adaptation of the Wisconsin Card Sorting Test, *J. Neurosci. Methods* 146 (2005) 165–173, <https://doi.org/10.1016/j.jneumeth.2005.02.005>.
- [15] E. Bonté, T. Flemming, J. Fagot, Executive control of perceptual features and abstract relations by baboons (*Papio papio*), *Behav. Brain Res.* 222 (2011) 176–182, <https://doi.org/10.1016/j.bbr.2011.03.034>.
- [16] J. Fagot, E. Bonté, Automated testing of cognitive performance in monkeys: use of a battery of computerized test systems by a troop of semi-free-ranging baboons (*Papio papio*), *Behav. Res. Methods* 42 (2010) 507–516, <https://doi.org/10.3758/BRM.42.2.507>.
- [17] I. Barbet, J. Fagot, Processing of contour closure by baboons (*Papio papio*), *J. Exp. Psychol.: Anim. Behav. Process.* 37 (2011) 407–419, <https://doi.org/10.1037/a0025365>.
- [18] A. Rey, P. Perruchet, J. Fagot, Centre-embedded structures are a by-product of associative learning and working memory constraints: Evidence from baboons (*Papio papio*), *Cognition* 123 (2012) 180–184, <https://doi.org/10.1016/j.cognition.2011.12.005>.
- [19] J. Fagot, R. Thompson, Generalized relational matching by Guinea Baboons (*Papio papio*) in two-by-two-item analogy problems, *Psychol. Sci.* 22 (2011) 1304–1309, <https://doi.org/10.1177/0956797611422916>.
- [20] A. Formaux, D. Paleressompoulle, J. Fagot, N. Claidière, The experimental emergence of convention in a non-human primate, *Philos. Trans. R. Soc. B: Biol. Sci.* 377 (2022) 20200310, <https://doi.org/10.1098/rstb.2020.0310>.
- [21] J. Fagot, D. Paleressompoulle, Automatic testing of cognitive performance in baboons maintained in social groups, *Behav. Res. Methods* 41 (2009) 396–404.
- [22] F. Mansouri, K. Tanaka, Wisconsin card sorting test with macaque monkeys, *Int. Congr. Ser.* 1250 (2003) 105–118, [https://doi.org/10.1016/S0531-5131\(03\)00975-0](https://doi.org/10.1016/S0531-5131(03)00975-0).
- [23] R. Cook, J. Fagot, First trial rewards promote 1-trial learning and prolonged memory in pigeon and baboon, *Proceedings of the National Academy of Sciences.* 106 (2009) 9530–9533, <https://doi.org/10.1073/pnas.0903378106>.
- [24] M. LaClair, M. Febo, B. Nephew, N.J. Gervais, G. Poirier, K. Workman, S. Chumachenko, L. Payne, M.C. Moore, J.A. King, A. Lacreuse, Sex differences in cognitive flexibility and resting brain networks in middle-aged marmosets, *ENEURO*.0154-19.2019, *ENeuro* 6 (2019), <https://doi.org/10.1523/ENEURO.0154-19.2019>.
- [25] Stan Development Team, R Interface to Stan, (2020). <https://mc-stan.org/rstan/> (Accessed 21 December 2021).
- [26] C. Muth, Z. Oravecz, J. Gabry, User-friendly Bayesian regression modeling: a tutorial with rstanarm and shinystan, *Quant. Methods Psychol.* 14 (2018) 99–119, <https://doi.org/10.20982/tqmp.14.2.p099>.
- [27] J. Kruschke, Doing Bayesian data analysis: A tutorial with R, JAGS, and Stan, (2014).
- [28] T.L. Moore, R.J. Killiany, J.G. Herndon, D.L. Rosene, M.B. Moss, Executive system dysfunction occurs as early as middle-age in the rhesus monkey, *Neurobiol. Aging* 27 (2006) 1484–1493, <https://doi.org/10.1016/j.neurobiolaging.2005.08.004>.
- [29] A. Lacreuse, L. Parr, L. Chennareddi, J.G. Herndon, Age-related decline in cognitive flexibility in female chimpanzees, *Neurobiol. Aging* 72 (2018) 83–88, <https://doi.org/10.1016/j.neurobiolaging.2018.08.018>.
- [30] J. Luebke, H. Barbas, A. Peters, Effects of normal aging on prefrontal area 46 in the Rhesus monkey, *Brain Res Rev.* 62 (2010) 212, <https://doi.org/10.1016/j.brainresrev.2009.12.002>.
- [31] A. Peters, T. Kemper, A review of the structural alterations in the cerebral hemispheres of the aging rhesus monkey, *Neurobiol. Aging* 33 (2012) 2357–2372, <https://doi.org/10.1016/j.neurobiolaging.2011.11.015>.
- [32] L. Malkova, E. Heuer, R.C. Saunders, Longitudinal magnetic resonance imaging study of rhesus monkey brain development, *Eur. J. Neurosci.* 24 (2006) 3204–3212, <https://doi.org/10.1111/j.1460-9568.2006.05175.x>.
- [33] M.C. Davidson, D. Amso, L.C. Anderson, A. Diamond, Development of cognitive control and executive functions from 4 to 13 years: evidence from manipulations of memory, inhibition, and task switching, *Neuropsychologia* 44 (2006) 2037–2078.
- [34] K.R. Ridderinkhof, M.M. Span, M.W. van der Molen, Perseverative behavior and adaptive control in older adults: performance monitoring, rule induction, and set shifting, *Brain Cogn.* 49 (2002) 382–401, <https://doi.org/10.1006/breg.2001.1506>.
- [35] M.M. Span, K.R. Ridderinkhof, M.W. van der Molen, Age-related changes in the efficiency of cognitive processing across the life span, *Acta Psychol.* 117 (2004) 155–183, <https://doi.org/10.1016/j.actpsy.2004.05.005>.
- [36] N.S. Wecker, J.H. Kramer, B.J. Hallam, D.C. Delis, Mental flexibility: age effects on switching, *Neuropsychology* 19 (2005) 345–352, <https://doi.org/10.1037/0894-4105.19.3.345>.
- [37] G. Stoet, L.H. Snyder, Single neurons in posterior parietal cortex of monkeys encode cognitive set, *Neuron* 42 (2004) 1003–1012.
- [38] F.A. Mansouri, K. Tanaka, Behavioral evidence for working memory of sensory dimension in macaque monkeys, *Behav. Brain Res.* 136 (2002) 415–426, [https://doi.org/10.1016/S0166-4328\(02\)00182-1](https://doi.org/10.1016/S0166-4328(02)00182-1).
- [39] F.A. Mansouri, K. Matsumoto, K. Tanaka, Prefrontal cell activities related to monkeys' success and failure in adapting to rule changes in a Wisconsin Card Sorting Test analog, *J. Neurosci.* 26 (2006) 2745–2756.
- [40] T. Kamigaki, T. Fukushima, Y. Miyashita, Cognitive set reconfiguration signaled by macaque posterior parietal neurons, *Neuron* 61 (2009) 941–951, <https://doi.org/10.1016/j.neuron.2009.01.028>.
- [41] T. Kamigaki, T. Fukushima, Y. Miyashita, Neuronal signal dynamics during preparation and execution for behavioral shifting in macaque posterior parietal cortex, *J. Cogn. Neurosci.* 23 (2011) 2503–2520.
- [42] M.J. Buckley, F.A. Mansouri, H. Hoda, M. Mahboubi, P.G.F. Browning, S.C. Kwok, A. Phillips, K. Tanaka, Dissociable components of rule-guided behavior depend on distinct medial and prefrontal regions, *Science* 325 (2009) 52–58, <https://doi.org/10.1126/science.1172377>.
- [43] F.A. Mansouri, M.J. Buckley, D.J. Fehring, K. Tanaka, The role of primate prefrontal cortex in bias and shift between visual dimensions, *Cereb. Cortex* 30 (2020) 85–99.

Chapitre 8 : Recherche méthodologique, Procédures d'extraction de l'information sociale à partir du dispositif ALDM

Les activités des babouins et des primates en général sont souvent synchronisées, qu'il s'agisse de comportements sociaux ou non sociaux. En milieu naturel, la recherche alimentaire est le plus souvent synchronisée par le fait que les membres du groupe arrivent simultanément sur les zones où il est possible de se nourrir. Par simple influence sociale, des individus peuvent se mettre à fourrager parce qu'ils ont vu un de leurs congénères fourrager. Au cours de ces séances de recherche alimentaire, les animaux présentent une variété de comportements sociaux d'ordre affiliatif, allant d'une banale proximité au toilettage favorisant la tolérance entre individus, ou d'ordre agonistique permettant l'établissement des modalités de l'accès à cette ressource.

Nous pouvons considérer que les systèmes ALDM sont des zones de fourragement, où vont émerger ces comportements sociaux, puisque le dispositif délivre des récompenses alimentaires. Il est ainsi fort probable que les comportements sociaux s'y organisent de la même façon que dans des situations de recherche alimentaire en nature. Dans ce chapitre, il est question de mettre en place des méthodes d'extraction d'information sociale en étudiant les corrélations d'organisation des comportements sociaux, qu'ils soient affiliatifs ou agonistiques, entre deux contextes différents : dans l'accès au système ALDM et en dehors de celui-ci, c'est-à-dire le contexte spontané explicitement social.

Dans une première partie, nous décrirons la méthode nous permettant d'extraire l'information sociale affiliative depuis le dispositif ALDM, une méthode issue de recherches antérieures à cette thèse que nous avons menées sur la plateforme. Cette méthode nous permettra d'extraire les indices de centralité des individus dans un réseau de proximité sociale. La deuxième partie de ce chapitre correspond au second objectif de cette thèse, qui est de

compléter cette première méthode par une seconde, permettant, cette fois, d'extraire l'information agonistique depuis le dispositif ALDM, nous donnant accès au rang hiérarchique des individus.

8.1. Comparaison des comportements affiliatifs : Extraction des réseaux sociaux

Dans une étude antérieure à cette thèse (Claidière et al., 2017; voir annexe I), nous avons déjà démontré que les babouins n'utilisaient pas les cabines de tests cognitifs ALDM de manière aléatoire, et que leur répartition à l'intérieur des cabines se faisait en fonction de leurs relations affiliatives. Dans cette étude, nous avons comparé les réseaux, dits sociaux, de deux types différents de jeux de données : d'un côté, des réseaux sociaux affiliatifs construits à partir de l'observation éthologique dans l'enclos extérieur de comportements affiliatifs, tels que le toilettage, les embrassades, les salutations, les jeux, les contacts affiliatifs et les expressions faciales apaisantes (claquement de lèvre) ; avec de l'autre côté, des réseaux de proximité construits à partir d'information extraite des systèmes ALDM correspondant à l'utilisation de cabines de test adjacentes.

Dans cette étude, nous avons dans un premier temps, construit un premier réseau affiliatif (voir Figure 24 B) à partir des observations éthologiques collectées sur un mois, en extrayant toutes les interactions affiliatives (par exemple : toilettage, jeu, salutation). La matrice d'association est ensuite remplie à partir de l'indice d'association α_{12} calculé pour chaque dyade :

$$\alpha_{12} = A_{12}/(N_1 + N_2 - N_{12})$$

Où N_1 est le nombre d'observations de l'individu 1, N_2 est le nombre d'observations de l'individu 2, A_{12} est le nombre de fois où les individus 1 et 2 ont été observés en interaction affiliative et N_{12} le nombre de fois où 1 et 2 ont été observés en même temps.

Le principe général, pour construire le réseau de proximité dans le système ALDM (voir Figure 24 A), était d'extraire automatiquement, par tranche de 5 s, l'occupation des cabines de test et de relever l'identité des singes occupant ces cabines (voir partie haute de la Figure 24). On considère dans un premier temps que les singes sont en association, s'ils occupent des cabines adjacentes, c'est-à-dire à $n+1$ ou $n-1$ du sujet considéré. Pour construire la matrice d'association, on utilise le même indice a_{12} qui correspond dans ce contexte à l'indice de proximité des singes dans le dispositif avec $N1$ le nombre d'observations de l'individu 1 dans le dispositif, $N2$ est le nombre d'observations de l'individu 2 dans le dispositif, $A12$ est le nombre de fois où les individus 1 et 2 ont été observés dans des cabines adjacentes, et $N12$ le nombre de fois où 1 et 2 ont été vus en même temps dans les bungalows.

Après avoir construit les matrices d'association (1) pour les comportements observés dans le parc et (2) dans le dispositif ALDM (voir Figure 24), nous pouvons les comparer par des tests de Mantel (test de corrélation matricielle par permutation, avec 10 000 permutations). Nous avons ensuite étudié les facteurs faisant varier cette corrélation, comme le nombre de jours de données collectées dans le dispositif ALDM ou le nombre de cabines adjacentes à implémenter. La corrélation matricielle de Mantel obtenue est de $r = 0.7$ (CI 95% = [0.65 ; 0.75]) entre le réseau affiliatif et le réseau de proximité, ce qui valide l'utilisation des données de proximité issues des systèmes ALDM pour inférer les réseaux sociaux affiliatifs (voir l'annexe I pour une validation supplémentaire de cette méthode par une approche de modélisation).

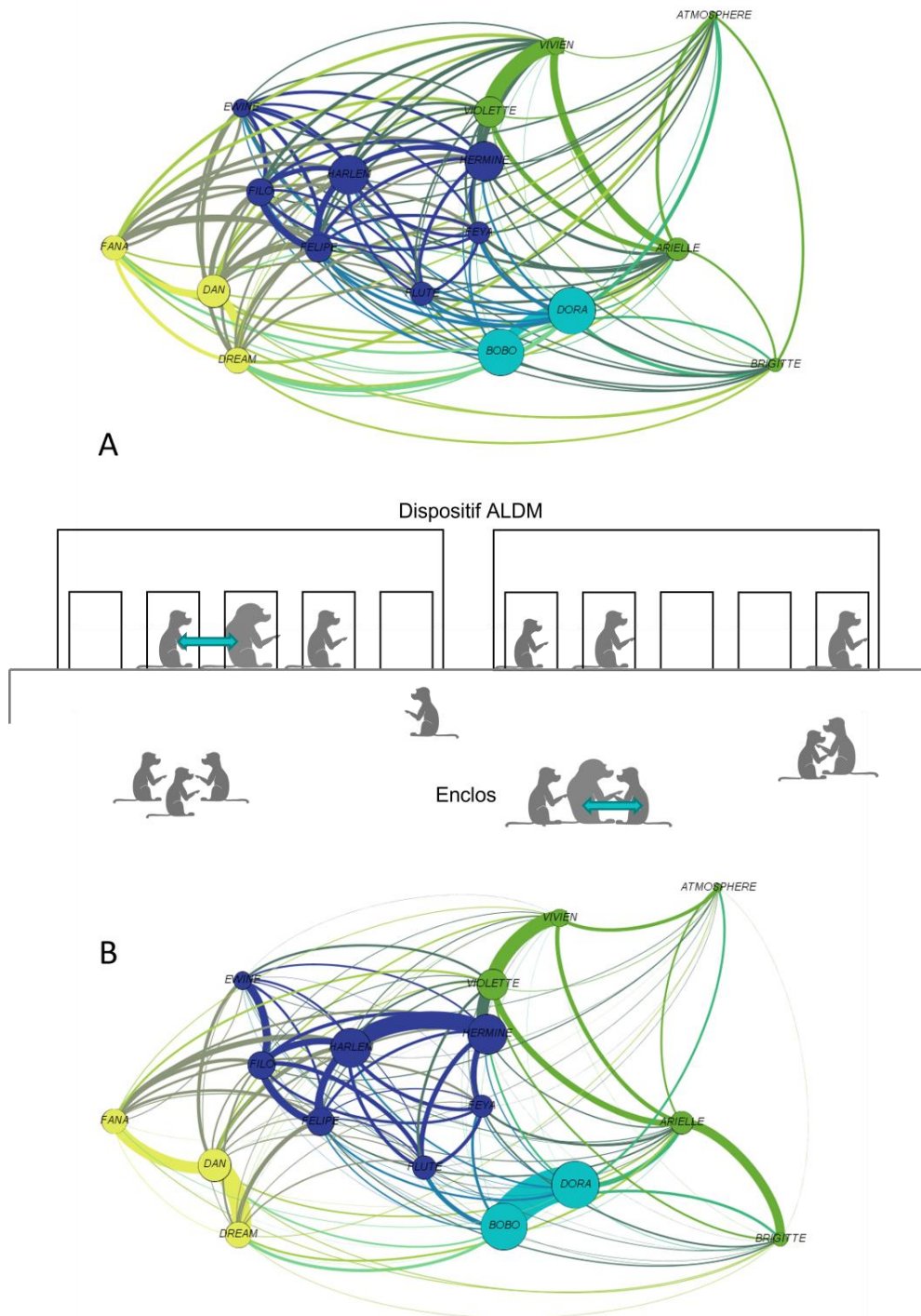


Figure 24 : Illustration schématique du lien entre (A) le réseau de proximité obtenu à partir de la répartition des babouins de la plateforme CCdP au sein des cabines de test du dispositif ALDM et (B) le réseau social obtenu à partir des comportements affiliatifs observés au sein du parc. Il s'agit des réseaux de l'année 2014. La flèche bleue illustre la relation de proximité entre Bobo et Dora dans les machines et la relation affiliative qui existe entre ces mêmes individus dans le parc.

8.2. Extraction de la hiérarchie de dominance à partir du dispositif ALDM

8.2.1. Résumé de l'article : "Computerized assessment of dominance hierarchy in baboons (*Papio papio*)."

Les comportements agonistiques et la hiérarchie de dominance représentent une part importante de la socialité des PNH, et des espèces animales sociales en général. Cependant, les relations de dominance ne sont pas toujours évidentes à inférer et les méthodes pour y parvenir sont souvent chronophages, notamment pour des espèces socialement tolérantes, comme le babouin de Guinée (*Papio papio*), qui présentent peu de comportements agonistiques. Cette faible fréquence d'apparition des comportements agonistiques expliquent (au moins en partie) l'impossibilité d'établir une hiérarchie significativement linéaire chez des individus de cette espèce en milieu naturel (Fischer et al., 2017; Patzelt, 2013).

Le but de cette étude était de mettre en place une méthode pour inférer la hiérarchie de dominance des babouins à partir de comportements récupérables depuis les systèmes ALDM. Les systèmes ALDM peuvent être assimilés à des zones de fourragement où s'expriment des comportements de supplantation. La supplantation correspond à une séquence comportementale où un individu A approche un second individu B qui s'en va, laissant la place à A. Or, les comportements de supplantation, souvent négligés dans la collecte de données éthologiques, sont de bons marqueurs de la hiérarchie de dominance, permettant de compenser l'absence des autres comportements agonistiques (Packer, 1979). Dans les systèmes ALDM, les babouins peuvent se succéder à l'intérieur des cabines, à l'instar des supplantations qui s'observent en milieu plus ouvert. Nous avons donc codé comme supplantation tout comportement où des sujets différents se succèdent à l'intérieur d'un même système dans un intervalle de temps inférieur à 30 secondes, sachant que la durée correspondant à la séquence

d'un remplacement d'un sujet parti de son plein gré par un autre individu qui investit la cabine libérée est largement supérieur à 30 secondes.

Pour valider cette méthode d'étude des rangs de dominance, nous avons comparé les rangs hiérarchiques obtenus via les systèmes ALDM avec ceux des mêmes individus calculés à partir de données collectées via l'observation éthologique de comportements agonistiques émis spontanément dans le parc. Cette comparaison de rangs calculés par la méthode de « Elo rating » (Elo, 1978) a été effectuée sur trois jeux de données issus de périodes différentes, soit quinze jours en mai 2013, juillet 2014 et octobre 2015. Durant ces périodes, nous avons observé dans le parc un total 351 comportements agonistiques en 2013, 600 en 2014, et 934 en 2015. Sur ces mêmes périodes, le nombre de supplantations obtenu à partir de l'extraction des données ALDM est de 7479 pour 2013, 7700 pour 2014 et 7844 pour 2015.

Après extraction des supplantations pour les jeux de données ALDM, nous avons construit un fichier « winner-loser » pour chaque année, nous permettant de calculer la hiérarchie de dominance de la même façon que pour les trois jeux de données éthologiques, obtenant ainsi un classement des individus par leurs Elo-scores dans les six cas (un jeu de données ALDM et éthologique pour chacune des trois années 2015, 2014 et 2013). Les résultats montrent, pour chaque période, des corrélations de Spearman significatives entre les deux jeux de données ($r_{S2013} = 0.9$; $r_{S2014} = 0.9$; $r_{S2015} = 0.91$).

Afin de mieux valider notre approche, nous avons réalisé deux modélisations, qui ont été appliquées sur le jeu de données collectées en 2015. La première modélisation permute 50 000 fois les noms des singes dans le jeu de données ALDM, afin de vérifier que la force de la corrélation originale obtenue est indépendante de la fréquence des essais des singes dans le dispositif. La corrélation de Spearman obtenue entre les rangs issus de la hiérarchie calculée à partir de ce modèle et celle du parc (observations éthologiques) est de $r_{S_{Sim1}} = 0.21$; CI 95% = [-0.19 ; 0.60]. Elle n'est pas significative et statistiquement inférieure à la corrélation originale obtenue de $r_S = 0.91$.

La seconde modélisation conserve la fréquence des supplantations que les sujets ont émis ou reçu dans les boxes, mais altère la direction de ces supplantations. Pour ce faire, nous avons permuté 50 000 fois le nom des individus (winners) dans le fichier de données ALDM. Ainsi, si dans le fichier original on avait A supplante 15 fois B, et C supplante 3 fois D, la simulation pourra donner A supplante 15 fois D et C supplante 3 fois C. La corrélation de Spearman obtenue entre les rangs issus de la hiérarchie calculée à partir de ce modèle et celle calculée à partir des observations du parc (observations éthologiques) est $r_{Sim2} = 0.83$, 95% CI = [0.81; 0.86]. Cette corrélation forte montre que la conservation de la fréquence de conflits dits « gagnés » explique en grande partie la similarité entre hiérarchie automatisée et hiérarchie conventionnelle.

Cette nouvelle méthode de calcul de la hiérarchie automatisée, moins chronophage que les méthodes éthologiques conventionnelles, présente également l'avantage de pallier la rareté des comportements agonistiques émis dans une espèce socialement tolérante telle que les babouins de Guinée. Cette méthode est validée par les corrélations obtenues entre les hiérarchies inférées par méthode automatisée et celles par méthodes conventionnelles, des corrélations à la fois significatives et extrêmement fortes. Enfin la modélisation vient étayer ces résultats.

Il est à noter également que cette étude présente dans une seconde partie, une expérience démontrant un effet transitoire des supplantations pour accéder au dispositif ALDM sur les performances cognitives des sujets. Les six premiers temps de réponses des sujets sont significativement plus rapides lorsqu'ils accèdent au dispositif ALDM par une supplantation plutôt que lorsque la cabine investie était libre avant leur arrivé. Cet effet est d'autant plus important avec la différence de rang lorsque le sujet supplante un individu plus dominant que lui.



Computerized assessment of dominance hierarchy in baboons (*Papio papio*)

Julie Gullstrand^{1,2} · Nicolas Claidière^{1,2} · Joël Fagot^{1,2}Accepted: 11 January 2021
© The Psychonomic Society, Inc. 2021

Abstract

Dominance hierarchies are an important aspect of Primate social life, and there is an increasing need to develop new systems to collect social information automatically. The main goal of this research was to explore the possibility to infer the dominance hierarchy of a group of Guinea baboons (*Papio papio*) from the analysis of their spontaneous interactions with freely accessible automated learning devices for monkeys (ALDM, Fagot & Bonté *Behavior Research Methods*, 42, 507–516, 2010). Experiment 1 compared the dominance hierarchy obtained from conventional observations of agonistic behaviours to the one inferred from the analysis of automatically recorded supplanting behaviours within the ALDM workstations. The comparison, applied to three different datasets, shows that the dominance hierarchies obtained with the two methods are highly congruent (all $r_s \geq 0.75$). Experiment 2 investigated the experimental potential of inferring dominance hierarchy from ALDM testing. ALDM data previously published in Goujon and Fagot (*Behavioural Brain Research*, 247, 101–109, 2013) were re-analysed for that purpose. Results indicate that supplanting events within the workstations lead to a transient improvement of cognitive performance for the baboon supplanting its partners and that this improvement depends on the difference in rank between the two baboons. This study therefore opens new perspectives for cognitive studies conducted in a social context.

Keywords Monkey · Supplanting behaviours · Dominance hierarchy · Automatized testing · Social cognition

Agonistic behaviours are widely present in the animal kingdom. These behaviours usually occur between group members in a context of competition for limited resources (e.g. King, 1973) and are relevant to understand a variety of phenomena such as adaptive fitness (e.g. Neat, Taylor, & Huntingford, 1998) or dominance style (e.g. Flack, De Waal, & Waal, 2004). The structure of dominance hierarchies and their mode of computation has been amply discussed in the literature (Bang, Deshpande, Sumana, & Gadagkar, 2010; Balasubramaniam et al., 2013; Hemelrijk, Wantia, & Gyax, 2005; de Vries, 1998; de Vries, Stevens, & Vervaecke, 2006). However, this domain of research has witnessed very little evolution regarding the methodology used for data recording. Agonistic behaviours can differ depending on the dominance

style of the considered species (e.g. Flack et al., 2004) and their outcome and frequency can both potentially be used to infer group dominance hierarchies. According to David (1987), in linear dominance hierarchies, the most dominant individuals emit more agonistic behaviours than they receive, increasing their proportion of contests won. In such situations, dominance hierarchies can therefore be inferred from the difference in frequencies of agonistic behaviours emitted and received by each individual within the group (Dugatkin, 1997). In animals with a less linear social organization, the analysis of dominance hierarchies is often more difficult to establish due to a smaller number of agonistic behaviours emitted and received, especially in species with more egalitarian styles (Watts, 1994). Fischer et al. (2017) for instance reported in the male-male tolerant Guinea baboons (*Papio papio*) that they were not able to establish a significant linear rank hierarchy because of the low number of agonistic interactions, and despite the fact that agonistic interactions were mostly unidirectional (see also Patzelt, 2013).

Another difficulty encountered in previous studies is that agonistic behaviours require serious efforts to be recorded. In most studies on dominance hierarchies, data are collected by effortful and time-consuming observations, either directly

✉ Julie Gullstrand
julie.gullstrand@univ-amu.fr

¹ Laboratory of Cognitive Psychology, CNRS UMR 7290, Aix-Marseille University, 3 Place Victor Hugo, Bât. 9, Case D, 13331 Marseille cedex 1, France

² Station de Primatologie-Celphedia, Rousset, France

(Barton, Byrne, & Whiten, 1996) or based on video recordings (Foris, Zebunke, Langbein, & Melzer, 2019). With the development of modern technologies, new methods have emerged for automatic identifications of animals (e.g. GPS tracking in baboons, Strandburg-Peshkin, Farine, Couzin, & Crofoot, 2015; bar code tracking in birds, Alarcón-Nieto et al., 2018; deep learning in birds: Ferreira et al., 2020), but the use of automated identification methods remains limited in social studies on dominance hierarchy. In rare noticeable exceptions, authors inferred dominance hierarchies from the combination of video tracking with (1) RFID data (in mice: Weissbrod et al., 2013), (2) identity data obtained from automated reading of ear-tags (in cows: Foris, Thompson, von Keyserlingk, Melzer, and Weary, 2019), or (3) automated barcode or GPS reading (in pigeons: Nagy et al., 2013), but these methods remain time-consuming because of video processing. In another study with olive baboons (*Papio anubis*), the author used supplanting behaviours to assess dominance hierarchy to overcome the lack of the other agonistic behaviours (Packer, 1979).

The main goal of the current research was to explore a new method to infer dominance hierarchies automatically. Fagot and Bonté (2010) have implemented novel test systems to study cognition in semi-free baboons. In this study, a colony of Guinea baboons had free access to a battery of ten ALDM (for Automated Learning Devices for Monkeys) test systems. The ALDM test systems are automatized operant conditioning systems equipped with a touchscreen on which the cognitive tasks are presented, as well as an RFID tag reader for the identification of the subject. With this technology, each test system reads the identifying RFID microchip implanted in each arm of the baboon when it enters a workstation. This allows the self-paced presentation of the cognitive tasks to the members of the colony, without any social isolation or physical capture. Claidière, Gullstrand, Latouche, and Fagot (2017) reported that the spatial use of these ten ALDM test systems provides information on the social structure of the baboon colony: the social network inferred from the co-presence of individuals within the spatially adjacent workstation correlated strongly and reliably with the social network inferred from the affiliative behaviours (e.g. grooming or greeting behaviours) observed inside the enclosure where the group of baboons lived. In this study, we assessed if the use of ALDM systems can also provide information on dominance hierarchy, therefore complementing our previous studies on affiliative network (Claidière et al., 2017; Gelardi, Fagot, Barrat, & Claidière, 2019).

Following Packer (1979), we considered in our research that supplanting behaviours are interesting behavioural markers of the dominance hierarchy. A supplanting behaviour can be defined as a sequence of behaviour in which one animal A approaches another individual B who then leaves. Supplanting behaviours have the advantage over many other

agonistic behaviours to have a clear winner (individual A). According to Johnson (1989), supplanting behaviours lead to the establishment and maintenance of dominance hierarchies in olive baboons (*Papio anubis*), and these behaviours are observed in this species regardless of food quality and rarity, between individuals closer in ranks, avoiding greater risks in escalation of more aggressive displays. To the best of our knowledge, our study is the first in which dominance hierarchy was inferred from supplanting behaviours in Guinea baboons.

Given the proposed relation between supplanting behaviours and dominance hierarchy, our study investigated the dominance hierarchy in Guinea baboons considering supplanting behaviours within the ALDM test systems. In Experiment 1, we first assessed dominance hierarchy from conventional observations of agonistic behaviours expressed within the enclosure where the baboons lived. Secondly, we extracted hierarchy from ALDM dataset, considering supplanting behaviours within the testing workstations and compared the hierarchies obtained with the two methods. Using three different datasets, we found that the dominance hierarchy converged with the two methods. Thirdly, Experiment 2 aimed at documenting the experimental potentials of inferring dominance hierarchy from automatically recorded ALDM supplanting behaviours. Supplanting behaviours were extracted from a previous data set already published in Goujon and Fagot (2013) and used as a factor for reanalysing the cognitive performance of the baboons in this study. We found that supplanting events lead to a transient improvement of cognitive performance for the baboon supplanting its partner, confirming the potential usefulness of inferring dominance hierarchies to study cognitive processes.

Experiment 1: Assessing dominance hierarchy from ALDM testing

Experiment 1 aimed at comparing dominance hierarchies inferred from the ALDM supplanting behaviours with those obtained from more naturalistic observations of the social behaviours spontaneously expressed in the baboon's enclosure.

Methods

Participants and living conditions

All participants belonged to the same group of Guinea baboons (*Papio papio*) from the CNRS primate Centre, Rousset-sur-Arc, France. The group consisted of males and females from different families living with their offspring in a large enclosure. The entire group was housed inside a 25 × 30 m² outdoor enclosure connected to an

indoor area and to two experimental trailers providing access to computerized (ALDM) test systems (see below). The group had *ad libitum* access to water, and feeding was provided daily at 5 pm.

