

# THESE

Présentée devant  
L'Université Louis Pasteur de Strasbourg & l'Université Libre de Bruxelles

pour l'obtention du

## DOCTORAT DES UNIVERSITES

Discipline : Physiologie et Biologie des Organismes et des Populations  
Spécialité : Ethologie

par **Cédric SUEUR**

---

**Etude comparative de l'influence des relations sociales  
sur l'organisation des déplacements collectifs  
chez deux espèces de macaques (*Macaca tonkeana*, *M. mulatta*)**

---

Soutenue le 13 novembre 2008 devant la commission d'examen :

Pr. François GAUER  
Pr. Claire DETRAIN  
Dr. Richard BON  
Dr. Frédéric AMBLARD  
Pr. Martine VERCAUTEREN  
Pr. Jean-Louis DENEUBOURG  
Dr. Odile PETIT

Rapporteur interne  
Rapporteur externe  
Rapporteur externe  
Examineur externe  
Membre invité  
Codirecteur  
Codirectrice

*À mon grand-père.*

## Résumé :

### **Etude comparative de l'influence des relations sociales sur l'organisation des déplacements collectifs chez deux espèces de macaques (*Macaca tonkeana*, *M. mulatta*)**

Vivre en groupe implique une cohésion et une synchronisation des activités des membres d'un groupe. Dans ce contexte, des individus avec des besoins pouvant être différents doivent décider conjointement où et quand se déplacer collectivement. Alors que les comportements de recrutement et de vote ont été relativement bien étudiés chez les primates et que les processus auto-organisés ont été démontrés dans des grands groupes, peu de chercheurs ont étudié l'existence de processus simples dans des petits groupes structurés d'individus aux capacités cognitives avancées. De même, alors qu'il a été démontré que les relations sociales d'une espèce conditionnaient la forme de certains comportements tels que les comportements d'agression, de réconciliation ou de toilettage, aucune étude n'a démontré cette influence sur le type de consensus d'une espèce. Afin de tester ces différentes hypothèses, j'ai étudié deux espèces de macaques au style social contrasté, le macaque rhésus (*Macaca mulatta*) ayant une hiérarchie stricte et un népotisme élevé et le macaque de Tonkean (*M. tonkeana*) connu pour être tolérant. Les résultats de cette thèse montrent l'existence conjointe de processus auto-organisés et de processus plus complexes et intentionnels chez les macaques. Ils démontrent également l'influence du système social sur la prise de décision collective, en termes de dominance et de parenté. Le macaque de Tonkean présente un consensus équitablement partagé et les membres du groupe s'organisent au sein du déplacement en fonction des relations affiliatives, contrairement au macaque rhésus pour lequel le consensus ne semble que partiellement partagé, en faveur des individus dominants et l'organisation des individus biaisée en faveur de la parenté.

Mots-clés : *Macaca mulatta*, *M. tonkeana*, primate, décision collective, consensus, déplacement collectif, style social, société animale, réseau social, modélisation, auto-organisation, éthologie, comportement

**Cédric Sueur**

**Ethologie des Primates, DEPE, IPHC, UMR7178 CNRS-ULP, Strasbourg, France.**

**Service d'Ecologie Sociale, Université Libre de Bruxelles, Belgique.**

**Abstract:****A comparative study of the social relationships influence on the organisation of collective movements in two macaque species (*Macaca tonkeana*, *M. mulatta*)**

Living in groups involves group cohesion and synchronization. In this context, animals with different needs have to decide collectively about the time and the direction to move. In Primates, studies mainly focused on intentional behaviours such as recruitment, while in large groups they showed the existence of auto-organised processes. Few studies however have been carried out to prove the existence of these self-organised processes in highly structured groups such as primates' ones. In the same way, studies showed how social relationships of group members constrained behaviours like aggressive, conciliatory or grooming ones but we don't know how these social relationships influenced the kind of consensus in a species. In order to test these hypotheses, I studied two macaque species with contrasted social style, the rhesus macaque (*Macaca mulatta*) having a strict hierarchy and a high nepotism and the Tonkean macaque (*M. tonkeana*) known to be tolerant. Results of this thesis showed the existence of both auto-organised processes and more complex ones in these stable small groups with individuals demonstrating relatively complex cognitive abilities. Results also proved the influence of the social style of a species, in term of dominance and kinship, on the consensus. Tonkean macaques displayed an equally shared consensus and group members are organised according to affiliation during a collective movement. Conversely, rhesus macaques displayed a partially shared consensus in favour of high-ranking individuals and the organisation of individuals was biased in favour of kinship.

Key-words: *Macaca mulatta*, *M. tonkeana*, primate, collective decision, consensus, collective movement, social style, animal society, social network, modelling, auto-organisation, ethology, behaviour

**Cédric Sueur**

**Ethologie des Primates, DEPE, IPHC, UMR7178 CNRS-ULP, Strasbourg, France.**

**Service d'Ecologie Sociale, Université Libre de Bruxelles, Belgique.**



## *Remerciements*

Je tiens à remercier en premier lieu Odile Petit, ma co-directrice de thèse et maître à penser de la Primatologie, qui m'a tant apporté tout au long de ces années. Merci de m'avoir fait confiance il y a maintenant presque cinq ans et de continuer encore. Et merci de la forte amitié qui s'est développée entre nous.

Puis, bien sûr, Jean-Louis Deneubourg, mon co-directeur de thèse et maître à penser de l'auto-organisation, de m'avoir consacré tant de temps, et je sais qu'il est précieux, d'avoir partagé tes connaissances, et elles le sont aussi, et de discussions quelque peu endiablées et parsemées de blagues « deneubourgeoises ».

Je voudrais remercier les membres du jury, Claire Detrain, Martine Vercauteren, François Gauer, Richard Bon et Frédéric Amblard, d'avoir accepté de relire et de commenter mon travail. Votre pluridisciplinarité ne rendra cette thèse que meilleure.

Je tiens à remercier également Stéphane Blanc et Yvon le Maho pour m'avoir accueilli dans leur département.

Merci à Bernard Thierry, pour m'avoir accueilli dans son équipe mais également pour sa personne, ses connaissances et ses discussions.

Ce travail a été rendu possible grâce au soutien financier du Ministère des affaires étrangères et du Ministère de la Recherche. J'ai également été membre de la promotion *Virginia Woolf* du Collège Doctoral Européen des universités de Strasbourg pendant la préparation de ma thèse. J'ai bénéficié des aides spécifiques du CDE et a suivi un enseignement hebdomadaire sur les affaires européennes dispensé par des spécialistes internationaux. Mes travaux de recherche ont été effectués dans le cadre d'une convention de cotutelle avec l'Université Libre de Bruxelles et l'Université Louis Pasteur de Strasbourg. Je tiens à remercier l'ensemble des responsables du Collège Doctoral pour leur présence, leur soutien, et leur aide pour la soutenance de thèse.

Je tiens à remercier Pierre Uhlrich pour son aide, ses conseils et sa personne ; Sabine Wolff et Bernadette Malycha pour leur présence administrative.

Merci également à Frédéric Amblard et Arnaud Banos pour leur aide lors de mes premiers pas dans le domaine de la modélisation et de l'analyse des réseaux sociaux. Merci à Jean-Patrice Robin d'avoir toujours été là quand j'avais besoin d'un avis extérieur.

Un grand merci aux personnes qui m'ont aidé pendant cette thèse sur le terrain ou pour la modélisation, Roxane Terramorsi, Virginie Wyss, Marie-Sophie Dehling, Hélène Roger-Bérubet, Thibault Powolsky, Audrey Coulon, Capucine Gallet, Paul Salze, Zelda Melé, Jérôme Micheletta, Johann Farhner et Hugo Janssens.

Un autre grand merci pour mes amis et collègues, pour leur aide mais aussi, et surtout, pour les moments à siroter des bières, Julie Duboscq, Cécile Fruteau, Valérie Dufour, Marie Bourjade, Armand Jacobs et Cédric Zimmer. En fait, un merci spécifique à ces deux dernières personnes masculines pour nos « happy hours berthomaises ».

Merci à vous, papa et maman, de m'avoir donné cette passion et de m'avoir toujours soutenu. Sans vous, je ne serais pas là...

Merci à toi, surtout, Marie, pour ton aide et ta présence. Cette thèse aurait été indéniablement beaucoup plus stressante si tu n'avais pas été à côté de moi et si tu ne m'avais pas tant donné.

Et enfin un dernier merci à Némò, Julie, Marie, Daisie, Fannie, Milos, Kronos, Janek, Véra, Bouboule, Véro, Vorik, Bulle, Gémule, Lewis, Max, Gaëtan, Patsy, Véga, Olga, Uhlrich, Jeanne, Ulysse, Lady, Shan, Ujung, Vichnu, Néréis, Tao, Uruk, Rocco, Cléo, Jinseng, Coco, Lince, Madmax, Barnie, Orlando, Passion, Polka, Quinoa, Kabuki, Calcetines, Volga et Véga sans qui cette thèse n'aurait pu se réaliser.

---

# SOMMAIRE

---



---

# **Chapitre I : Introduction**

---

**1**

<b>1. La vie sociale : organisation et relations</b>	<b>3</b>
1.1. Différents degrés de socialité	3
1.2. Les structures sociales	5
1.2.1. Définitions	5
1.2.2. Les caractéristiques démographiques	6
1.2.3. Les variables sociales	6
1.3. Covariations des caractères	8
<b>2. Cohésion du groupe et déplacements collectifs</b>	<b>9</b>
2.1. Motivation et compromis intra et interindividuels	10
2.2. Communication, mise en relation avec l'organisation sociale	11
2.2.1. Communication globale et intentions	12
2.2.2. Communication locale et auto-organisation	14
2.2.3. Les phénomènes intentionnels excluent-ils l'auto-organisation?	16
2.3. Consensus, mise en relation avec le système social	17
<b>3. La modélisation :</b>	<b>20</b>
<b>un outil indispensable à la compréhension des systèmes complexes</b>	
<b>4. Problématiques de Recherche</b>	<b>22</b>
4.1. Intérêts des modèles biologiques étudiés	23
4.2. Objectifs	24

<b>1. Présentation des sujets d'étude</b>	<b>28</b>
1.1. Le genre <i>Macaca</i>	28
1.1.1. Description générale	28
1.1.2. Organisation sociale	28
1.2. L'espèce <i>Macaca tonkeana</i>	30
1.2.1. Description morphologique	30
1.2.2. Style social	30
1.3. L'espèce <i>Macaca mulatta</i>	32
1.3.1. Description morphologique	32
1.3.2. Style social	32
1.4. Groupes d'étude	32
1.4.1. Premier groupe de macaques de Tonkean	32
1.4.2. Second groupe de macaques de Tonkean	34
1.4.3. Groupe de macaque rhesus	35
1.4.4. Conditions d'élevage	35
1.4.5. Conditions d'observation	35
1.4.6. Validation de l'étude menée en semi-liberté	38
1.4.6.1. Synthèse de l'article	38
1.4.6.2. Article : land-use in semi-free ranging macaques	39
<b>2. Méthodes générales d'étude des déplacements collectifs spontanés</b>	<b>54</b>
2.1. Protocole d'observation	54
2.1.1. Observations du groupe avant le départ de l'initiateur	54
2.1.2. Observations du groupe au moment du départ de l'initiateur	54
2.1.3. Observations du groupe après le départ de l'initiateur	55
2.2. Données relevées	55
2.2.1. Données socio-démographiques	55
2.2.2. Données comportementales	56
2.2.3. Données spatiales	58

2.2.4. Données temporelles	58
2.2.5. Données relevées en dehors des déplacements collectifs	59
2.2.5.1. Hiérarchie sociale des groupes	59
2.2.5.1.1. Hiérarchie du premier groupe de macaques de Tonkean	60
2.2.5.1.2. Hiérarchie du second groupe de macaques de Tonkean	60
2.2.5.1.3. Hiérarchie du groupe de macaques rhésus	60
2.2.5.2. Relations affiliatives	60
2.2.5.2.1. Relations affiliatives du premier groupe de macaques de Tonkean	61
2.2.5.2.2. Relations affiliatives du second groupe de de macaques de Tonkean	61
2.2.5.2.3. Relations affiliatives du groupe de macaques rhésus	62
2.3. Modélisation et données issues des simulations	63
2.3.1. Les systèmes multi-agents	63
2.3.2. Paramètres généraux	63
2.3.3. Règles concernant l'agent initiateur	66
2.3.4. Règles concernant le départ des agents suiveurs	67
2.3.4.1. Déplacements collectifs avec une seule initiation	67
2.3.4.2. Déplacements collectifs avec initiations simultanées	70
<b>4. Analyse des données</b>	<b>73</b>
4.1. Analyses des réseaux sociaux	73
4.1.1. Les réseaux sociaux	73
4.1.2. Analyse de l'individu	74
4.1.3. Analyse de la structure du groupe	75
4.1.4. Représentation graphique des réseaux sociaux	75
4.2. Analyses statistiques	76