Individuals from this group were studied during three study periods, between 2013 and 2015. The size of the group varied among these periods, from 21 to 22 individuals, due to births or deaths from natural causes. The subjects retained for our research were those who were old enough to participate in computerized testing. Supplementary Table 1 reports the name, sex, year of birth and participation of the individuals in each test period.

Ethics statements

This research was carried out in accordance with European Union and French ethical standards and received approval from the French Ministère de l'Éducation Nationale et de la Recherche (approval no. APAFIS-2717-2015111708173794-V3).

Behavioural observations in the enclosure

The baboons' spontaneous behaviour in their outdoor enclosure were recorded during three observation periods, which were approximately evenly interspersed within a 3-year time window (from 2013 to 2015, see Supplementary Table 1). These three periods will be referred to below as the main-, control-1 and control-2 study periods. The method used for behavioural recording during each period is described below.

Observational methods: Main study period Data were recorded during the main study period from the 21st of September to the 21st of October 2015. Behavioural observations in that period used a focal sampling method (Altmann, 1974). The coding scheme contained a long list of affiliative and agonistic behaviours, but the current paper will only consider the following six behaviours which are all known to occur in agonistic contexts: "aggression", "chase", "threat", "supplanting behaviour", "avoidance" and "yakking", see Supplementary Table 2 for definitions). Every day of observation was composed of three sessions during which two experimenters observed the baboons. In every other observation session one experimenter was assigned the role of observing the baboons (in order to identify the behaviour performed, its producer and receiver) while the other simultaneously monitored timing and entered the data in the Behavioural Observation Research Interactive Software (BORIS) program (Friard & Gamba, 2016). The observer had to observe each baboon for 5 min in a predefined randomized order varying from sessions to sessions, for a total of 120.8 h of observation. We recorded a total of 934 agonistic events during this observation period.

Inter-observer reliability was assessed using two hours of video recordings of the baboons' behaviours. These videos contained sequences of five minutes of observation per subject and were recorded at the beginning (1 h) and end (1 h) of the observation periods. Each experimenter coded independently the behaviours observed in the video using the same protocol as defined above. The concordance between the two observers was coded using Cohen's kappa method (Cohen, 1960; Landis & Koch, 1977). Inter-observer agreement was high regarding the category of the behaviour ($K_{\text{session1}} = 0.68$; $K_{\text{session2}} = 0.85$), and the identity of the baboons ($K_{\text{session1}} = 0.88$; $K_{\text{session2}} = 0.85$).

Observational method: Control periods 1 and 2 The database from control period-1 (from the 2nd to the 29th of July 2014) contained a total of 300 hours of behavioural observation which were recorded in the context of Claidière et al. (2017). The data published in Claidière et al. (2017) only concerned affiliative behaviours, and therefore used a scanning procedure (Altmann, 1974) adapted for that purpose. Information on the agonistic behaviours collected in this study has remained thus far unpublished. The dataset from control period-2 (from the 2nd to the 16th of May 2013) used a total of 180 h of observation (unpublished data) previously collected for the same purpose and with the same method as in period-1. In control periods 1 and 2, the observers used the same coding scheme as in the main study period, the only difference being therefore that the data were collected with a scan instead of the focal sampling method. The datasets for control periods 1 and 2 contained a total of 600 and 351 agonistic events, respectively, with known agonistic dyads. The difference in the number of agonistic events in periods 1 and 2 is explained by the difference in duration of these periods.

ALDM testing

In our laboratory, the baboons have a permanent access to ten Automated Learning Device for Monkeys (ALDM) systems, and this was also true during the three study periods of this research. The ALDM test systems are described in detail in Fagot and Paleressompouille (2009) and Fagot and Bonté (2010). In short, each ALDM workstation consisted of a 70 cm × 70 cm × 80 cm test chamber equipped with (1) a RFID microchip scanner aimed at reading subjects' identity from RFID microchips implanted in their arms; (2) a 19-in computer touch screen displaying the task, and (3) a food dispenser delivering a reward inside the test chamber when the subject responded correctly to the task. In practice, the baboons could freely enter and leave each experimental chamber via opened doors installed in the wire mesh of their enclosure.

When a baboon voluntarily entered an ALDM test system, it was identified via the forearms' microchip and this

identification triggered the initiation of the test program. All ALDM trials were recorded with detailed information regarding the baboon and its performance, including the date and time of the trial, as well as the workstation used. This information was used to detect supplanting behaviours within the ALDM test systems, and to infer the dominance hierarchy from these behaviours (see below). In practice, the baboons received several different computerised cognitive tasks (e.g. Wisconsin task) of varying durations during the three study periods. However, for Experiment 1 we will consider that the type of cognitive test is unimportant for our current scientific purpose, because our primary goal is to determine if we can use ALDM computerised data to determine the group hierarchy.

Assessing dominance hierarchy

To assess the dominance hierarchy from behaviours observed in the enclosure, we built three “winner/loser” files from the original data, one per study period. Whenever an agonistic behaviour was observed, the individuals displaying aggression, chase, threat, or supplanting behaviour was considered “winner” in each dyad, while the baboons receiving these behaviours were considered “losers”. The coding was reversed for the avoidance and yacking behaviours, which correspond to social submission.

To assess dominance from the data collected in the ALDM test systems, we reasoned that supplanting behaviours in the ALDM test systems should be indicated by a very short interval between the last trial of the supplanted subject (“loser”) and the first trial of the supplanting subject (“winner”). Based on this reasoning, we analysed the ALDM data in two steps. Firstly, we defined a “run” as a succession of trials by the same individual within the same workstation, and with inter-trial interval of less than 30 s (i.e. not exceeding twice the average delay between two consecutive trials). A run therefore represents a succession of trials corresponding to a single foraging bout. Secondly, to identify supplanting behaviours within the workstations (i.e. cases in which the foraging bout was disrupted), we computed the time interval between the last trial of one baboon within a given workstation and the first trial of the next individual in the same workstation. We considered that this behavioural sequence corresponded to a supplanting behaviour when this interval between two individuals was smaller than 30 s (i.e. the foraging bout had been disrupted). Using this procedure, we obtained an ALDM winner/loser files for each observation period, which had the same structure as the winner/loser file from the spontaneous behaviour in the enclosure. This procedure allowed the identification of 7844 cases

of supplanting behaviours (for 22,132 runs considered) during the main study period (in 2015), and 7700 (22,769 runs), and 7479 (17,634 runs) during the control periods 1 and 2, respectively.

The Elo-rating method (Elo, 1978) was used to calculate dominance hierarchy from the sets of the winner/loser files described above. Interested readers are referred to Elo (1978) for a detailed description of this method. In short, each individual started with the same score with this method, and at each new contest the score of the winner increased by a certain amount while it decreased for the loser by the same amount. To calculate the dominance hierarchy, we used RandomElo function from the Elo-rating package (version 0.46.11; Neumann et al., 2011) that ran on the statistical environment R (R version 4.0.2; R Core Team, 2015), and followed Neumann and Kulik (2014)’s procedure, with starting value of 1000, a constant k optimized using maximum log-likelihood (provided in Supplemental Table 4) and running 2000 iterations. For each inferred dominance hierarchy, through the 3 sampling periods and both types of data sets, we assessed triangle transitivity and linearity index using Elo-rating package viewable in Supplemental Table 4. Finally, we ensured the repeatability of the hierarchies by computing repeatability scores using AniDom package (version 0.1.4; Sánchez-Tójar, Schroeder, & Farine, 2018), using the same constant k optimized and 2000 randomisations.

Statistical analyses

Correlational analyses A first way to validate our approach is to directly compare the correlation between the dominance hierarchies obtained through behavioural observations and through computerised testing. We used two different correlation tests on Elo-scores: Spearman and Kendall correlations. The non-parametric Spearman correlation test compares the relative order of dominance hierarchies (for example if A is above B in one hierarchy and B above A in the other) and is widely used in the literature (Balasubramaniam et al., 2013; Hunter, Broom, Edwards, & Sibly, 1988; Williamson, Lee, & Curley, 2016). The Kendall correlation test is less frequently used (Bang et al., 2010; Hemelrijk et al., 2005) but compares the strict value of the ranks of individuals in the hierarchy (for example if A is +3 ranks above B in one hierarchy and – 1 rank in another) and therefore seems more precise. For the purpose of exhaustivity, we report below the results of both tests.

Modelling A high correlation between the two hierarchies would show that both hierarchies are similar but would not inform us on the cause of this similarity. For instance, it is possible that dominant individuals are more frequently involved in cognitive testing than subordinate individuals, and that a higher number of comings and goings in the

workstations increases the rank of individuals in the hierarchy calculated from ALDM testing. Exact permutation tests (Fisher, 1954) were used to assess the contribution of such variables to our measurement of dominance hierarchies. In an exact permutation test, we perform a large number of permutations of the variables that may not account for the observed correlation while maintaining the variable of interest constant, every time calculating the correlation between the hierarchy obtained from the randomly permuted computerised data and the one obtained from observed data. This generates a distribution of correlation coefficients obtained under the null hypothesis that the factors that have been permuted do not account for the correlation. If the observed correlation falls outside the 95% confidence interval of the distribution of simulated coefficients, the null hypothesis can be rejected, and we can conclude that the factors that have been permuted are important in explaining the correlation.

Two main parameters can influence the position of the individuals in the dominance hierarchy, they include the frequency of agonistic interactions (i.e. supplanting behaviours) each baboon has in the workstation (which could be linked to proportion of contest in traditional hierarchy assessment; David, 1987) and the identity of the winner–loser dyads involved in each agonistic interaction. We therefore used two random models, one testing each variable. This modelling approach was applied to the analysis of the data collected during the main study period only, because this dataset was the largest.

Random model 1 In the first model, the identity of individuals between two recordings was randomly permuted before computing supplanting behaviours (we performed 50,000 permutations for 22,132 runs for each of the 500 simulations). Each monkey maintained the same frequency of participation in cognitive tasks in random model 1 but the permutation of the subjects' identity in the dataset altered the proportion of supplanting behaviours performed by each participant as well as the identity of the winner–loser dyads. If the dominance hierarchy obtained from the ALDM is determined mostly by the baboons' frequency of participation in experiments, then we expect the correlation obtained from the simulations to be similar to that obtained with the untransformed ALDM data.

Random model 2 The aim of the second model was to examine if the hierarchy can depend on the frequency of contests won, irrespective of the identity of the dyad involved in the supplanting behaviour. We performed 500 simulations in which we performed 50,000 permutations of the identity of the winners of two different supplanting behaviours (making sure the same individual did not appear both as winner and loser). Each individual therefore maintained the same number of contests won but with different losers. If the hierarchy is mostly determined by the number of

contests won and not by the winner–loser identity, then we expect the correlation between the hierarchy obtained from the simulations to be similar to that obtained with untransformed data.

Results

Reliability and repeatability of the hierarchies

The hierarchies obtained for the three periods and two types of data are highly repeatable and reliable (Repeatability index were very high: $r_{\text{Obs}} = 0.92$ and $r_{\text{ALDM}} = 0.96$ for the main study period; $r_{\text{Obs}} = 0.88$ and $r_{\text{ALDM}} = 0.97$ for the Control period-1 and $r_{\text{Obs}} = 0.94$ and $r_{\text{ALDM}} = 0.95$ for the Control period-2). Summary table in the appendix present the sets of Elo-scores and ranks for each baboon (Supplemental Table 3), as well as the linearity and transitivity indices of the triangles for each hierarchy (Supplemental Table 4).

Main study period

The correlation between the hierarchies obtained with observational and computerised data is shown on the left-hand panel of Fig. 1. It is high and different from chance (Kendall correlation: $\tau = 0.75$, CI = [0.59; 0.89], $N = 21$, $p < 0.001$; Spearman correlation: $r_s = 0.91$, CI = [0.76; 0.97], $N = 21$, $p < 0.001$). Individual Elo-scores and ranks are presented in Supplementary Table 3. The absolute difference in rank between the ALDM and observational dominance hierarchies remained relatively low, with an average equal to 2.04 ranks (max = 6).

Random model 1

For this model, we found that the correlation between the simulated hierarchies obtained by permutations and the observation's hierarchy was not statistically significant (see Fig. 2, mean Kendall correlation: $\tau_{\text{sim}} = 0.15$, 95% CI = [−0.16; 0.43]; mean Spearman correlation: $r_{s \text{ sim}} = 0.21$, 95% CI = [−0.19; 0.60]), but it was significantly smaller than the correlation obtained with untransformed ALDM data ($\tau = 0.75$, CI = [0.59; 0.89], $p < 0.001$; $r_s = 0.91$, CI = [0.76; 0.97], $p < 0.001$). This result shows that the mere variations in the frequency of the baboons' participation to cognitive testing were not at the origin of the strong correlation that we observed.

Random model 2

For random model 2, the distribution of simulated correlation coefficients was statistically significant (see Fig. 2, mean Kendall correlation: $\tau_{\text{sim}} = 0.64$, 95% CI = [0.60; 0.68]; mean Spearman correlation: $r_{s \text{ sim}} = 0.83$, 95% CI = [0.81; 0.86]). Additionally, the distribution of simulated correlated

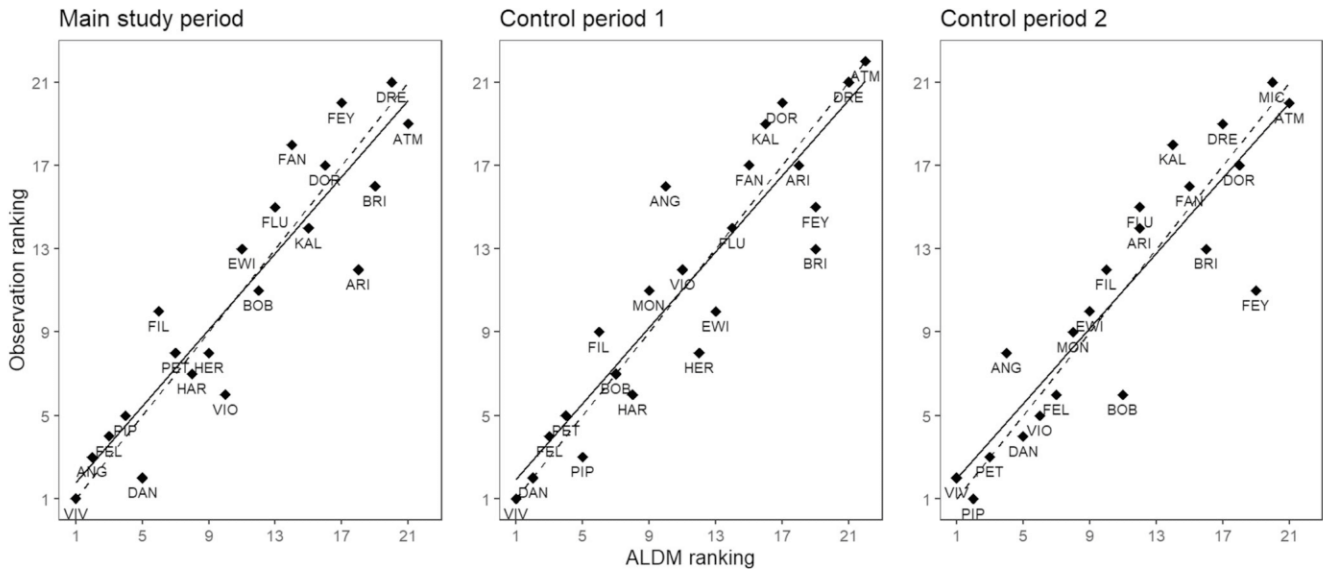


Fig. 1 Correlation between the dominance ranks of each individual (labelled by the three first letters of their names) obtained from behavioural observations (*y*-axis) and from computerised ALDM testing (*x*-axis) for the three study periods. *Bold lines* represent the linear regression of the data and the *dotted line* a perfect positive ($x = y$) correlation. (Main study period: Kendall correlation: $\tau = 0.752$, CI =

[0.59; 0.89] and Spearman correlation: $r_s = 0.91$, CI = [0.76; 0.97], Control period-1: Kendall correlation: $\tau_{c1} = 0.7665$, CI = [0.57; 0.91] and Spearman correlation: $r_{sc1} = 0.9$, CI = [0.71; 0.97], Control period-2: Kendall correlation: $\tau_{c2} = 0.760$, CI = [0.57; 0.91] and Spearman correlation: $r_{sc2} = 0.9$, CI = [0.70; 0.98]

coefficients was also significantly smaller than the correlation obtained with untransformed ALDM data ($\tau = 0.75$, CI = [0.59; 0.89], $p < 0.001$; $r_s = 0.91$, CI = [0.76; 0.97], $p < 0.001$), showing that ALDM dominance hierarchies reflect the social assortment of the individuals in each supplanting dyad.

Correlational analyses: All three study periods

Figure 1 illustrates the correlations obtained between the observational and ALDM dominance hierarchies in the three study periods. As indicated above, that correlation was high and statistically significant for the main study period (Fig. 1, left panel). This was confirmed by the analysis of the two other study periods as shown in the middle and right panel of Fig. 1 (control period-1: Kendall correlation: $\tau_{c1} = 0.76$, CI = [0.57; 0.91], $N = 22$, $p < 0.001$ and Spearman correlation: $r_{sc1} = 0.9$, CI = [0.71; 0.97], $N = 22$, $p < 0.001$; control period-2: Kendall correlation: $\tau_{c2} = 0.76$, CI = [0.57; 0.91], $N = 21$, $p < 0.001$ and Spearman correlation: $r_{sc2} = 0.9$, CI = [0.70; 0.98], $N = 21$, $p < 0.001$). On average, the absolute difference in ranking remained relatively low in both control periods, it was equal to 2.0 ranks (max = 6) and 2.1 ranks (max = 8) for the control periods 1 and 2, respectively (individual Elo-scores and ranks are presented in Supplementary Table 3).

Discussion of Experiment 1

Experiment 1 employed two methods to assess dominance hierarchy, conventional observations on the one hand and

the analysis of supplanting behaviours during ALDM testing on the other hand. These two methods presented very similar rankings in all three datasets covering a period of 3 years, considering both Kendall and Spearman correlations and similarly high repeatability indices. Simulations further demonstrate that the hierarchies obtained with the ALDM method reflect the social dominance hierarchy, independently of variations in participation to cognitive testing. Both the frequency of supplanting behaviours and the identity of the individuals involved in the supplantation are crucial factors determining the dominance hierarchy. We believe that such results, at the group and individual levels, demonstrate that dominance hierarchy can be inferred reliably from the analysis of supplanting behaviours within the ALDM workstations.

Experiment 2: Effect of supplanting behaviours on cognitive performance

The main goal of Experiment 2 is to illustrate the possible use of ALDM hierarchies obtained from supplanting behaviours in the context of cognitive studies. Goujon and Fagot (2013) have previously published data on the cognitive performance of our group of baboons in the ALDM test system. This research used the so called “contextual cueing” task (Chun & Jiang, 1998), in which the baboons had to detect a target in two types of visual displays, first on non-predictive backgrounds providing no information on target location, and second on predictive backgrounds which have been associated by training to specific target location on the computer screen.

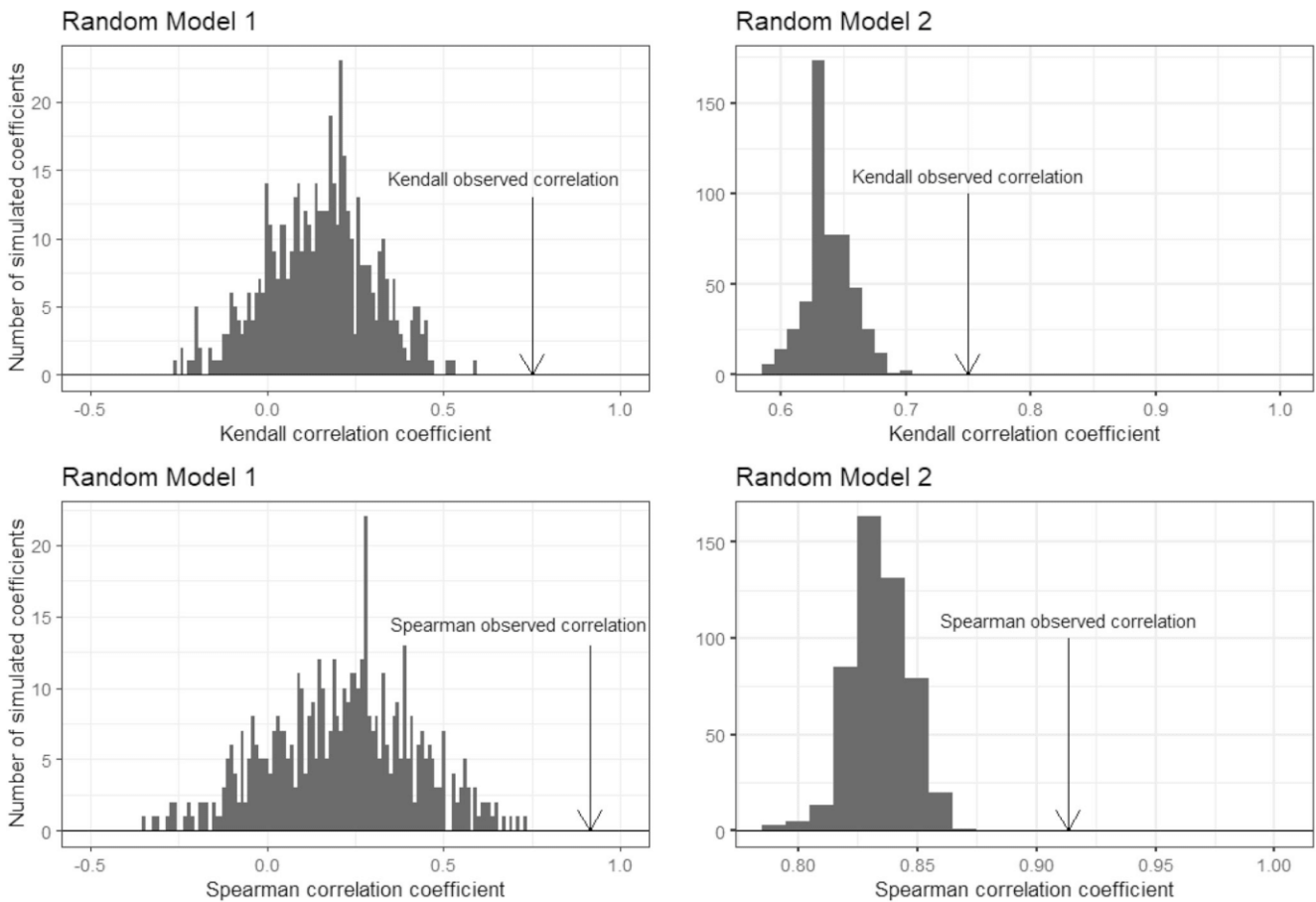


Fig. 2 Distribution of the simulated Kendall and Spearman correlation coefficients between dominance hierarchies generated from the random models 1 (*left figures*) and 2 (*right figures*) and the dominance hierarchy from behavioural observations. The *arrows* indicate the observed

correlation between the dominance hierarchy obtained from untransformed ALDM data and the one established from behavioural observations (Kendall correlation: $\tau = 0.752$, CI = [0.59; 0.89] and Spearman correlation: $r_s = 0.91$, CI = [0.76; 0.97])

Results indicated a strong effect of the background on the speed of target detection, with faster response times (RTs) in the predictive compared to the non-predictive condition. In Experiment 2, we reanalysed Goujon and Fagot's (2013) data in order to explore the possibility that the ALDM supplanting behaviours recorded during that research had subtle (but previously undetected) effects on the baboon's cognitive performance.

Methods

Participants

The study used the same baboon colony as in Experiment 1. However, because this study was conducted in 2012, and therefore 1 year before the control period 2 of Experiment 1, this colony had a slightly different composition. The data set therefore contained information on a total 20 baboons (five males and 15 females) whose name and biographical information are indicated in the Supplementary Table 1.

Experimental setup, computerized task and database

Experiment 2 used the same ALDM workstations as in Experiment 1. The experimental task is already presented in detail in Goujon and Fagot (2013) and will therefore only be briefly described here. In short, the trials started with the display of a fixation stimulus on the screen. Touching this stimulus triggered the display of eight items, including one target (the capital letter "T") and seven distractors (capital "L" with different orientations). To be rewarded, the baboons had to detect the target on the screen and to touch it. In the predictive condition (P), six patterns of distractors were each associated with a fixed target position. In the non-predictive condition (NP), six different configurations of distractors were presented independently of the target position. The P and NP trials were presented for 1 month (July 3rd to August 3rd 2012) within a balanced design. Due to a few technical problems, a small number of ALDM test boxes were temporally stopped during testing. Because a too small number of boxes may have affected the monkeys' turnover and the detection of supplanting

behaviours, we only retained the data corresponding to the days when a minimum of eight boxes were accessible. This criterion led to a very small rate of rejection (only 3 days), while keeping high the likelihood of detecting supplanting behaviours. The database analysed here contains a total of 411,534 trials (mean = 20,576, median = 21,134, SD = 6355 per baboon).

Data analysis

Investigating the effect of supplanting behaviours on loser of each dyad is difficult because the subjects either stop temporarily after a supplanting event, or move to a different workstation, with a high variability in time and behaviour between the last trial after the supplantation and the first trial of the next working bout. The exploratory analysis therefore focussed on the winner who performed trials immediately after the supplanting event. We considered two types of trials for that subject: those made after the baboon had supplanted another baboon (named “Supplant” trial), and control trials in which it arrived in an empty workstation (baseline trial). Data analysis therefore proceeded in two steps (1) identification of supplanting and baseline trials, and (2) analysis of the baboons’ RT depending on whether the trials were recorded or not after a supplanting event. We used the same procedure as in Experiment 1 to identify runs and instances of supplanting behaviours. A total of 20,556 runs were identified with 9310 runs starting after a supplanting event. The dominance hierarchy of the group was computed based on these ALDM supplanting behaviours using the same procedure as in Experiment 1.

Because of a very low rate of errors in cognitive test (range: 96–99%) statistical analyses focused on RTs. Social challenges can induce extremely rapid biological effects in animals (e.g. neuropeptides release, Kelly & Wilson, 2019), with potential consequences on behaviour and cognition (see the discussion of Experiment 2 for additional information). We therefore conducted a preliminary analysis of the data and found that RT differences across conditions were mostly found on the very first trials following supplanting behaviour. On that basis, our next analyses only considered the first six trials of each run. The RT of each trial was considered for statistical analyses only if (1) the subject gave a correct response in the trial, and (2) the RT did not exceed three standard deviations from the individual mean RT. This standard filtering procedure avoided consideration of outlier trials resulting from transient inattention (e.g. Lacreuse, Gullstrand, & Fagot, 2016). The final dataset contained a total of 99,619 trials. The average number of trials per individuals were as follows for each type of trial: Baseline-NP: mean = 1351, median = 1201, SD = 730; Baseline-P: mean = 1368, median = 1213, SD = 743; Supplant-NP: mean = 1129,

median = 890, SD = 674; Supplant-P: mean = 1133, median = 893, SD = 667.

Linear mixed-effect models (LMM) were computed to analyse the results, using the lme4 package in R (Bates & Machler, 2010). Goujon and Fagot (2013) have reported that the RTs decreased in this task with the number of days of testing. We therefore included as random factors the “Name” of the subjects with a random intercept and slope depending on the number of “Days” of the experiment. This random factor controlled for repeated measurements and the evolution of RT with learning. We also included a simple random intercept for the “Age” of the subjects, because Goujon and Fagot (2013) reported inter-individual differences between age groups. Based on the above considerations, we report the results of the three-way interaction between the following fixed factors: (1) the type of trial (baseline vs supplant trial, referred to as the “Behavioural condition” in this analysis), (2) the type of contextual background (P or NP, referred to as the “Experimental condition”) and (3) the position of the trial in the run (from 1 to 6, referred to as “Ntrial” variable).

Finally, a last model investigated if the effect on RTs was modulated by the difference of hierarchical position of both protagonists of the supplanting behaviour. In this model, we only considered as dependent variable the RT of the very first trial performed by the winner after a supplanting behaviour in the non-predictive condition, because the effect of supplantation is stronger on the very first trial and then progressively fades. The explanatory variable was the difference of rank between the winner and the loser of the ALDM supplanting behaviour. With 20 individuals in the group, difference in ranks could vary between – 19 (if the most subordinated individual supplanted the most dominant) and + 19 (if the most dominant individual supplanted the most subordinated).

Results

The results of the three-way interaction model are shown in Tables 1 and 2. Our results confirm the main effect of experimental condition (P vs NP) previously described, with faster RTs in the predicted condition (on average by 54 ms; RT mean = 541 ms, SD = 214 ms). In addition, there was a small effect of the position of the trial in a run with RTs decreasing on average by 1.36 ms with the number of trials performed. Finally, RTs were shorter in trials following a supplanting behaviour compared to trials performed without supplanting behaviours, on average by 20 ms on the first trial. We found no evidence of interactions between these different variables.

Regarding the effect of the difference of hierarchical position (between winner and loser of the supplanting behaviour), we found significant RT differences depending on difference in ranks between the winner and the loser: The most challenging supplanting behaviours, corresponding to the supplanting

Table 1 Results of the three-way linear mixed effects model considering the behavioral condition, the experimental condition and number of trials as factors

Random effects							
Groups:	Name	Variance	SD	Corr			
Name	(Intercept)	620.4	24.91				
	Day	1523.5	39.03	-0.93			
Age	(Intercept)	10395.8	101.96				
Residual		31242.1	176.75				
Fixed effects			Estimate	SE	df	t-value	p value
Intercept			562.00	23.61	1.92E+01	23.80	<0.001
Experimental condition: Predictive			-54.22	3.32	9.96E+04	-16.31	<0.001
Ntrial			-1.36	0.63	9.96E+04	-2.14	0.03
Behavioural condition: Supplant			-19.73	3.52	9.96E+04	-5.60	<0.001
Beh. cond. by Exp. cond.			8.45	4.93	9.96E+04	1.71	0.09
Beh. cond. by Ntrial			1.70	0.94	9.96E+04	1.82	0.07
Exp. Cond. by Ntrial			0.29	0.89	9.96E+04	0.32	0.75
Beh. Cond. by Exp. Cond. by Ntrial			-0.07	1.32	9.96E+04	-0.05	0.96

Note. Number of observations: 99,619, number of individuals: 20

SD standard deviation, Corr correlation, SE standard error, df degrees of freedom

of a higher-ranking individual by a lower-ranking individual gave rise to the shortest RTs during the ALDM trials immediately following that behaviour, with an estimated difference in RTs of about 1.75 ms (SE = 0.56 ms, t value = 3.12, p < 0.001) for each difference in ranks. For instance, when Ewine (10th rank) supplants Angele (4th rank) the estimated RT is 26 ms lower than if she supplants Dream (19th rank), because there is a difference of 15 ranks between Angele and Dream.