---

**Chapitre III : décisions collectives et influence** **77**  
**du système social : données expérimentales**

---

<b>1. Etude comparative des mécanismes de prises de décision</b>	<b>78</b>
<b>lors de l'initiation des déplacements collectifs</b>	
1.1. Synthèse de l'article 1	78
1.2. Article 1 : Shared or unshared consensus decisions in macaques	79
1.3. Confirmation des résultats trouvés dans le premier groupe de macaques de Tonkean par l'étude du second groupe	88
<b>2. Comportements de vote avant le départ d'un déplacement collectif</b>	<b>93</b>
2.1. Synthèse de l'article 2	93
2.2. Article 2 : Macaques used a quorum rule to reach a consensus.	94
<b>3. Etude de la signification des signaux émis par l'initiateur</b>	<b>113</b>
<b>lors des déplacements collectifs</b>	
3.1. Synthèse de l'article 3	113
3.2. Article 3 : Signals used by leaders in <i>Macaca tonkeana</i> and <i>Macaca mulatta</i> : group-mate recruitment and behaviour monitoring	114
<b>4. Etude de l'organisation des individus lors de l'adhésion</b>	<b>130</b>
<b>aux déplacements collectifs</b>	
4.1. Synthèse de l'article 4	130
4.2. Article 4 : Organization of group members at departure is driven by social structure in macaques	131

---

**Chapitre IV : probabilités individuelles et influence** **145**  
**des relations sociales : Modélisations**

---

<b>1. Etude des patterns des déplacements collectifs dans un groupe</b>	<b>146</b>
<b>de macaques de Tonkean : une approche théorique et expérimentale</b>	
1.1. Synthèse de l'article 5	146
1.2. Article 5 : selective mimetism at departure in collective movements of <i>Macaca tonkeana</i> : a theoretical and experimental approach	147
<b>2. Etude des initiations simultanées : un modèle</b>	<b>165</b>
<b>pour comprendre le phénomène de fission de groupe</b>	
3.1. Synthèse de l'article 6	165
3.2. Article 6 : Short term group processes in macaques : a social networking approach	166

---

**Chapitre V : Discussion générale** **181**

---

<b>1. Une méthodologie pour comprendre les décisions collectives</b>	<b>182</b>
<b>et individuelles lors des déplacements collectifs</b>	
<b>2. Influence du système social sur le type de décision collective</b>	<b>184</b>
<b>3. Processus intentionnels et mécanismes auto-organisés</b>	<b>186</b>
<b>au sein d'un même phénomène</b>	
<b>4. Apport de la modélisation dans l'étude du comportement</b>	<b>189</b>
<b>5. Perspectives</b>	<b>190</b>
<b>6. Conclusion générale</b>	<b>193</b>

---

**Références** **194**

---



---

# CHAPITRE I

## INTRODUCTION

---

*“Oscillant entre le fantôme et le cadavre...  
Toute organisation est ainsi faite de structures fluides et dynamiques.  
Le tourbillon liquide – détrônant l’ordonnement du cristal –  
En est devenu, ou redevenu, le modèle,  
Ainsi que la flamme de bougie,  
Quelque part entre la rigidité minérale  
Et la décomposition de la fumée.”*

Henri Atlan, 1979  
Entre le cristal et la fumée

L'organisme est adapté à son environnement. Jean-Baptiste de Lamarck (1744-1829) fut le premier à introduire ce concept, même s'il pensait que cette adaptation se faisait au cours de la vie de l'organisme. Ce courant de pensée fut appelé le transformisme. Peu de temps après et sur le même principe de l'adaptation, Charles Darwin (1809-1882) élaborait sa théorie de la sélection naturelle : il existe une variabilité des caractères au sein des organismes d'une même espèce et les organismes possédant les caractères conférant des avantages en termes de fitness (Williams, 1966) se reproduisent et survivent mieux face aux pressions de leur environnement. Même si nous savons aujourd'hui que l'évolution ne se résume pas au seul mécanisme de la sélection naturelle (Gould et Lewontin, 1979), la pensée darwinienne reste largement présente dans l'interprétation des caractères et des formes de caractères observés. L'adaptation d'un organisme à son environnement peut s'observer par des traits anatomiques ou physiologiques spécifiques mais peut également être comportementale. Ainsi la vie en groupe est sûrement l'adaptation comportementale la plus remarquable. Edward O. Wilson (1975) voulut comprendre la fonction et l'origine biologique du comportement social des espèces et est devenu le fondateur du courant controversé qu'est la Sociobiologie. Cette théorie s'appuie largement sur l'explication d'Hamilton (1964) de l'origine du comportement altruiste coopératif qui caractérise les sociétés d'hyménoptères. En parallèle, différentes théories socio-écologiques ont été avancées pour tenter d'expliquer l'origine de la vie en collectivité. Selon Alexander (1974), les animaux vivant en groupe auraient, par le biais de différents processus tels que la dilution, la confusion ou la défense active, un risque d'être victimes de prédation diminué par rapport à des individus solitaires. Wrangham (1980) a, quant à lui, émis l'hypothèse que le groupe apportait une meilleure efficacité de recherche alimentaire aux individus. Valone (1989), Danchin (1990) et Cézilly (1992) discutent du groupe comme d'un centre d'information pour les individus le constituant. La troisième théorie aborde l'origine de la socialité en termes d'avantages reproductifs : la vie en collectivité augmenterait la probabilité de rencontrer un partenaire sexuel et favoriserait la survie de la progéniture par une meilleure protection ou par un élevage coopératif au sein du groupe (Radford, 2003 ; Covas *et al.*, 2004).

La vie en collectivité est polyphylétique ; elle s'observe chez les invertébrés, les oiseaux, les mammifères ou encore les poissons. Cependant, les associations observées au sein des espèces diffèrent grandement en termes de stabilité temporelle du groupe et du nombre d'individus le constituant. Vivre en groupes implique aux organismes de devoir coordonner leurs déplacements et de synchroniser leurs activités, et ceci afin de maintenir les avantages que leur procure la vie en collectivité. Après l'aspect fonctionnel de la vie en groupe décrit brièvement ci-dessus, se dessine donc l'aspect mécanistique (Tinbergen, 1963) : comment les membres d'un groupe vont décider conjointement de leurs actions futures ? L'objectif principal de cette thèse est de répondre à cette question à travers l'étude des prises de décision lors des déplacements collectifs. J'exposerai dans la première partie de cette introduction les différentes organisations ainsi que les relations pouvant exister entre les individus au sein des groupes sociaux. Puis je détaillerai les mécanismes de cohésion de groupe et de déplacements collectifs décrits dans la littérature. Enfin j'aborderai l'hypothèse de l'influence des organisations et des relations sociales sur ces mécanismes.

## **1. La vie sociale : organisation et relations**

Différentes définitions et différentes classifications ont été proposées en ce qui concerne la socialité. Pour certains auteurs, la socialité ou vie sociale ne peut être simplement définie par un ensemble d'individus vivant à court ou long terme ensemble. Chauvin (1963) distinguait la socialité des regroupements liés à la reproduction ou à des conditions écologiques similaires. En effet, la socialité se définit comme une interattraction entre des individus qui ne serait pas simplement sexuelle ou parentale. Cette interattraction varie selon les espèces en termes de stabilité temporelle ou de qualité des rapports entre individus ; et cette variation permet la détermination de différents degrés de socialité.

### **1.1. Différents degrés de socialité**

Les degrés de socialité ont été définis selon une complexification des comportements sociaux chez les individus du groupe. Jaisson (1993), comme Wilson (1975), associe à cette

échelle de la socialité, une échelle de coopération, allant de comportements dits « égoïstes » pour les espèces solitaires à des comportements qualifiés d'« altruistes » pour les vraies espèces sociales. Comme cité précédemment, le pré-requis à la socialité est l'attraction, apparaissent ensuite un ensemble de comportements parentaux, puis la spécialisation des individus à des tâches spécifiques, degré ultime de la socialité.

Certains individus ne se regroupent que par attraction mutuelle, i.e. ni sexuelle, ni parentale, ni environnementale : ce phénomène est qualifié de grégarisme. L'exemple classique est celui des blattes (Bell et al., 2007) ou des bancs de poissons (Krause et Ruxton, 2002 ; Parrish et Hammer, 1997). Ce sont des groupes plus ou moins temporaires dans lesquels les individus manifestent des comportements collectifs mais n'ont aucune relation privilégiée les uns avec les autres. Ces regroupements permettent néanmoins de faire face aux pressions écologiques avec la diminution du risque de prédation par l'effet de dilution et de confusion (Foster et Treherne, 1981 ; Turner et Pitcher, 1986).

L'apparition des comportements parentaux définit les animaux subsociaux. Par exemple chez les mammifères, le soin définit la fonction, le soin à la progéniture est obligatoire. Le soin parental ne définit donc pas la socialité mais semble un pré-requis ou un élément favorisant cette dernière. Quand la reproduction ou le soin au jeune se réalise sur des sites spécifiques, les espèces sont qualifiées alors de coloniales. Ces colonies regroupent souvent des milliers d'individus, d'espèces différentes, qui élèvent leurs propres jeunes. Il n'y a pas de coopération ou d'aide pour les soins aux jeunes. De même, la reproduction étant temporaire, ces groupes le sont généralement aussi. La coopération dans le soin aux jeunes différencie les espèces communales des espèces coloniales ou subsociales. Il n'y a, par contre, aucune spécialisation des tâches. Ceci se traduit par exemple chez certaines espèces de guêpes, fourmis ou abeilles par le partage du même nid où les femelles vont s'occuper de tous les œufs quel que soit le degré d'apparentement.

L'eusocialité est le stade le plus élaboré de la vie en groupe. Elle est définie par trois critères : une coopération dans les soins aux jeunes, le chevauchement d'au moins deux générations et la spécialisation des individus dans la reproduction aboutissant à une division du travail ou castes. Mais cette définition est restrictive, écartant de ce stade eusocial beaucoup d'espèces. En effet, selon ces termes, seraient considérées comme eusociales les

fourmis et termites et certaines espèces d'abeilles et de guêpes. Une espèce de mammifère pourrait être qualifiée d'eusociale : le rat taupe nu (*Heterocephalus glaber*). En effet, cette espèce vit en groupe où une seule femelle, la reine, se reproduit, les autres femelles étant socialement castrées ; de plus il y a une répartition des tâches entre les individus (Jarvis et al., 1994). Cette définition étant restrictive, certains auteurs ne considèrent pas l'existence de castes comme une condition essentielle à l'eusocialité. Considérant ceci, des espèces comme certains primates ou carnivores sociaux seraient des espèces eusociales (Allee, 1931 ; Gadagkar, 1994 ; Sherman et al., 1995 ; Crespi et Chloé, 1997).

## **1.2. Les structures sociales**

Les individus qui se regroupent temporairement ne développent pas de relations privilégiées entre eux. À l'inverse, les groupes stables, avec recouvrement des générations, réunissent des individus d'âge, de sexe et avec des liens de parenté différents. Ces individus interagissent et développent des relations stables. Cet ensemble de relations définit la structure sociale du groupe (Hinde, 1976).

### **1.2.1. Définitions**

Hinde (1976) définit les interactions sociales comme les comportements des individus les uns par rapport aux autres à un moment donné. La répétition des interactions sociales forme la relation sociale entre ces deux individus. Enfin la structure sociale résulte de l'ensemble des relations sociales de l'ensemble des membres du groupe. L'interaction sociale est un événement physique, agressif, affiliatif, etc., à un moment donné, et observable. Cependant, la relation sociale et la structure sociale sont des niveaux déduits et non observés. Même si deux individus dans un groupe n'ont nul besoin d'être conscients de la relation qui les unit, certains auteurs suggèrent qu'ils doivent être cependant capables de se reconnaître et de se souvenir des interactions passées (Cheney et Seyfarth, 1990). Ces critères s'appliquent principalement aux mammifères sociaux. Par exemple, de nombreux faits suggèrent que les primates peuvent percevoir les relations sociales entre les membres de leur groupe (Cheney et

Seyfarth, 1990). La relation sociale entre deux individus dépend des caractéristiques de chacun. Ces caractéristiques sont les facteurs clefs étudiés en éthologie pour comprendre comment les individus interagissent et prédire l'issue d'une interaction.

### **1.2.2. Les caractéristiques démographiques**

L'âge est par définition une caractéristique intrinsèque. Néanmoins, considérant la définition de la socialité, le groupe réunit des individus d'âge différents et qui développent donc des relations entre eux et l'âge peut alors devenir une variable sociale. Il a été démontré que dans des contextes agonistiques (Bernstein et Erhardt, 1986 ; Kaplan, 1977) ou de jeu (Fagen, 1981 ; Owens, 1975), les individus agissaient différemment selon leur âge et celui de l'individu avec qui ils interagissaient. Le sexe est également une caractéristique intrinsèque. Mais il peut déterminer la forme des interactions existant entre les individus selon qu'ils sont de même sexe ou de sexe différent (Dunbar, 1988 ; Fedigan, 1993 ; O'Brien, 1991). Trivers (1972) et Dunbar (1989) suggère que ce trait a une grande influence sur le l'organisation sociale des espèces et le soin apporté aux jeunes par chaque sexe selon les pressions écologiques. Il a été démontré chez certaines espèces une ségrégation sexuelle, les mâles et les femelles évoluant dans des groupes différents, excepté en période de reproduction (Barboza et Bowyer, 2000 ; Bon et al., 2005 ; Michelena et al., 2006).