Discussion of Experiment 2

Experiment 2 investigated the effect of supplanting behaviours on cognitive performance. We analysed the first six trials

Table 2 Results of the linear mixed effects model studying rank difference between baboons

Random effects							
Groups:	Name	Variance	SD	Corr			
Name	(Intercept)	3402.9	58.334				
	Day	15.5	3.937	0.17			
Age	(Intercept)	4966.9	70.476				
Residual		30,685.2	175.172				
Fixed effects			Estimate	SE	Df	t-value	p value
(Intercept)			633.1636	22.5610	18.5753	28.064	<0.001
DiffRank			1.7580	0.5639	4277.7434	3.118	0.00183

Note. Number of observations: 4411, number of individuals: 20

DiffRank: difference in rank. Other abbreviations as in Table 1

of each run performed in the ALDM system, distinguishing those performed after a supplanting behaviour from those without. The results showed a significant effect on baboons' RTs: RTs were shorter in trials following supplanting behaviour, compared to baseline trials. This difference was significant in both predictive and non-predictive conditions. We also found that RTs decreased when the winner supplanted an individual of a higher social rank suggesting that the response speed can be affected by social challenges.

Since the goal of the current paper is mostly methodological, we will not discuss at length the behavioural and brain mechanisms by which the supplanting behaviours can affect RTs but will only briefly suggest three hypotheses that may account for our findings. A first potential mechanism is a release of steroid hormones which are known to occur in animals after social challenges (e.g. for a review see Kelly & Wilson, 2019). Androgens and especially testosterone are known to affect cognitive performance (e.g. Janowsky, 2006) and to enhance spatial abilities. Alternatively, the release of neuropeptides such as oxytocin could explain our results, knowing their contribution to prosocial and aggressive behaviours. The action of oxytocin has been reported on various types of social behaviours, including social approach (Thompson & Walton, 2004) and aggression (Bosch, 2013). Note that oxytocin releases have rapid effects on the behavioural response (e.g. Knobloch et al., 2012). This may account for the transient effects of supplanting behaviour in our task. Finally, faster RTs after a supplanting behaviour can be accounted for by a winner effect (Chase, Bartolomeo, & Dugatkin, 1994). Reeve, Olson, and Cole (1985) argued that

winning enhances intrinsic motivation in the task relative to losing. According to this view, the baboon winning the contest would have an enhanced motivation to perform well in the computerized task, even more so if subordinates were supplanting dominants, gaining a time advantage on the task.

Independently of the validity of these different hypotheses, which remains to be tested, Experiment 2 has revealed that the dominance hierarchy can have subtle effects on cognitive performance that would probably remain undetectable with more traditional experimental approaches. We believe that the analysis of such effects can help answering questions regarding the interaction between social and non-social cognition.

General discussion

The main goal of Experiment 1 was to demonstrate that the baboons' supplanting behaviours within the ALDM test system can be used reliably to determine the dominance hierarchy of the group. We showed that the dominance hierarchy inferred from untransformed ALDM data differed from those obtained after a random permutation of the individuals performing the trial, suggesting that the ALDM dominance hierarchies are independent of the frequency of baboon's participation to ALDM testing. Secondly, the dominance hierarchies inferred from untransformed ALDM data also differed from those obtained after random permutation between winners, showing that the dominance hierarchy crucially depends on the identity of the individuals interacting. Thirdly, and most importantly, strong correlations were found between the dominance hierarchies obtained from conventional observations and those obtained from ALDM testing for three independent study periods spanning a total of three years (all $r_s \geq 0.75$). Earlier studies with sows (Hunter et al., 1988), birds (Evans, Devost, Jones, & Morand-Ferron, 2018) and cows (Foris, Thompson et al., 2019) have already shown the interest of computer-controlled identification systems to infer dominance hierarchies.

Dominance hierarchies are often difficult to measure in non-human primates, such as in the male-male tolerant Guinea baboons (Fischer et al., 2017; Patzelt, 2013). It might be the case that agonistic behaviour is more frequent in captivity (such as in our study) than in the wild, and this could explain why we found a reliable dominance hierarchy in our group, while Fischer et al. (2017) did not. Nevertheless, the present study on the same baboon species as in Fischer et al. (2017) highlights the usefulness and reliability of supplanting behaviours in the assessment of the dominance hierarchy. Its findings match perfectly with the previous studies on baboons 'supplanting' (Packer, 1979; Johnson, 1989) that reported that baboons were using supplanting behaviours to reinforce existing social relationships. The consistency of our results, across test periods and methods, opens new perspectives for

future studies on dominance hierarchy, and demonstrates that such hierarchies can be inferred from the analysis of supplanting behaviours during ALDM testing.

The current study showing that dominance hierarchies can be calculated from automatized ALDM testing also converges with earlier studies demonstrating that *ad-libitum* computerized cognitive testing allows the extraction of social information. Previous studies from our research group have already demonstrated that ALDM cognitive testing permits studies on the static social network (Claidière et al., 2017), on the dynamic of social networks and their instability (Gelardi et al., 2019), as well as on audience (Huguet, Barbet, Belletier, Monteil, & Fagot, 2014) and social comparison effects (Dumas, Fagot, Davranche, & Claidière, 2017). It was also previously found that the cognitive performance measured during ALDM cognitive testing is modulated by socially affiliative and agonistic events in the enclosure (Marzouki, Gullstrand, Goujon, & Fagot, 2014). Studies from other laboratories have further shown that the ordering of the interactions with such automatized test systems depends on social factors in Rhesus monkeys (*Macaca mulatta*): monkeys of different ranks tended not to work at the same times to avoid social conflicts (Gaze, Lutz, Meyer, Hassetts & Hampton, 2019). Social effects of freely accessible test systems were also reported in crested macaques (*Macaca nigra*) who increased their association with others during the testing days (Whitehouse, Micheletta, Powell, Bordier, & Waller, 2013). From all these studies, we conclude that the spontaneous interactions within automatized test systems presented to groups of individuals should be interpreted as social events, and not only as purely cognitive events. Automatized test systems therefore offer a unique opportunity to conduct experiments on either physical or social cognition in non-human primates, as well as on the interactions between the two. The transient effect of the supplanting behaviour on the RTs recorded in the cognitive task of Experiment 2 is a new illustration of the possibility offered by ALDM testing to work at the interface between social and non-social cognition.

Modern analyses of behaviour tend to be more and more sophisticated and call for the development of new systems to collect social information automatically. The current study shows that the provision of automatized operant conditioning test systems to monkeys maintained in social groups can fulfil that need. One of the most obvious advantage of this method is that extremely large datasets can be collected efficiently to infer dominance hierarchy, in sharp contrast to the more effortful traditional observational methods. Of course, this approach also has some limitations. One of them is that it requires sophisticated technologies that can hardly be accessible to every laboratory working in comparative cognition. The last few years have witnessed the development of freely accessible test systems comparable to the ALDM: in monkeys (e.g. Gazes, Brown, Basile, & Hampton, 2013; Fizet et al.,

2017; Tulip, Zimmermann, Farningham, & Jackson, 2017; Butler & Kennerley, 2019), as well as in other groups such as birds (Huber, Heise, Zeman, & Palmers, 2015; Morand-Ferron, Hamblin, Cole, Aplin, & Quinn, 2015). We are therefore convinced that such technology will develop even more in the future, opening unprecedented opportunities to grasp the full complexity of animal's social and non-social cognition.

Supplementary Information The online version contains supplementary material available at <https://doi.org/10.3758/s13428-021-01539-z>.

Acknowledgements This work was supported by the Labex BLRI (ANR-11-LABX- 0036) and the Institut Convergence ILCB (ANR-16-CONV-0002). The authors thank Diane Austry, Julien Bourdiol, Lauriane Faraut, Aurélien Frick, Manon Genet, Marion Serre and Tiphaine Quétel for their contribution to data collection. We thank Dany Paleressompouille as well as the staff at the Rousset-sur-Arc Primate Center (CNRS-UPS846, France) for technical support.

Open practices statements The data analysed in this study are available here: <https://osf.io/w39fr/>

References

- Alarcón-Nieto, G., Graving, J. M., Klarevas-Irby, J. A., Maldonado-Chaparro, A. A., Mueller, I., & Farine, D. R. (2018). An automated barcode tracking system for behavioural studies in birds. *Methods in Ecology and Evolution*, *9*, 1536–1547.
- Altmann, J. (1974). Observational study of behaviour: Sampling methods. *Behaviour*, *49*, 227–266.
- Balasubramaniam, K. N., Berman, C. M., De Marco, A., Dittmar, K., Majolo, B., Ogawa, H., ... De Vries, H. (2013). Consistency of dominance rank order: A comparison of David's scores with I&SI and Bayesian methods in macaques. *American Journal of Primatology*, *75*, 959–971.
- Bang, A., Deshpande, S., Sumana, A., & Gadagkar, R. (2010). Choosing an appropriate index to construct dominance hierarchies in animal societies: A comparison of three indices. *Animal Behaviour*, *79*, 631–636.
- Barton, R. A., Byrne, R. W., & Whiten, A. (1996). Ecology, feeding competition and social structure in baboons. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, *38*, 321–329.
- Bates, D. & Machler, M. (2010). Lme4: Linear mixed-effects models using S4 classes. R package version 0.999375-39. Available at: <http://cran.r-project.org/web/packages/lme4/>. Accessed Nov 2020.
- Bosch, O. J. (2013). Maternal aggression in rodents: Brain oxytocin and vasopressin mediate pup defence. *Philosophical Transactions of the Royal Society, B: Biological Sciences*, *368*, 20130085.
- Butler, J. L., & Kennerley, S. W. (2019). Mymou: A low-cost, wireless touchscreen system for automated training of nonhuman primates. *Behavior research methods*, *51*, 2559–2572.
- Chase, I. D., Bartolomeo, C., & Dugatkin, L. A. (1994). Aggressive interactions and inter-contest interval: How long do winners keep winning? *Animal Behaviour*, *48*, 393–400.
- Chun, M. M., & Jiang, Y. (1998). Contextual cueing: Implicit learning and memory of visual context guides spatial attention. *Cognitive Psychology*, *36*, 28–71.
- Claidière, N., Gullstrand, J., Latouche, A., & Fagot, J. (2017). Using Automated Learning Devices for Monkeys (ALDM) to study social networks. *Behaviour Research Methods*, *49*, 24–34.
- Cohen, J. (1960). A coefficient of agreement for nominal scales. *Educational and Psychological Measurement*, *20*, 37–46.
- David, H. A. (1987). Ranking from unbalanced paired-comparison data. *Biometrika*, *74*, 432–436.
- de Vries, H. (1998). Finding a dominance order most consistent with a linear hierarchy: A new procedure and review. *Animal Behaviour*, *55*, 827–843.
- de Vries, H., Stevens, J. M., & Vervaecke, H. (2006). Measuring and testing the steepness of dominance hierarchies. *Animal Behaviour*, *71*, 585–592.
- Dugatkin, L. A. (1997). Winner and loser effects and the structure of dominance hierarchies. *Behavioral Ecology*, *8*, 583–587.
- Dumas, F., Fagot, J., Davranche, K., & Claidière, N. (2017). Other better versus self better in baboons: An evolutionary approach of social comparison. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, *284*(1855), 20170248.
- Elo, A. E. (1978). *The rating of chessplayers, past and present*. New York, Arco Pub.
- Evans, J. C., Devost, I., Jones, T. B., & Morand-Ferron, J. (2018). Inferring dominance interactions from automatically recorded temporal data. *Ethology*, *124*, 188–195.
- Fagot, J., Bonté, E. (2010). Automated testing of cognitive performance in monkeys: Use of a battery of computerized test systems by a troop of semi-free ranging baboons. *Behavior Research Methods*, *42*, 507–516.
- Fagot, J., Paleressompouille, D., (2009). Automatic testing of cognitive performance in baboons maintained in social groups. *Behavior Research Methods*, *41*, 396–404.
- Ferreira, A. C., Silva, L. R., Renna, F., Brandl, H. B., Renoult, J. P., Farine, D. R., Covas, R., & Doutrelant, C. (2020). Deep learning-based methods for individual recognition in small birds. *Methods in Ecology and Evolution*, *11*, 1072–1085.
- Fischer, J., Kopp, G. H., Dal Pesco, F., Goffe, A., Hammerschmidt, K., Kalbitzer, U., ... Zinner, D. (2017). Charting the neglected West: The social system of Guinea baboons. *American Journal of Physical Anthropology*, *162*, 15–31.
- Fizet, J., Rimele, A., Pebayle, T., Cassel, J. C., Kelche, C., & Meunier, H. (2017). An autonomous, automated and mobile device to concurrently assess several cognitive functions in group-living non-human primates. *Neurobiology of Learning and Memory*, *145*, 45–58.
- Flack, J. C., De Waal, F. B., & Waal, D. (2004). Dominance style, social power, and conflict management: A conceptual framework. In: *Macaque societies: A model for the study of social organization*. B. Thierry, M. Singh & W. Kaumanns, pp. 157–182). New York: Cambridge University Press.
- Foris, B., Thompson, A. J., Keyserlingk, M. A. G. von, Melzer, N., & Weary, D. M. (2019a). Automatic detection of feeding- and drinking-related agonistic behavior and dominance in dairy cows. *Journal of Dairy Science*, *102*, 9176–9186.
- Foris, B., Zebunke, M., Langbein, J., & Melzer, N. (2019b). Comprehensive analysis of affiliative and agonistic social networks in lactating dairy cattle groups. *Applied Animal Behaviour Science*, *210*, 60–67.
- Friard, O., & Gamba, M. (2016). BORIS: a free, versatile open-source event-logging software for video/audio coding and live observations. *Methods in Ecology and Evolution*, *7*, 1325–1330.
- Gazes, R. P., Brown, E. K., Basile, B. M., & Hampton, R. R. (2013). Automated cognitive testing of monkeys in social groups yields results comparable to individual laboratory-based testing. *Animal Cognition*, *16*, 445–458.
- Gazes, R.P., Lutz, M.C., Meyer, M.J., Hassett, T.C., & Hampton, R.R. (2019). Influences of demographic, seasonal, and social factors on automated touchscreen computer use by rhesus monkeys (Macaca

- mulatta) in a large naturalistic group. *PLoS One*. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0215060>.
- Gelardi, V., Fagot, J., Barrat, A., & Claidière, N. (2019). Detecting social (in) stability in primates from their temporal co-presence network. *Animal Behaviour*, *157*, 239–254.
- Goujon, A., & Fagot, J. (2013). Learning of spatial statistics in nonhuman primates: Contextual cueing in baboons (*Papio papio*). *Behavioural Brain Research*, *247*, 101–109.
- Hemelrijk, C. K., Wantia, J., & Gygas, L. (2005). The construction of dominance order: Comparing performance of five methods using an individual-based model. *Behaviour*, *142*, 1037–1058.
- Huber, L., Heise, N., Zeman, C., & Palmers, C. (2015). The ALDB box: Automatic testing of cognitive performance in groups of aviary-housed pigeons. *Behavior Research Methods*, *47*, 162–171.
- Huguet, P., Barbet, I., Belletier, C., Monteil, J. M., & Fagot, J. (2014). Cognitive control under social influence in baboons. *Journal of Experimental Psychology: General*, *143*, 2067.
- Hunter, E. J., Broom, D. M., Edwards, S. A., & Sibly, R. M. (1988). Social hierarchy and feeder access in a group of 20 sows using a computer-controlled feeder. *Animal Science*, *47*, 139–148.
- Janowsky, J. S. (2006). Thinking with your gonads: Testosterone and cognition. *Trends in Cognitive Sciences*, *10*(2), 77–82.
- Johnson, J. A. (1989). Supplanting by olive baboons: Dominance rank difference and resource value. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, *24*, 277–283.
- Kelly, A. M., & Wilson, L. C. (2019). Aggression: Perspectives from social and systems neuroscience. *Hormones and Behavior*. <https://doi.org/10.1016/j.yhbeh.2019.04.010>
- King, J. A. (1973). The ecology of aggressive behavior. *Annual Review of Ecology and Systematics*, *4*, 117–138.
- Knobloch, H. S., Charlet, A., Hoffmann, L. C., Eliava, M., Khrulev, S., Cetin, A. H., ... Grinevich, V. (2012). Evoked axonal oxytocin release in the central amygdala attenuates fear response. *Neuron*, *73*, 553–566.
- Lacreuse, A., Gullstrand, J., & Fagot, J. (2016). Sex differences in inhibitory control in socially-housed baboons (*Papio papio*). *Behavioural Brain Research*, *312*, 231–237.
- Landis, J. R., & Koch, G. G. (1977). The measurement of observer agreement for categorical data. *Biometrics*, *33*, 159–174.
- Marzouki, Y., Gullstrand, J., Goujon, A., & Fagot, J. (2014). Baboons' response speed is biased by their moods. *PLoS ONE*, *9*, e102562.
- Morand-Ferron, J., Hamblin, S., Cole, E. F., Aplin, L. M., & Quinn, J. L. (2015). Taking the operant paradigm into the field: Associative learning in wild great tits. *PLoS ONE*, *10*, e0133821.
- Nagy, M., Vászárhelyi, G., Pettit, B., Roberts-Mariani, I., Vicsek, T., & Biro, D. (2013). Context-dependent hierarchies in pigeons. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *110*, 13049–13054.
- Neat, F. C., Taylor, A. C., & Huntingford, F. A. (1998). Proximate costs of fighting in male cichlid fish: The role of injuries and energy metabolism. *Animal Behaviour*, *55*, 875–882.
- Neumann, C., Duboscq, J., Dubuc, C., Ginting, A., Irwan, A. M., Agil, M., ... Engelhardt, A. (2011). Assessing dominance hierarchies: Validation and advantages of progressive evaluation with Elo-rating. *Animal Behaviour*, *82*, 911–921.
- Neumann, C., & Kulik, L. (2014). Elo-rating-a brief tutorial. R package version 0.41; R version 3.1.1, available at: <http://CRAN.R-project.org/package=Elo-Rating>. Accessed Nov 2020.
- Packer, C. (1979). Male dominance and reproductive activity in *Papio anubis*. *Animal Behaviour*, *27*, 37–45.
- Patzelt, A. (2013). The social system of Guinea baboons (*Papio papio*) with a focus on male-male relationships (Doctoral dissertation, Niedersächsische Staats- und Universitätsbibliothek Göttingen).
- R Core Team. (2015). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna. <https://www.r-project.org>. Accessed Nov 2020
- Reeve, J., Olson, B. C., & Cole, S. G. (1985). Motivation and performance: Two consequences of winning and losing in competition. *Motivation and Emotion*, *9*, 291–298.
- Sánchez-Tójar, A., Schroeder, J., & Farine, D. R. (2018). A practical guide for inferring reliable dominance hierarchies and estimating their uncertainty. *Journal of Animal Ecology*, *87*, 594–608.
- Strandburg-Peshkin, A., Farine, D. R., Couzin, I. D., & Crofoot, M. C. (2015). Shared decision-making drives collective movement in wild baboons. *Science*, *348*, 1358–1361.
- Thompson, R. R., & Walton, J. C. (2004). Peptide effects on social behavior: Effects of vasotocin and isotocin on social approach behavior in male goldfish (*Carassius auratus*). *Behavioral Neuroscience*, *118*, 620.
- Tulip, J., Zimmermann, J. B., Farningham, D., & Jackson, A. (2017). An automated system for positive reinforcement training of group-housed macaque monkeys at breeding and research facilities. *Journal of Neuroscience Methods*, *285*, 6–18.
- Watts, D. P. (1994). Agonistic relationships between female mountain gorillas (*Gorilla gorilla beringei*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, *34*, 347–358.
- Weissbrod, A., Shapiro, A., Vasserman, G., Edry, L., Dayan, M., Yitzhaky, A., & Kimchi, T. (2013). Automated long-term tracking and social behavioural phenotyping of animal colonies within a semi-natural environment. *Nature Communications*, *4*, 2018.
- Whitehouse, J., Micheletta, J., Powell, L. E., Bordier, C., & Waller, B. M. (2013). The impact of cognitive testing on the welfare of group housed primates. *PLoS ONE*, *8*, e78308.
- Williamson, C. M., Lee, W., & Curley, J. P. (2016). Temporal dynamics of social hierarchy formation and maintenance in male mice. *Animal Behaviour*, *115*, 259–272.

Publisher's note Springer Nature remains neutral with regard to jurisdictional claims in published maps and institutional affiliations.

Chapitre 9 : Etude des variabilités inter-individuelles dans les performances de flexibilité cognitive chez le babouin de Guinée liées à la position sociale

Le dernier objectif scientifique de cette thèse consistait à relier la variabilité inter-individuelle de performances dans la tâche de flexibilité cognitive à leur position sociale, agonistique et affiliative. Dans cet objectif, la hiérarchie de dominance et le réseau social ont été construits par les méthodes décrites au chapitre précédent, pour en déduire des indices sociaux. Ainsi, le rang hiérarchique est extrait à partir des comportements de supplantation observés dans les dispositifs ALDM. Le réseau affiliatif a été inféré en considérant les proximités spatiales dans les dispositifs ALDM. Pour recueillir la position de chaque individu au sein du réseau affiliatif, nous avons calculé l'Eigenvector centrality (EvC ou centralité spectrale) de chaque individu qui nous servira d'indice de centralité à lier statistiquement aux données de performances de flexibilité cognitive. Cet indice de centralité (variant de 0 à 1), indique à quel point un individu est connecté aux autres individus de son groupe. Cet indice tend vers 1 quand l'individu est central dans le groupe et qu'il fréquente des sujets eux-mêmes centraux dans le groupe.

Comme ce travail n'a pas encore fait l'objet d'une publication (en cours d'écriture), nous en présenterons ci-dessous les résultats en détails. Ces données seront interprétées en discussion générale (Partie 3).

9.1. Sujets et dispositif

Cette étude a été conduite uniquement sur le plus grand groupe de babouins de la plateforme CCDP. Ce groupe comporte 18 individus (voir tableau 3), soit 5 mâles et 13

femelles, de quatre classes d'âge différentes (jeune, adulte, d'âge mur, et âgé). Ces animaux avaient accès à un total de 10 dispositifs de test ALDM.

Nom	Sexe	Age moyen (mois)	Classe d'âge	Nombre de sessions
LIPS	F	49	Jeune	987
LOME	M	54	Jeune	1324
MALI	F	48	Jeune	869
NEKKE	F	31	Jeune	85
EWINE	F	124	Adulte	1576
FANA	F	117	Adulte	1013
FELIPE	M	114	Adulte	218
FEYA	F	111	Adulte	1108
HARLEM	M	88	Adulte	647
ANGELE	F	175	Age mur	313
ARIELLE	F	170	Age mur	1399
BOBO	M	165	Age mur	63
VIOLETTE	F	180	Age mur	1672
ATMOSPHERE	F	263	Agé	438
BRIGITTE	F	270	Agé	39
KALI	F	292	Agé	48
PETOLETTE	F	249	Agé	37
PIPO	M	249	Agé	55

Tableau 3 : *Information sur l'âge, le sexe, et la classe d'âge des participants avec leur nombre respectif de sessions exploitables après filtration des données.*

9.2. Données cognitives de la tâche du CSST

Les données de performances de flexibilité cognitive sont celles de l'étude du chapitre 7, soit les données collectées entre le 15 mai 2018 et le 11 décembre 2020 pour la tâche CSST. Le jeu de données comportait un total de 14997 changements de règle au niveau du groupe, avec une moyenne de 577 sessions par participant. Nous ne rappellerons pas ici les procédures

de test, qui ont déjà été décrites en détails au paragraphe 7.1. Pour cette étude, notre intérêt s'est porté sur les trois variables ci-dessous :

- La latence d'apprentissage, mesurant le nombre d'essais nécessaires à la réalisation d'une série de dix essais consécutifs réussis.

- La persévération, quantifiant le nombre d'erreurs dues aux choix de la cible correspondant à la règle précédente.

- Le temps de réponse, en millisecondes.

9.3. Données pour l'extraction des indices sociaux

Pour l'extraction des informations sociales, nous nous sommes également intéressés à la période allant du 15 mai 2018 au 11 décembre 2020. Ainsi, les données sociales sont calculées sur la même période que pour les données de flexibilité cognitive.

Nous avons sélectionné sur ce jeu de données trois périodes assez longues durant lesquelles les animaux ont été exposés à des tâches n'affectant pas les réseaux sociaux. Nous avons par exemple évité les périodes durant lesquelles les babouins travaillaient par paire dans des tâches de coopération. Les périodes retenues sont celles du (A1) du 1^{er} juin 2018 au 1^{er} septembre 2018, (A2) du 1^{er} mars 2019 au 11 juin 2019 et (A3) du 18 septembre 2019 au 24 décembre 2019. Dans un premier temps, nous avons calculé, sur chacune des trois phases, et à partir des extractions de données ALDM, les indices de réseaux sociaux EvC avec la méthode initialement décrite par Claidière et collaborateurs (2017) (voir partie 8.1.). Les rangs hiérarchiques ont été calculés à partir des Elo-scores, en suivant la procédure décrite par Gullstrand et collaborateurs (2021 ; chapitre 8.2.). L'ensemble de ces données sont visibles sur les tableaux des annexes II et III.

Pour s'assurer de l'homogénéité des données sociales, nous avons calculé les corrélations de Spearman sur les rangs, et indices de centralité, en comparant les jeux de données issus des trois périodes retenues : les corrélations obtenues sont représentées sur le tableau 4 et illustrées par les Figures 25 et 26. Ces corrélations sont élevées et toutes significatives.

Phases	Corrélations entre Elo-scores		Corrélations entre EvC	
	A1	A2	A1	A2
A2	rs = 0,85 CI = [0,54 ; 0,97]		rs = 0,70 CI=[0,25 ; 0,90]	
A3	rs = 0,9 CI = [0,64 ; 0,98]	rs = 0,97 CI = 0,87 ; 1]	rs = 0,87 CI = [0,60 ; 0,96]	rs = 0,74 CI = [0,34 ; 0,92]

Tableau 4 : Corrélations de Spearman et leurs intervalles de confiance à 95% entre les phases 1, 2 et 3 pour les Elo-scores et les indices de centralité (EvC) extraits à partir des dispositifs ALDM.

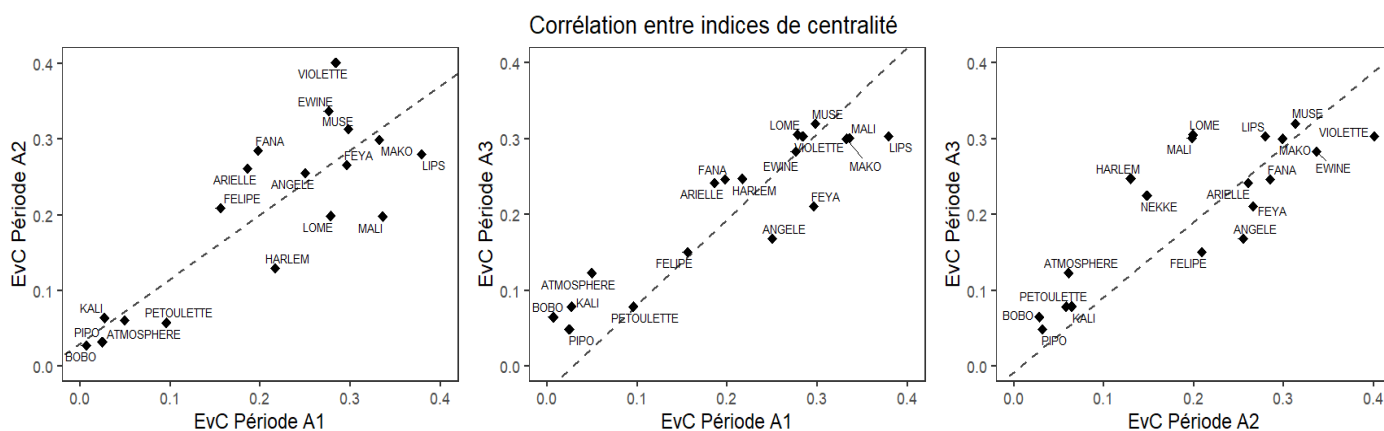


Figure 25 : Corrélations entre Indices de Centralité des différentes périodes. Les régressions linéaires apparaissent en pointillés.

Après cette vérification, nous avons conclu que les données étaient homogènes pour les données sociales, et pour les périodes considérées. Pour la suite de l'étude, nous avons donc regroupé les 3 périodes d'enregistrement pour calculer la hiérarchie de dominance et le réseau de proximité (voir Figure 27) et extraire un indice de centralité (EvC) et un Elo-score unique

pour chaque singe, couvrant les trois périodes considérées. Ces données sont représentées sur le tableau 5.

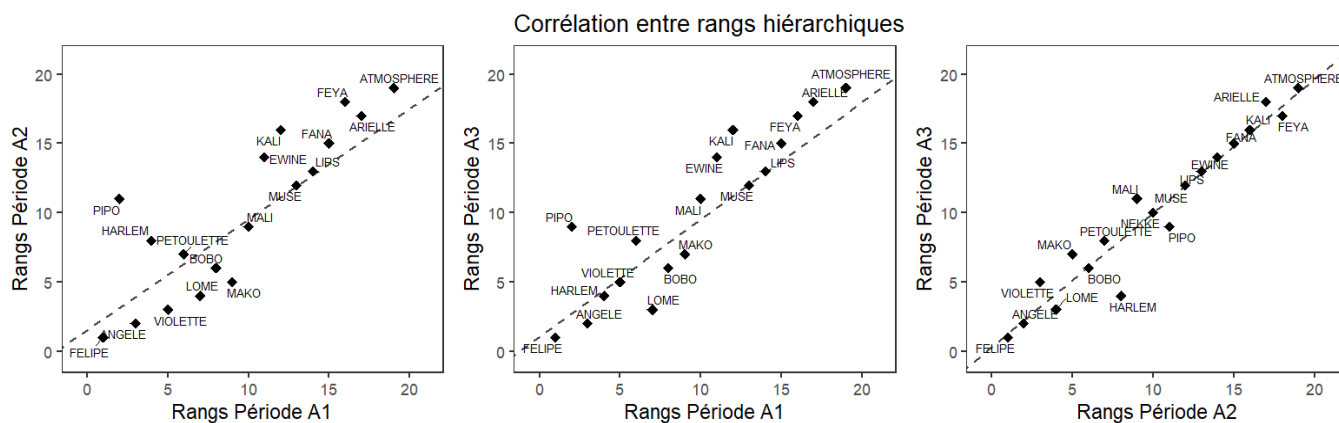


Figure 26 : *Corrélations entre Rangs Hiérarchiques des différentes périodes. Les régressions linéaires apparaissent en pointillés.*

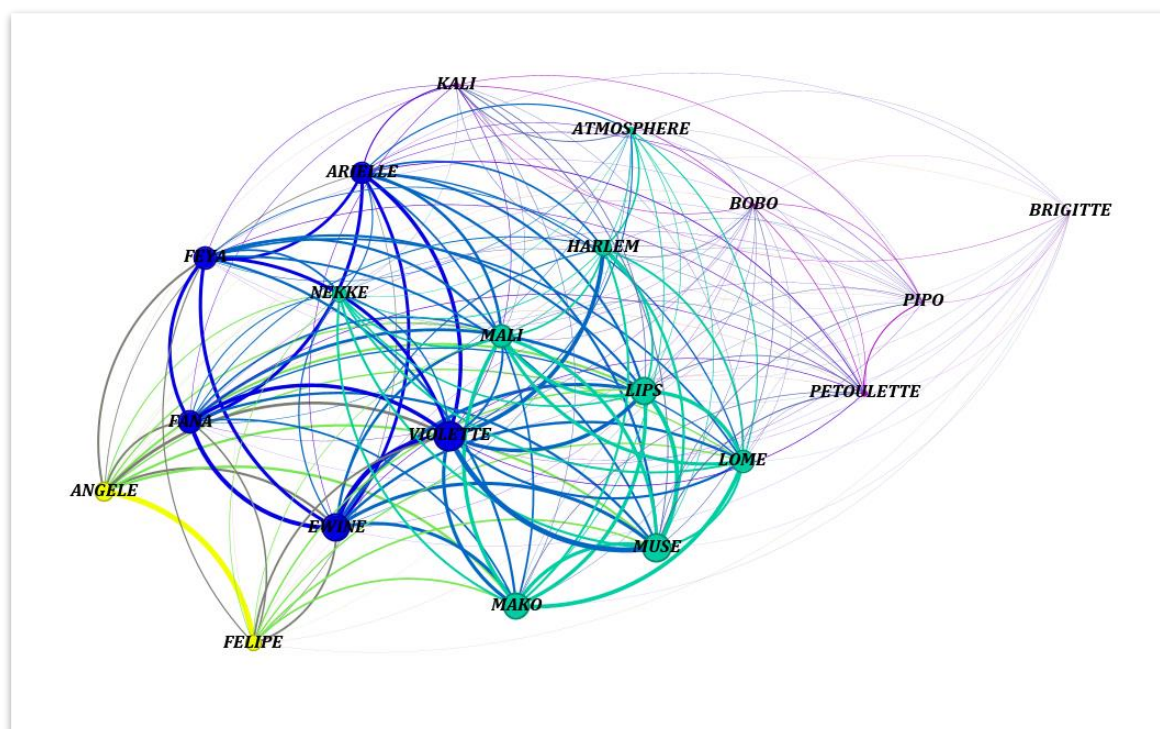


Figure 27 : *Illustration graphique du réseau de proximité dans l'utilisation des dispositifs ALDM (via Gephi 0.10). Les nœuds correspondent aux individus, leur taille est proportionnelle à l'indice de centralité (EvC) et l'épaisseur des connexions est en fonction du poids des liens entre individus. La couleur diffère selon la classe de modularité (ici N=4).*

Nom	Elo-score	Rang	Eigenvector Centrality
ANGELE	1114,8	2	0,219
ARIELLE	812,5	17	0,25
ATMOSPHERE	749	19	0,088
BOBO	1034,5	6	0,041
BRIGITTE	709,1	20	0,011
EWINE	934,1	13	0,312
FANA	859,9	15	0,264
FELIPE	1215,5	1	0,179
FEYA	799,2	18	0,255
HARLEM	1061,2	5	0,191
KALI	846,5	16	0,067
LIPS	912,5	14	0,306
LOME	1062,3	4	0,253
MAKO	1032	8	0,3
MALI	978,2	11	0,264
MUSE	936,3	12	0,317
NEKKE	981,1	10	0,172
PETOULETTE	1032,8	7	0,073
PIPO	982,6	9	0,038
VIOLETTE	1076,6	3	0,346

Tableau 5 : Information sociale de chaque participant : Rang hiérarchique déduit du classement des Elo-scores calculés à partir des supplantations faites dans les dispositifs ALDM et « Eigenvector Centrality » (EvC) des singes dans le réseau de proximité dans l'utilisation des cabines de test (allant de 0.011 pour Brigitte, l'individu le plus isolé, à 0.346 pour Violette, individu le plus central du groupe).