### **1.2.3. Les variables sociales**

Les groupes sociaux sont familiaux, composés d'un couple reproducteur et des jeunes de l'année et/ou de l'année précédente. Généralement les jeunes de l'année précédente aident aux soins des jeunes de l'année en cours. Il n'est pas difficile d'imaginer, selon la théorie d'Hamilton (1964), qu'à la fois parents et jeunes profitent de ce soin coopératif aux jeunes. Cependant, certains groupes sont plurifamiliaux, on dit qu'ils forment des clans ou matriline. Dans ces groupes, les individus entretiennent des relations privilégiées avec leurs apparentés (Gouzoules et Gouzoules, 1987). En effet, le fait que la mère d'un jeune l'élève et a élevé ses frères et sœurs conditionne les relations de proximité entre les membres d'un groupe, en conséquence, le jeune aura des relations plus étroites avec ses apparentés (Thierry et al., 2004). Ce népotisme, i.e. préférence pour les apparentés, se caractérise, entre autres, par un

toilettage (Schino, 2001), et des réconciliations plus fréquentes (Thierry et al., 2008) ou un partage de nourriture (de Waal et Luttrell, 1989) entre individus de même clan et peut être plus ou moins prononcé selon les espèces (Thierry, 2004). Ces relations privilégiées suggèrent donc que les individus apparentés savent se reconnaître (Cheney & Seyfarth, 1990).

La vie en groupe a des avantages mais également des inconvénients. Elle implique, entre autres, une compétition intragroupe pour l'accès aux ressources. La dominance résulte de cette compétition entre les membres du groupe et a été définie comme la conséquence de la somme des conflits successifs qui impliquent deux partenaires. A l'issue d'une interaction agonistique, il y a un gagnant et un perdant, ce qui détermine à cet instant le dominant du dominé ; cette dominance a été qualifiée de « réelle » par de Waal (1982, 1986). Toutefois, afin de diminuer la fréquence des conflits et des risques de blessure au sein du groupe, des signaux ritualisés de soumission sont présents chez la plupart des espèces présentant une dominance (Drews, 1993). Les carnivores sociaux et le chimpanzé se couchent au sol (de Waal, 1982 ; 1986), le macaque rhésus fait une mimique dite de découverte des dents (Thierry et al., 2000). L'individu dominé reconnaît ainsi le statut de dominant de son congénère et se soumet ; cette dominance est qualifiée de « formelle » (de Waal, 1982, 1986).

Les relations de dominance entre plusieurs individus forment un réseau appelé « hiérarchie de dominance » ; les individus sont classés du plus dominant au plus dominé. Chez la plupart des espèces, la hiérarchie est linéaire (Appleby, 1983) : si A domine B et B domine C, alors A domine C. Des études ont démontré que les macaques étaient capables de distinguer, entre deux individus familiers, le dominant du dominé (Dasser, 1987 ; Silk, 1999). La dominance est l'une des variables les plus étudiées en éthologie (Drews, 1993) et conditionne beaucoup de comportement tels que l'accès prioritaire ou la monopolisation des ressources (Petit et al., 1992 ; Wilson, 1975), le toilettage (Parr et al., 1997) ou encore la structure spatiale du groupe (Hemelrijk, 2000 ; Janson, 1990). Certaines espèces possèdent une hiérarchie stricte alors que les individus seront plus tolérants chez d'autres espèces, et la hiérarchie d'autant moins prononcée (Thierry, 2004). Certains auteurs qualifient les espèces à hiérarchie stricte comme « despotiques » et les espèces à hiérarchie moins stricte comme « égalitaires » (Hemelrijk, 1999 ; Matsumura, 1999). Ces différences vont se traduire par des variations de fréquence de

certains comportements tel que la bidirectionnalité dans les conflits ou la soumission envers un dominant (Petit, 1996).

Des interactions positives peuvent être observées entre deux individus et ces relations ne peuvent pas être expliquées en termes de relation de parenté ou de relation de dominance. Ces relations sont qualifiées d'affiliatives. Une relation affiliative est une relation positive étroite entre deux individus pouvant être observé par leur proximité ou leurs comportements tels qu'un toilettage plus fréquent ou peu de conflits par rapport à la moyenne du groupe (Cords, 1997). Ainsi, deux individus apparentés peuvent être affiliés, mais on observe aussi cette affiliation entre des individus non apparentés ayant par exemple le même âge ou des rangs hiérarchiques similaires. Ce type d'affiliation est plus ou moins développé selon l'espèce (Thierry, 2004).

### **1.3. Covariations des caractères**

Les caractéristiques qui influencent la structure sociale du groupe ne sont pas indépendantes. L'affiliation varie en fonction d'autres caractéristiques individuelles, mais pas seulement. Thierry et collaborateurs (2004) ont démontré, tout au moins chez les macaques, que des caractères d'une espèce tels que le style de dominance (de Waal et Luttrell, 1989) et le népotisme covarient d'une espèce à une autre. Certaines conduites comportementales autoriseraient, interdiraient ou conditionneraient l'existence d'autres conduites. Le genre *Macaca* présente une telle covariation. Certaines espèces présentent une hiérarchie stricte et un népotisme élevé tandis que chez d'autres espèces, les individus sont tolérants et les relations affiliatives n'apparaissent pas qu'entre individus apparentés. Cette covariation ne s'explique pas par l'influence de pressions écologiques actuelles différentes selon la répartition des espèces (Ménard, 2004), mais par une inertie phylogénétique (Thierry, 2007). Chez certaines espèces, l'intensité de l'agression est plus importante. Ceci conduit à un risque de blessure plus élevé auquel les individus veulent se soustraire. La meilleure stratégie pour les individus consistent donc à fuir ou à se soumettre, et non à contre-attaquer. L'intensité de l'agression influence le type de hiérarchie : si l'intensité de l'agression est élevée, la hiérarchie sera stricte, les individus contre-attaquent rarement. De même, l'intensité de



l'agression conditionne la permissivité de la mère envers son jeune afin d'éviter tout risque de blessures à ce dernier. La permissivité de la mère restreint à son tour les relations du jeune avec les autres individus, elle ne le laissera pas être en contact avec des individus non apparentés si le risque de blessure est important. Donc le fait que la hiérarchie soit stricte contraint les individus à présenter un fort népotisme. Mais il y a également des effets de rétroaction : l'écart qui se creuse entre des individus non apparentés se traduit par un écart de dominance important soit une hiérarchie stricte (Thierry, 1990 ; Thierry, 2004). Inversement, si l'intensité de l'agression est faible, les individus pourront plus souvent contre-attaquer et la hiérarchie sera donc moins prononcée. Le risque de blessures étant faible, la mère sera alors plus permissive envers son enfant. Celui-ci peut alors développer des relations avec l'ensemble des membres du groupe et non strictement ses apparentés. Les relations affiliatives sont alors plus distribués au sein des membres du groupe, ce qui évite un écart entre les individus et permet une interpénétration des clans matrilineaires ; les relations entre les individus sont relativement tolérantes et égalitaires. Les différentes espèces de macaques présentent des structures, systèmes ou styles sociaux (de Wall et Luttrell, 1989) différents et opposés : népotique et avec une hiérarchie stricte ou non-népotique et tolérants (Thierry, 2004, 2007). Ces différences ont été mis en évidence par l'étude de différents comportements tels que les phénomènes d'agression, de conciliation ou de réconciliation, ou bien encore le jeu chez les macaques (Petit et Thierry, 2008 ; Petit et al., 1997 ; Thierry et al., 2008). Ainsi une espèce avec une hiérarchie peu stricte et un népotisme peu élevé présentera un taux important de réconciliation qui ne sera pas restreint entre dyades d'apparentés (Thierry et al., 2008). Des études récentes démontrent une telle covariation de caractères dans le genre *Cebus* (Leca et al., 2002 ; Leca et al., 2007 ; De Marco et al., 2008).

## **2. Cohésion du groupe et déplacements collectifs**

Considérant toutes les espèces sociales, un groupe est donc constitué d'une dizaine à quelques milliers d'individus, entretenant des relations plus ou moins complexes et de qualité plus ou moins différente. Ces individus prennent des décisions collectives afin de rester cohésifs, alors qu'ils ont des caractéristiques différentes et donc des besoins et motivations différentes.

## **2.1. Motivation et compromis intra et interindividuels**

La motivation est définie comme un état psychophysique conduisant à la réalisation ou la non-réalisation d'un comportement afin de satisfaire des besoins alimentaires ou reproductifs par exemple. Ce processus ne répond pas à un phénomène de « tout ou rien » mais de « plus ou moins » selon l'intensité des besoins. De même, une motivation peut être en conflit avec une autre motivation. L'animal, qu'il soit solitaire ou social, doit faire des compromis entre ses différentes motivations afin de satisfaire au maximum, non pas un besoin, mais un ensemble de besoins. Un individu doit donc, par exemple, se déplacer pour aller à un site de repos, d'eau ou d'alimentation. Cependant, un individu vivant en groupe social va devoir concilier ses propres motivations avec celles de ses congénères. Chez certaines espèces, les différences interindividuelles de motivations sont faibles. En effet, le but va être commun à tous, comme choisir le meilleur nid chez les abeilles, la meilleure falaise chez les oiseaux ou la meilleure route migratoire chez les oiseaux. Les individus ont les mêmes besoins car peu de caractéristiques individuelles les différencient. En revanche, chez d'autres espèces, les besoins individuels divergent car les individus sont différents (dimorphisme sexuel, état physiologique, etc.) et ceci entraînent des conflits d'intérêt dans le sens où ces intérêts diffèrent entre les individus (Conradt et Roper, 2005 ; Gompper, 1996).

Le groupe peut être considéré comme un superorganisme dans le cas des insectes sociaux ou des organismes coloniaux (Wheeler, 1911 ; Oster et Wilson, 1978) ou une unité écologique autonome (Thierry et al., 1996) qui va devoir répondre à ses besoins. Mais dans certains cas et pour nombre d'auteurs, le groupe est un ensemble d'unités égoïstes (Hamilton, 1971). Quelle que soit la définition, les individus du groupe doivent prendre une décision pour satisfaire des besoins, mais doivent-ils ou peuvent-ils évaluer quel besoin de quels individus est le plus important ? Des auteurs ont montré que les individus qui allaient prendre la décision de se déplacer vers un endroit précis vont être ceux qui ont la motivation la plus importante (Fischhoff et al., 2007 ; Leblond et Reebbs ; 2006 ; Rands et al., 2003). Chez les ongulés, ces individus sont le plus souvent les femelles gestantes ou allaitantes car elles ont des besoins accrus du fait de leur état reproducteur (Fischhoff et al., 2007 ; Prins, 1989). Cependant durant la décision les individus ne prennent pas seulement en compte la motivation des individus ; d'autres paramètres interviennent tels que les chemins empruntés,

plus ou moins risqués (Kummer, 1968), l'expérience et la connaissance de l'environnement souvent liées à l'âge des individus (Reinhardt *et al.*, 1987 ; van Roosmalen, 1985), mais également la dominance conditionnant la priorité aux ressources ou la protection des individus au sein du groupe (Hockings *et al.*, 2007 ; Rhine et Tilson, 1987 ; Rhine et Westlund, 1981 ; Waser ; 1985).

## **2.2. Communication, mise en relation avec l'organisation sociale**

Rester cohésif ou prendre des décisions collectives contraint les individus du groupe à communiquer entre eux. Vauclair (1992) définit la communication comme un phénomène social d'échanges entre deux ou plusieurs individus ; elle utilise un code de signaux spécifiques dans le cadre des finalités globales de survie et de cohésion du groupe. Dans une approche plus sociobiologique, les auteurs distinguent le signal (communication active) de la clef ou indice (communication passive). Le signal implique un bénéfice pour l'émetteur et le récepteur tandis que la clef implique un bénéfice uniquement pour le receveur. Cependant, certains auteurs (Conradt et Roper, 2005 ; Stueckle et Zinner, 2008) suggèrent que les processus de communication ne vont pas être les mêmes selon l'organisation sociale du groupe, particulièrement en terme de taille du groupe. En effet, le nombre d'individus dans le groupe va conditionner le fait qu'un animal pourra communiquer avec l'ensemble de ses partenaires, i.e. la communication est globale, ou simplement une partie d'entre eux, i.e. la communication est locale (Conradt and Roper, 2005). Conradt et Roper (2005) suggèrent également que lorsque la communication est globale, les processus sous-jacents aux décisions collectives seraient alors intentionnels, alors que lorsque la communication ne peut-être que locale, les processus sous-jacents seraient alors auto-organisés, i.e. basés sur des règles simples. Cette définition et cette catégorisation associant communication globale et processus intentionnels contre communication locale et auto-organisation sont artificielles mais acceptées par d'autres auteurs comme Stueckle et Zinner (2008). Ces auteurs et d'autres suggèrent que les primates ayant des capacités cognitives développées présenteraient des processus de communication complexes impliquant l'intentionnalité et que des processus auto-organisés ne pourraient coexister avec ces processus intentionnels dans l'émergence d'un même phénomène ; ainsi ils opposent dans leurs publications les termes « leadership » ou

« consensus » à « auto-organisation » (Boinski et Campbell, 1995 ; Conradt et Roper, 2005 ; Stueckle et Zinner, 2008). Même si ce point de vue reste théorique, de nombreux chercheurs travaillant sur les processus auto-organisés ne partagent pas cette idée. Mon travail de thèse a eu pour objectif de démontrer que cette catégorisation est non fondée et que des processus intentionnels ET des processus auto-organisés, i.e. des règles plus simples, peuvent être sous-jacents à l'émergence d'un même phénomène collectif chez des animaux présentant des capacités cognitives développées tels que les primates.

### **2.2.1. Communication globale et intentions**

Lorsque le nombre d'individus dans le groupe est relativement faible, un individu peut communiquer avec chacun de ses partenaires et prendre en compte leurs motivations ou intentions grâce aux signaux qu'ils émettent (Boinski et Campbell, 1995 ; Conradt et Roper, 2005 ; Prins, 1996). Tomasello et Call (1997) décrivent que dans la communication intentionnelle, le comportement de l'émetteur doit impliquer un but et une certaine flexibilité dans les moyens pour atteindre ce but. Elle implique également que l'émetteur peut utiliser un même signal dans différents contextes pour atteindre différents buts ; mais qu'il peut également ne pas émettre un signal quand c'est à son avantage. Dans la plupart des cas, ceci implique que le signal ait été ritualisé, non phylogénétiquement, mais ontogénétiquement, i.e. il a été appris. Identifier un acte comme intentionnel implique également que le récepteur du signal le comprendra et comprendra le but de l'émetteur pour le contexte dans lequel il est émis.

Selon Conradt et Roper (2005), la décision dans des groupes de petit effectif se ferait par une communication complexe incluant des comportements de négociation, de vote ou de recrutement exprimant les intentions des individus (Conradt et Roper, 2005 ; Hall et DeVore, 1965 ; Kummer, 1968 ; Prins, 1996 ; Rowell, 1972). L'exemple le plus connu de négociation avant un déplacement collectif est celui décrit par Kummer (1968) chez le babouin Hamadryas (*Papio hamadryas*). Les babouins hamadryas se réunissent le soir tombant en troupe de plusieurs harems sur des sites de repos spécifiques. Le matin, la troupe entière décide de se déplacer vers une zone de fourragement, la prise de décision a été décrite de la

manière suivante : chaque mâle choisit et s'oriente dans une direction, puis tente d'influencer les autres mâles grâce à un comportement nommé le « notifying behaviour ». A la fin du processus de négociation, toute la troupe se met en route dans la direction qui a obtenu la majorité de votes (i.e. d'adhésion de mâles). Prins (1996) décrit un phénomène similaire chez le buffle africain (*Syncerus caffer*). Dans cette espèce, la position de l'individu indique la direction qu'il souhaite prendre, puis par un système de proposition/adhésion, l'ensemble du troupeau se dirige dans une seule direction. D'autres comportements dits « de vote » ont également été mentionnés chez l'éléphant africain (vocalisations, *Loxodonta africana*, Poole et al., 1988) ou chez les oies à tête barrée (« leaving call », *Anser indicus*, Lamprecht, 1992).

Il n'y a pas toujours des comportements de vote ou de négociation avant un départ, cependant l'individu qui initie le déplacement, i.e. qui est le premier à partir, peut émettre un signal indiquant sa motivation à partir. Les autres membres du groupe peuvent ensuite adhérer ou non à cette proposition (Leca et al., 2003). Boesch (1991) décrit que le mâle dominant chez les chimpanzés (*Pan troglodytes*) tambourinerait les troncs d'arbre afin d'annoncer le déclenchement mais également l'arrêt et les changements de direction des déplacements. De même, chez le macaque berbère (*Macaca sylvanus*), le fait de secouer les branches d'arbres a souvent lieu avant les déplacements collectifs (Mehlman, 1996). Pour de nombreuses espèces, des cris seraient utilisés pour annoncer un futur déplacement. Carpenter (1934) décrit chez le singe hurleur (*Alouatta palliata*) le « deep hoarse cluck », gloussement grave et rauque qui permettrait le déclenchement des déplacements collectifs. Itani (1963), quant à lui, a constaté que les déplacements collectifs chez le macaque japonais (*Macaca fuscata*) étaient souvent précédés de la vocalisation « coo ». Cependant l'ensemble de ces études ne prouvent pas quantitativement un effet du signal sur le déclenchement du déplacement collectif. Seules des études chez le capucin moine (*Cebus capucinus*) montrent qu'un individu du groupe émettrait des vocalisations appelées « trilles » au départ d'un déplacement (Boinski et Campbell, 1995 ; Leca et al. 2003) mais recruterait ses partenaires également par des pauses fréquentes et une vitesse lente (Leca et al., 2003 ; Meunier et al., 2006). Il a également été démontré chez cette espèce que les individus modifiaient leur comportements de recrutement en fonction du nombre d'individus qui les suivaient, nombre qu'ils évalueraient grâce à des coups d'œil (Meunier et al., 2006). Boinski et Campbell (1995) suggèrent même que, dans un contexte de

décision collective, certains signaux peuvent être utilisés à des fins de manipulation des congénères.

Exceptés Meunier et al. (2006) qui ne s'avancent pas sur les capacités et les états mentaux nécessaires ou non chez les individus émettant ces signaux de communication, ces différents exemples démontrèrent selon leurs auteurs la signification des intentions et la perception et l'interprétation de ces dernières par les membres d'un groupe. Ceci se rapporterait, selon certains auteurs (Cheney et Seyfarth, 1990 ; Boinski et Campbell, 1995), à des capacités cognitives avancées chez ces espèces, telles que les primates ayant des relations sociales hautement structurées et complexes.

### **2.2.2. Communication locale et auto-organisation**

Dans des groupes composés de milliers d'individus, un animal ne peut pas percevoir l'ensemble des informations que vont émettre les membres de son groupe. Même si c'était le cas, le temps qui serait alloué aux décisions serait trop important et empiéterait sur les activités nécessaires à la survie des individus. De ce fait, la décision collective devrait être prise différemment : par exemple, chaque animal prendrait une décision individuelle, locale, i.e. ne pouvant être simplement influencée que par le comportement de ses proches voisins. L'ensemble des décisions individuelles, de part les interactions locales, aboutirait à un phénomène collectif stable et observable. Ces critères définissent l'auto-organisation : des comportements collectifs complexes peuvent émerger d'interactions entre des individus n'émettant que des comportements simples (Bonabeau et al., 1997 ; Camazine et al., 2001 ; Conradt et Roper, 2005 ; Detrain et Deneubourg, 2006). Conradt et Roper (2005) définissent ce processus de « décision combinée ». Les physiciens et chimistes furent les premiers à parler d'auto-organisation pour décrire comment des structures macroscopiques dans un cadre biologique émergeaient de processus microscopiques. Puis des recherches ont permis d'étendre ce concept à l'éthologie, spécialement chez les insectes sociaux. Les deux exemples classiquement décrits sont ceux des fourmis et des abeilles.

Chez certaines espèces de fourmis, telles que *Lasius niger* ou *Solenopsis saevissima*, les ouvrières, lorsqu'elles ont découvert une source de nourriture, déposent sur le chemin de

retour à la fourmilière, une trace chimique de phéromones. Les autres fourmis suivent alors cette trace et arrivent ainsi à la source de nourriture. Plusieurs fourmis peuvent découvrir en même temps des sources de nourriture différentes. Mais par un phénomène d'amplification ou de rétroactions positives, une seule source de nourriture, la plus proche, va être exploitée : la courte distance fait que les fourmis arrivent et reviennent plus vite depuis la source de nourriture, déposant ainsi plus de phéromones qui attirent plus de fourmis qui vont à leur tour déposer des phéromones... Il y a donc un emballement, phénomène auto-organisé qui permet un choix stratégique et économique de la source sans que les fourmis soient conscientes de ce choix complexe (Beckers et al., 1992 ; Bonabeau et al., 1997 ; Deneubourg et Goss, 1989 ; Detrain et al., 1999 ; Detrain et Deneubourg ; 2006). Un phénomène similaire a été décrit chez les abeilles. Quand elle rentre à la ruche, une abeille ouvrière effectue une danse (von Frisch, 1967) qui va indiquer l'emplacement, la distance et la quantité de nourriture. Plusieurs dizaines d'abeilles rentrent en même temps à la ruche pour indiquer la même source de nourriture ou des sources différentes et effectuent toutes une danse. A un moment  $t$  et selon la qualité de la source, elles décident individuellement de continuer ou d'abandonner et rejoindre un individu pour exploiter collectivement la source qu'il indique. A la fin, les abeilles exploitent une seule ressource qui est celle de meilleure qualité. La décision individuelle est intrinsèque et ne dépend pas des autres individus, cependant au niveau global, la décision collective est la plus appropriée (Camazine et Sneyd, 1991 ; Seeley, 1995).

Nous avons également tous eu l'occasion d'observer ces vols de milliers d'étourneaux ou ces bancs de poissons dessinant des formes qui nous laissent rêver. Heppner et Haffner (1974) suggéraient qu'un « leader » devait être à l'origine de ce phénomène pour avoir une telle cohésion et une telle vitesse de coordination entre les individus. Il a été en effet observé que les changements rapides de direction se propageaient telle une vague à travers le groupe (Davis, 1980 ; Partridge, 1982 ; Potts, 1984). L'information est bien locale, les individus du banc ou du vol n'interagissent qu'avec leurs proches voisins (Radakov, 1973) et trois règles permettent d'expliquer la vitesse et la précision de la coordination : l'alignement, la séparation et la cohésion (Czirok et Vicsek, 2001). Un individu doit s'aligner avec ses proches voisins, rester cohésif par une certaine distance maximale et rester séparé d'une certaine distance minimale de ses congénères afin d'éviter la collision. La direction est ensuite décidée par un ensemble d'individus informés sur la localisation d'une ressource par exemple. Couzin

et al. (2005) ont ainsi montré qu'une faible proportion d'individus informés pouvaient mener le groupe vers une source de nourriture sans que les autres individus ne sachent qui est informé, mais par simples interactions locales.

### **2.2.3. Les phénomènes intentionnels excluent-ils l'auto-organisation?**

Les processus auto-organisés n'ont été étudiés presque exclusivement chez des espèces vivant dans des groupes de grande taille. Il a été souvent proposé que des animaux avec des relations sociales complexes et des capacités cognitives avancées ne pouvaient présenter de tels processus (Conradt et Roper, 2005 ; Stueckle et Zinner, 2008). Pourtant des similarités dans les patterns collectifs des groupes sont observées, malgré les différences entre ces derniers en termes d'organisation sociale ou de capacités cognitives de l'espèce. Des principes généraux doivent donc être sous-jacents à ces patterns collectifs et l'auto-organisation serait alors l'hypothèse la plus parcimonieuse pour expliquer la complexité de ces phénomènes (Buhl et al., 2006 ; Detrain et Deneubourg, 2006).

Des individus vivant dans des groupes stables peuvent vivre à certains moments de l'année ou de la journée dans des (méta-)groupes temporaires constitués de centaines ou de milliers d'individus. Les babouins hamadryas se regroupent en troupe de plusieurs harems au site de repos (Kummer, 1968) et les grands herbivores se retrouvent également dans des hordes de milliers d'individus au moment de leur migration (Guéron et al., 1996 ; Prins, 1996). Kummer (1968) et Prins (1996) décrivent que leurs sujets d'études présenteraient des comportements complexes de vote, mais envers leurs congénères proches spatialement. Ce serait donc des interactions locales qui à l'échelle de la horde ou de la troupe aboutissent à un phénomène collectif complexe qualifié de vote ou négociation (Prins, 1996 ; Conradt et Roper, 2005). De même, chez les humains, des phénomènes collectifs tels que les vagues mexicaines initiées dans les stades ou les phénomènes de panique semblent impliquer des processus auto-organisés (Helbing et al., 1997, 2000).

De récentes recherches semblent également démontrer que le type de décision ne résiderait pas non plus dans la taille du groupe. Une expérience de Gautrais et al. (2007) prouvent que des moutons (*Ovis aries*) étudiés dans des groupes de deux à huit individus



synchronisent leur activité par un processus allélomimétique ou de mimétisme anonyme (Tolman, 1964 ; Deneubourg et Goss, 1989) : les individus imitent leurs congénères quels que soit leur identité et leur statut social. De même, les choix de direction chez un groupe de capucins moines auraient pour mécanismes sous-jacents une coexistence de mimétisme anonyme et de processus sociaux (Meunier et al., 2006). Ces deux exemples montrent que l'auto-organisation pourrait expliquer ces phénomènes, bien que cette hypothèse n'ait jamais été formulée auparavant pour ce type de groupes.