9.4. Analyses des données

L'étape suivante de la démarche scientifique a consisté à mettre en rapport les données de flexibilité cognitive obtenues dans la tâche du CSST, et les informations sociales (rang et indice de centralité). Ces données ont été analysées à l'aide de modèles linéaires mixtes (LMER ; package lmerTest) sous R (version 4.2.2), en ne considérant que les cinquante premiers essais consécutifs à un changement de règle (excepté le tout premier essai qui correspond à une

erreur systématique). Les variables dépendantes retenues pour l'analyse sont (1) les latences d'apprentissage, correspondant au nombre d'essais nécessaires pour atteindre un critère de 10 essais réussis à la suite, (2) le nombre moyen d'erreurs de persévération et (3) la moyenne des temps de réponses (RT en ms).

Nous avons utilisé des modèles à effets mixtes pour nos analyses. Le facteur session a été considéré comme un facteur aléatoire. Le rang, la centralité et la classe d'âge sont considérés comme des effets fixes dans ces analyses. L'ensemble des modèles se formulent par :

Lmer (Performance de flexibilité ~ Rang + EvC + Classe d'âge + (Session | Name))

De même, nous avons calculé les corrélations de Spearman entre les valeurs des indices sociaux individuels (rang et centralité) et les trois performances étudiées.

9.5. Résultats

En confirmation des résultats déjà obtenus dans la tâche de CCST (voir le chapitre 7), les résultats du premier modèle montrent un fort effet de la classe d'âge sur les erreurs de persévération (voir tableau 6). Ce modèle met en évidence que les adultes présentent de meilleures performances que les autres classes d'âge. Les babouins de cette classe d'âge font significativement (p -value=0.02) moins d'erreurs de persévération (moyenne = 3.22 ; SE = 0.07), que les jeunes (moyenne = 6.52 ; SE = 0.14), les sujets d'âge mûr (moyenne = 4.13 ; SE = 0.11) et les plus âgés (moyenne = 8.27 ; SE = 0.44). Les résultats de ce modèle ne mettent en évidence aucun effet significatif (p -value = 0.18) du facteur « rang » sur les persévérations. En revanche, il existe un effet fortement significatif (p -value = 0.005) du facteur « indice de centralité » sur les persévérations, avec de meilleures performances chez les individus ayant un Eigenvector centrality plus fort, c'est-à-dire les plus centraux. Ainsi, l'application du modèle sur le nombre d'essais de persévération indique que chaque dixième de point de centralité gagné

correspond à une réduction du nombre d'essais de persévération égale à 3.5 essais (car pour chaque point de EvC la valeur estimée est de -35.1 ; SE= 10.75).

Formule : Moyenne de Persévération ~ Rang + EvC + Classe d'âge + (Session | Nom)

Effets aléatoires :						
Groupes	Nom	Variance	ET			
Nom	(Intercept)	0.003644	0.06036			
Résidu		0.005751	0.07584			

Effets fixes :						
	Estimateur	ES	dl	t	p-value	
(Intercept)	0.399426	0.068794	13.818593	5.806	4.8e-05	***
Rang	-0.002280	0.002707	11.672470	-0.842	0.41648	
EvC	-0.840934	0.248376	15.007038	-3.386	0.00407	**
Classe adulte	-0.105359	0.040833	11.269270	-2.580	0.02515	*
Classe âge mur	-0.039559	0.044530	11.722970	-0.888	0.39221	
Classe âgée	-0.063125	0.066602	13.673515	-0.948	0.35969	

Tableau 6 : Résultats du modèle linéaire à effets mixtes sur la Moyenne des erreurs de persévération sur les 50 premiers essais consécutifs au changement de règle. Nombre d'observations : 4312 ; nombre de sujets : 18.

Tout comme pour le premier modèle, on retrouve dans le second un effet similaire de la classe d'âge adulte pour les latences d'apprentissages (voir tableau 7). Dans ce cas, les babouins de cette classe d'âge apprennent significativement plus vite (p -value=0.006), ils effectuent moins d'essais pour atteindre le critère de dix essais consécutifs réussis (moyenne = 21.4 ; SE = 0.25), que les jeunes (moyenne = 32.1 ; SE = 0.63), les sujets d'âge mûr (moyenne = 24.74 ; SE = 0.36) et les plus âgés (moyenne = 41.3 ; SE = 2.33). Comme pour le premier, les résultats de ce modèle ne mettent en évidence aucun effet significatif (p -value = 0.77) du facteur « rang » sur les latences d'apprentissage. En revanche, il existe un effet significatif (p -value = 0.012) du facteur « indice de centralité » sur les latences d'apprentissage, avec de meilleures performances chez les individus les plus centraux. L'application du modèle aux latences d'apprentissage montre que pour chaque dixième de point de centralité gagné, la latence

d'apprentissage raccourcit de 15 essais (car pour chaque point de EvC la valeur estimée est de -150.81 ; SE = 52.02).

Formule : Latence d'apprentissage ~ Rang + EvC + Classe d'âge + (Session | Nom)

Effets aléatoires :						
Groupes	Nom	Variance	ET	Corrélation		
Nom	(Intercept)	641.1046	25.3200			
	Session	0.3586	0.5988	-0.87		
Résidu		211.9021	14.5569			

Effets fixes :						
	Estimateur	ES	dl	t	p-value	
(Intercept)	91.7588	14.4192	12.6987	6.364	2.77e-05	***
Rang	-0.1647	0.5693	10.8048	-0.289	0.77777	
EvC	-150.8149	52.0234	13.7207	-2.899	0.01187	*
Classe adulte	-29.6062	8.5753	10.3638	-3.452	0.00589	**
Classe âge mur	-17.1269	9.3316	10.7284	-1.835	0.09430	.
Classe âgée	-23.0247	13.9485	12.4821	-1.651	0.12372	

Tableau 7 : Résultats du modèle linéaire à effets mixtes sur la latence d'apprentissage sur les 50 premiers essais consécutifs au changement de règle. Nombre d'observations : 4312 ; nombre de sujets : 18.

Enfin, les résultats du troisième modèle convergent avec les deux premiers modèles. On y retrouve l'effet très significatif (p-value = 0.003) de la classe d'âge adulte, cette fois sur les temps de réponses (voir tableau 8). Ainsi, les temps de réponses des adultes sont significativement plus courts (moyenne = 967.87 ms ; SE = 5.30), que celui des jeunes (moyenne = 1287.45 ms ; SE = 8.11), des sujets d'âge mûr (moyenne = 1064.55 ms ; SE = 7.66) et des plus âgés (moyenne = 1540.00 ms ; SE = 27.78). Tout comme pour deux premiers modèles, les résultats de ce modèle ne mettent en évidence aucun effet significatif (p-value = 0.73) du facteur « rang » sur les temps de réponses. Mais l'effet du facteur « centralité » sur les RT est tout aussi significatif que pour les autres modèles, avec des temps de réponses significativement plus courts (p-value = 0.013) chez les individus les plus centraux. L'analyse

par ce modèle montre que pour chaque dixième de point de centralité gagné, les temps de réponses diminuent de 237 ms (car pour chaque point de EvC la valeur estimée est de -2367.26 ; SE= 832.68 ; p-value=0.013).

Formule : RT Moyen ~ Rang + EvC + Classe d'âge + (Session | Nom)

Effets aléatoires :						
Groupes	Nom	Variance	ET			
Nom	(Intercept)	42875	207.1			
Résidu		52863	229.9			

Effets fixes :						
	Estimateur	ES	dl	t	p-value	
(Intercept)	2.034e+03	2.331e+02	1.355e+01	8.726	6.27e-07	***
Rang	-2.291e-02	9.256e+00	1.175e+01	-0.002	0.99807	
EvC	-2.786e+03	8.381e+02	1.455e+01	-3.325	0.00479	**
Classe adulte	-3.798e+02	1.399e+02	1.142e+01	-2.715	0.01951	*
Classe âge mur	-1.240e+02	1.522e+02	1.181e+01	-0.814	0.43154	
Classe âgée	-3.695e+01	2.258e+02	1.341e+01	-0.164	0.87248	

Tableau 8 : Résultats du modèle linéaire à effets mixtes sur la moyenne des temps de réponses des 50 premiers essais consécutifs au changement de règle. Nombre d'observations : 4312 ; nombre de sujets : 18.

Les résultats des tests de corrélations de Spearman convergent avec les résultats obtenus dans les trois modèles, que ce soit pour l'absence d'effet des rangs hiérarchiques, ou pour l'effet significatif des indices de centralité sur les performances. Ainsi, les corrélations de Spearman entre les rangs des sujets et leurs performances ne sont pas significatives, quelle que soit la variable dépendante considérée (voir Figure 28) : pour les persévérations, cette corrélation est de $r_s = -0.03$ (p-value = 0.9 ; CI 95% = [-0.47 ; 0.46]), pour la latence d'apprentissage, elle est de $r_s = -0.007$ (p-value = 1 ; CI 95% = [-0.47 ; 0.48]). Pour les temps de réponses, elle est de $r_s = 0.13$ (p-value = 0.6 ; CI 95% = [-0.39 ; 0.64]).

En revanche, on note que les corrélations de Spearman entre les performances de flexibilité cognitive et l'indice de centralité EvC sont toutes significatives (voir Figure 29) : Pour la persévération, elle est de $r_s = -0.73$ (CI = [-0.88 ; -0.46] ; p-value = 0.0006), pour la latence d'apprentissage elle est de $r_s = -0.74$ (CI = [-0.87 ; -0.46] ; p-value = 0.0004), et pour les temps de réponses elle est de $r_s = -0.78$ (CI = [-0.92 ; -0.39] ; p-value = 0.0001).

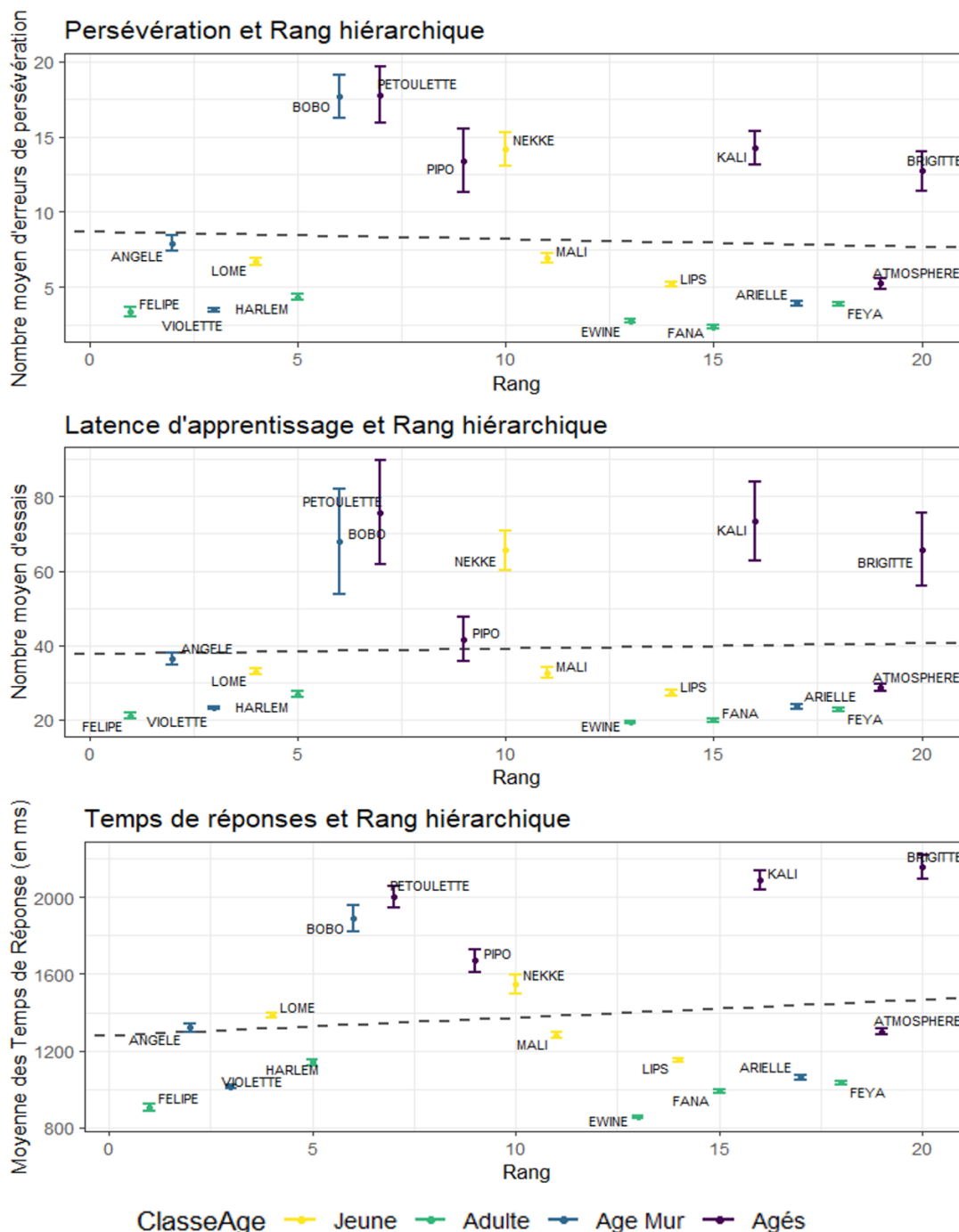


Figure 28 : Performances de flexibilité cognitive en fonction du rang hiérarchique. Les couleurs indiquent les différentes classes d'âge des sujets et la droite en pointillés correspond

à la régression linéaire entre la performance considérée et le rang hiérarchique de chaque sujet.

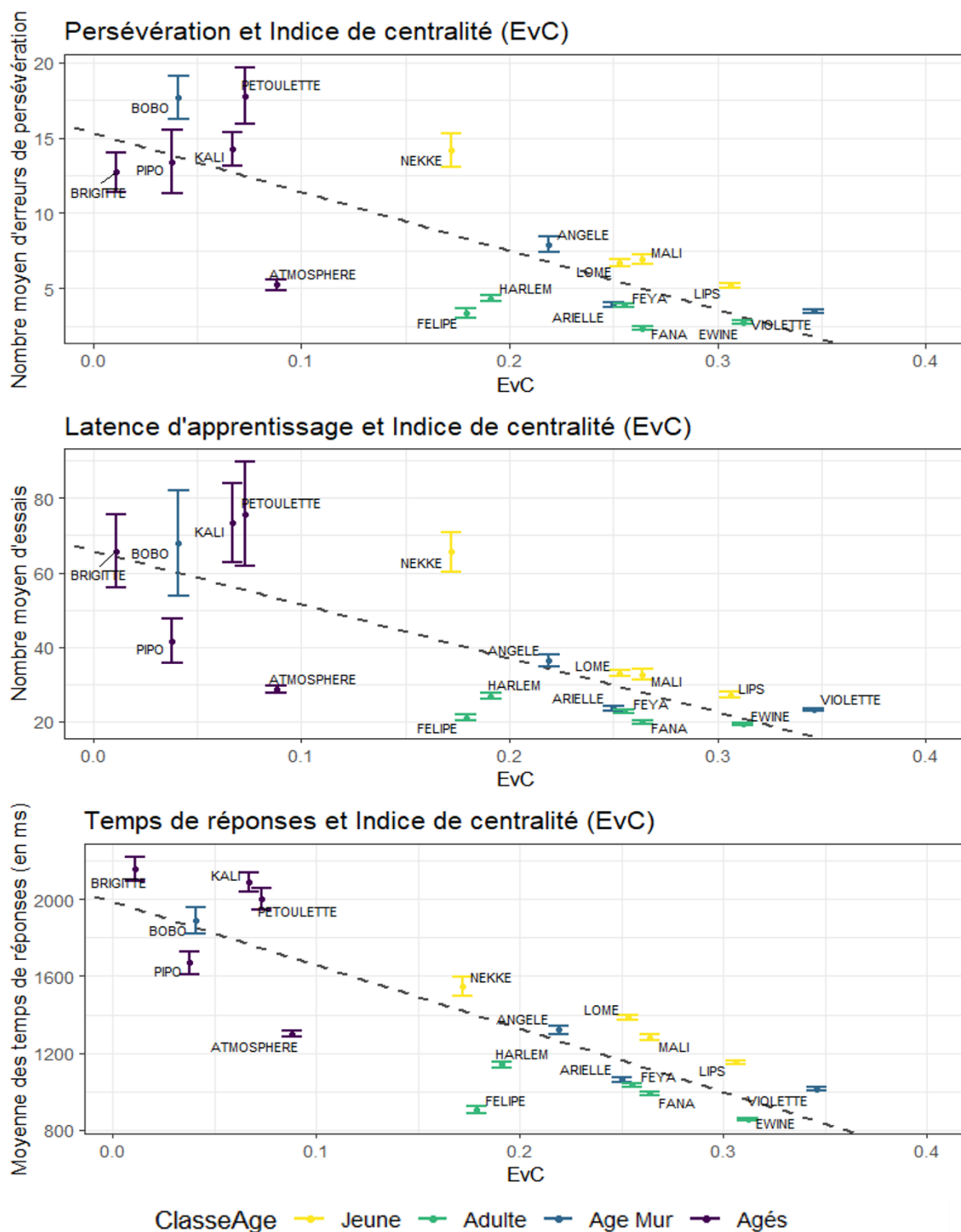


Figure 29 : Performances de flexibilité cognitive en fonction de l'indice de centralité EvC.

Les couleurs indiquent les différentes classes d'âge des sujets et la droite en pointillés

correspond à la régression linéaire entre la performance considérée et l'indice de centralité de chaque sujet.

9.6. Conclusions préliminaires sur cette étude

Cette étude est la première, à ce niveau d'échelle, à lier la flexibilité cognitive aux indices de socialité de primates non-humains. L'analyse des données fait ressortir trois résultats principaux :

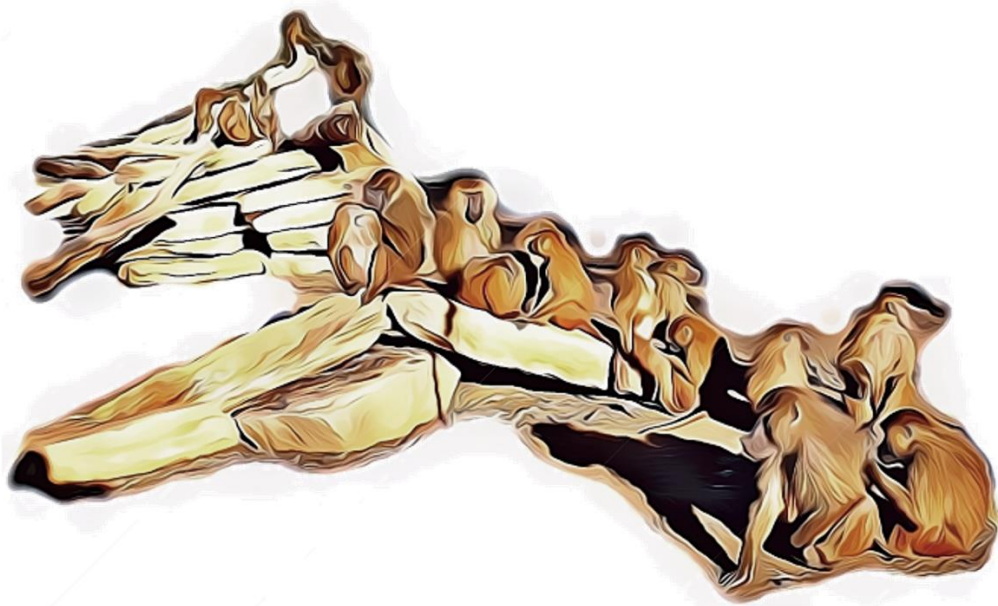
1) En accord avec nos données précédentes (étude du chapitre 7), nos résultats montrent une forte variabilité inter-individuelle dans les performances de flexibilité cognitive. Pour les trois variables dépendantes considérées (la persévération, la latence d'apprentissage et les temps de réponses), les performances semblent meilleures chez les adultes, comparativement aux trois autres classes d'âge.

2) Les résultats issus des modèles mixtes ne montrent pas de lien significatif entre le rang hiérarchique et les performances de chaque individu, en termes de persévération, latence d'apprentissage ou de temps de réponse, ce que confirme les analyses de corrélations.

3) Ces mêmes modèles montrent un lien statistiquement significatif entre performance de flexibilité cognitive et indice de centralité. Cet effet correspond au fait que les babouins les plus centraux présentent les meilleures aptitudes de flexibilité cognitive, alors que les babouins les moins connectés dans le réseau sont ceux qui présentent les performances les plus mauvaises. Ces résultats seront interprétés dans la discussion générale.

Partie 3 :

Discussion Générale



Chapitre 10 : Résumé et discussion des travaux expérimentaux

L'objectif principal de cette thèse était de vérifier l'existence d'un lien entre flexibilité cognitive et socialité. Pour se faire, notre démarche s'est déroulée en trois étapes :

- L'acquisition d'un jeu de données évaluant la flexibilité cognitive assez conséquent pour y vérifier les effets âges rapportés par la littérature sur ce domaine.

- La mise en place d'une méthode permettant d'extraire l'information sociale nécessaire à cette étude, avec d'une part un indice correspondant aux relations affiliatives et d'autre part, un indice correspondant aux relations agonistiques des individus.

- La confrontation des performances de flexibilité cognitive aux indices sociaux obtenus pour chacun des sujets, et sur la même période, afin d'y vérifier un lien entre flexibilité cognitive et position sociale.

10.1. Effets d'âge et d'expertise

Notre première étude s'est intéressée aux effets d'âge. Nous avons considéré quatre classes d'âge, à savoir les juvéniles (jusqu'à la fin de l'adolescence), les jeunes adultes, les individus d'âge mur et les individus âgés. La prise en compte de ces quatre classes d'âge permet de saisir les effets liés au développement et au vieillissement sur les processus de flexibilité cognitive.

S'agissant du développement, nous avons pu démontrer que les jeunes ont une performance de flexibilité cognitive plus faible que les adultes, et qu'ils présentent notamment davantage de comportements de persévération après un changement de règle que les adultes. Ce type d'effet a déjà été rapporté par Weed et collaborateurs (2008) chez le macaque rhésus

(*Macaca mulatta*), puis Cantwell et collaborateurs (2022) chez le chimpanzé (*Pan troglodytes*). Cet effet suggère que les capacités de flexibilité cognitive se mettent en place chez le primate non-humain jusqu'à l'âge de la puberté. Ces résultats sont également en accord avec la littérature traitant du développement des performances de flexibilité cognitive chez l'humain. Ainsi, dans la tâche de Wisconsin, les enfants de trois ans ont la capacité de trier les cartes sur une seule dimension, mais ils échouent après un changement de règle et n'arrivent pas à changer de dimension pour trier les cartes (Chevalier & Blaye, 2006; Zelazo et al., 2003). Leur performance s'améliore vers 4 ans, où ils commencent à faire preuve de flexibilité en réussissant le passage de changement de dimension, et ce jusqu'à la fin de l'adolescence où ils réalisent de moins en moins d'erreurs de persévération (Cepeda et al., 2001; Cianchetti et al., 2007) pour atteindre des performances optimales chez les jeunes adultes.

S'agissant du vieillissement, nous avons pu démontrer que les performances de flexibilité cognitive commencent à se détériorer chez les individus d'âge mûr, et que cette détérioration s'accroît chez les sujets âgés. Cet effet a déjà été décrit par Moore et collaborateurs (2003, 2006) chez le macaque rhésus (*Macaca mulatta*), par Picq (2007) chez le microcèbe (*Microcebus murinus*), et par Lacreuse et collaborateurs (2018) chez le chimpanzé (*Pan troglodytes*). Chez toutes ces espèces, on retrouve des latences d'apprentissage significativement plus longues, un nombre plus important d'erreurs de persévération, et des temps de réponses plus lents chez les individus d'âge mur que chez les jeunes adultes, et une accentuation de cette détérioration chez les sujets âgés. Ce type d'effet a déjà été rapporté chez l'humain, chez qui les premières altérations apparaissent entre 40 et 50 ans (Daigneault et al., 1992), voire plus tôt (Reimers & Maylor, 2005), et s'accroissent chez les plus âgés (Ridderinkhof et al., 2002). Ces effets de vieillissement semblent liés aux modifications du cortex préfrontal (Haug & Eggers, 1991).

En bref, notre étude présente l'intérêt de démontrer que, chez le babouin de Guinée, la flexibilité cognitive est encore en cours de développement jusqu'à la fin de la puberté, optimale

chez les jeunes adultes, commence à se détériorer avec le vieillissement, avec de premières baisses de performances en milieu de vie, et de fortes altérations chez les sujets âgés. Bonté et collaborateurs en 2012, avaient débuté cette démonstration chez la même espèce, mais les auteurs utilisaient des analyses traitant l'âge de manière linéaire, occultant la phase de développement chez les plus jeunes.

Notre étude a également pour originalité de mesurer les performances de flexibilité cognitive des babouins après une exposition à un très grand nombre d'essais (des dizaines de milliers par sujet et par an ; voir Annexe V) et un grand nombre de changements de règle. L'ensemble des études précédemment citées utilisaient au maximum 3 ou 4 changements de règle, un nombre certainement insuffisant pour révéler des performances optimales de chaque sujet. Par ailleurs, l'utilisation de la même tâche que dans l'article de Bonté et collaborateurs (2011), et avec une partie des sujets de cette étude qui ont été entraînés pendant dix ans, permet une mesure des effets d'expertise. La comparaison de ces deux études révèle une amélioration très importante des performances de chaque sujet, y compris chez les sujets les plus âgés, qui divisent par deux ou trois leurs nombres d'erreurs de persévération par rapport à l'étude de Bonté et collaborateurs (2011). Ainsi, cette exposition durant des années a conféré à nos sujets une certaine expertise dans la *tâche de CSST*. Cet effet d'expertise ressemble à celui décrit par Kramer et collaborateurs (1999) qui, déjà après une exposition de quelques sessions dans une *tâche de permutation*, notaient une amélioration des performances de leurs sujets les plus âgés. Cette expertise doit certainement être liée à l'entraînement qui réduirait les ressources nécessaires à l'exécution de la tâche, comme décrit par Bäckman & Dixon (1992),

10.2. Extraction automatisée d'information sociale

Dans une recherche antérieure à laquelle j'ai participé (Claidière et al., 2017), notre équipe a déjà validé une première méthode permettant d'inférer le réseau social affiliatif à partir

de la proximité des sujets pendant leur utilisation des systèmes ALDM. Un des objectifs de cette thèse consistait à compléter notre panel de méthodologies, et d'inférer le rang hiérarchique des individus du groupe par l'analyse des supplantations des babouins lorsqu'ils accèdent aux dispositifs ALDM.

Nous avons montré que les rangs hiérarchiques obtenus par cette nouvelle méthode sont corrélés de manière significative à ceux obtenus par des observations éthologiques. De plus, par une approche de modélisation, nous avons montré (1) que la hiérarchie extraite de façon automatisée est indépendante de la fréquence de participation des sujets aux expériences menées dans les dispositifs ALDM, et (2) qu'elle conserve les mêmes propriétés qui émergent de ces relations agonistiques qui correspondent à la direction, à la fréquence et à la spécificité des dyades dans ces interactions, et qui sont utilisées dans de nombreuses méthodes de calcul de la hiérarchie (David, 1987; Vries, 1998) Nous pouvons donc en conclure que l'analyse des supplantations dans les cabines expérimentales permet d'inférer une hiérarchie de dominance fiable, hautement fidèle à celle calculée de façon conventionnelle.

On notera que le calcul des relations de dominance est souvent fastidieux chez les espèces, comme les babouins de Guinée (*Papio papio*), qui présentent une forte tolérance sociale. D'une part, ces espèces ont une fréquence basse de comportements agonistiques (surtout ceux présents dans les situations de conflits) du fait de leur tolérance sociale. D'autre part, les individus de ces espèces « s'autorisent » souvent des comportements de renversements, ils se « rebiffent » en situation de conflit. Ces deux facteurs peuvent expliquer les problèmes de non linéarité de hiérarchies calculées en milieu sauvage (Fischer et al., 2017; Patzelt, 2013). Notre étude semble contourner ces deux difficultés. Elle confirme que les babouins de Guinée peuvent réaliser régulièrement les comportements de supplantations, pour l'accès à nos dispositifs. Elle montre également que l'analyse de ces supplantations permet de révéler la linéarité des hiérarchies de dominance. Packer (1979) a émis l'hypothèse que les babouins olive (*Papio anubis*) produisent des comportements de supplantation pour faire la démonstration de

leur statut, en évitant une escalade des conflits. Notre étude suggère que cette interprétation s'applique également aux babouins de Guinée, et confirme la pertinence de ces comportements pour le calcul des hiérarchies de dominance.