D'un autre côté, des études montrent que l'existence d'un leadership basé sur des caractéristiques intrinsèques ou la motivation et l'organisation des individus selon des préférences affiliatives telles que la parenté peuvent exister dans des bancs de poissons ou chez des invertébrés (Rivault et Cloarec, 1998 ; Leblond et Reeb, 2006 ; Millor et al., 2006 ; Rands et al., 2003), mais coexistent toujours avec des processus auto-organisés.

Ces éléments récents semblent donc montrer que la distinction des processus décisionnels faite pour ces différents types de groupes n'est pas fondée comme certains auteurs le suggèrent. Cependant le nombre d'études abordant les deux approches, auto-organisation et comportements plus complexes, reste très limité. Il s'avère indispensable de comprendre la part de chacun de ces deux processus dans les prises de décision.

### **2.3. Consensus, mise en relation avec le système social**

Les chercheurs travaillant sur les décisions collectives ont mis en évidence des taux de participation individuelle à la prise de décision différents selon les espèces. Dans certains cas, l'ensemble des individus prennent la décision de façon « équitable ». Dans d'autres cas, seuls certains individus décident, le cas extrême étant celui d'un seul individu prenant la décision pour l'ensemble du groupe. Différents termes ont été proposés pour qualifier ces différents mécanismes décisionnels. Certains auteurs ont qualifié de « leadership individuel » ou « personnel » les cas où un seul individu décidait et de « leadership distribué » ou « variable » lorsque l'ensemble des individus prenaient conjointement la décision (Lamprecht, 1992 ; Leca et al., 2003 ; Norton, 1986). Conradt et Roper en 2003 distinguent les décisions « despotique » et « démocratique » et utilisent, en 2005, les termes de « consensus non-

partagé », « partiellement partagé » ou « équitablement partagé ». J'utiliserai ces derniers termes pour discuter des différents types de mécanismes de décision, le terme 'leadership' pouvant prêter à confusion.

Le partage de la décision va dépendre des divergences de motivations entre les individus comme je l'ai développé auparavant. Ainsi, dans des groupes où les membres ont peu ou pas de conflits d'intérêts, le consensus serait équitablement partagé (Conradt et Roper, 2005).

Dans les groupes où les processus de décision peuvent être auto-organisés, les membres du groupe décident en fait individuellement en fonction des informations locales et au niveau global, le groupe arrive à un équilibre et une seule décision. Le consensus serait donc généralement équitablement partagé, mais peut également être partiellement partagé. Couzin et al. (2005) démontrèrent de façon théorique que des individus ayant une information sur une source de nourriture pouvaient mener un groupe vers cette source sans que les individus non informés connaissent l'identité des individus informés et la source. Les insectes eusociaux décident individuellement de la tâche à effectuer dans le groupe en fonction des nécessités locales et la ruche ou la fourmilière arrive à un équilibre dans son fonctionnement (Beshers et Fewell, 2001 ; Franks et al., 2002 ; Seeley et Buhrman, 1999).

Les études sur de plus petits groupes et socialement structurés suggèrent que, dans ces conditions, les décisions seraient prises de façon non partagée. Trois caractéristiques individuelles interviennent majoritairement dans la participation à la décision : l'âge, le sexe et la dominance. Selon certains auteurs, les individus âgés auraient une connaissance plus importante de leur environnement et décideraient ainsi de la direction des mouvements pour atteindre les meilleurs sites tout en évitant les chemins risqués (éléphant d'Afrique, *Loxodonta africa*, Poole et al., 1988 ; buffles, Prins, 1989; macaques rhésus, *Macaca mulatta*, Reinhardt et al., 1987). Chez certaines espèces, les mâles émigrent à la puberté ; dans d'autres ce sont les femelles. Les individus de sexe philopatrique (i.e. qui restent dans le groupe) auraient alors une connaissance plus importante de leur environnement, et ceci pourrait également influencer la participation à la prise de décision d'un sexe ou de l'autre (Lémur brun, *Eulemur fulvus*, Erhardt et Overdorff, 1999 ; éléphant d'Afrique, Poole et al., 1988). Mais le paramètre qui aurait un impact majoritaire sur la participation à la prise de

décision serait la dominance. Les dominants, de part leur statut, décideraient pour le groupe de la direction et du moment des déplacements collectifs. Ceci a principalement été mis en évidence chez des espèces où le mâle dominant, ou le couple dominant, a un rôle central dans la vie du groupe ou chez des espèces ayant une hiérarchie stricte (loup, *Canis lupus*, Mech, 1970 ; mangouste, *Helogalu parvula*, Rasa, 1983 ; cheval domestique, *equus caballus*, Feist et Mc Cullough, 1976 ; gorille des montagnes, *Gorilla gorilla berengei*, Watts, 2000). Cependant, des espèces étant considérées comme tolérantes ont également été décrites comme ayant un consensus non-partagé (macaque maure, *Macaca maurus*, Watanabe et Brotoisworo, 1982). Selon l'hypothèse de la covariation des caractères, des espèces considérées comme tolérantes, où les individus peuvent agir et interagir avec l'ensemble des membres du groupe (Thierry, 2007 ; Thierry et al. 2008), ne devraient pas présenter un consensus non-partagé, mais plutôt un consensus partagé. Cette hypothèse a déjà été avancée par quelques auteurs (Leca et al., 2003) mais jamais aucune étude n'a encore testée directement l'influence du style social sur la prise de décision collective.

Des études récentes ont montré que même les espèces à la hiérarchie stricte ne posséderait pas un consensus non-partagé comme le suggère l'hypothèse de la covariation des caractères mais prendraient des décisions sur la base d'un consensus partagé. Comme je l'ai cité précédemment, le couple dominant chez le loup et la mangouste, et le mâle dominant chez le gorille des montagnes semblent être à l'origine des déplacements collectifs. Pourtant, avant le départ de ces individus, l'ensemble du groupe s'engagerait dans un phénomène préliminaire qui indiquerait que ce dernier est « prêt » à se déplacer (Holekamp et al., 2000 ; Stewart et Harcourt, 1994). Conradt et Roper (2003) émettent l'hypothèse que le consensus non-partagé ne pourrait être le mécanisme de décision dans un groupe car il conduirait à des décisions trop extrêmes qui ne permettrait pas de satisfaire les besoins de tous les membres du groupe.

Dans un consensus partagé, l'ensemble des individus pourraient satisfaire leurs besoins et, de plus, les informations de chacun pourraient être couplées afin d'avoir une décision adéquate pour chacun des membres du groupe (List, 2004 ; Simons, 2004). Il est donc indispensable d'analyser intégralement l'ensemble du processus de décision. Ce dernier peut être divisé en différentes phases, précédent ou suivant le départ des premiers individus.

Pourtant les recherches réalisées jusqu'à maintenant n'ont portées que sur une phase, soit sur la phase précédant la départ (Black, 1988 ; Kummer, 1968 ; Prins, 1996 ; Stewart et Harcourt, 1994), soit au moment du départ du déplacement collectif (Itani, 1963 ; Lamprecht, 1992 ; Mehlman, 1966 ; Radford, 2004 ; Watts, 2000), soit pendant la progression des individus lors du déplacement (Hockings et al., 2006 ; Reinhardt et al., 1987 ; Rhine et Westlund, 1992). Ces recherches ne peuvent donc conclure sur un consensus particulier pour une espèce puisqu'elles n'ont pas porté sur l'ensemble du phénomène collectif.

### **3. La modélisation : un outil indispensable à la compréhension des systèmes complexes**

Un système complexe est défini comme un système composé d'un grand nombre d'entités en interactions locales et simultanées (Atlan, 1979 ; Pavé, 2005). Le critère « grand nombre d'individus » étant cependant restrictif, un système complexe peut également se définir comme un système composé de plusieurs entités ayant un grand nombre d'interactions locales et simultanées. Les différents groupes d'individus cités précédemment peuvent donc être qualifiés de systèmes complexes car les interactions sont locales ou privilégiées quelle que soit la taille du groupe et quel que soit le système social. Les mathématiques et statistiques habituellement utilisés peinent à expliquer le fonctionnement d'un système complexe. Elles permettent le plus souvent d'expliquer l'influence d'une variable sur une autre, parfois l'influence de plusieurs variables sur une seule, grâce aux analyses multivariées ou aux modèles linéaires généralisés. Cependant, dans les systèmes complexes, et la biologie en général, les processus étudiés sont généralement non-linéaires, i.e. les effets ne sont pas proportionnels aux causes. L'analyse de l'ensemble des variables et l'intégration du temps dans ces analyses se révèlent difficiles à réaliser avec les méthodes mathématiques ou statistiques classiques. Dans l'étude des phénomènes biologiques qui nous intéresse, on fait classiquement appel à des modèles non-linéaires pour mieux comprendre les régularités qui apparaissent, les causalités ou autres synergies qui interviennent. Cette modélisation peut être de différents types : systèmes d'équations différentielles - abondamment utilisées en biochimie ou en écologie - des équations stochastiques ou des simulations sur ordinateur encore appelées multi-agents ou expériences numériques par les physiciens. C'est à ces dernières que je m'intéresserai ici. La simulation, dans notre cas stochastique, est un type de

modélisation (Gilbert et Troitzsch, 1999), et la modélisation est simplement la construction d'un modèle généralement simplifié de l'objet ou du phénomène afin de mieux comprendre ce dernier (Ferber, 1995). Minsky (1965) définit un modèle de la manière suivante : « *To an observer B, an object A\* is a model of an object A to the extent that B can use A\* to answer questions that interest him about A* ». Tout le monde a construit un jour un modèle : la maquette d'un véhicule est un modèle, le plan d'une maison est un modèle, les tests statistiques sont des modèles. L'étude des systèmes non-linéaires qu'ils soient biologiques, physiques ou artificiels n'est guère simple et présente de nombreuses difficultés. Le développement des ordinateurs a permis leur développement que ce soit au niveau des simulations ou de la résolution numérique d'équations. Sans entrer dans les détails de l'histoire et la taxonomie des types de modèles, dans le domaine de la biologie et particulièrement de l'Ethologie, les simulations ne commencèrent à être vraiment utilisées que vers les années quatre-vingt-dix. L'avantage principal d'un modèle est de pouvoir le tester à l'infini, en faisant varier les paramètres, et en mesurant le phénomène qui en est issu. Ceci ne peut être réalisé par l'expérimentation ; les chercheurs ne peuvent recréer une situation à l'identique de manière répétée ou modifier les variables comme on le souhaite, contrairement aux simulations de modèles. Il y a de nombreux autres avantages qui en découlent, c'est d'abord la validation des hypothèses, l'identification de mécanismes clefs, la prédiction. A la différence d'autres modèles, les simulations stochastiques peuvent être lourdes dans le sens où un grand nombre de répétitions doivent être réalisées et analysées de manière similaire aux expériences.

L'enjeu principal de la modélisation des phénomènes sociaux est de comprendre la formation d'une structure globale par le jeu des interactions et des dynamiques individuelles. L'étude de ce lien entre le global et le local peut se faire de deux manières (Amblard, 2003 ; Conte et Castelfranchi, 1992) : *l'approche top-down* (en partant de situations globales, on cherche à expliquer les phénomènes locaux, les comportements individuels) et *l'approche bottom-up* (en posant des hypothèses sur le comportement des individus, sur leurs motivations ou leurs interactions, on essaie de comprendre les règles qui rendent compte du phénomène global). C'est cette dernière approche qui est généralement utilisée dans la compréhension de

phénomènes collectifs. L'observation du comportement collectif observé en réel est alors comparée aux phénomènes macroscopiques observés dans le système modélisé (Epstein et Axtell, 1996). On essaie de comprendre comment le comportement social de chaque entité permet l'émergence d'un phénomène collectif global observable. La réalisation de ce type de modèle a permis entre autres de comprendre comment les fourmis arrivaient à exploiter de manière optimale leur environnement alors qu'il n'y avait pas de perception globale du système.

Différents termes ont été utilisés afin de qualifier les simulations basées sur l'implémentation de règles individuelles (Hare et Deadman, 2003). Le terme de système multi-agents est utilisé aujourd'hui pour qualifier un modèle représentant un ensemble d'entités interagissant et évoluant dans un environnement. (Ferber, 1995). Ces différents éléments du système permettent de tester en éthologie quelle hypothèse est la plus vraisemblable alors que les données sont parfois difficiles à enregistrer dans la nature. Les systèmes multi-agents permettent la modélisation de situations complexes dont les structures globales émergent des interactions entre individus, c'est-à-dire de faire surgir des structures du niveau macroscopique à partir de modélisations du niveau microscopique, brisant ainsi la barrière des niveaux si criante dans les modélisation classiques (Ferber, 1995) et se révélant ainsi adéquat à l'étude des décisions collectives. Pour citer un exemple d'utilisation des systèmes multi-agents, Wood et Ackland (2007) ont réalisé un modèle afin de tester si la diminution du risque de prédation ou une meilleure efficacité de recherche alimentaire était responsable de la vie en groupe. Le modèle « Domworld » élaboré par Hemelrijk (1999, 2002) a permis de comprendre comment de simples règles basées sur les rapports de dominance pouvaient structurer spatialement et socialement les individus d'un groupe.