10.3. Lien entre flexibilité cognitive et socialité

L'objectif ultime de cette thèse consistait à tester l'hypothèse selon laquelle le positionnement social - en termes de rang hiérarchique ou de centralité au sein du réseau - serait lié aux performances individuelles de flexibilité cognitive.

10.3.1. Existe-t-il un lien entre flexibilité cognitive et rang hiérarchique ?

Les résultats ne démontrent aucun lien entre le rang hiérarchique des sujets et leurs performances de flexibilité cognitive, que ce soit en termes de persévération, de latence d'apprentissage de la nouvelle règle, ou de temps de réponses. Bien que très peu étudiée en milieu naturel, faute de données, la hiérarchie de dominance chez les babouins de Guinée (*Papio papio*) semble assez stable. Le rang des individus semble être proches de celui de la mère (mâles comme femelles), sur le même principe que pour les espèces matrilineaires (voir Johnson, 1987; Maestriperi, 2018) et ce, malgré le fait que les femelles ne soient pas philopatriques et qu'il ne s'agisse pas d'une espèce despotique. Dans notre colonie, nous avons pu constater que les changements de rangs liés par exemple au remplacement du mâle alpha par une coalition de deux autres mâles, n'ont pas provoqué de changements brusques dans la hiérarchie pour l'ancien mâle dominant, qui s'est juste décalé deux rangs plus bas, les individus ayant toujours conservé des rangs relativement stables ou peu éloignés de ceux d'origine. Chez le babouin de Guinée, le rang hiérarchique varie peu durant la vie de l'animal (d'après nos constatations sur la colonie étudiée), contrairement à la flexibilité cognitive qui semble plus

plastique et sujette aux effets d'entraînement, d'expertise et de vieillissement. Ces différences de dynamique entre rang hiérarchique et flexibilité peut expliquer l'absence de corrélation significative observé entre ces deux mesures.

Soulignons toutefois que le rang hiérarchique des babouins de Guinée n'est jamais complètement figé et qu'il peut faire l'objet de petites variations durant la vie de l'animal. Une limitation de notre étude est que nous n'avons que 18 babouins, et que cet effectif est peut-être trop faible pour révéler un lien entre flexibilité cognitive et rang. Johnson-Ulrich & Holekamp (2020) ont récemment étudié la relation entre le rang hiérarchique et le contrôle inhibiteur des hyènes tachetées (*Crocuta crocuta*), une espèce qui présente, comme le babouin de Guinée (*Papio papio*), une structure sociale complexe de type Fission-Fusion. Pour les hyènes, le test consistait à contourner une barrière (soit inhiber une réponse et changer pour une stratégie alternative plus adaptée). Cette étude montre que le rang n'est lié au contrôle inhibiteur que lorsque la taille des groupes atteint un seuil critique. Dans ce cas, les hyènes de rang inférieur, c'est-à-dire les sujets qui doivent fréquemment inhiber leur comportement, présentent un meilleur contrôle inhibiteur que les hyènes de rangs supérieurs. Nous pouvons faire l'hypothèse que de tels effets pourraient également apparaître chez le babouin si la pression sociale augmente avec la taille du groupe, étayant le fait que le rang hiérarchique prend toute son importance que lorsque la compétition pour une ressource augmente.

Une hypothèse alternative pourrait expliquer en partie cette absence de lien dans cette étude. Au chapitre 2.4., nous avons abordé le lien entre le gène SLC6A4 codant pour la protéine 5HTT impliquée dans le transport de la sérotonine, la flexibilité cognitive (Nilsson et al., 2019), la régulation des émotions, et la cognition sociale (Canli & Lesch, 2007). Chez l'humain, différentes versions des allèles de ce gène sont liées à une aggravation des troubles cliniques, par exemple chez le sujet schizophrène (Goldberg et al., 2009) ou TSA (Brune et al., 2006). Izquierdo et al. (2007) ont également démontré chez le macaque rhésus (*Macaca mulatta*) qu'il existait des relations entre les différentes versions de ce gène, la flexibilité cognitive et le

comportement social. Par ailleurs, le gène MAOA codant pour des protéines impliquées dans la dégradation de la sérotonine, semble être lié lui aussi à un certain nombre de déficiences du comportement social, ceci chez l'humain, chez les différentes espèces de macaques et chez les rongeurs (voir pour une revue de la littérature Lesch 2007). Ces variations de comportement social peuvent trouver leur origine au niveau des individus (Brent et al., 2013), car l'implication des individus dans le réseau de toilettage est liée au fait qu'ils soient porteurs des différentes versions d'allèles de ces deux gènes. Cet effet apparaît également au niveau des espèces du genre *Macaca* (Wendland et al., 2006) chez lesquelles les niveaux d'agressivité et les styles hiérarchiques dépendent des allèles de ces gènes.

Dans une étude similaire, Kalbitzer et collaborateurs (2016) ont mis en évidence la même relation entre les différentes versions du gène MAOA et les niveaux d'agressivité et styles hiérarchiques des espèces du genre *Papio*. Cette étude indique que les babouins de Guinée (*Papio papio*) sont monomorphiques pour le gène SLC6A4 mais qu'ils sont cependant porteurs de la version des allèles MAOA qui est corrélée au niveau d'agressivité le plus bas du genre *Papio*, et au style hiérarchique le plus tolérant. Sachant que les liens entre génétique, flexibilité cognitive et agressivité ont été décelés chez les espèces de PNH au style social despotique comme le macaques Rhésus (*Macaca mulatta* ; voir Izquierdo et al. 2007), ce lien entre relations agonistiques / agressivité et flexibilité cognitive ne serait dans le cas des *Papio papio*, non pas inexistante, mais sûrement invisible car conditionnée par un profil génétique déjà biaisé pour la haute tolérance sociale. Toutefois, nous devons rester prudents sachant qu'à l'heure actuelle, aucun parallèle entre les versions du gène MAOA et la flexibilité cognitive n'a été fait.

10.3.2. Lien entre flexibilité cognitive et centralité ?

Vivre au sein de très grands groupes tels que ceux des babouins de Guinée présente l'avantage de réduire la pression de prédation, mais cela augmente également la compétition

pour des ressources limitées, comme la nourriture ou l'accès à la reproduction. Or, les systèmes de type Fission-Fusion diminuent cette compétition en redistribuant l'accès à ces ressources par petits groupes lorsque les individus s'organisent de manière ponctuelle et momentanée en sous-groupes, notamment pour la recherche de nourriture (Chapman et al., 1995). La formation de ces sous-groupes n'est pas aléatoire, comme par exemple chez les atèles de Geoffroy (*Ateles geoffroyi*), pour lesquels la composition des sous-groupes dépend de la qualité des relations affiliatives interindividuelles (Busia et al., 2017).

Plusieurs recherches ont déjà suggéré qu'il existe un lien entre les capacités d'inhibition, de flexibilité comportementale, et la structure du groupe social (Amici et al., 2008, 2018). Amici et collaborateurs (2008) ont montré que les espèces qui présentent une structure sociale complexe de type Fission-Fusion (notamment les chimpanzés (*Pan troglodytes*), les bonobos (*Pan paniscus*), les orang-outans (*Pongo pygmaeus*) et les atèles (*Ateles geoffroyi*)) présentent de meilleures performances dans cinq tâches différentes impliquant le contrôle inhibiteur et la flexibilité cognitive que des espèces à structure plus cohésive et plus simple (notamment les capucins bruns (*Cebus apella*), les macaques crabiers (*Macaca fascicularis*) et les gorilles (*Gorilla gorilla*)). Dans une seconde étude (Amici et al. 2018), ces mêmes espèces ont été testées sur leurs performances d'inhibition dans un contexte social changeant, où les sujets devaient notamment s'inhiber en présence d'un congénère pour récupérer une récompense. Dans cette étude, les espèces les plus performantes étaient celles présentant une structure sociale de type Fission-Fusion : 1) les orang-outans (*Pongo pygmaeus*) et les chimpanzés (*Pan troglodytes*) présentaient le plus haut niveau de contrôle inhibiteur (quand les capucins (*Cebus apella*) et les gorilles (*Gorilla gorilla*) présentaient le plus bas niveau de performance), et 2) les orang-outans (*Pongo pygmaeus*) et les singes-araignées (*Ateles geoffroyi*) étaient les plus efficaces en comparaison avec les autres espèces en termes de flexibilité, avec de meilleures performances dans l'évaluation du contexte social et le changement de stratégie en fonction de la position de la nourriture et de la présence d'un partenaire.

Les résultats de notre étude sur le babouin de Guinée confirment l'existence d'un lien entre positionnement social et l'efficacité des fonctions exécutives. Ce lien – qui avait été documenté dans le cadre d'une comparaison interspécifique (par exemple, Amici et collaborateurs (2008) - apparaît dans notre étude en comparant les individus d'une même espèce, vivant dans le même groupe social. Nous avons ainsi démontré au chapitre 9 qu'il existe une corrélation statistiquement significative entre la flexibilité cognitive et la centralité des babouins dans le réseau social. Plus les sujets sont centraux, plus ils présentent des performances élevées de flexibilité cognitive. A l'inverse, les sujets les plus périphériques (avec un indice de centralité proche de zéro) sont ceux qui présentent les performances de flexibilité cognitive les plus médiocres, avec une moyenne d'erreurs de persévération plus haute, des latences d'apprentissage plus importantes et des temps de réponses plus longs. Nos résultats sur le babouin convergent avec ceux de Bonino & Cattelino (1999), obtenues chez l'humain, qui montrent que les enfants les plus à même de coopérer et de résoudre les conflits sociaux sont ceux qui présentent les meilleures performances de flexibilité cognitive. Ils appuient l'hypothèse selon laquelle la flexibilité cognitive serait un élément crucial dans la résolution de problème social. Ainsi, les individus les plus flexibles seraient les plus aptes à s'adapter à différentes situations sociales, ce qui favoriserait leur positionnement au centre de leur réseau social. Les résultats de ces recherches sont compatibles avec l'hypothèse « du cerveau social » (Dunbar, 1989) selon laquelle la complexité de la vie sociale aurait exercé une pression sélective favorisant le développement du cerveau chez les primates.

10.4. Direction de la relation entre flexibilité cognitive et socialité

Les liens entre flexibilité cognitive et socialité peuvent être conceptualisés de deux manières différentes.

Une première hypothèse consiste à proposer que la flexibilité cognitive donne la capacité aux individus d'analyser les variations de contexte, et de naviguer entre différentes stratégies possibles pour répondre de manière adaptée aux problèmes sociaux. La capacité à choisir une la meilleure stratégie pour résoudre les problèmes sociaux aurait pour conséquence de modifier le statut de l'individu, lui conférant une meilleure position dans le réseau social. A l'inverse, un individu agissant de manière spontanée sans inhiber les stratégies inadaptées, et/ou de façon rigide quel que soit le contexte, se retrouverait en situation plus défavorable et isolé des autres membres du groupe. Les individus auraient donc une position dans le réseau social dépendante de leur niveau de flexibilité cognitive.

Selon cette hypothèse, les liens observés entre centralité et flexibilité cognitive, et l'absence de lien entre rang hiérarchique et flexibilité cognitive, peuvent s'expliquer par le fait que la structure sociale du babouin de Guinée est à la fois complexe (de type Fission-Fusion) et de style égalitarier (tolérante). Dans ce type de structure sociale, les ressources sont réparties via les relations affiliatives plutôt qu'en suivant l'ordre hiérarchique des individus. Ainsi, les enjeux sociaux des individus consistent avant tout à former des alliances, et le positionnement hiérarchique n'est qu'un paramètre secondaire. Le rang hiérarchique ne deviendrait pertinent qu'en cas d'augmentation drastique de la compétition, par exemple en situation de ressources limitées, ou avec l'augmentation de la taille du groupe (comme c'est le cas chez les hyènes tachetées (*Crocuta crocuta* ; Johnson-Ulrich & Holekamp, 2020)).

La seconde hypothèse consiste à postuler que la socialité exerce un effet sur la flexibilité cognitive, et non l'inverse. Comme nous l'avons démontré dans l'étude du chapitre 7, il existe un effet d'expertise dans la flexibilité cognitive. Il est donc possible de modifier le niveau de performance de flexibilité cognitive par entraînement, ici obtenu grâce à une longue exposition dans une tâche testant cette capacité. On peut donc faire l'hypothèse qu'une position sociale particulière où l'animal doit gérer des problèmes sociaux complexes peut favoriser l'efficacité des processus de flexibilité cognitive. C'est ce qu'avancent Bunnell et collaborateurs (1980),

dans une étude où les individus les plus dominants, des macaques crabier (*Macaca fascicularis*), présentent plus de difficultés dans une *tâche d'apprentissage inversé*, par rapport aux individus subordonnés. Selon les auteurs, les individus de bas rangs seraient habitués à inhiber certaines réponses comportementales en présence d'individus dominants, ce qui leur confèrerait de meilleures capacités de flexibilité cognitive. Ces résultats convergent avec ceux de l'étude de Johnson-Ulrich & Holekamp (2020), où les hyènes (*Crocuta crocuta*) vivant dans des groupes plus importants montrent de meilleures performances de flexibilité cognitive. Or, l'effet de la taille du groupe est significativement plus fort pour les hyènes de rang inférieur qui doivent fréquemment s'inhiber en présence de hyènes de rang supérieur. Il s'agirait d'un effet d'exposition au cours de leur développement, puisque la taille de la cohorte dans laquelle les jeunes hyènes ont grandi a un effet plus important que la taille de leur groupe à l'âge adulte.

On notera toutefois que ces deux hypothèses ne sont pas nécessairement exclusives, car les liens entre flexibilité cognitive et socialité peuvent également être bidirectionnels : dans ce cas, les capacités de flexibilité cognitive agiraient sur la position sociale des individus en leur permettant une meilleure gestion des problèmes sociaux. En retour, l'exposition à certains types d'interactions sociales pourrait, par effet d'entraînement, favoriser le développement de la flexibilité cognitive. D'autres études seront nécessaires pour mieux comprendre la nature des liens de causalité entre flexibilité cognitive et positionnement social.

10.5. Lien entre centralité et âge : un isolement corrélé avec l'âge

L'étude du chapitre 7 a mis en évidence une forte relation entre les performances de flexibilité cognitive et l'âge, tandis que l'étude du chapitre 9 a démontré une forte corrélation entre les performances de flexibilité et la centralité des individus dans leur groupe. Il est donc légitime de se demander s'il existe une relation entre l'âge et la centralité des individus. Nous

avons abordé cette question en réalisant différents tests de corrélation de Spearman entre l'âge des sujets et leur indice de centralité.

Lorsque l'on prend en compte la totalité des individus du groupe, la corrélation de Spearman entre l'âge des sujets et notre indice de centralité est de $r_s = -0.52$ (CI 95% = [-0.78 ; 0.04]), une corrélation qui n'est pas extrêmement forte, mais qui est statistiquement significative (p -value = 0.03). Le sens de cette corrélation correspond à une baisse de la centralité avec l'âge (voir Figure 30).

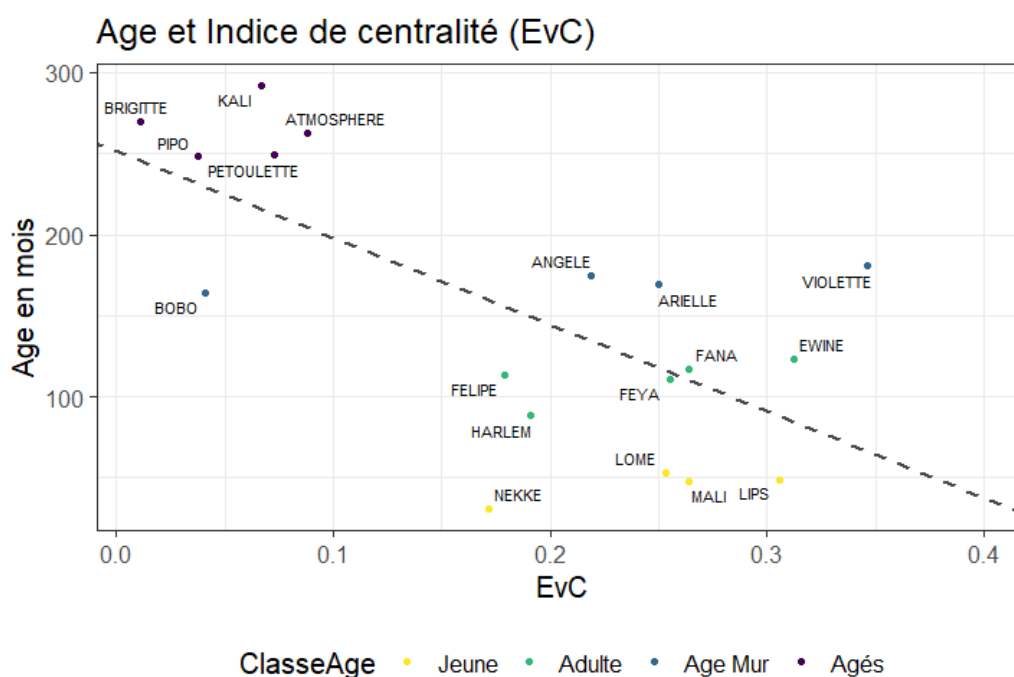


Figure 30 : Illustration de la corrélation entre âge et indice de centralité pour l'ensemble du groupe. En pointillé apparaît la régression linéaire.

Sur la Figure 30, on peut remarquer que tous les sujets les plus âgés (en violet) présentent un indice de centralité faible (tous inférieurs à 0.1). Les autres sujets des classes d'âge inférieur semblent, eux, assez répartis à différents niveaux de centralité compris entre 0.15 et 3.5.

L'analyse de la relation entre âge et centralité doit tenir compte du fait que les plus jeunes présentant des performances de flexibilité cognitive qui sont encore en cours de développement. En supprimant la classe d'âge la plus jeune du groupe, la corrélation de Spearman est de $r_s = -0.5$ (CI 95% = [-0.80 ; 0.00]), une corrélation quasiment identique mais qui devient non significative (p-value = 0.052 ; voir Figure de l'annexe IV). A l'opposé, lorsque l'on retire les sujets les plus âgés de l'analyse de groupe, la corrélation de Spearman s'effondre, $r_s = 0.13$ avec une p-value de 0.68, entraînant la perte totale de relation entre l'âge et la centralité dans le groupe (voir Figure 31).

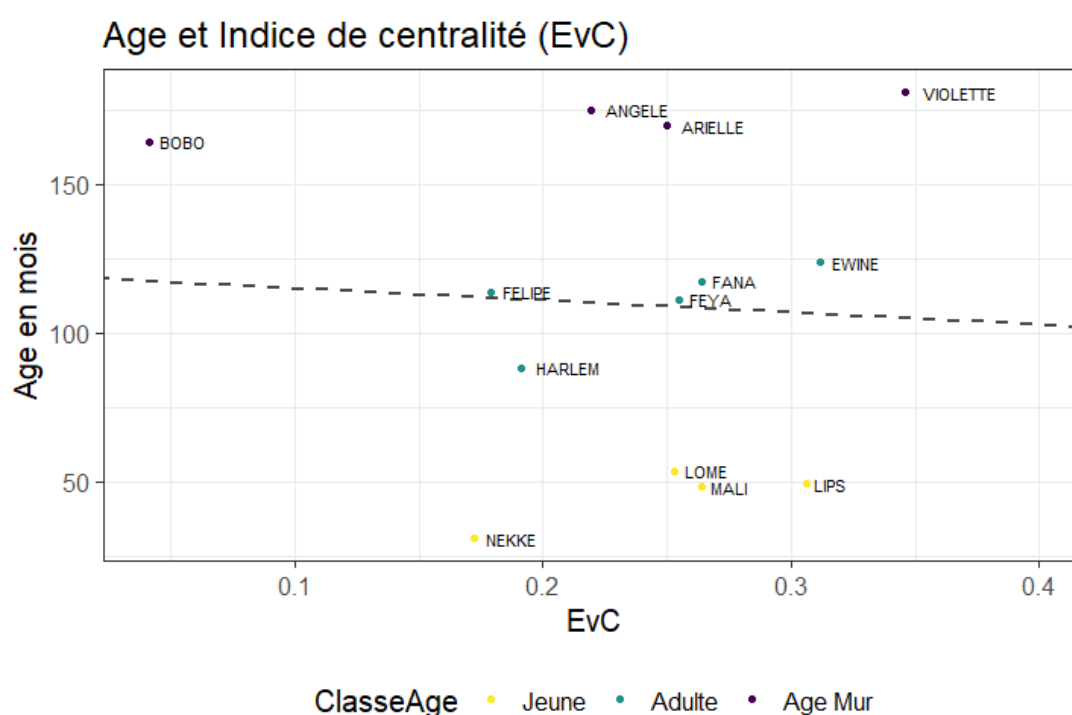


Figure 31 : Illustration de la corrélation entre âge et indice de centralité sans la classe des plus âgés. En pointillé apparaît la régression linéaire.

Ainsi, la force de la première corrélation de $r_s = -0.52$ (CI 95% = [-0.78 ; 0.04]) sur la totalité des individus reposerait sur les individus les plus âgés, qui présentent la centralité la plus faible. De tels résultats nous amènent à faire l'hypothèse qu'au-delà d'un certain âge, les déficits de la flexibilité cognitive prendraient une importance telle qu'ils engendreraient un

isolement des individus. Une hypothèse alternative serait que l'isolement des individus les plus âgés entraînerait une exacerbation des altérations liées à l'âge, comme cela est décrit chez l'humain (Ska & Joanette, 2006).

Chapitre 11 : Conclusions et perspectives

Cette thèse porte sur un jeu de données d'une ampleur rare, compte tenu de la quantité de données récoltées et de la durée de l'étude qui s'étale sur plusieurs années. Elle se distingue également par l'utilisation d'un dispositif original et la mise en place de méthodes innovantes de collecte de données.

Dans cette étude, nous avons croisé les performances cognitives des singes avec des indices sociaux obtenus de façon automatisée avec nos dispositifs ALDM. Nous avons tout d'abord démontré qu'il existait des effets de l'âge sur les performances de flexibilité cognitive. Ces effets convergent avec la littérature chez l'humain et les autres primates, et sont liés au développement et au vieillissement des individus étudiés. De même, nous avons pu démontrer un effet de l'expertise, obtenu par l'entraînement régulier et une longue exposition dans la tâche utilisée pour tester les sujets. Cet effet d'expertise a pour conséquence de diminuer les altérations liées au vieillissement.

Enfin, nous n'avons pas pu déceler de lien entre les performances de flexibilité cognitive et le rang hiérarchique. Cependant nous avons pu démontrer qu'il existe une relation forte entre le niveau de performances de flexibilité cognitive et la centralité des individus dans le réseau social. Plus les individus montrent de bonnes capacités de flexibilité cognitive, meilleures sont leurs positions au sein du réseau social ; à l'opposé, plus ces performances sont médiocres, plus les individus sont périphériques. Il est à noter que ce phénomène semble s'amplifier chez les individus les plus âgés, qui présentent les performances les plus faibles et se trouvent être les individus les plus isolés. En bref, cette thèse renforce donc l'idée que le babouin de Guinée est un bon modèle pour l'étude de la flexibilité cognitive, mais aussi de la socialité. Elle ouvre un champ de recherche sur les liens entre fonctions exécutives et socialité. Nous évoquerons quelques-unes de nos perspectives de recherche ci-dessous.

Dans un premier temps, nous avons souligné une limite de notre recherche, liée au nombre de sujets (n=18). Il ressort de la discussion de cette thèse qu'un effet sur le rang hiérarchique pourrait émerger dans une colonie de babouins rassemblant davantage d'individus comme c'est le cas chez les hyènes (*Crocuta crocuta*) qui possèdent le même type de structure sociale que les babouins de Guinée (Johnson-Ulrich & Holekamp, 2020). Un premier projet consiste donc à réaliser des recherches similaires sur des groupes plus importants. Nous avons également souligné l'importance du profil génétique des sujets sur la flexibilité cognitive. Une autre perspective de recherche consiste à vérifier si les variations inter-individuelles de flexibilités cognitives sont liées – chez le babouin de Guinée – au gène MAOA.

Sur un tout autre registre, le dispositif mis en place pour étudier cette colonie et nos méthodes de récolte d'information sociale ouvrent de nombreuses perspectives de recherche sur les relations entre les performances cognitives et la socialité. Ces méthodes permettent par exemple un suivi longitudinal des performances de flexibilité cognitive, d'une part, et de la sociabilité, d'autre part. Les liens de causalité entre flexibilité cognitive et socialité peuvent probablement émerger d'une analyse des asynchronies dans le développement de ces deux fonctions.

Il nous semble également intéressant d'étudier d'autres fonctions exécutives afin d'établir le profil cognitif des sujets et de le relier à leur socialité. Quelques recherches ont débuté dans ce sens, sur la relation entre impulsivité/efficacité des babouins, mis en parallèle avec le comportement social et notamment la gestion des conflits (étude en cours d'analyse). L'apport d'information supplémentaires, telle que l'étude des différents types de personnalité et leur mise en correspondance avec les précédents résultats pourrait également enrichir le détail de ces profils.

Maintenant que nous avons démontré un lien entre la flexibilité cognitive et la centralité des individus dans leur réseau social, il serait intéressant d'étudier comment agit cette flexibilité cognitive au cours de la gestion des relations sociales. Les individus les plus centraux ont-ils

de meilleures stratégies, jouent-ils des rôles différents par rapport aux individus plus périphériques ? Ou utilisent-ils un plus grand nombre de stratégies, leur permettant de jouer avec cette diversité pour optimiser leurs relations sociales ? De même, nous aimerions étudier la manière dont la centralité et la flexibilité cognitive sont impliquées dans la prise de décision collective, la mise en place de compromis entre individus et de consensus au sein du groupe. Ces thématiques feront prochainement l'objet de recherches.

Références bibliographiques

- Adolphs, R. (2006). « How Do We Know the Minds of Others? Domain-Specificity, Simulation, and Enactive Social Cognition ». *Brain Research, Multiple Perspectives on the Psychological and Neural Bases of Understanding Other People's Behavior*, 1079 (1): 25-35. <https://doi.org/10.1016/j.brainres.2005.12.127>.
- Alexander, R. (1974). « The evolution of social behavior ». *Annual review of ecology and systematics*, 325-83.
- Amici, F., Aureli, F. & Call, J. (2008). « Fission-Fusion Dynamics, Behavioral Flexibility, and Inhibitory Control in Primates ». *Current Biology*, 18 (18): 1415-19. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2008.08.020>.
- Amici, F., Call, J., Watzek, J., Brosnan, S. & Aureli, F. (2018). « Social Inhibition and Behavioural Flexibility When the Context Changes: A Comparison across Six Primate Species ». *Scientific Reports*, 8 (1): 3067. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-21496-6>.
- Anderson, P. (2002). « Assessment and Development of Executive Function (EF) During Childhood ». *Child Neuropsychology*, 8 (2): 71-82. <https://doi.org/10.1076/chin.8.2.71.8724>.
- Appleby, M. (1983). « The Probability of Linearity in Hierarchies ». *Animal Behaviour*, 31 (2): 600-608. [https://doi.org/10.1016/S0003-3472\(83\)80084-0](https://doi.org/10.1016/S0003-3472(83)80084-0).
- Avdagic, E., Jensen, G., Altschul, D. & Terrace, H. (2014). « Rapid cognitive flexibility of rhesus macaques performing psychophysical task-switching ». *Animal cognition*, 17 (3): 619-31. <https://doi.org/10.1007/s10071-013-0693-0>.
- Bäckman, L. & Dixon, R. (1992). « Psychological compensation: a theoretical framework. » *Psychological bulletin*, 112 (2): 259.

- Baddeley, A. (1996). « Exploring the central executive ». *The Quarterly Journal of Experimental Psychology A: Human Experimental Psychology*, 49A (1): 5-28.
<https://doi.org/10.1080/027249896392784>.
- Baddeley, A. & Hitch, G. (1974). « Working Memory ». In *Psychology of Learning and Motivation*, édité par Gordon H. Bower, 8:47-89. Academic Press.
[https://doi.org/10.1016/S0079-7421\(08\)60452-1](https://doi.org/10.1016/S0079-7421(08)60452-1).
- Baltes, P., Dittmann-Kohli, F. & Kliegl, R. (1986). « Reserve capacity of the elderly in aging-sensitive tests of fluid intelligence: replication and extension. » *Psychology and aging*, 1 (2): 172.
- Barrett, L., Gaynor, D. & Henzi, P. (2002). « A Dynamic Interaction between Aggression and Grooming Reciprocity among Female Chacma Baboons ». *Animal Behaviour*, 63 (6): 1047-53. <https://doi.org/10.1006/anbe.2002.3008>.
- Baxter, M. & Gaffan, D. (2007). « Asymmetry of Attentional Set in Rhesus Monkeys Learning Colour and Shape Discriminations ». *Quarterly Journal of Experimental Psychology*, 60 (1): 1-8. <https://doi.org/10.1080/17470210600971485>.
- Bejaoui, M. & Pedinielli, J. (2010). « Flexibilité cognitive, attention sélective et fluidité verbale sémantique dans trois dimensions de schizophrénie : psychotique, négative et de désorganisation ». *Pratiques Psychologiques*, 16 (3): 259-72.
<https://doi.org/10.1016/j.prps.2009.04.007>.
- Berg, E. (1948). « A simple objective technique for measuring flexibility in thinking ». *The Journal of general psychology*, 39 (1): 15-22.
- Bialystok, E & Martin, M. (2004). « Attention and inhibition in bilingual children: Evidence from the dimensional change card sort task ». *Developmental science*, 7 (3): 325-39.
- Bockelmann, P. (2022). "The Benefits of the Multicultural Mind: The Interaction between Culture and Cognitive Flexibility" (Doctoral dissertation, McGill University (Canada))
- Bonino, S. & Cattelino, E. (1999). « The Relationship Between Cognitive Abilities and Social Abilities in Childhood: A Research on Flexibility in Thinking and Co-Operation with

- Peers ». *International Journal of Behavioral Development*, 23 (1): 19-36.
<https://doi.org/10.1080/016502599383982>.
- Bonté, E. (2012). « Fonctions exécutives chez le babouin (*Papio papio*) : variabilités interindividuelles ». Thèse de doctorat, Aix-Marseille.
<http://www.theses.fr/2012AIXM5005>.
- Bonté, E., Flemming, T. & Fagot, J. (2011). « Executive Control of Perceptual Features and Abstract Relations by Baboons (*Papio Papio*) ». *Behavioural Brain Research*, 222 (1): 176-82. <https://doi.org/10.1016/j.bbr.2011.03.034>.
- Bovet, D. & Washburn, D. (2003). « Rhesus macaques (*Macaca mulatta*) categorize unknown conspecifics according to their dominance relations. » *Journal of Comparative Psychology*, 117 (4): 400.
- Brent, L., Heilbronner, S., Horvath, J., Gonzalez-Martinez, J., Ruiz-Lambides, A., Robinson, A., Skene, J. & Platt, M. (2013). « Genetic origins of social networks in rhesus macaques ». *Scientific reports*, 3 (1): 1-8.
- Brune, C., Kim, S., Salt, J., Leventhal, B., Lord, C. & Cook, E. (2006). « 5-HTTLPR Genotype-Specific Phenotype in Children and Adolescents With Autism ». *American Journal of Psychiatry*, 163 (12): 2148-56.
<https://doi.org/10.1176/ajp.2006.163.12.2148>.
- Buchan, J., Alberts, S., Silk, J. & Altmann, J. (2003). « True Paternal Care in a Multi-Male Primate Society ». *Nature*, 425 (6954): 179-81. <https://doi.org/10.1038/nature01866>.
- Buckley, M., Mansouri, F., Hoda, H., Mahboubi, M., Browning, P., Kwok, S., Phillips, A. & Tanaka, K. (2009). « Dissociable components of rule-guided behavior depend on distinct medial and prefrontal regions ». *Science*, 325 (5936): 52-58.
- Bunnell, B., Gore, W. & Perkins, M. (1980). « Performance Correlates of Social Behavior and Organization: Social Rank and Reversal Learning in Crab-Eating Macaques (*M. Fascicularis*) ». *Primates*, 21 (3): 376-88. <https://doi.org/10.1007/BF02390467>.

- Burgess, P. & Shallice, T. (1994). « Fractionnement du syndrome frontale ». *Revue de Neuropsychologie*, 4(3), 345-370.
- Busia, L., Schaffner, C. & Aureli, F. (2017). « Relationship Quality Affects Fission Decisions in Wild Spider Monkeys (*Ateles Geoffroyi*) ». *Ethology*, 123 (6-7): 405-11.
<https://doi.org/10.1111/eth.12609>.
- Calkins, S. & Fox, N. (2002). « Self-regulatory processes in early personality development: A multilevel approach to the study of childhood social withdrawal and aggression ». *Development and psychopathology*, 14 (3): 477-98.
- Candiotti, A., Zuberbühler, K. & Lemasson, A. (2013). « Voice Discrimination in Four Primates ». *Behavioural Processes*, 99 (octobre): 67-72.
<https://doi.org/10.1016/j.beproc.2013.06.010>.
- Canli, T. & Lesch, K. (2007). « Long Story Short: The Serotonin Transporter in Emotion Regulation and Social Cognition ». *Nature Neuroscience*, 10 (9): 1103-9.
<https://doi.org/10.1038/nn1964>.
- Canteloup, C., Hoppitt, W. & van de Waal, E. (2020). « Wild Primates Copy Higher-Ranked Individuals in a Social Transmission Experiment ». *Nature Communications*, 11 (1): 459. <https://doi.org/10.1038/s41467-019-14209-8>.
- Cantwell, A., Buckholtz, J., Atencia, R. & Rosati, A. (2022). « The Origins of Cognitive Flexibility in Chimpanzees ». *Developmental Science*, 25 (5): e13266.
<https://doi.org/10.1111/desc.13266>.
- Cepeda, N., Kramer, A. & Gonzalez de Sather, J. (2001). « Changes in executive control across the life span: examination of task-switching performance. » *Developmental psychology*, 37 (5): 715.
- Chapman, C.A., Chapman, L.J. & Wrangham, R.W. (1995). « Ecological Constraints on Group Size: An Analysis of Spider Monkey and Chimpanzee Subgroups ». *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 36 (1): 59-70. <https://doi.org/10.1007/BF00175729>.

- Cheney, D. & Seyfarth, R. (1980). « Vocal Recognition in Free-Ranging Vervet Monkeys ». *Animal Behaviour*, 28 (2): 362-67. [https://doi.org/10.1016/S0003-3472\(80\)80044-3](https://doi.org/10.1016/S0003-3472(80)80044-3).
- Cheney, D. & Seyfarth, R. (1999). « Recognition of Other Individuals' Social Relationships by Female Baboons ». *Animal Behaviour*, 58 (1): 67-75.
<https://doi.org/10.1006/anbe.1999.1131>.
- Cheney, D. & Seyfarth, R. (2008). *Baboon Metaphysics: The Evolution of a Social Mind*. University of Chicago Press.
- Chevalier, N. (2010). « Les fonctions exécutives chez l'enfant : Concepts et développement. » *Canadian Psychology/Psychologie Canadienne*, 51 (3): 149.
- Chevalier, N. & Agnès B. (2006). « Le développement de la flexibilité cognitive chez l'enfant préscolaire : enjeux théoriques ». *L'année psychologique*, 106 (4): 569-608.
- Cianchetti, C., Corona, S., Foscoliano, M., Contu, D. & Sannio-Fancello, G. (2007). « Modified Wisconsin Card Sorting Test (MCST, MWCST): Normative Data in Children 4–13 Years Old, According to Classical and New Types of Scoring ». *The Clinical Neuropsychologist*, 21 (3): 456-78.
<https://doi.org/10.1080/13854040600629766>.
- Claidière, N., Gullstrand, J., Latouche, A. & Fagot, J. (2017). « Using Automated Learning Devices for Monkeys (ALDM) to study social networks ». *Behavior Research Methods*, 49 (1): 24-34.
- Clutton-Brock, T., Albon, S., Gibson, R. & Guinness, F. (1979). « The Logical Stag: Adaptive Aspects of Fighting in Red Deer (*Cervus Elaphus* L.) ». *Animal Behaviour*, 27: 211-25. [https://doi.org/10.1016/0003-3472\(79\)90141-6](https://doi.org/10.1016/0003-3472(79)90141-6).
- Cords, M. (1997). « Friendships, alliances, reciprocity and repair ». *Machiavellian intelligence II*, 24-49.
- Daigneault, S., Braun, C. & Whitaker, H. (1992). « Early effects of normal aging on perseverative and non-perseverative prefrontal measures ». *Developmental Neuropsychology*, 8 (1): 99-114.

- Dasser, V. (1988). « A Social Concept in Java Monkeys ». *Animal Behaviour*, 36 (1): 225-30.
[https://doi.org/10.1016/S0003-3472\(88\)80265-3](https://doi.org/10.1016/S0003-3472(88)80265-3).
- David, H.A. (1987). « Ranking from Unbalanced Paired-Comparison Data ». *Biometrika*, 74: 432-36.
- De Lillo, C. & Visalberghi, E. (1994). « Transfer index and mediational learning in tufted capuchins (*Cebus apella*) ». *International Journal of Primatology*, 15 (2): 275-87.
- Delacourte, A., Campion, D, & Davous, P. (2007). « Maladie d'Alzheimer ». *EMC Neurology*, 3: 1-26.
- Diamond, A. (2006). « The early development of executive functions. »
- Diamond, A. (2013). « Executive functions ». *Annual review of psychology*, 64: 135.
- Dias, R, Robbins, T. & Roberts, A. (1996a). « Primate Analogue of the Wisconsin Card Sorting Test: Effects of Excitotoxic Lesions of the Prefrontal Cortex in the Marmoset », *Behavioral neuroscience*, 110(5), 872.
- Dias, R., Robbins, T. & Roberts, A. (1996b). « Dissociation in Prefrontal Cortex of Affective and Attentional Shifts ». *Nature*, 380 (6569): 69-72. <https://doi.org/10.1038/380069a0>.
- Downes, J., Roberts, A., Sahakian, B., Evenden, J, Morris, R. & Robbins, T. (1989).
« Impaired extra-dimensional shift performance in medicated and unmedicated Parkinson's disease: evidence for a specific attentional dysfunction ».
Neuropsychologia, 27 (11-12): 1329-43.
- Drew, R., Peter, S. & Roger, E. (1996). « Vocal Recognition of Individuals and Kin in Free-Ranging Rhesus Monkeys ». *Animal Behaviour*, 51 (5): 1007-15.
<https://doi.org/10.1006/anbe.1996.0103>.
- Drews, C. (1993). « The Concept and Definition of Dominance in Animal Behaviour ». *Behaviour*, 125: 283-313.
- Dufour, V., Pascalis, O. & Petit, O. (2006). « Face Processing Limitation to Own Species in Primates: A Comparative Study in Brown Capuchins, Tonkean Macaques and

- Humans ». *Behavioural Processes*, 73 (1): 107-13.
<https://doi.org/10.1016/j.beproc.2006.04.006>.
- Dunbar, R. I. M. (1989). « Machiavellian intelligence. Social expertise and the evolution of intellect in monkeys, apes, and humans: Edited by Richard Byrne & Andrew Whiten. Oxford: Clarendon Press (1988). Pp. xiv+ 413. Price\pounds 50 hardback,\pounds 25 paperback ». Academic Press.
- Elo, A.E. (1978). *The Rating of Chessplayers, Past and Present*. New York: Arco Pub.
- Eslinger, P. & Grattan, L. (1993). « Frontal lobe and frontal-striatal substrates for different forms of human cognitive flexibility ». *Neuropsychologia*, 31 (1): 17-28.
- Fagot, J. & Paleressompoulle, D. (2009). « Automatic Testing of Cognitive Performance in Baboons Maintained in Social Groups ». *Behavior Research Methods*, 41: 396-404.
- Fagot, J. & Bonté, E. (2010). « Automated testing of cognitive performance in monkeys: Use of a battery of computerized test systems by a troop of semi-free-ranging baboons (*Papio papio*) ». *Behavior Research Methods*, 42 (2): 507-16.
<https://doi.org/10.3758/BRM.42.2.507>.
- Fagot, J., Gullstrand, J., Kemp, C., Defilles C. & Mekaouche, M. (2014). « Effects of freely accessible computerized test systems on the spontaneous behaviors and stress level of Guinea baboons (*Papio papio*) ». *American Journal of Primatology*, 76 (1): 56-64.
- Fink, G., Halligan, P., Marshall, J., Frith, C., Frackowiak, R., & Dolan, R. (1997). « Neural mechanisms involved in the processing of global and local aspects of hierarchically organized visual stimuli. » *Brain*, 120 (10): 1779-91.
<https://doi.org/10.1093/brain/120.10.1779>.
- Fischer, J., Kopp, G., Dal Pesco, F., Goffe, A., Hammerschmidt, K, Kalbitzer, U., Klapproth, M., et al. (2017). « Charting the Neglected West: The Social System of Guinea Baboons ». *American Journal of Physical Anthropology*, 162 (S63): 15-31.
<https://doi.org/10.1002/ajpa.23144>.

- Formaux, A., Paleressompouille, D., Fagot, J. & Claidière, N. (2022). « The experimental emergence of convention in a non-human primate ». *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 377 (1843): 20200310.
<https://doi.org/10.1098/rstb.2020.0310>.
- Fournier, A. (2018). « Profil neurocognitif de l'enfant avec un TDAH seul et un TDAH associé à un trouble oppositionnel avec provocation ou un trouble anxieux ». Thèse de doctorat, Université de Sherbrooke, Canada.
- Franzen, E. A. & Myers, R.E. (1973). « Neural control of social behavior: prefrontal and anterior temporal cortex ». *Neuropsychologia*, 11 (2): 141-57.
- Fruteau, C., Voelkl, B., van Damme, E. & Noë, R. (2009). « Supply and demand determine the market value of food providers in wild vervet monkeys ». *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 106 (29): 12007-12.
<https://doi.org/10.1073/pnas.0812280106>.
- Fuentes, J., Bakare, M., Munir, K., Aguayo, P., Gaddour, N., Öner, O. & Mercadante, M. (2012). « Troubles du Spectre Autistique ». *Manuel de la IACAPAP pour la Santé Mentale de l'Enfant et de l'Adolescent. International Association for Child and Adolescent Psychiatry and Allied Professions*.
- Gehring, W. & Knight, R. (2002). « Lateral Prefrontal Damage Affects Processing Selection but Not Attention Switching ». *Cognitive Brain Research* 13, (2): 267-79.
[https://doi.org/10.1016/S0926-6410\(01\)00132-X](https://doi.org/10.1016/S0926-6410(01)00132-X).
- Ghazanfar, A. & Santos, L. (2004). « Primate brains in the wild: the sensory bases for social interactions ». *Nature Reviews Neuroscience*, 5 (8): 603-16.
- Goffe, A., Zinner, D. & Fischer, J. (2016). « Sex and friendship in a multilevel society: behavioural patterns and associations between female and male Guinea baboons ». *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 70 (mars). <https://doi.org/10.1007/s00265-015-2050-6>.

- Goldberg, T., Kotov, R., Lee, A., Gregersen, P., Lencz, T., Bromet, E. & Malhotra, A. (2009). « The Serotonin Transporter Gene and Disease Modification in Psychosis: Evidence for Systematic Differences in Allelic Directionality at the 5-HTTLPR Locus ». *Schizophrenia Research*, 111 (1): 103-8. <https://doi.org/10.1016/j.schres.2009.03.021>.
- Goldman, P., Crawford, H., Stokes, L., Galkin, T. & Rosvold, H. (1974). « Sex-Dependent Behavioral Effects of Cerebral Cortical Lesions in the Developing Rhesus Monkey ». *Science*, 186 (4163): 540-42. <https://doi.org/10.1126/science.186.4163.540>.
- Goldstein, S., Naglieri, J., Princiotta, D. & Otero, T. (2014). « Introduction: A History of Executive Functioning as a Theoretical and Clinical Construct ». In *Handbook of Executive Functioning*, édité par Sam Goldstein et Jack A. Naglieri, 3-12. New York, NY: Springer. https://doi.org/10.1007/978-1-4614-8106-5_1.
- Griffin, Randi H., et Charles L. Nunn. (2012). « Community Structure and the Spread of Infectious Disease in Primate Social Networks ». *Evolutionary Ecology*, 26 (4): 779-800. <https://doi.org/10.1007/s10682-011-9526-2>.
- Guarino, A., Favieri, F., Boncompagni, I., Agostini, F., Cantone, M. & Casagrande, M. (2019). « Executive Functions in Alzheimer Disease: A Systematic Review ». *Frontiers in Aging Neuroscience*, 10. <https://www.frontiersin.org/articles/10.3389/fnagi.2018.00437>.
- Gullstrand, J., Claidière, N. & Fagot, J. (2021). « Computerized Assessment of Dominance Hierarchy in Baboons (*Papio Papio*) ». *Behavior Research Methods*, 1-12. <https://doi.org/10.3758/s13428-021-01539-z>.
- Gumert, M. (2007). « Payment for Sex in a Macaque Mating Market ». *Animal Behaviour*, 74 (6): 1655-67. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2007.03.009>.
- Haug, H. & Eggers, R. (1991). « Morphometry of the human cortex cerebri and corpus striatum during aging ». *Neurobiology of aging*, 12 (4): 336-38.
- Hemelrijk, C. (1999). « An individual-oriented model of the emergence of despotic and egalitarian societies. » *Proc R Soc Lond B*, n° 266: 361-69.

- Henkel, S. & Setchell, J. (2018). « Group and kin recognition via olfactory cues in chimpanzees (*Pan troglodytes*) ». *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 285 (1889): 20181527. <https://doi.org/10.1098/rspb.2018.1527>.
- Hinde, R.A. (1976). « Interactions, Relationships and Social Structure ». *Man*, 11 (1): 1-17. <https://doi.org/10.2307/2800384>.
- Hughes, C. (1998). « Finding your marbles: Does preschoolers' strategic behavior predict later understanding of mind? » *Developmental psychology*, 34 (6): 1326.
- Izquierdo, A., Newman, T., Higley, J. & Murray, E. (2007). « Genetic Modulation of Cognitive Flexibility and Socioemotional Behavior in Rhesus Monkeys ». *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 104 (35): 14128-33. <https://doi.org/10.1073/pnas.0706583104>.
- Jersild, A. (1927). « Mental set and shift ». *Arch. Psychol.* 89 (janvier).
- Johnson, J. (1987). « Dominance Rank in Juvenile Olive Baboons, *Papio Anubis*: The Influence of Gender, Size, Maternal Rank and Orphaning ». *Animal Behaviour*, 35 (6): 1694-1708. [https://doi.org/10.1016/S0003-3472\(87\)80062-3](https://doi.org/10.1016/S0003-3472(87)80062-3).
- Johnson-Ulrich, L. & Holekamp, K. (2020). « Group Size and Social Rank Predict Inhibitory Control in Spotted Hyaenas ». *Animal Behaviour*, 160 (février): 157-68. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2019.11.020>.
- Jurado, M. & Rosselli, M. (2007). « The Elusive Nature of Executive Functions: A Review of Our Current Understanding ». *Neuropsychology Review*, 17 (3): 213-33. <https://doi.org/10.1007/s11065-007-9040-z>.
- Kalbitzer, U., Roos, C., Kopp, G., Butynski, T., Knauf, S., Zinner, D. & Fischer, J. (2016). « Insights into the genetic foundation of aggression in *Papio* and the evolution of two length-polymorphisms in the promoter regions of serotonin-related genes (5-HTTLPR and MAOALPR) in Papionini ». *BMC Evolutionary Biology*, 16 (1): 121. <https://doi.org/10.1186/s12862-016-0693-1>.

- Kawasaki, Y., Maeda, Y., Suzuki, M., Urata, K., Higashima, M., Kiba, K., Yamaguchi, N., Matsuda, H. & Hisada, K. (1993). « SPECT Analysis of Regional Cerebral Blood Flow Changes in Patients with Schizophrenia during the Wisconsin Card Sorting Test ». *Schizophrenia Research*, 10 (2): 109-16. [https://doi.org/10.1016/0920-9964\(93\)90045-k](https://doi.org/10.1016/0920-9964(93)90045-k).
- Kebir, O., Dellagi, L., Azouz, O., Rabeh, Y., Sidhom, O. & Tabbane, K. (2008). « Déficits des fonctions exécutives dans la schizophrénie selon les dimensions positive, négative et de désorganisation ». *Annales Medico-psychologiques*, 166 (octobre): 627-32. <https://doi.org/10.1016/j.amp.2006.04.010>.
- Konishi, S., Nakajima, K., Uchida, I., Kikyo, H., Kameyama, M. & Miyashita, Y. (1999). « Common Inhibitory Mechanism in Human Inferior Prefrontal Cortex Revealed by Event-Related Functional MRI ». *Brain: A Journal of Neurology*, 122 (Pt 5) (mai): 981-91. <https://doi.org/10.1093/brain/122.5.981>.
- Kopp, G. (2015). « Gene Flow Dynamics in Baboons - The Influence of Social Systems », septembre. <https://ediss.uni-goettingen.de/handle/11858/00-1735-0000-0023-960A-D>.
- Kramer, A., Hahn, V. & Gopher, D. (1999). « Task Coordination and Aging: Explorations of Executive Control Processes in the Task Switching Paradigm ». *Acta Psychologica*, 101 (2): 339-78. [https://doi.org/10.1016/S0001-6918\(99\)00011-6](https://doi.org/10.1016/S0001-6918(99)00011-6).
- Krause, J. & Ruxton, G. (2002). *Living in Groups*. OUP Oxford.
- LaClair, M., Febo, M., Nephew, B., Gervais, N. J., Poirier, G., Workman, K., Chumachenko S., et al. (2019). « Sex Differences in Cognitive Flexibility and Resting Brain Networks in Middle-Aged Marmosets ». *ENeuro*, 6 (4). <https://doi.org/10.1523/ENEURO.0154-19.2019>.
- Lacreuse, A., Parr, L., Chennareddi, L. & Herndon, J. (2018). « Age-Related Decline in Cognitive Flexibility in Female Chimpanzees ». *Neurobiology of Aging*, 72 (décembre): 83-88. <https://doi.org/10.1016/j.neurobiolaging.2018.08.018>.

- Lacreuse, A., Russell, J., Hopkins, W. & Herndon, J. (2014). « Cognitive and motor aging in female chimpanzees ». *Neurobiology of aging*, 35 (3): 623-32.
- Landau, H.G. (1951). « On Dominance Relations and the Structure of Animal Societies: I. Effect of Inherent Characteristics ». *The Bulletin of Mathematical Biophysics*, 13: 1-19.
- Legare, C. (2019). « The Development of Cumulative Cultural Learning ». *Annual Review of Developmental Psychology*, 1 (1): 119-47. <https://doi.org/10.1146/annurev-devpsych-121318-084848>.
- Lesch, K. (2007). « Linking emotion to the social brain ». *EMBO reports*, 8 (S1): S24-29. <https://doi.org/10.1038/sj.embor.7401008>.
- Leung, R. & Zakzanis, K. (2014). « Brief Report: Cognitive Flexibility in Autism Spectrum Disorders: A Quantitative Review ». *Journal of Autism and Developmental Disorders*, 44 (10): 2628-45. <https://doi.org/10.1007/s10803-014-2136-4>.
- Luria, A.R. (1966). *Higher cortical functions in man*. Higher cortical functions in man. Oxford, England: Basic Books.
- Luria, A.R. (1973). « The Frontal Lobes and the Regulation of Behavior ». In *Psychophysiology of the Frontal Lobes*, 3-26. Elsevier. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-564340-5.50006-8>.
- Lusseau, D. & Newman, M. (2004). « Identifying the role that animals play in their social networks. » *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 271 (Suppl 6): S477-81.
- Maestriperi, D. (2018). « Maternal Influences on Primate Social Development ». *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 72 (8): 130. <https://doi.org/10.1007/s00265-018-2547-x>.
- Maintenant, C. & Bodi, G. (2021). « Les mesures de la flexibilité ». *La flexibilité cognitive: Pierre angulaire de l'apprentissage*, 5.
- Mansouri, F., Buckley, M., Fehring, D. & Tanaka, K. (2020). « The role of primate prefrontal cortex in bias and shift between visual dimensions ». *Cerebral Cortex*, 30 (1): 85-99.

- Martin, P. & Bateson, P. (1993). « Measuring behaviour ». Cambridge.
- Mary, A., Slama, H. & Massat, I. (2009). « La théorie de l'esprit dans le trouble de l'attention avec ou sans hyperactivité (TDA-H) ». *Cahiers critiques de thérapie familiale et de pratiques de réseaux*, 43 (2): 169-85. <https://doi.org/10.3917/ctf.043.0169>.
- Massel, H., Macias, S., Meador, D. & Rumbaugh, D. (1981). « The Learning Skills of Primates: The Rhesus Macaque in Comparative Perspective ». *International Journal of Primatology*, 2 (1): 9-17. <https://doi.org/10.1007/BF02692296>.
- Milner, B. (1963). « Effects of different brain lesions on card sorting: The role of the frontal lobes ». *Archives of neurology*, 9 (1): 90-100.
- Minier, L., Blaye, A., Maugard, A., Fagot, J., Glady, Y. & Thibaut, J. (2014). « Rôle du contrôle exécutif dans le raisonnement par analogie chez l'enfant et le primate non humain ». *Psychologie Française, Contrôle exécutif et développement*, 59 (1): 71-87. <https://doi.org/10.1016/j.psfr.2013.08.001>.
- Miyake, A., Friedman, N., Emerson, M., Witzki, A., Howerter, A. & Wager, T. (2000). « The Unity and Diversity of Executive Functions and Their Contributions to Complex "Frontal Lobe" Tasks: A Latent Variable Analysis ». *Cognitive Psychology*, 41 (1): 49-100. <https://doi.org/10.1006/cogp.1999.0734>.
- Moore, T., Killiany, R., Herndon, J., Rosene, D. & Moss, M. (2003). « Impairment in Abstraction and Set Shifting in Aged Rhesus Monkeys ». *Neurobiology of Aging*, 24 (1): 125-34. [https://doi.org/10.1016/S0197-4580\(02\)00054-4](https://doi.org/10.1016/S0197-4580(02)00054-4).
- Moore, T., Killiany, R., Herndon, J., Rosene, D. & Moss, M. (2005). « A Non-Human Primate Test of Abstraction and Set Shifting: An Automated Adaptation of the Wisconsin Card Sorting Test ». *Journal of Neuroscience Methods*, 146 (2): 165-73. <https://doi.org/10.1016/j.jneumeth.2005.02.005>.
- Moore, T., Killiany, R., Herndon, J., Rosene, D. & Moss, M. (2006). « Executive System Dysfunction Occurs as Early as Middle-Age in the Rhesus Monkey ». *Neurobiology of Aging*, 27 (10): 1484-93. <https://doi.org/10.1016/j.neurobiolaging.2005.08.004>.

- Moreau, N. & Champagne-Lavau, M. (2014). « Théorie de l'esprit et fonctions exécutives dans la pathologie ». *Revue de neuropsychologie*, 6 (4): 276-81.
<https://doi.org/10.3917/rne.064.0276>.
- Morris, N. & Jones, D. (1990). « Memory updating in working memory: The role of the central executive ». *British journal of psychology*, 81 (2): 111-21.
- Nilsson, S., Phillips, B., Axelsson, S. & Alsjö, J. (2019). « Chapter Eight - Serotonin and Cognitive Flexibility ». In *The Serotonin System*, édité par Mark D. Tricklebank et Eileen Daly, 133-54. Academic Press. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-813323-1.00008-6>.
- Noble, K., McCandliss, B. & Farah, J. (2007). « Socioeconomic gradients predict individual differences in neurocognitive abilities ». *Developmental science*, 10 (4): 464-80.
- Noë, R & Hammerstein, P. (1995). « Biological Markets ». *Trends in Ecology & Evolution*, 10 (8): 336-39. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(00\)89123-5](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(00)89123-5).
- Norman, D & Shallice, T. (1986). « Attention to Action ». In *Consciousness and Self-Regulation: Advances in Research and Theory, Volume 4*, édité par Richard J. Davidson, Gary E. Schwartz, et David Shapiro, 1-18. Boston, MA: Springer US.
https://doi.org/10.1007/978-1-4757-0629-1_1.
- Packer, C. (1979). « Male Dominance and Reproductive Activity in *Papio Anubis* ». *Animal Behaviour*, 27 (février): 37-45. [https://doi.org/10.1016/0003-3472\(79\)90127-1](https://doi.org/10.1016/0003-3472(79)90127-1).
- Patzelt, A. (2013). « The social system of Guinea baboons (*Papio papio*) with a focus on male-male relationships ». PhD Thesis, Niedersächsische Staats-und Universitätsbibliothek Göttingen.
- Patzelt, A., Zinner, D., Fickenscher, G., Diedhiou, S., Camara, B., Stahl, D. & Fischer, J. (2011). « Group composition of Guinea baboons (*Papio papio*) at a water place suggests a fluid social organization ». *International Journal of Primatology*, 32 (3): 652-68 <https://doi.org/10.1007/s10764-011-9493-z>.

- Paulesu, E., Goldacre, B., Scifo, P., Cappa, S. F., Gilardi, M. C., Castiglioni, I., Perani, D. & Fazio, F. (1997). « Functional Heterogeneity of Left Inferior Frontal Cortex as Revealed by FMRI ». *Neuroreport*, 8 (8): 2011-17. <https://doi.org/10.1097/00001756-199705260-00042>.
- Paxton, R., Basile, B., Adachi, I., Suzuki, W., Wilson, M. & Hampton, R. (2010). « Rhesus monkeys (*Macaca mulatta*) rapidly learn to select dominant individuals in videos of artificial social interactions between unfamiliar conspecifics ». *Journal of Comparative Psychology*, 124: 395-401. <https://doi.org/10.1037/a0019751>.
- Petrides, M. & Milner, B. (1982). « Deficits on Subject-Ordered Tasks after Frontal- and Temporal-Lobe Lesions in Man ». *Neuropsychologia*, 20 (3): 249-62. [https://doi.org/10.1016/0028-3932\(82\)90100-2](https://doi.org/10.1016/0028-3932(82)90100-2).
- Picq, J. (2007). « Aging Affects Executive Functions and Memory in Mouse Lemur Primates ». *Experimental Gerontology*, 42 (3): 223-32. <https://doi.org/10.1016/j.exger.2006.09.013>.
- Raffard, S., Gély-Nargeot, M, Capdevielle, D., Bayard, S. & Boulenger, J. (2009). « Learning potential and cognitive remediation in schizophrenia ». *L'Encéphale*, 35 (septembre): 353-60. <https://doi.org/10.1016/j.encep.2008.06.014>.
- Raleigh, M. & Steklis, H. (1981). « Effects of Orbitofrontal and Temporal Neocortical Lesions on the Affiliative Behavior of Vervet Monkeys (*Cercopithecus Aethiops Sabaeus*) ». *Experimental Neurology*, 73 (2): 378-89. [https://doi.org/10.1016/0014-4886\(81\)90273-9](https://doi.org/10.1016/0014-4886(81)90273-9).
- Raleigh, M., Steklis, H., Ervin, F., Kling, A. & McGuire, M. (1979). « The Effects of Orbitofrontal Lesions on the Aggressive Behavior of Vervet Monkeys (*Cercopithecus Aethiops Sabaeus*) ». *Experimental Neurology*, 66 (1): 158-68. [https://doi.org/10.1016/0014-4886\(79\)90071-2](https://doi.org/10.1016/0014-4886(79)90071-2).
- Reimers, S. & Maylor, E. (2005). « Task switching across the life span: effects of age on general and specific switch costs. » *Developmental psychology*, 41 (4): 661.

- Ridderinkhof, K., Span, M. & van der Molen, M. (2002). « Perseverative Behavior and Adaptive Control in Older Adults: Performance Monitoring, Rule Induction, and Set Shifting ». *Brain and Cognition*, 49 (3): 382-401.
<https://doi.org/10.1006/brcg.2001.1506>.
- Roberts, A.C., Robbins, T.W. & Everitt, B.J. (1988). « The effects of intradimensional and extradimensional shifts on visual discrimination learning in humans and non-human primates ». *The Quarterly Journal of Experimental Psychology Section B*, 40 (4): 321-41. <https://doi.org/10.1080/14640748808402328>.
- Rodrigo, P. (2015). « Dispersal in primates: Variation in patterns and causes. » *Metode Science Studies Journal*, n° 5: 35-41.
- Rogers, R.D., Andrews, T.C., Grasby, P.M., Brooks, D.J. & Robbins, T.W. (2000). « Contrasting Cortical and Subcortical Activations Produced by Attentional-Set Shifting and Reversal Learning in Humans ». *Journal of Cognitive Neuroscience*, 12 (1): 142-62. <https://doi.org/10.1162/089892900561931>.
- Romine, C, Lee, D., Stewart, M., Homack, S., George, C. & Riccio, C. (2005). « Wisconsin Card Sorting Test with children: A meta-analytic study of sensitivity and specificity ». *Archives of clinical neuropsychology : the official journal of the National Academy of Neuropsychologists*, 19 (janvier): 1027-41. <https://doi.org/10.1016/j.acn.2003.12.009>.
- Rumbaugh, D. M. (1971). « Evidence of qualitative differences in learning processes among primates ». *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, 76 (2): 250-55.
<https://doi.org/10.1037/h0031401>.
- Salthouse, T., Fristoe, N. & Hyun Rhee, S. (1996). « How localized are age-related effects on neuropsychological measures? » *Neuropsychology*, 10 (2): 272.
- Samson, R. & Barnes, C. (2013). « Impact of Aging Brain Circuits on Cognition ». *European Journal of Neuroscience*, 37 (12): 1903-15. <https://doi.org/10.1111/ejn.12183>.