#### **4. Problématiques de Recherche**

On peut supposer que l'organisation et le style social d'un groupe structurent et conditionnent les processus sous-jacents aux décisions collectives. J'ai pu mettre ceci en évidence tout au long de cette introduction en développant des concepts que certains auteurs opposent, tels que l'auto-organisation et des processus plus complexes intentionnels – que ce

soit fondé ou non empiriquement - ou encore le consensus partagé et le consensus non-partagé, identifiés chez certaines espèces et dépendants de leur structure sociale. La présente recherche a donc eu pour objectif de mettre en évidence les mécanismes de décisions collectives dans des groupes stables d'individus et structurés par des relations sociales et ceci afin de défendre l'hypothèse d'une combinaison de processus intentionnels et de processus auto-organisés même chez des espèces ayant des capacités cognitives qualifiées souvent de complexes. J'ai testé des groupes de différentes espèces avec des relations sociales différentes et contrastées afin de déterminer l'influence du style social sur la prise de décision.

#### **4.1. Intérêt des modèles biologiques étudiés**

Le genre *Macaca* est composé d'une vingtaine d'espèces vivant en groupes stables d'individus et structurés par des relations sociales. Ces primates semblent avoir des capacités cognitives relativement complexes. Ils connaissent parfaitement les relations qu'entretiennent les individus de leur groupe entre eux (Cheney et Seyfarth, 1990 ; Dasser, 1987; Silk, 1999) et présentent des comportements d'alliance, de réconciliation ou de dissimulation d'information (Chapais et St-Pierre, 1996 ; Ducoing et Thierry, 2003; Petit et al., 1997 ; Thierry et al., 2008). Les macaques présentent aussi la particularité d'avoir des systèmes sociaux différents selon les espèces : un continuum se dessine allant d'une hiérarchie stricte et un népotisme élevé à une tolérance importante entre les individus. Les différentes espèces de macaques présentent des types sociaux contrastés qui conditionnent le comportement des individus. Le macaque rhésus est par exemple une espèce ayant une hiérarchie stricte et va présenter une intensité d'agression importante, un faible taux de réconciliation après les conflits et une faible permissivité des mères qui va contraindre les relations des individus aux apparentés. A l'inverse, le macaque de Tonkean possède une hiérarchie moins stricte, les individus sont beaucoup plus tolérants entre eux. Ceci se traduit par une probabilité de contre-attaquer élevée et un taux élevé de réconciliation. De même, la tolérance des individus permet une permissivité élevée de la mère, les relations de l'enfant ne se réduisant alors pas simplement aux apparentés mais à l'ensemble du groupe (Petit et al., 1997; Thierry, 2004 ; Thierry, 2007 ; Thierry et al., 2008). Cependant, l'influence du style social n'a été démontrée que pour des interactions dyadiques ou triadiques. En étudiant l'organisation des déplacements collectifs

chez deux espèces au style social contrasté, tels que le macaque rhesus et le macaque de Tonkean, je pourrais donc tester l'hypothèse de l'influence du style social sur les prises de décisions, phénomènes impliquant l'ensemble des membres du groupe.

## **4.2. Objectifs**

Les objectifs principaux de cette thèse sont (1) de comprendre par quels mécanismes, qu'ils soient auto-organisés ou non, des individus arrivent à prendre conjointement des décisions, et (2) de déterminer l'influence des relations sociales sur ces prises de décision, et ceci dans le contexte des déplacements collectifs. Chaque phase d'un déplacement collectif, c'est-à-dire les possibles processus avant le départ, l'initiation du déplacement mais également l'intervention d'autres individus après le départ de l'initiateur, doit donc être prise en compte afin de comprendre globalement la participation de chaque individu et les mécanismes sous-jacents à la prise de décision.

### *Prédictions :*

(1) Le moment précédent le départ d'un déplacement collectif a été décrit comme crucial dans la prise de décision chez certaines espèces (Black, 1988 ; Kummer, 1968 ; Prins, 1996). Les congénères signaleraient ainsi leur état de motivation et se coordonneraient pour changer d'activité. Chez le babouin hamadryas, une espèce proche des macaques d'un point de vue phylogénétique, des comportements préliminaires au déplacement ont été décrits (Kummer, 1968). On peut supposer que des comportements similaires peuvent être présents chez les macaques. Considérant l'hypothèse de l'influence du style social, le macaque de Tonkean étant caractérisée par un style social égalitaire avec de nombreux comportements de réconciliation et pacificateurs, contrôle de l'agression et de manipulation sociale, les individus devraient présenter ces comportements préliminaires avant le départ d'un déplacement collectif. En revanche, du fait de sa hiérarchie plus stricte, de tels comportements ne devraient pas être présents chez le macaque rhesus. En effet, dans cette espèce les individus dominés se soumettent spontanément aux individus dominants et ne peuvent avoir facilement accès aux ressources alimentaires, on peut supposer qu'ils n'exprimeront pas leur motivations par ces



comportements préliminaires, la prise de décision étant restreinte aux individus dominants (article 1 & article 2).

(2) En effet, l'hypothèse de la covariation des caractères favorise les dominants chez le macaque rhésus concernant l'initiation des déplacements collectifs, au vu de la place prépondérante des individus dominants dans cette espèce. Ainsi chez les macaques rhésus, les initiations devraient être centrées sur le mâle dominant ou restreints aux individus dominants. A l'inverse, du fait d'une moins grande restriction des comportements et des actions chez le macaque de Tonkean, l'ensemble des individus du groupe pourrait initier des déplacements (article 1).

(3) L'initiation d'un déplacement collectif peut être le simple départ d'un individu dans une direction choisie (Holekamp et al., 2000 ; Watts, 2000 ; Stueckle et Zinner, 2008), mais elle a souvent été associée avec l'utilisation de signaux spécifiques (Carpenter, 1934 ; Itani , 1963 ; Leca et al., 2003 ; Mehlman, 1966). Des signaux devraient être observés chez les macaques afin de signaler le départ d'un individu. Cependant, selon l'hypothèse de la covariation des caractères, des différences pourraient être observées entre les espèces de macaques : le style social d'une espèce pourrait également intervenir sur la fréquence de ces signaux au moment du départ. En effet, chez une espèce où le système social permettrait à l'ensemble des individus d'initier un déplacement, ces derniers devraient signaler leur départ par l'utilisation de signaux. Puisque que chaque individu peut initier un déplacement, alors il est nécessaire de signaler cette initiation. Ceci a été démontré chez les capucins moines où le consensus est partagé : l'initiateur émet des signaux spécifiques au moment du départ, et cela favorise l'adhésion d'un grand nombre d'individus (Leca et al., 2003). En revanche, dans une espèce à hiérarchie plus stricte, si seul le mâle dominant (ou quelques individus dominants) initie des déplacements, celui-ci n'aurait pas besoin de signaler son départ, car les individus dominés portent toujours attention à cet individu central dans le groupe (Holekamp et al. 2000 ; Leca et al., 2003). Considérant ceci, l'importance de l'émission des signaux devrait se retrouver chez le macaque de Tonkean, l'initiateur pouvant être n'importe quel individu alors qu'elle devrait être absente ou rare chez le macaque rhésus puisque les individus dominés focalisent généralement leur attention sur les individus dominants (article 1 et article 3).

(4) La présence ou l'absence de comportements préliminaires avant un déplacement, l'identité de l'initiateur et le fait qu'ils émettent ou non des signaux vont conditionner le choix d'un individu d'adhérer ou non à ce déplacement. Ce choix, de partir ou de rester, va pouvoir également être influencé par le nombre et l'identité des individus qui ont déjà choisi d'adhérer au déplacement. Selon l'hypothèse de l'influence du style social, ceci se traduirait, chez le macaque rhésus ayant un népotisme élevé, par le fait qu'un individu va choisir presque systématiquement de suivre un apparenté. L'organisation des déplacements collectifs, i.e. les associations que l'on pourrait observer au sein de ces derniers, se ferait donc selon la parenté. Au contraire, chez le macaque de Tonkean qui a un faible népotisme, un individu ne suivrait pas systématiquement ses apparentés, mais plutôt les individus auxquels il est affilié. Cependant, il a été démontré chez le macaque rhésus que même si la parenté contraignait largement les relations et comportements des individus, l'affiliation avait toutefois un rôle dans le maintien de la stabilité et de la cohésion du groupe (Chapais et St-Pierre, 1996; Coussi-Korbel et Fragaszy, 1995). Cette influence de l'affiliation sur les comportements des individus devrait également se retrouver dans l'organisation des déplacements collectifs chez le macaque de Tonkean et chez le macaque rhésus afin d'éviter que le groupe se scinde (article 4, article 5, article 6).

(5) Ces dernières prédictions suggèrent, quelle que soit l'espèce étudiée, qu'un individu va décider d'adhérer à un déplacement si les individus auxquels il est affilié, apparenté ou non, ont déjà adhéré au déplacement. Ceci signifie que les décisions individuelles ne dépendraient pas d'une perception globale des comportements et actions de tous les individus mais de la perception locale de comportements d'individus spécifiques apparentés ou fortement affiliés. Cette interaction locale et spécifique est la définition même de l'auto-organisation. Un des objectifs de cette thèse est donc de déterminer la part de processus complexes et celle de processus auto-organisés impliqués dans les prises de décisions collectives (article 5, article 6).

---

## CHAPITRE II

### MÉTHODOLOGIE GÉNÉRALE

---

*“If you have to use statistics  
to interpret your experimental results,  
they can't be true.”*

Max Delbrück

*“L'esprit est une société d'agents plus simples  
qui coopèrent ou se font concurrence.”*

Marvin Minsky, 1986  
La société de l'esprit.

## **1. Présentation des sujets d'étude**

### **1.1. Le genre *Macaca***

#### **1.1.1. Description générale**

Le genre *Macaca* appartient à la famille des *Cercopithecidae* et à la sous-famille des *Cercopithecinae* (figure 1). L'origine de ce genre a eu lieu il y a approximativement 7 millions d'années en Afrique du Nord (Delson, 1980). Le genre *Macaca* compte aujourd'hui 23 espèces vivant pour la majorité en Asie du Sud-Est. Une seule espèce s'est maintenue en Afrique du Nord, le macaque berbère. Nous distinguons trois radiations évolutives principales de macaques correspondant à trois vagues de dispersion en Asie (Abegg et Thierry, 2002 ; Thierry et al., 2004). Le groupe *Silenus-sylvanus* est le plus ancien et comprend 13 espèces : *Macaca silenus*, *M. sylvanus*, *M. nemestrina*, *M. maurus*, *M. nigrescens*, *M. brunnescens*, *M. hecki*, *M. nigra*, *M. tonkeana*, *M. ochreata*, *M. siberu*, *M. pagensis* et *M. nigrescens*. A partir de cette lignée aurait divergé le groupe *Sinica-arctoides* comprenant aujourd'hui six espèces : *M. sinica*, *M. radiata*, *M. ssamensis*, *M. thibethana*, *M. arctoides* et *M. munzala*. Enfin, la radiation la plus récente, le groupe *fascicularis* comprend quatre espèces : *M. fuscata*, *M. mulatta*, *M. fascicularis* et *M. cyclopis* (Abegg et Thierry, 2002 ; Thierry et al., 2004).

#### **1.1.2. Organisation sociale**

Toutes les espèces de macaques sont des primates semi-terrestres, essentiellement frugivores, qui forment des groupes de plusieurs dizaines d'individus multimâles-multifemelles, i.e. comprenant plusieurs mâles et plusieurs femelles accompagnées de leur progéniture. Un dimorphisme sexuel assez marqué différencie mâles et femelles et les mâles sont en compétition pour l'accès aux femelles. Ces dernières donnent naissance à un seul petit par an qui sera alors dépendant de sa mère pendant une année au minimum. Les femelles deviennent adultes à cinq ans et les mâles à six ans. Les macaques vivent en groupes sociaux et entretiennent des relations durables avec leurs congénères car ils sont capables de se discriminer entre eux (Dasser, 1987; Petit et Pascalis, 2003). Les groupes se structurent en lignées maternelles, c'est-à-dire que des clans d'individus apparentés descendant d'une même

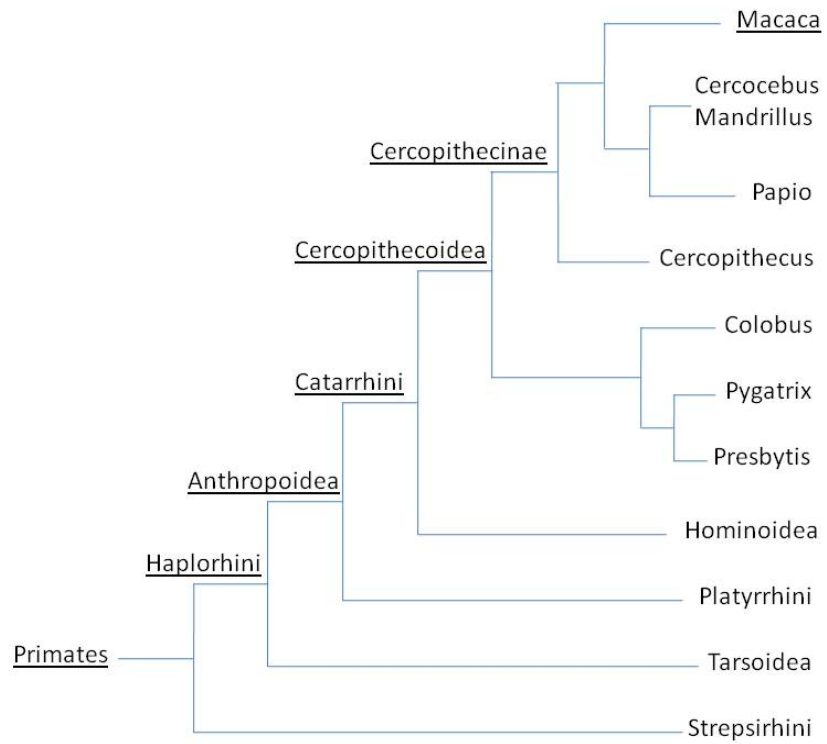


Figure 1 : Classification du genre *Macaca* au sein de l'ordre des Primates



Figure 2 : trois femelles adultes *Macaca tonkeana* (à gauche) et un mâle adulte *Macaca tonkeana* (à droite).

femelle se dessinent au sein du groupe. Des relations de dominance existent entre ces lignées (des clans entiers en dominant d'autres) et sont stables dans le temps (Kawamura, 1958 ; Chapais, 1988). Les mâles émigrent à la puberté tandis que les femelles restent toute leur vie dans le groupe.

Les macaques ont donc une organisation commune mais les systèmes sociaux sont différents selon les espèces. Les espèces de macaques ont ainsi été classées selon leur hiérarchie plus ou moins stricte ainsi que leur degré de népotisme. Cette catégorisation des systèmes sociaux montre un haut niveau d'inertie phylogénétique et correspond aux différentes radiations (Thierry et al., 2000 ; Thierry, 2007).

## **1.2. L'espèce *Macaca tonkeana***

### **1.2.1. Description morphologique**

Le macaque de Tonkean, *Macaca tonkeana*, est un grand macaque, au pelage brun foncé à noir. La fourrure ventrale est de couleur gris clair à gris foncé (figure 2). Le poids des mâles oscille entre 20 et 25 kg et celui des femelles entre 8 et 12 kg. Leur queue est réduite à un appendice de quelques centimètres (Fooden, 1969 ; Herrens Schmidt, 1984). Le macaque de Tonkean est l'une des sept espèces de macaques endémiques de l'île de Sulawesi (figure 3). Il occupe plus particulièrement le centre de l'île

### **1.2.2. Style social**

Le comportement social des macaques de Tonkean se caractérise par des relations de dominance peu marquées entre les individus et un népotisme peu élevé (Thierry, 1990 ; Petit, 1996 ; Thierry, 2007). La tolérance est donc grande (Petit *et al.*, 1992) et les conflits avec un risque de blessures faible et le plus souvent bidirectionnels (Petit, 1996 ; Thierry, 2004, 2007). De même la tendance conciliatoire est importante et moins biaisé par la parenté que chez le macaque rhésus par exemple (Thierry et al., 2008). Des comportements pacifiques sont présents lors des agressions afin d'apaiser les partenaires en conflits (Petit et Thierry, 1994).

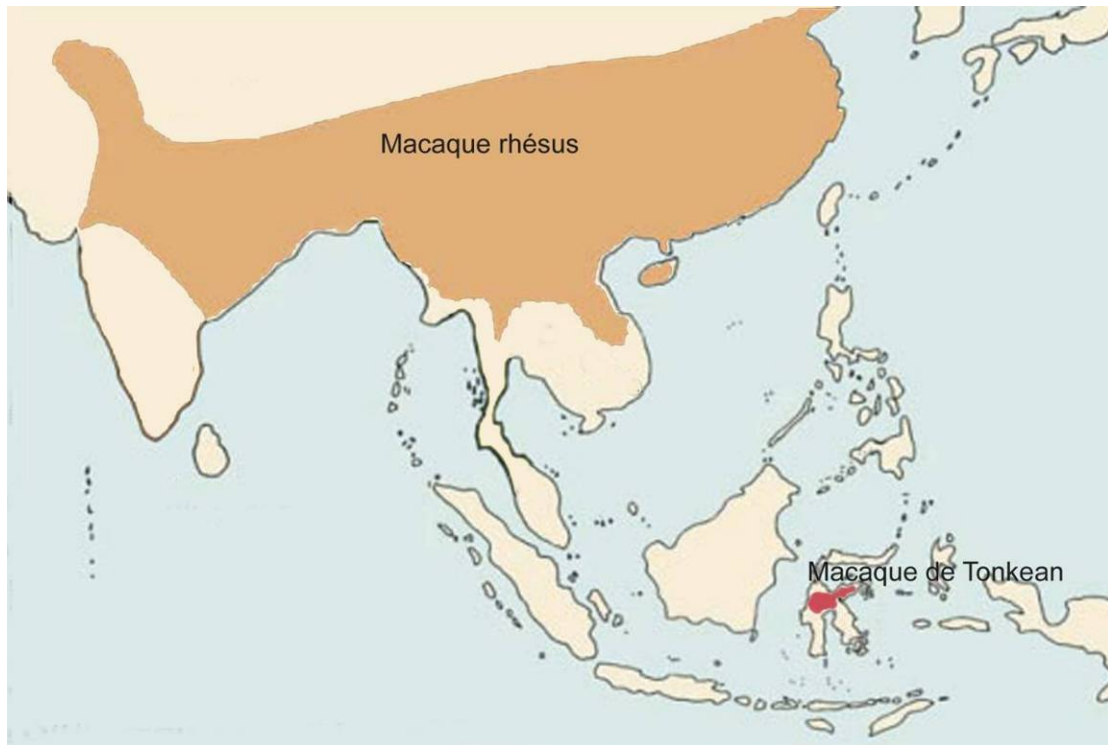


Figure 3 : aire de répartition du macaque rhésus (en orange) et du macaque de Tonkean (en rouge).



Figure 4 : une femelle adulte *Macaca mulatta* (à gauche) et un mâle adulte *Macaca mulatta* (à droite).

### **1.3. L'espèce *Macaca mulatta***

#### **1.3.1. Description morphologique**

Le macaque rhésus, *Macaca mulatta*, est de couleur fauve, avec l'arrière-train tirant plus vers le roux. Sa queue est d'une longueur moyenne de 20-30 cm (figure 4). Le poids des mâles oscille entre 6 et 11 kg, tandis que celui des femelles oscille entre 4,5 et 10 kg (Altmann, 1962 ; Napier et Napier, 1967). L'aire de répartition du macaque rhésus est très vaste, allant de l'Afghanistan à la côte est de la Chine. Cependant, il est plus représenté dans le Nord de l'Inde et le Sud Est du Népal (figure 3).

#### **1.3.2. Style social**

Le comportement social des macaques rhésus se caractérise par des relations de dominance marquées et un népotisme élevé. Les individus subordonnés montrent régulièrement des comportements de soumission envers les individus dominants (Thierry, 2004). Les risques de blessures étant assez importants, les conflits sont peu fréquents et la bidirectionnalité est faible. La permissivité de la mère est faible, le nombre d'interactions entre individus non apparentés est moins important que chez le macaque de Tonkean. De même, la fréquence des réconciliations est faible (Thierry et al., 2008).

### **1.4. Groupes d'étude**

#### **1.4.1. Premier groupe de macaques de Tonkean**

Au moment de l'étude (de Décembre 2003 à Avril 2004), le groupe était constitué de deux lignées maternelles (figure 5) et regroupait au total 22 individus : sept mâles adultes (âgés de 27, 15, 11, 9, 7, 6 et 5 ans), huit femelles adultes (âgées de 33, 25, 24, 21, 21, 14, 12 et 11 ans), un mâle sub-adulte (âgé de 4 ans) et six juvéniles (âgés de un an ou moins). Le groupe a été fondé en 1978 de la division d'un groupe issu de huit individus importés d'Indonésie en 1972 (Herrenschmidt, 1984).



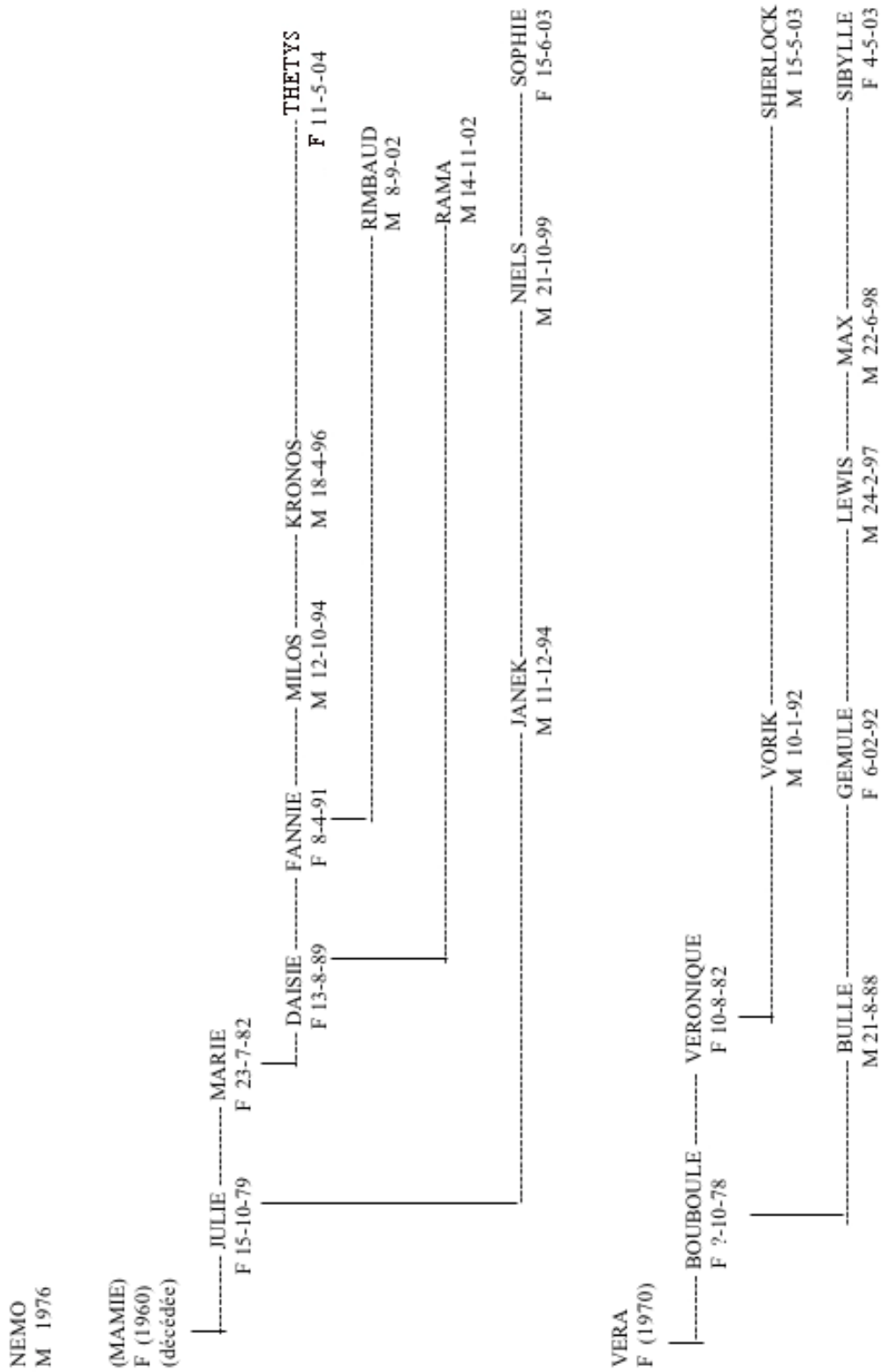


Figure 5 : Généalogie du premier groupe de macaques de Tonkean

M : mâle ; F : femelle : dates de naissance



### **1.4.3. Groupe de macaque rhésus**

Au moment de l'étude (de Mai 2006 à Août 2006), le groupe était constitué de deux lignées maternelles et regroupait au total 22 individus : deux mâles adultes (âgés de 17 et 8 ans), 11 femelles adultes (âgées de 16, 14, 12, 11, 11, 11, 8, 7, 7, 7 et 6 ans), deux femelles sub-adultes (âgée de 4 ans) et sept juvéniles (âgés de un an ou moins). Le groupe a été fondé en 1984 à partir de huit individus.