- Sánchez-Tójar, A., Schroeder, J. & Farine, D. (2018). « A Practical Guide for Inferring Reliable Dominance Hierarchies and Estimating Their Uncertainty ». *Journal of Animal Ecology*, 87 (3): 594-608. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.12776>.
- Schino, G. (2007). « Grooming and Agonistic Support: A Meta-Analysis of Primate Reciprocal Altruism ». *Behavioral Ecology*, 18 (1): 115-20. <https://doi.org/10.1093/beheco/arl045>.
- Silk, J. (1999). « Male Bonnet Macaques Use Information about Third-Party Rank Relationships to Recruit Allies ». *Animal Behaviour*, 58 (1): 45-51. <https://doi.org/10.1006/anbe.1999.1129>.
- Ska, B. & Joannette, Y. (2006). « Vieillesse normale et cognition ». *médecine/sciences*, 22 (3): 284-87. <https://doi.org/10.1051/medsci/2006223284>.
- Sliwa, J., Duhamel, J.R., 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*, 108 (4): 1735-40. <https://doi.org/10.1073/pnas.1008169108>.
- South, M., Ozonoff, S. & McMahon, W. (2007). « The Relationship between Executive Functioning, Central Coherence, and Repetitive Behaviors in the High-Functioning Autism Spectrum ». *Autism*, 11 (5): 437-51. <https://doi.org/10.1177/1362361307079606>.
- Springer, M., Meredith, R., Gatesy, J., Emerling, C., Park, J., Rabosky, D., Stadler, T. et al. (2012). « Macroevolutionary Dynamics and Historical Biogeography of Primate Diversification Inferred from a Species Supermatrix ». *PLoS ONE*, 7 (11): e49521. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0049521>.
- Stuss, D. T. & Alexander, M.P. (2000). « Executive Functions and the Frontal Lobes: A Conceptual View ». *Psychological Research*, 63 (3-4): 289-98. <https://doi.org/10.1007/s004269900007>.

- Sueur, C., Jacobs, J., Amblard, F., Petit, O. & King, A. (2011). « How can social network analysis improve the study of primate behavior? » *American Journal of Primatology*, n/a-n/a. <https://doi.org/10.1002/ajp.20915>.
- Tait, D., Bowman, E., Neuwirth, L. & Brown, V. (2018). « Assessment of Intradimensional/Extradimensional Attentional Set-Shifting in Rats ». *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*, 89 (juin): 72-84.
<https://doi.org/10.1016/j.neubiorev.2018.02.013>.
- Troyer, A., Moscovitch, M. & Winocur, G. (1997). « Clustering and switching as two components of verbal fluency: evidence from younger and older healthy adults. » *neuropsychology*, 11 (1): 138.
- Van der Linden, M. (2004). *Fonctions exécutives et régulation émotionnelle*. Solal, Marseille, France.
- Van Schaik, C. & Aureli, F. (2000). « The natural history of valuable relationships ». *Natural conflict resolution*. London: University of California Press. p, 307-33.
- Vervaecke, H., de Vries, H. & van Elsacker, L. (2000). « Dominance and Its Behavioral Measures in a Captive Group of Bonobos (*Pan Paniscus*) ». *International Journal of Primatology*, 21 (1): 47-68. <https://doi.org/10.1023/A:1005471512788>.
- Vézina, P. (2019). « Étude de la trajectoire développementale des fonctions attentionnelles et exécutives et de leurs relations avec les symptômes cliniques dans le trouble déficitaire de l'attention/hyperactivité (TDA/H) ». (Doctoral dissertation, Université Laval).
- Vries, H.D. (1998). « Finding a Dominance Order Most Consistent with a Linear Hierarchy: A New Procedure and Review ». *Animal Behaviour*, 55: 827-43.
- Watson, K., Ghodasra, J. & Platt, M. (2009). « Serotonin Transporter Genotype Modulates Social Reward and Punishment in Rhesus Macaques ». *PLOS ONE*, 4 (1): e4156.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0004156>.

- Wecker, N., Kramer, J., Hallam, B. & Delis, D. (2005). « Mental Flexibility: Age Effects on Switching ». *Neuropsychology*, 19 (3): 345-52. <https://doi.org/10.1037/0894-4105.19.3.345>.
- Weed, M.R, Bryant, R. & Perry, S. (2008). « Cognitive development in macaques : Attentional set-shifting in juvenile and adult Rhesus monkey ». *Neuroscience*, 157(1), 22-28.
- Wendland, J., Lesch, K., Newman, T., Timme, A., Gachot-Neveu, H., Thierry, B. & Suomi, S. (2006). « Differential Functional Variability of Serotonin Transporter and Monoamine Oxidase A Genes in Macaque Species Displaying Contrasting Levels of Aggression-Related Behavior ». *Behavior Genetics*, 36 (2): 163-72. <https://doi.org/10.1007/s10519-005-9017-8>.
- West, R. (1996). « An application of prefrontal cortex theory to cognitive aging ». *Psychological bulletin*, 120 (octobre): 272-92. <https://doi.org/10.1037//0033-2909.120.2.272>.
- Zelazo, P., Müller, U., Frye, D., Marcovitch, S., Argitis, G., Boseovski, J., Chiang, J., Hongwanishkul, D., Schuster, B. & Sutherland, A. (2003). « The development of executive function in early childhood ». *Monographs of the society for research in child development*, i-151.
- Zürcher, N, Rodriguez, J., Jenkins, S., Keenan, K., Bartlett, T., McDonald, T., Nathanielsz, P. & Nijland, M. (2010). « Performance of juvenile baboons on neuropsychological tests assessing associative learning, motivation and attention ». *Journal of neuroscience methods*, 188 (2): 219-25.

ANNEXES



Using Automated Learning Devices for Monkeys (ALDM) to study social networks

Nicolas Claidière¹ · Julie Gullstrand¹ · Aurélien Latouche² · Joël Fagot¹

Published online: 16 December 2015
© Psychonomic Society, Inc. 2015

Abstract Social network analysis has become a prominent tool to study animal social life, and there is an increasing need to develop new systems to collect social information automatically, systematically, and reliably. Here we explore the use of a freely accessible Automated Learning Device for Monkeys (ALDM) to collect such social information on a group of 22 captive baboons (*Papio papio*). We compared the social network obtained from the co-presence of the baboons in ten ALDM testing booths to the social network obtained through standard behavioral observation techniques. The results show that the co-presence network accurately reflects the social organization of the group, and also indicate under which conditions the co-presence network is most informative. In particular, the best correlation between the two networks was obtained with a minimum of 40 days of computer records and for individuals with at least 500 records per day. We also show through random permutation tests that the observed correlations go beyond what would be observed by simple synchronous activity, to reflect a preferential choice of closely located testing booths. The use of automatized cognitive testing therefore presents a new way of obtaining a large and regular amount of social information that is necessary to develop

social network analysis. It also opens the possibility of studying dynamic changes in network structure with time and in relation to the cognitive performance of individuals.

Keywords Animal behaviour · Baboon · Computerised testing · Social cognition

Social network analysis (SNA) has become a prominent tool to study the social life of animals in general (Croft, James, & Krause, 2008; Krause, Lusseau, & James, 2009; Kurvers, Krause, Croft, Wilson, & Wolf, 2014; Wey, Blumstein, Shen, & Jordán, 2008; Whitehead, 2008). and of primates in particular (Brent, Lehmann, & Ramos-Fernandez, 2011). However, when compared to humans, SNA with primates is often limited by the amount of data that can be gathered on the social relationships of individuals. Traditionally, primate social networks have been studied through standard observation techniques such as scan sampling or focal follows (Altmann, 1974). but these methods are time consuming and provide irregular and sometime biased information (e.g., when one individual is more easily seen or recognized than another; Whitehead, 2008). More recently, the development of GPS collars has provided new ways to gather relatively large amounts of data over substantial periods of time (e.g., Patzelt et al., 2014; Qi et al., 2014). However, GPS techniques have a relatively poor spatial resolution and can only be used to track the movements of groups of individuals (between-group SNA), but not the proximity of individuals within groups. In Patzelt et al. (2014). for instance, two individuals wearing GPS collar are considered associated when they are less than 100 m away. In this article, we describe a new method to study the sociality of nonhuman primate species on the basis of the automatic collection of proximity data during Automated Learning Device for Monkeys (ALDM; Fagot & Bonté, 2010;

Electronic supplementary material The online version of this article (doi:10.3758/s13428-015-0686-9) contains supplementary material, which is available to authorized users.

✉ Nicolas Claidière
nicolas.claidiere@normalesup.org

¹ Laboratoire de Psychologie Cognitive UMR 7290, Aix Marseille Université and Centre Nationale de la Recherche Scientifique, Marseille 13331, France

² EA 4629, Conservatoire National des Arts et Métiers, Paris, France

Fagot & Paleressompouille, 2009) testing (a “proximity network,” for short). This new method complements the existing techniques of automatic collection of proximity data that can be used to collect large amounts of data over long periods of times for individuals within groups (within-group SNA).

This method is based on an automatic reinforcement system that has been developed in our laboratory (ALDM test systems). With this system, a group of baboons have free access to computerized testing booths that are installed in trailers next to their enclosure. The baboons are automatically detected and recognized by the computer and are trained to perform cognitive experiments on touchscreens by using positive reinforcement (see the Method section for more details). Baboons can therefore select the testing booth of their choice and maintain visual contact with other individuals taking part in the experiment (through the transparent side walls of the testing booths; see Fig. 1). Earlier studies have shown that this system is an efficient tool for the assessment of cognitive functions in experimental tasks (e.g., memory: Fagot & De Lillo, 2011; reasoning: Flemming, Thompson, & Fagot, 2013; or perception: Parron & Fagot, 2007) and has a positive impact on animal welfare (Fagot, Gullstrand, Kemp, Defilles, & Mekaouche, 2014).

In the present study, we used standard behavioral observation techniques to establish a social network based on affiliative interactions (interaction network), and compared it to the proximity network based on participation in the ALDM computerized testing. The goals were to determine (1) whether ALDM test systems could serve to inform researchers on the social network of the subjects, and (2) the optimal conditions for the correlation between the proximity and interaction networks to be strongest. To achieve these two goals, we started by establishing a baseline correlation between the proximity network and the interaction network. We then studied the effects of several variables that could affect the correlation to the proximity network. Finally, we also demonstrated that the associations that we observed in the ALDM system truly reflected the social relationships of baboons and could not be explained by other confounding variables.

Material and method

Pilot study

The present study was first motivated by a pilot study conducted between 2nd May and 17th May, 2013, on 12 baboons, using the same protocol and analyses described below. This first study showed a strong and reliable positive correlation between the interaction network and the proximity network (Mantel test, $N = 12$, $r = .84$, 95 % CI = [.71; .89]), encouraging us to explore this possibility further with a more comprehensive study (see Supplementary Fig. S1). The present study was also motivated by the fact that previous results

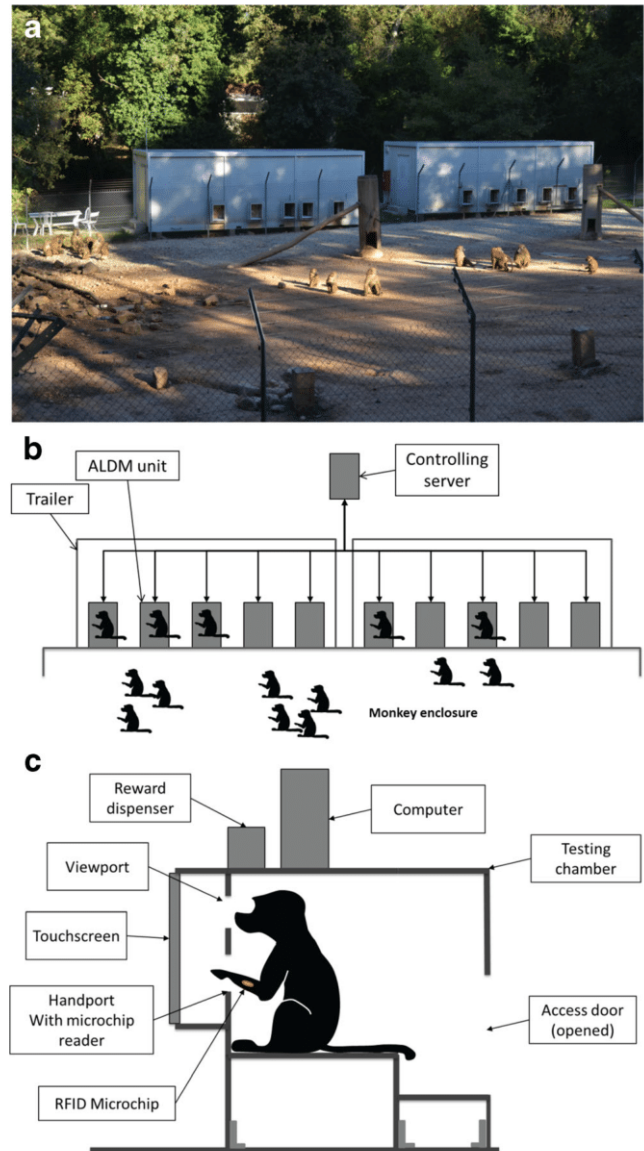


Fig. 1 ALDM self-testing system. (A) Picture of the enclosure, showing the social group of baboons as well as the two trailers with their ten ALDM testing units. (B) Schematic of the ALDM system's organization. (C) Details of the ALDM testing unit

had shown that baboons who can freely participate in cognitive testing tend to be influenced by the presence of others (Huguet, Barbet, Belletier, Monteil, & Fagot, 2014), suggesting that they form nonrandom associations when they participate in cognitive tests.

Participants

Twenty-two Guinea baboons (*Papio papio*) belonging to a large social group of the CNRS Primate Center in Rousset-sur-Arc (France) participated in this study. They were seven males (mean age 62 months, $SD = 33$) and 15 females (mean age 124 months, $SD = 75$), ranging from 24 to 226 months

old. The baboons were all marked by two biocompatible 1.2×0.2 cm RFID microchips injected into each forearm.

Ethics statement

The baboons lived in an outdoor enclosure (700 m^2) connected to an indoor area that provided shelter when necessary. The outside enclosure was connected to ten testing booths that the animals could use freely at any time to participate in ALDM testing. This procedure was aimed at preventing the adverse effects that capture and social isolation may entail. The voluntary participation of the subjects reduced stress levels, as inferred from the significant decrease in salivary cortisol levels, as well as the frequency of stereotypies and the amount of inactivity (Fagot et al., 2014). The baboons were neither water- nor food-deprived. Water was provided ad libitum within the enclosure, and the monkeys received their normal ratio of food (fruits, vegetables, and monkey chow) every day at 5 pm. The baboons were all born within the primate center.

This research was carried out in accordance with French standards and received approval from the national French ethics committee, the “Comité d’Ethique CE-14 pour l’Expérimentation Animale.” The procedures were also consistent with the guidelines of the Association for the Study of Animal Behaviour.

ALDM self-testing procedure

The study was conducted in a testing facility developed by the last author (Fagot & Bonté, 2010). The key feature of this facility is that baboons have free access to ALDM computerized testing booths that are installed in trailers next to their enclosure (see Fig. 1). They can thus participate in the computerized testing whenever they choose, and do not need to be captured. The baboons lived inside a 25×30 m wire-meshed enclosure containing climbing structures for behavioral enrichment. The enclosure is connected to a housing area as well as to ten workstations accessible through holes in the wire mesh. Each ALDM workstation comprises a freely accessible test chamber with transparent side walls that opens to the rear. The front of the test chamber is fitted with a view port (7×7 cm) and two hand ports (8×5 cm). Looking through the view port allows visual access to a 19-in. LCD touch monitor installed at eye level 25 cm from the view port. Two antennae are fixed around each arm port, which read the RFID identity number of an animal when one of its forearms is introduced through one of the two arm ports. Identification signals from the microchip are used by the computer to trigger the presentation of the stimulus and to assign behavioral measures (stimulus choices and response times) to each participant. The equipment is controlled by a test program written with E-Prime (Psychology Software Tools, Pittsburgh, PA). The test program allows an independent test regimen for each baboon,

irrespective of the testing booth used (Fagot & Paleressompoulle, 2009). Grains of dry wheat are used as rewards (more details can be found in Fagot & Bonté, 2010; Fagot, Marzouki, Huguet, Gullstrand, & Claidière, 2015; and Fagot & Paleressompoulle, 2009). The monkeys could see their partners working in the adjacent workstations of each trailer, but were unable to see their motor responses on the screen: Observational learning was thus impossible.

Computer-based tasks

The computerized task proposed to the baboons during the behavioral observations was primarily aimed at testing memory processes. Each trial began with a first demonstration slide (150 ms) containing three (400×400 pixels) colored squares on a black background. These squares were randomly located in the center of three of four possible cells, corresponding to the four quarters of the screen. Two of these squares had the same color, and the third was in a different color. After the demonstration slide, the screen turned black for either 0, 400, or 800 ms (randomly counterbalanced within a block). Then, four 400×400 gray squares appeared in the response slide, one square within each quarter of the screen. To receive a reward, the baboon had to touch the two gray squares located where the two squares of the same color had appeared in the demonstration slide. The computer recorded which animal was working and which ALDM unit was used, as well as the score and response time for each trial.

Behavioral observations in the enclosure

The behavioral observations were recorded between the 1st and 29th of July, 2014. In order to maximize the amount of behavioral information on each of the 22 baboons of the group, we chose to use the scan-sampling method (Altmann, 1974). To carry out the observations, we divided the group into two subgroups of 11 baboons with approximately balanced numbers of individuals per age–sex classes (for details, see Supplementary Table S1). We then recorded two different MP3 soundtracks to control the observation timing. Each soundtrack was composed of a repeated sequence of 11 baboon names whose order was initially randomized and then fixed for every sequence. Each sequence lasted 2 mins, with the names presented every 10 s and with an additional 10 s break at the end. Two trained observers recorded the behavior of the group simultaneously for 2 h, with each observer listening to one soundtrack and recording the behavior of the focal baboon when it heard its name.

A total of four observers (two teams of two) alternated with each other every 2 h, from 9 am to 4 pm, with sometimes a 1-h overlap used to measure interobserver reliability (see the Procedure section below). Every day, each observer coded the behavior of both baboon subgroups, in order to maintain recognition of the 22 different baboons composing the groups.

The order of the two teams of observers was also balanced, so that each observer covered every time slot over two days. Observations started at exactly 9:00:00 with stopwatches synchronized to the ALDM system, to precisely determine the time of every behavioral record and to be able to link that behavior to events in the ALDM system.

Height categories of behavior were recorded (“Locomotion,” “Object-directed,” “Sexual,” “Resting,” “Self,” “Social agonistic,” “Social affiliative,” and “Other”). The social behaviors were of particular interest to this study and consisted of the following behaviors: “Groom,” “Present,” “Embrace,” “Play,” “Touch,” and “Lip-smack” (the full list of behaviors recorded, with their descriptions, can be found in Supplementary Table S2). Monkeys had permanent access to the ALDM workstations during the behavioral observations; when the baboons were in the ALDM system, they could not be observed, and therefore were recorded as “Invisible.” Using this technique, we recorded 210 behavioral observations per monkey per day during the study period, corresponding to a total of 79,380 observations for the 22 individuals.

Interobserver reliability was measured during the first and last weeks of the study, totaling 9 h of simultaneous observations per subgroup of 11 individuals (a total of 18 h and 5,940 observations). Each possible observer pair had at least 1 h of simultaneous observations for each subgroup. Cohen’s kappa was above 80 % for every possible pair of observers (see Supplementary Table S3), showing that the procedure for observations provided stable and reliable measures of the behaviors.

Statistical analysis

In order to determine whether a network based on the ALDM system could reflect the social relationships of the baboons,

we built two networks: the proximity network, based on spatial proximity during the use of the ALDM system, and the interaction network, based on behavioral observations within the enclosure.

Proximity network To construct the proximity network, we divided the time into periods of 5 s and calculated, for every possible pair of individuals (e.g., Baboons 1 and 2), the number of periods in which each individual was recorded (i.e., performed a trial; N_1 for Individual 1 and N_2 for Individual 2), the number of periods in which both individuals were recorded (N_{1-2}), and the number of periods in which they were both recorded at the same time and in proximity (A_{12}). As a first step, we defined proximity by the presence at the same time of two individuals in the same trailer (as in Huguet et al., 2014). therefore, up to three ALDM units could separate two individuals considered to be in association (the effect of limiting the measure of association to individuals that were closer is studied below). The simple association index (Whitehead, 2008) was computed as follows: $\alpha_{12} = A_{12}/(N_1 + N_2 - N_{1-2})$. The association index therefore represents the number of times two individuals were seen in association, divided by the number of times they could have been seen associated.

Interaction network Computation of the interactions network followed the same logic as for the proximity network. We calculated the number of observations in which each individual was recorded (i.e., was observed; N_1 for Individual 1 and N_2 for Individual 2), the number of observations in which both individuals were recorded at the same time (N_{12}), and the number of observations in which they were recorded as interacting (A_{12}). We calculated two different association

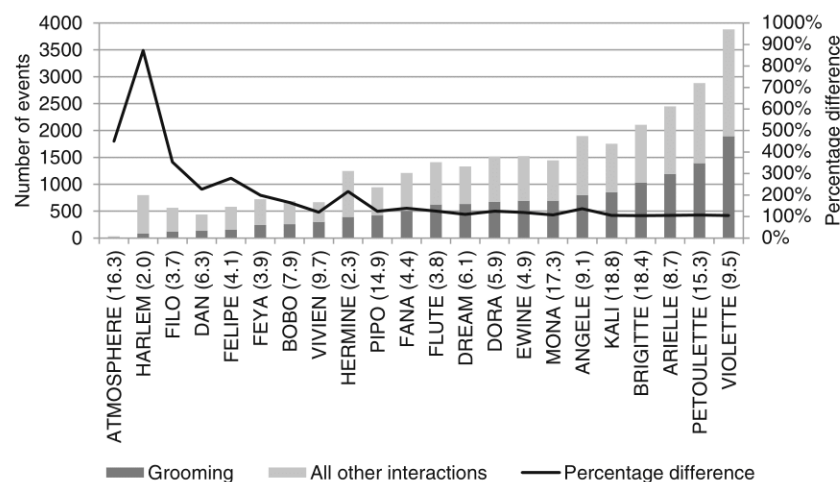


Fig. 2 Distribution of grooming and all other interaction observations per individual (in parentheses is each baboon’s age, in years), ordered by the number of grooming events observed (from smallest to largest). The left y-axis and bar graph indicate the numbers of grooming events (dark gray) and all other interaction events (light gray), recorded for all

individuals in the group (names on the x-axis). The right y-axis and black line represent the percentage increase in the number of events recorded between grooming events and all interaction events (200 % means that the number of all interactions events is twice the number of grooming events)

indexes as above, one for all positive interactions (α -interactions₁₂) and one limited to grooming only (α -grooming₁₂).

Since network data are nonindependent, we used non-parametric Mantel correlation tests ($p < .05$) to estimate the correlations between the proximity and interaction matrices (Goslee & Urban, 2007). and exact permutation tests to create a null distribution of a random choice of testing booth (the number of permutations was set to 10,000 in all cases; for a general introduction to network statistics, see Whitehead, 2008). All the analyses and simulations were carried out using R (R Development Core Team, 2015).

Results

Grooming versus all interactions

We first computed a grooming network. Since grooming is known to be a major bonding activity between individuals, we expected the grooming network to represent the “true” affiliative relationships between individuals. However, grooming represents a large part of affiliative behaviors for well-connected individuals, but grooming events are less frequent for poorly connected individuals (Fig. 2). Accordingly, we also calculated an interaction network that included grooming as well as all other positive interactions between individuals. As expected, the two networks were highly correlated (Mantel test, $r = .93$, 95 % CI = [.89; .97]).

The two networks were then compared to the proximity network (Fig. 3). The correlation between the proximity network and the grooming network was lower (Mantel test, $r = .35$ [.24; .44]) than the correlation with all affiliative interactions (Mantel test, $r = .48$ [.40; .53]). The larger correlation found for the all-interaction network can be explained by the fact that some individuals tend to engage in other social activities than grooming (Fig. 2). Using the all-interaction network, therefore, provides a better resolution of the relationships of individuals who are not well integrated into the grooming network. In the remainder of this study, attention was consequently focused on this network made from all affiliative interactions.

Time window to create the proximity network

Social networks can be very sensitive to the amount of data used in their construction. Whitehead (2008), for instance, gives a rough guideline of a minimum of 30 days of records to construct an accurate network (i.e., a better description of the actual relationships of the individuals). To study the sensitivity of the proximity network to the amount of data used in its

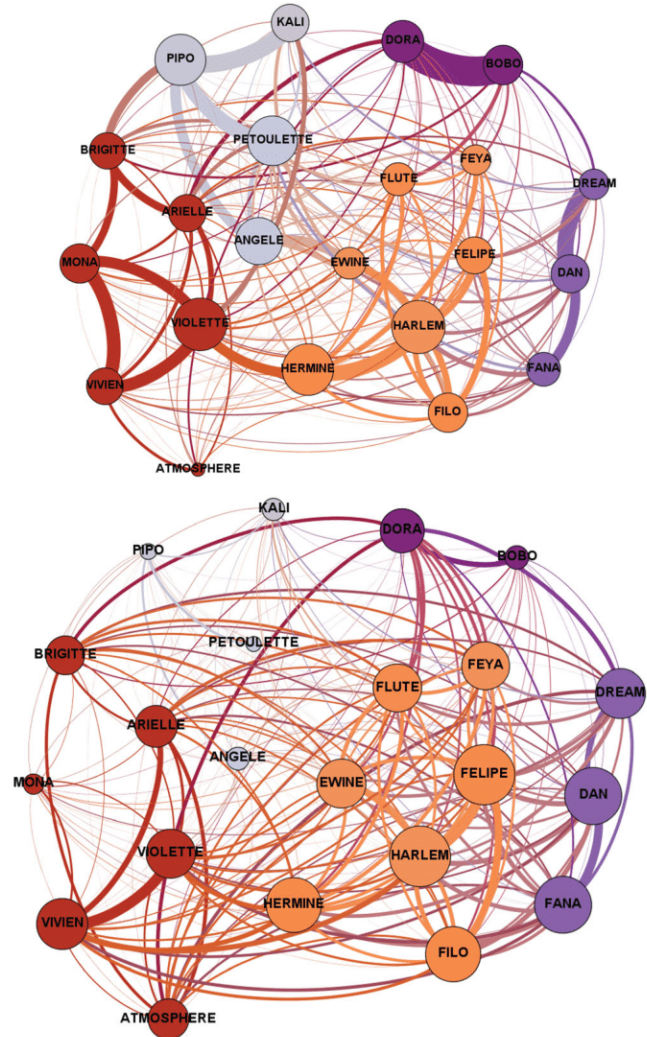


Fig. 3 Visual representation of the interaction (top) and proximity (bottom) networks. The size of the nodes represents the eigenvector centrality of each individual (i.e., how well an individual is connected within the network), and the widths of the links, the strengths of their relationships (their association coefficient, as defined above). The colors are based on modularity classes (i.e., nodes with the same color have dense connections between them and sparse connection with the nodes of other colors), and the layout uses a force-based algorithm (i.e., the distance between individuals is linked to the strength of their relationship; we used the Gephi software [Bastian, Heymann, & Jacomy, 2009] to represent the networks). The positions of the nodes and their modularity classes (colors) were determined on the basis of the interaction network because it is based on observed interactions between individuals. This structure was kept constant for the proximity network to facilitate comparison (therefore, only the sizes of the links and nodes vary between the two networks; Supplementary Fig. S2 compares the two networks when modularity and position were recalculated for the two networks independently)

construction, we plotted the evolution of the correlation between the proximity and interaction networks as a function of the number of days of data used to determine the proximity network (Fig. 4). Note that in order

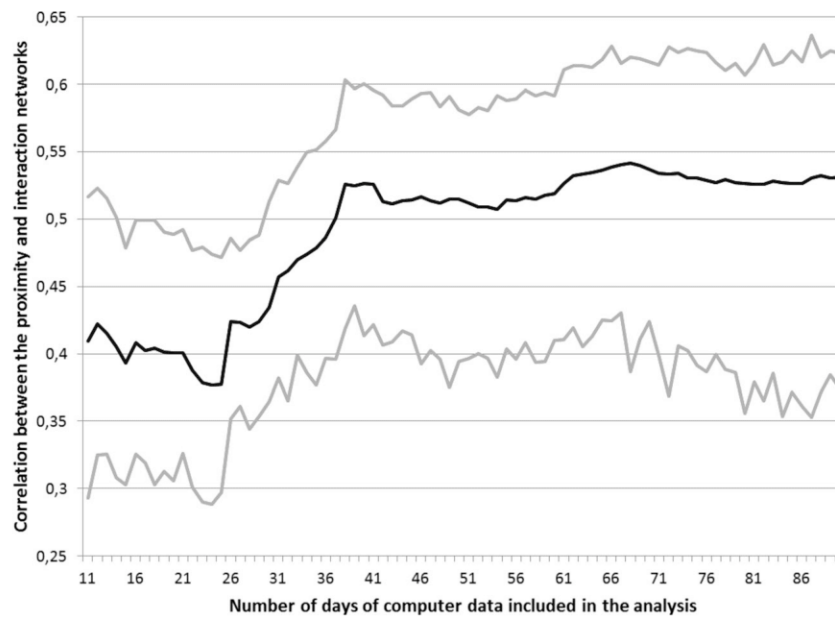


Fig. 4 Correlation between the interaction and proximity networks as a function of the amount of data used to create the proximity network. The y-axis shows the correlation (black line) and 95 % CI (gray lines) estimated with a Mantel permutation test (10,000 permutations) for every day of ALDM testing included in the analysis. The x-axis shows

the number of days of data used in the construction of the proximity network (Day 1 is the last day of behavioral observation (29th July), Day 29 is the first day of behavioral observation (1st July), and days with larger numbers are days of computer data that were recorded before the behavioral observations started)

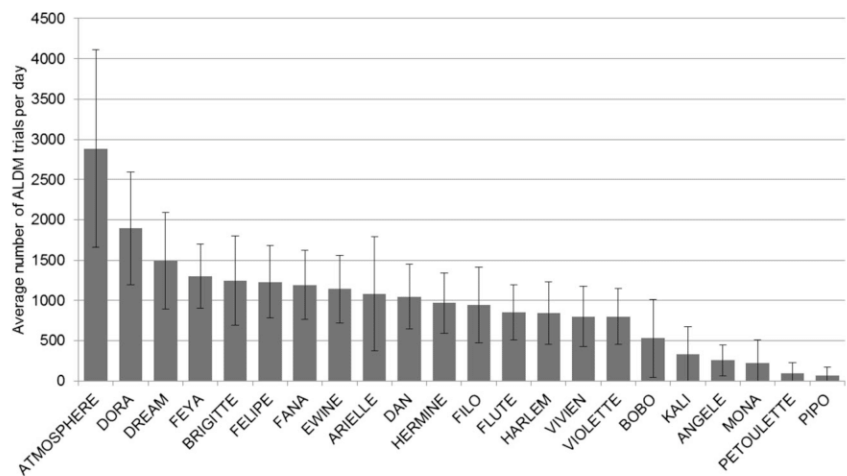
to study the effect of the amount of data, we had to include data on a time window (90 days) that is larger than the one used to record the behavioral observations (29 days).

Figure 4 shows that the correlation increased up to about 40 days, and then remained roughly stable. The CIs, however, increased in magnitude after 65 days, probably because the ALDM data used were too far away in time from the interaction network. We therefore chose to use 50 days as an optimal time window in the computation and analyses of the proximity networks.

Including individuals who participate more

Figure 5 represents the extent to which each baboon used the ALDM system during the study period. The average frequencies of daily trials varied greatly between individuals (from 68 to 2,883 tests a day, on average). Since the preceding analysis revealed that a certain amount of data is needed to represent the social bonds precisely, the next analyses explored whether the proximity network provided an accurate reflection of the social relationships only for the baboons that participated most.

Fig. 5 Average numbers of ALDM trials per day per baboon. Error bars represent SDs, and values are calculated based on 50 days



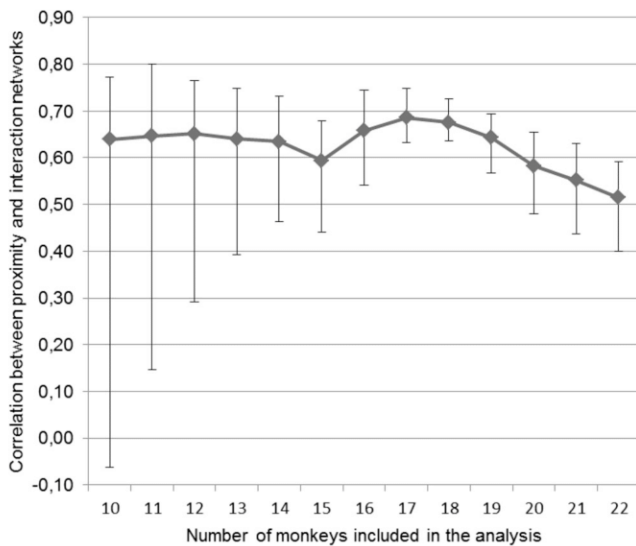


Fig. 6 Correlations between the proximity and interaction networks for baboons with the largest numbers of ALDM trials. On the *x*-axis, “10,” for instance, represents the correlation and 95 % confidence interval (error bars) for the two networks including the ten most active individuals in the ALDM test system (from ATMOSPHERE to DAN; see Fig. 5)

To explore the relationship between the number of ALDM trials per monkey and the correlation to the proximity network, we calculated the correlation between the interaction and proximity networks when including only the baboons with the largest number of trials (Fig. 6).

Figure 6 indicates that the estimated correlation remained relatively stable up to 17 individuals, but the precision in the estimate increased greatly with the number of individuals included in the analysis (reduced error bars; note that removing ATMOSPHERE, who participated in ALDM testing a lot, from the 17 individuals did not change the correlation between the two networks significantly: $r = .69$ [.64; .75]). The decrease observed between 18 and 22 individuals (Kali to Pipó in Fig. 5) corresponds to the decrease in correlation predicted by the low numbers of observations for these baboons. The highest correlation was therefore obtained for 17 individuals, which corresponds to a minimum of 500 measurements per day, on average (and a correlation of $.69$ [.63; .75]). In the remaining analyses, we used these 17 individuals only.

As a sensitivity analysis, we also calculated the correlation obtained after removing the individuals that participated most, and found that the correlation was much lower (Fig. 7). This confirms that the number of ALDM trials per individual, and not the number of individuals, affects the correlation between the social networks.

Effect of the proximity measure

In the preceding sections, individuals were considered to be associated on the basis of their co-presence in a trailer (as in Huguet et al., 2014). Since five ALDM test systems were

installed within each trailer, this initial measure only provided a crude measurement of spatial proximity. In fact, with this initial measure of association, up to three ALDM test systems could separate two individuals. One might expect a more accurate depiction of the interaction network with a finer-grained measure of proximity. However, increasing spatial constraints in the measurement of proximity also reduces the number of observed associations, and therefore the correlation. To more closely study the effect of spatial proximity, we calculated the correlations between the interaction and proximity networks when different criteria were used to compute spatial proximity. More precisely, two individuals were considered to be associated when they used adjacent ALDM test units (distance of one), or when their distance was equal to or less than two, three, or four other test systems apart in the trailer (of five units), or for any distance (including test units from both trailers).

Figure 8 indicates that using more stringent criteria to compute spatial proximity within the ALDM test systems decreases the precision (increased error bars, presumably due to a smaller data set) without increasing the correlation. However, there is little difference between the conditions as long as not all ALDM units in the two trailers are considered together. In the remaining of the article, we will focus on the optimal distance of three ALDM units ($r = .70$ [.65; .75]).

Random association simulations

The correlation that we observed between the interaction and proximity networks could arise from the preferred association, during computerized experiments, of pairs of baboons that

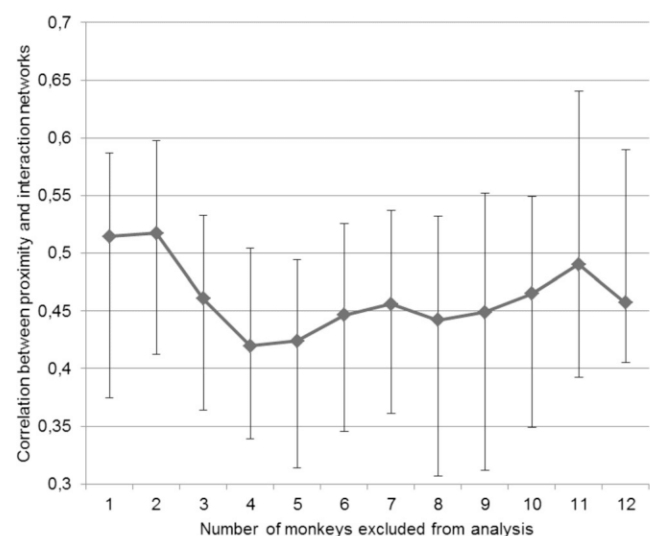


Fig. 7 Correlations for baboons with the smallest numbers of ALDM trials. On the *x*-axis, “10,” for instance, represents the correlation found for the networks *excluding* the ten most frequent individuals (i.e., including the remaining 12 less frequent individuals)

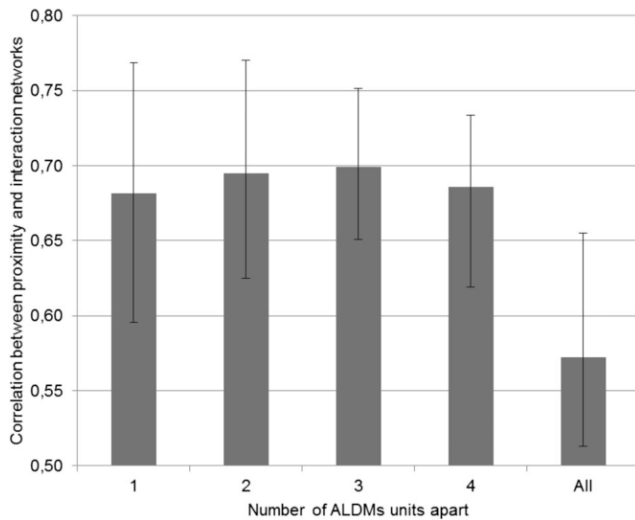
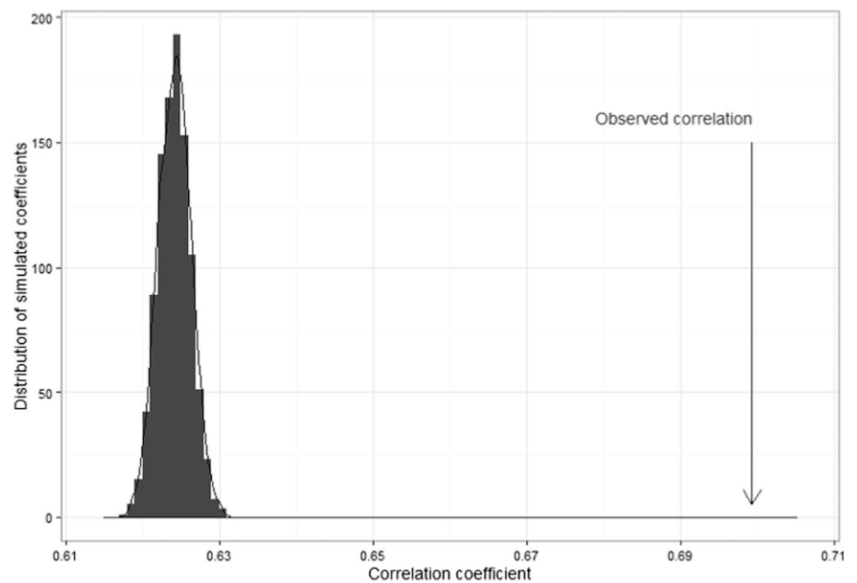


Fig. 8 Correlations between the proximity and interaction networks for different measures of proximity during ALDM testing. On the x -axis, the distance between ALDM units is used to define the association between monkeys. Distances 1 to 4 are between two ALDM units in the same trailer, and Distance 4 therefore means that any two baboons using ALDM units in the same trailer are considered to be associated. Distance All means that any two baboons using ALDM units at the same time anywhere, even in two different trailers, are considered associated

have strong social links. According to this hypothesis, pairs that exchange affiliative behaviors frequently tend to preferentially choose to take part in ALDM testing at the same time and in neighboring testing units. An alternative hypothesis, however, is that the correspondence between the two networks arises from factors that are not related to social bonds between individuals. For instance, if certain baboons participate more than others, they might be more likely to be associated, especially if the use of the ten different ALDM units is not uniform (e.g., if certain units are used preferentially at certain times of

Fig. 9 Distribution of randomly generated correlation coefficients. The x -axis shows the value of the correlation between the randomly generated network and the observed interaction network. The y -axis shows the number of simulations giving rise to a certain correlation (out of a total of 1,000). The observed correlation ($r = .70$) is indicated by the arrow



day). These patterns of behaviors could be independent of the baboons' social relationships and could create nonrandom associations in the proximity network that would lead us to overestimate the importance of social relationships in structuring the proximity network. We used random simulations to firmly establish the role of social relationships as the source of the correlation and definitively rule out possible confounding variables.

To take into account the associations that might arise from nonsocial factors, we used a simulation that randomly selected a baboon for every computer record on the basis of the baboon's frequency of participation in the entire data set. Importantly, only the names of the baboons changed in the data set: the time, the testing unit, and the overall frequency of each baboon in the entire data set were preserved. Once generated, this random data set served to calculate the correlation between this new random proximity network and the interaction network. Consequently, we expected the correlation between the random network and the interaction network to be low if the social relationships of the baboons are responsible for their co-presence in the ALDM units and high if other factors are responsible for their co-presence. We ran a total of 1,000 simulations to obtain the distribution of simulated correlation coefficients and found that the correlation coefficient was equal to -0.16 on average (5th–95th percentiles $[-0.15; -0.17]$).

This negative correlation coefficient is explained by the distribution of trials between pairs of individuals in the interaction network. In the random simulation, individuals were drawn at random with a weight equal to their frequency of participation in ALDM testing; individuals that participated often therefore had strong bonds in the resulting network (the correlation between the total number of trials performed by a dyad and their association in the simulated network was

$r_s = .93, p < .001$). On the other hand, we found a small negative correlation between the total number of trials performed by a dyad and their association in the interaction network ($r_s = -.16, p = .068$). In other words, baboons that have strong social bonds have a small tendency, on average, to participate *less* in ALDM testing than baboons with weaker bonds.

This pattern of results can explain, at least partly, why the correlation between the two networks is sensitive to the amount of data used. Behavioral observations will first detect strong relationships, and take more time to detect weak relationships. The opposite happens, to some extent, for the proximity data: Individuals with weak bonds can be detected more easily, on average, because they often take part in ALDM testing, whereas individuals with stronger bonds will require more effort. These results further confirm the validity of our approach and the strength of our results: The correlation obtained between the interaction and proximity networks ($r = .70$ [.65; .75]) is a consequence of the preferential assortment of the baboons in the ALDM test system, based on their social relationships.

In practice, the social relationships of baboons can affect their participation in the ALDM system in two different and nonexclusive ways. First, baboons that are socially close might participate in ALDM testing simultaneously, but without preferentially choosing adjacent ALDM units. In this case, the synchronous activity of closely linked individuals is what explains our results. Another possibility is that baboons that are socially close preferentially choose ALDM systems that are physically close to each other. In that case, the correspondence between the proximity and interaction networks go beyond a simple foraging synchrony to show a preferential choice of ALDM systems that maintain close physical proximity.

To tease apart the contributions of these two processes, we created a new random simulation in which we randomly permuted the positions of the individuals recorded at the same time. For instance, if baboons A, B, and C were present at the same time in ALDM Units 1, 2, and 3, respectively, the random permutation of their positions could give the result A–B–C, A–C–B, B–A–C, and so forth, in ALDM Units 1, 2, and 3, respectively. Therefore, any difference between the randomly generated correlation and the observed one could only be explained by the preferential assortment of closely linked baboons. Using a total of 1,000 simulations, we found that the distribution of randomly generated correlation coefficients was equal to .62, on average (5th–95th percentiles [.62; .63]) and was significantly less than the observed one (exact permutation test, $N = 1,000$ permutations, $p < .001$; see Fig. 9).

Optimal interaction and proximity networks

The analysis presented above highlights the context in which the proximity network best reflected the interaction network:

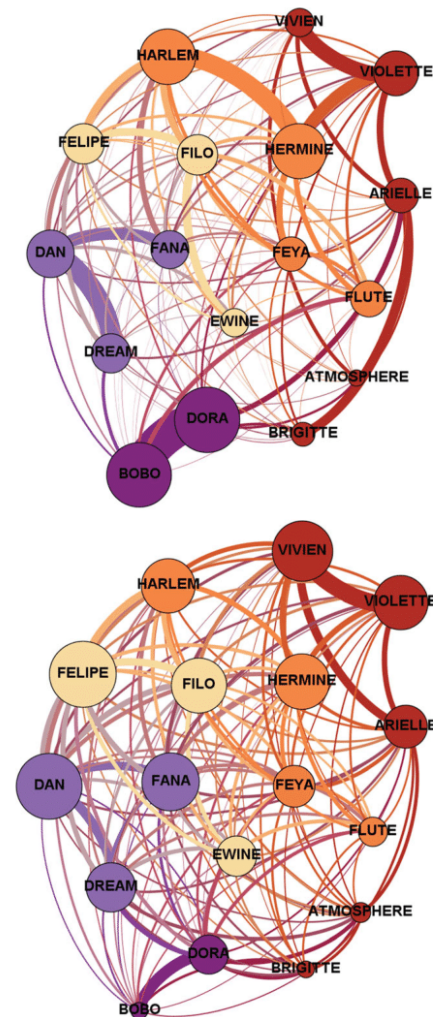


Fig. 10 Visual representation of the interaction (top) and proximity (bottom) networks for the optimal parameters found in the study. The conventions are as in Fig. 3

with 50 days of ALDM testing data from individuals that performed more than 500 ALDM trials on average per day and at a distance of three ALDM units. Inspection of these networks (Fig. 10) shows a high level of similarity.

Discussion

The aim of the study was to examine the possible use of freely accessible ALDM testing units to describe the social network of a group of baboons. In order to assess the extent to which this proximity-based network reflects the social relationships of individuals, we simultaneously recorded the behavioral interactions of baboons in the enclosure and their participation in cognitive tests, and computed the interaction and proximity networks from these two measures of behavior.

The different statistical analyses conducted above validate the use of the ALDM test systems in social network studies,

and indicate the context in which the ALDM proximity networks provide the most reliable estimate of the interaction network. The most important factor influencing the correlation between the two networks is the amount of data used to calculate the proximity network. If the data set is too small, the correlation is poor and the confidence interval is large. If the data set is too large, the correlation can be high but the estimate loses precision (large confidence interval), probably because the social network changes over the time: A network based on a broad time window could therefore reflect a sort of average of different stages of this changing network. A number of days between 40 and 60 seems to be optimal, with a relatively constant coefficient and a relatively precise estimate.

The second most important factor is the number of individuals considered in the network. When few individuals are considered, large correlation might arise, but with very low precision (large error bars). If all individuals are considered, on the other hand, the correlation is reduced by the few individuals who do not participate much in cognitive testing (less than 500 trials a day, on average). Not considering the data from the least active ($n = 4\text{--}5$) individuals greatly improves the correlation between the two networks and the precision of the estimates (reduced error bars). Other factors, such as the definition of the proximity used to define association, do not affect the correlation very much.

Third, we found that a network based on all affiliative interactions correlated more with the proximity network than did a network based on grooming only. The network based on all affiliative interactions (including but not limited to grooming) seems to be more representative of the social relationships of the entire group. This might be explained by the fact that most of the social interactions of youngsters take place through play rather than grooming (as is shown in Fig. 2).

Finally, using random simulations, our study demonstrated that the proximity network clearly reflects the social relationships of individuals, rather than other possible, nonsocial constraints: Closely bonded pairs tend to forage in synchrony and to maintain physical proximity during cognitive testing by using neighboring ALDM units.

ALDM testing therefore presents an interesting complementary tool for the study of animal social networks. Like any tool, however, it has certain limitations. For instance, we have shown that the reconstruction of the social network is sensitive to the number of ALDM trials done by each monkey on a daily basis. Attractive experiments, during which the motivation to participate is high, are therefore more likely to produce an accurate network that corresponds more closely to the relationships of the individuals, than would less motivating experiments with less frequent participation. Also, the network might be affected if different individuals were to participate simultaneously

in different experiments with variable levels of attractiveness.

Keeping in mind the above limitations, ALDM testing has a very strong potential to access important aspects of the social life of the species being studied. In this study, we focused on the simultaneous presence of individuals in nearby testing units, but the same approach can be followed to study various aspects of the social relationships of individuals. For instance, the succession of individuals in the same unit could give us information about displacement between individuals, and therefore provide access to dominance relationships. Similarly, using the succession of individuals in nearby units, one might have access to information on leadership (within a pair of individuals, which one leads the other to a new activity?). Finally, the continuous monitoring of the social network can be used for group management purposes. We have remarked informally that rapid changes in an individual's network position often result from a difficult situation—for instance, the individual may either be sick or attacked frequently by other group members.

The recent advances in the study of social networks in medicine, the social sciences, and physics offer new tools that can be used by behavioral scientists to ask new questions regarding the social relationships of animals. However, time and costs limit the potential to record detailed social networks over the long term, because behavioral recording requires skill and takes time. The automatic recording of social information on groups of animals to study their social structure and its dynamic changes through time is a promising technological development in the behavioral sciences. New radio tags recording spatial proximity will likely be perfected and become prominent in the future (Barrat, Cattuto, Tozzi, Vanhems, & Voirin, 2014; Rutz et al., 2012). Compared to these new techniques, the use of a battery of cognitive testing units offers the unique opportunity to collect simultaneously and automatically both the social relationships of individuals and their cognitive performance. In the future, this should allow us to get unprecedented insight into the relationship between cognitive performance in various tasks (such as memory, inhibition, etc.) and the social relationships of individuals—with, ultimately, a dynamic understanding of the links between the two.

Author note The authors declare no competing interests. N.C., J.F., and J.G. gratefully acknowledge financial support from the ASCE program (Grant No. ANR-13-PDOC-0004) of the Agence Nationale de la Recherche. N.C. also gratefully acknowledges financial support from the LICORNES program (Grant No. ANR-12-CULT-0002) of the Agence Nationale de la Recherche. J.F. gratefully acknowledges financial support from Fédération 3C and the EU EUPRIM-Net-II project (No. RII3-026155). The funders had no role in the study design, data collection and analysis, decision to publish, or preparation of the manuscript. This research was conducted at the Rousset-sur-Arc Primate Center (CNRS-UPS846), France. The authors thank its staff for technical support, and Diane Austray, Julien Bourdiol, Lauriane Faraut, Aurélien Frick, and Manon Genet for conducting the behavioral observations. All authors

contributed to the design of the experiment, discussed the results and their implications, and commented on the manuscript at all stages. J.F. developed the ALDM test systems and programmed the experiment. J.G. supervised the behavioral observations. N.C. and A.L. analyzed the results.

References

- Altmann, J. (1974). Observational study of behavior: Sampling methods. *Behaviour*, *49*, 227–267.
- Barrat, A., Cattuto, C., Tozzi, A. E., Vanhems, P., & Voirin, N. (2014). Measuring contact patterns with wearable sensors: Methods, data characteristics and applications to data-driven simulations of infectious diseases. *Clinical Microbiology and Infection*, *20*, 10–16. doi:10.1111/1469-0691.12472
- Bastian, M., Heymann, S., & Jacomy, M. (2009). Gephi: an open source software for exploring and manipulating networks. The paper was presented on the 17th May 2009 at the International AAAI Conference on Weblogs and Social Media. San Jose, California, USA.
- Brent, L. J., Lehmann, J., & Ramos-Fernandez, G. (2011). Social network analysis in the study of nonhuman primates: A historical perspective. *American Journal of Primatology*, *73*, 720–730. doi:10.1002/ajp.20949
- Croft, D. P., James, R., & Krause, J. (2008). *Exploring animal social networks*. Princeton, NJ: Princeton University Press.
- Fagot, J., & Bonté, E. (2010). Automated testing of cognitive performance in monkeys: Use of a battery of computerized test systems by a troop of semi-free-ranging baboons (*Papio papio*). *Behavior Research Methods*, *42*, 507–516. doi:10.3758/BRM.42.2.507
- Fagot, J., & De Lillo, C. (2011). A comparative study of working memory: Immediate serial spatial recall in baboons (*Papio papio*) and humans. *Neuropsychologia*, *49*, 3870–3880. doi:10.1016/j.neuropsychologia.2011.10.003
- Fagot, J., Gullstrand, J., Kemp, C., Defilles, C., & Mekaouche, M. (2014). Effects of freely accessible computerized test systems on the spontaneous behaviors and stress level of Guinea baboons (*Papio papio*). *American Journal of Primatology*, *76*, 56–64. doi:10.1002/ajp.22193
- Fagot, J., Marzouki, Y., Huguet, P., Gullstrand, J., & Claidière, N. (2015). Using a network of computerized ALDM test systems for the assessment of social cognition in non-human primates. *Journal of Visualized Experiments*, *99*, 52798. doi:10.3791/52798
- Fagot, J., & Paleressompoulle, D. (2009). Automatic testing of cognitive performance in baboons maintained in social groups. *Behavior Research Methods*, *41*, 396–404. doi:10.3758/BRM.41.2.396
- Flemming, T. M., Thompson, R. K. R., & Fagot, J. (2013). Categorical perception and conceptual judgments by nonhuman primates: The paleological monkey and the analogical ape. *Cognitive Science*, *24*, 363–396. doi:10.1016/S0364-0213(00)00029-X
- Goslee, S. C., & Urban, D. L. (2007). The ecodist package for dissimilarity-based analysis of ecological data. *Journal of Statistical Software*, *22*(7), 1–19. doi:10.18637/jss.v022.i07
- Huguet, P., Barbet, I., Belletier, C., Monteil, J.-M., & Fagot, J. (2014). Cognitive control under social influence in baboons. *Journal of Experimental Psychology: General*, *143*, 2067–2073. doi:10.1037/xge0000026
- Krause, J., Lusseau, D., & James, R. (2009). Animal social networks: An introduction. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, *63*, 967–973. doi:10.1007/s00265-009-0747-0
- Kurvers, R. H. J. M., Krause, J., Croft, D. P., Wilson, A. D. M., & Wolf, M. (2014). The evolutionary and ecological consequences of animal social networks: Emerging issues. *Trends in Ecology & Evolution*, *29*, 326–335. doi:10.1016/j.tree.2014.04.002
- Parron, C., & Fagot, J. (2007). Comparison of grouping abilities in humans (*Homo sapiens*) and baboons (*Papio papio*) with the Ebbinghaus illusion. *Journal of Comparative Psychology*, *121*, 405–411. doi:10.1037/0735-7036.121.4.405
- Patzelt, A., Kopp, G. H., Ndao, I., Kalbitzer, U., Zinner, D., & Fischer, J. (2014). Male tolerance and male–male bonds in a multilevel primate society. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *111*, 14740–14745. doi:10.1073/pnas.1405811111
- Qi, X.-G., Garber, P. A., Ji, W., Huang, Z.-P., Huang, K., Zhang, P., . . . Li, B.-G. (2014). Satellite telemetry and social modeling offer new insights into the origin of primate multilevel societies. *Nature Communications*, *5*, 5296. doi:10.1038/ncomms6296
- R Development Core Team. (2015). R: A language and environment for statistical computing. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing. Retrieved from www.R-project.org. Accessed date 15 Oct 2014.
- Rutz, C., Burns, Z. T., James, R., Ismar, S. M. H., Burt, J., Otis, B., . . . St Clair, J. J. H. (2012). Automated mapping of social networks in wild birds. *Current Biology*, *22*, R669–R671. doi:10.1016/j.cub.2012.06.037
- Wey, T., Blumstein, D. T., Shen, W., & Jordán, F. (2008). Social network analysis of animal behaviour: A promising tool for the study of sociality. *Animal Behaviour*, *75*, 333–344. doi:10.1016/j.anbehav.2007.06.020
- Whitehead, H. (2008). *Analyzing animal societies: Quantitative methods for vertebrate social analysis*. Chicago, IL: University of Chicago Press.

Annexe II : Tableau des indices de centralité obtenus pour les trois périodes A1, A2 et A3 (voir chapitre 9.3.)

Noms	EVC_A1	EVC_A2	EVC_A3
ANGELE	0,25	0,255	0,168
ARIELLE	0,186	0,261	0,242
ATMOSPHERE	0,05	0,061	0,123
BOBO	0,007	0,028	0,065
BRIGITTE	0,049	NA	NA
EWINE	0,276	0,337	0,283
FANA	0,198	0,285	0,246
FELIPE	0,156	0,209	0,151
FEYA	0,296	0,266	0,211
HARLEM	0,217	0,13	0,247
KALI	0,027	0,064	0,079
LIPS	0,379	0,28	0,303
LOME	0,278	0,199	0,305
MAKO	0,332	0,299	0,3
MALI	0,336	0,198	0,301
MUSE	0,298	0,313	0,32
NEKKE	NA	0,148	0,225
PETOULETTE	0,096	0,058	0,079
PIPO	0,025	0,032	0,049
VIOLETTE	0,284	0,401	0,303

**Annexe III : Tableau des rangs hiérarchiques obtenus
pour les trois périodes A1, A2 et A3 (voir chapitre 9.3.)**

Noms	Rangs_Elo_A1	Rangs_Elo_A2	Rangs_Elo_A3
ANGELE	3	2	2
ARIELLE	17	17	18
ATMOSPHERE	19	19	19
BOBO	8	6	6
BRIGITTE	18	NA	NA
EWINE	11	14	14
FANA	15	15	15
FELIPE	1	1	1
FEYA	16	18	17
HARLEM	4	8	4
KALI	12	16	16
LIPS	14	13	13
LOME	7	4	3
MAKO	9	5	7
MALI	10	9	11
MUSE	13	12	12
NEKKE	NA	10	10
PETOLETTE	6	7	8
PIPO	2	11	9
VIOLETTE	5	3	5

Annexe IV : Illustration de la corrélation entre âge et indice de centralité

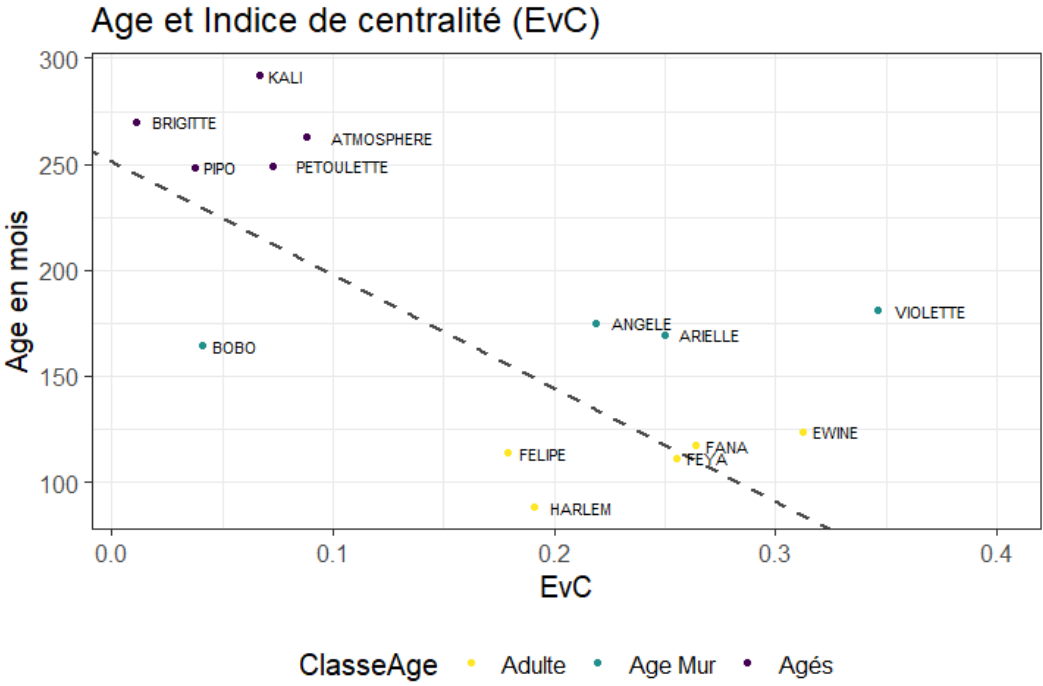


Figure de l'annexe IV : Illustration de la corrélation entre âge et indice de centralité sans la classe des plus jeunes. En pointillé apparaît la régression linéaire.

Annexe V : Nombre d'essais réalisés par an pour chacun des sujets avant la collecte de données analysées pour l'étude présente

Nom	Années						Total
	2012	2013	2014	2015	2016	2017	
ANGELE	34993	34880	16588	19082	12695	11688	129926
ARIELLE	35263	61145	50092	36898	18983	13859	216240
ARTICHO	11492	27134	33110	37229	18573	25398	152936
ATMOSPHERE	57420	51604	70294	117119	14691	16070	327198
BOBO	36904	37820	18194	16819	11202	5174	126113
BRIGITTE	31093	21730	24545	39552	15867	12173	144960
CAUET	38626	45519	48875	52297	28191	30805	244313
DORA	45435	74891	56283	52968	8596	16878	255051
DREAM	24481	58918	65015	20404	34006	10288	213112
EWINE	37384	40285	36310	64606	25496	21312	225393
FANA	40324	54833	47322	47349	22529	15206	227563
FELIPE	44004	51568	39502	20722	9180	12236	177212
FEYA	17925	30476	18962	25831	8279	16415	117888
FLUTE	14249	36183	24171	13427	14586	10785	113401
HARLEM	NA	NA	23804	36782	22127	14598	97311
HERMINE	NA	20	37710	31375	24266	21492	114863
KALI	21719	14599	12821	13863	13919	14816	91737
LIPS	NA	NA	NA	NA	NA	20578	20578
LOME	NA	NA	NA	NA	NA	7965	7965
MALI	NA	NA	NA	NA	NA	3469	3469
PETOLETTE	40977	12658	11122	9483	8416	4582	87238
PIPO	18702	3328	8233	3455	7037	1129	41884
VIOLETTE	34459	42963	31345	34502	14021	13123	170413
Moyenne	32525	36871	33715	34688	16633	13915	