### **1.4.4. Conditions d'élevage**

Les groupes étaient élevés dans des conditions similaires au Centre de Primatologie de l'Université Louis Pasteur de Strasbourg. Chaque groupe évoluait dans un parc au relief accidenté d'environ 0,5ha. Le premier et le second groupe de macaques de Tonkean ont évolué dans le même parc à 6 mois d'intervalle. La végétation se structurait en différentes strates – arborée, arbustive et herbacée – réparties de façon hétérogènes dans le parc (figure 7, figure 8 et figure 9). Les animaux avaient accès à un abri tempéré d'environ 20 m<sup>2</sup> dans lequel ils pouvaient trouver à volonté de l'eau et des granulés d'aliment complet pour primates. Une animalerie extérieure reliait le parc à l'abri tempéré. Ils recevaient un complément en fruits et légumes une fois par semaine, en dehors des périodes d'observation.

### **1.4.5. Conditions d'observation**

Les animaux ont été observés par des caméras positionnées à l'extérieur du parc, en ce qui concerne le premier groupe de macaques de Tonkean. Pour le second groupe de macaques de Tonkean et le groupe de macaques rhésus, deux observateurs étaient présents à l'intérieur du parc et filmaient en continu les animaux à l'aide d'une caméra chacun. Les animaux ont été habitués à la présence d'observateurs dans leur parc. Toutefois, une distance d'au moins cinq mètres séparait les observateurs et les animaux. Les observateurs communiquaient entre eux à l'aide de talkies-walkies.



Figure 7 : Vue partielle du parc dans lequel ont évolué les deux groupes de macaques de Tonkean. Le compartiment grillagé est l'animalerie extérieure, reliant le parc à l'animalerie intérieure.



Figure 8 : schéma des zones et des différentes strates végétales du parc des macaques de Tonkean.

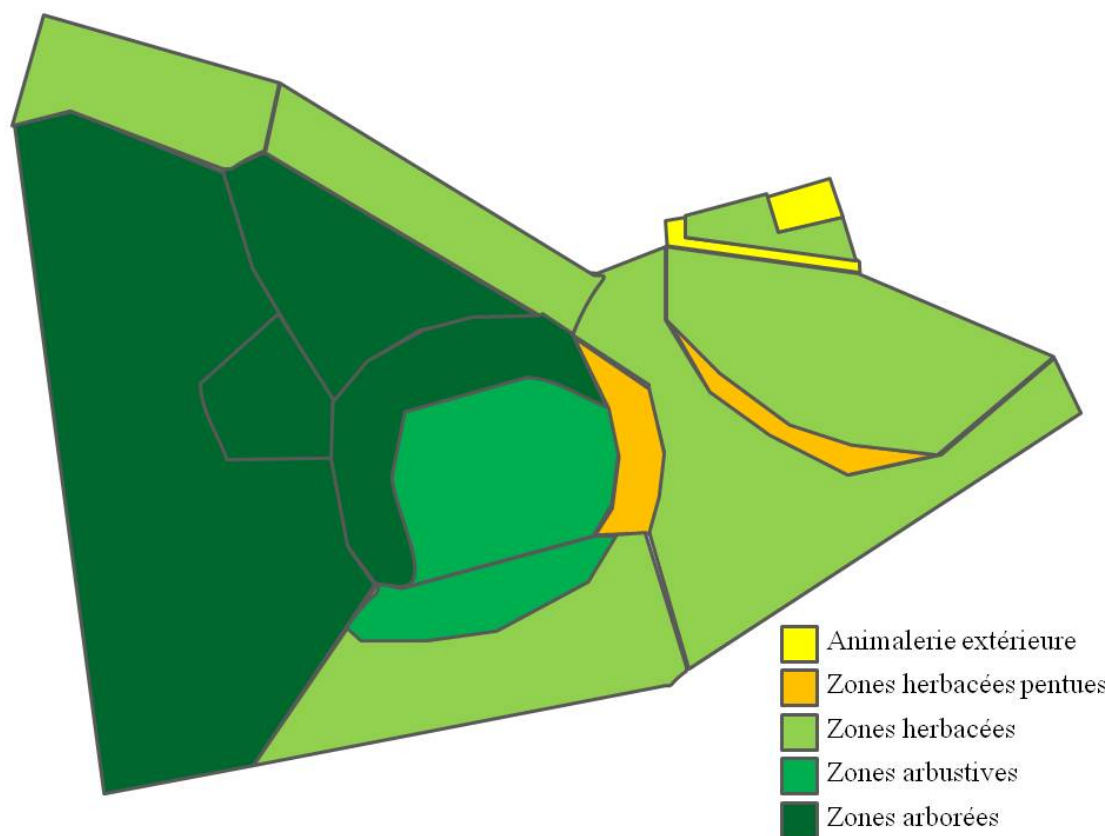


Figure 9 : schéma des zones et des différentes strates végétales du parc des macaques rhésus.

#### **1.4.6. Validation de l'étude menée en semi-liberté : l'utilisation de l'habitat d'un groupe semi-captif de macaques de Tonkean dépend des conditions environnementales**

##### 1.4.6.1. Synthèse de l'article

En milieu naturel, les animaux utilisent leur habitat selon les pressions écologiques telles que la prédation, la disponibilité alimentaire ou la température. Cependant, l'utilisation par un groupe animal d'un environnement captif et non-naturel a rarement été étudiée. Dans cette étude, nous avons vérifié si un groupe élevé en semi-liberté de macaques de Tonkean utilisait son environnement, un parc de 0,32ha, d'une façon hétérogène et s'il montrait des préférences pour certaines zones du parc. Nous avons utilisé un système d'information géographique (SIG) couplé à système de positionnement global (GPS) afin de déterminer si les individus ajustaient leur comportement en fonction des contraintes environnementales. Les résultats montrent que les activités sociales et de repos sont réalisées dans les zones où l'altitude et la densité de buissons sont importantes, tandis que le groupe fourrage dans des aires où la densité de buissons et celle d'herbes sont faibles. De manière générale, les zones utilisées par les animaux sont exposés au soleil et peu pentues. Les macaques de Tonkean en conditions semi-naturelles semblent se comporter de manière similaire à leurs conspécifiques vivant en milieu naturel en termes de vigilance, fourragement et thermorégulation.

1.4.6.2. Article : land-use in semi-free ranging Tonkean macaques depends on  
environmental conditions : a geographical information system approach

Soumis, Primates

Cédric Sueur<sup>1</sup>, Paul Salze<sup>1,2</sup>, Christiane Weber<sup>2</sup> and Odile Petit<sup>1</sup>

<sup>1</sup>: Ethologie des Primates; Département d'Ecologie, Physiologie et Ethologie; UMR 7178 CNRS-ULP; 23, rue Becquerel 67087 Strasbourg, France

<sup>2</sup>: Laboratoire Image et Ville ; UMR 7011 ; 3, rue de l'Argonne 67000 Strasbourg, France

**ABSTRACT**

Wild animals use their habitat according to ecological pressures such as predation, food or temperature. However, little is known about how individuals use a non-natural and captive environment. In this study, we assessed if a semi-free ranging group of Tonkean macaques (*Macaca tonkeana*) used its 0.32ha parkland in a heterogeneous way and whether it showed preferences for certain areas. We used a geographical information system (GIS) and a global positioning system (GPS) to determine whether individuals adjusted their behaviour according to their environmental constraints. We demonstrated that social and resting activities occurred in areas where the altitude and density of bushes were high, whereas the group foraged in areas where the density of bushes and grass was low. In general, areas used by animals were often exposed to the sun and were not on a slope. The semi-free ranging Tonkean macaques seemed to behave as their wild counterparts in term of foraging, vigilance and thermoregulation.

**KEYWORDS**

*Macaca tonkeana*; GPS; temperature; topography; activity budget.

## INTRODUCTION

Animals have to maximize their fitness when faced with ecological conditions (Fisher 1930; Lewontin 1957). It is commonly accepted that the main factors affecting individual fitness are predation, resource availability and environmental conditions such as temperature or wind (Alexander 1974; Wrangham 1980; Hill *et al.* 2004). To maximize their fitness, animals are known to use their habitat selectively and change their activity patterns according to the type and the strength of ecological pressure (Boinski and Garber 2000; Hill 2006; Iwata and Ando 2007; Riley 2007). Apes, for example, choose bed sites where their preferred food is available (Fruth and Hohmann 1996; Ancrez *et al.* 2004; Iwata and Ando 2007). Chacma baboons (*Papio hamadryas ursinus*) and savannah chimpanzees (*Pan troglodytes verus*) are known to use caves in a thermoregulatory way (Barrett *et al.* 2003; Pruetz 2007). Similarly, ecological factors affect movement patterns; primates choose their routes according to predation risk or food availability (Boinski and Garber 2000). Wild animals, therefore, display behaviour which is adapted to their environmental constraints. However, how do such animals behave when they live in a non-natural, captive environment? For captive animals, most of the studies have been carried out on activity budget or social behaviour (de Waal 1984; Melfi and Feistner 2002; Thierry 2004; Kerridge 2005; Thierry 2007). However, little research has been conducted on the way animals use their captive environment.

Some authors suggest that the *ad libitum* access to food in captivity decreases the foraging time on behalf of social activity (Honest and Marin 2006). In this study, we observed a semi-free ranging group of Tonkean macaques (*Macaca tonkeana*) in its 0.32ha parkland. Riley (2007) proved that anthropogenic habitat alteration affects the activity patterns of Tonkean macaques: more time foraging, less time moving and more time resting reflected the low resource availability of a wild Tonkean macaque group. According to these findings, we expect that the group of Tonkean macaques under investigation should show a short foraging and moving time, compared to the time spent socializing and should have no preference for certain specific areas. In order to assess these predictions, we used a geographical information system (GIS) and a global positioning system (GPS). GIS is frequently used to analyze biotic and abiotic data (Wright 1998; Boinski and Garber 2000). For example, López-López *et al.* (2006) modelled breeding site preferences of Bonelli's eagle (*Hieraetus fasciatus*), and Scholz and Kappeler (2004) showed that seasonal water scarcity influences the home range of



*Eulemur fulvus rufus*. Using GPS and GIS we compared topographic and vegetation data with behavioural data to determine whether individuals adjusted their behaviour according to the environmental constraints.

## **METHODS**

### **1. Subjects and environment**

The group studied was bred under semi-free ranging conditions at the Centre of Primatology of the Louis Pasteur University in Strasbourg. At the time of the study (November 2005 to March 2006), the group consisted of 10 individuals: 1 adult male (over 5 years), 5 adult females (over 4 years) and 4 juveniles (from 1 to 3 years), which is comparable to the composition of several wild groups (Whitten *et al.* 1987; Supriatna *et al.* 1992; Pombo *et al.* 2004). Wild Tonkean macaques are typically found in the primary and secondary rainforests of Sulawesi (Indonesia) and are mainly frugivorous (Supriatna *et al.* 1992; Pombo *et al.* 2004). The Tonkean macaques in this study had complete access to 0.32 hectares of parkland in addition to indoor housing within the enclosure. The indoor housing was made of cement and tiling and animals were able to climb on it. The enclosure area was made up of various slopes and uneven ground. The distribution of vegetation was also heterogeneous: we could distinguish three layers (grass, trees and bushes) that were differently distributed throughout the enclosure. Commercial primate pellets and water were available *ad libitum* in the indoor housing. Fresh fruit and vegetables were provided once a week, outside of the observation sessions.

### **2. Scoring of variables**

The group observations were carried out from November 18th, 2005 to March 23rd, 2006, four hours per day, from 9:00 to 13:00 or from 13:00 to 17:00. Each session was filmed using two observers with a camcorder. For the past two years, the animals were used to being followed by observers. Using video analysis, a single observer (C.S.) scored the position and the activities of individuals throughout the whole observation session. Every 10 minutes, the

observer scored the position in the enclosure and the activity of each individual, using the instantaneous sampling method (Altmann 1974). Positions of individuals were marked on maps of the enclosure (scale: 1/550; precision: one meter). Activities were defined according to the same criterion used by Pombo *et al.* (2004) and Riley (2007) for Tonkean macaques and by other authors for other species (O'Brien and Kinnaird 1997; Melfi and Feistner 2002; Wong and Sicotte 2007). The different scored activities were:

- Moving: locomotion including walking, running, climbing and jumping;
- Foraging: reaching for, picking, manipulating, masticating, or placing food in mouth, as well as manipulating the contents of a cheek pouch;
- Resting: body stationary, usually sitting or lying down;
- Social: playing, grooming, sexual and aggressive behaviour;

We only kept scans where the position and the activity of all individuals could be scored. At the end of the study, we obtained 24 days of observation, 558 scans and 5580 scorings of individual position in the enclosure. For each scan, the activity and position of each individual was recorded in the Arc View 9.0.1. (Environmental Systems Research Institute Inc., Redlands, CA; Ormsby *et al.* 2004; Li *et al.* 2005), a geographical information system (GIS). Positions of group members were geographically referenced according to the three-dimensional representation.

The topography of the ground (coordinates and altitude) was recorded using a global positioning system (GPS). A total of 225 points was used to create a Digital Elevation Model in ArcView (Ormsby *et al.* 2004; Li *et al.*, 2005).

Direct observations were also used to map the vegetation in the enclosure. We used visual methods to estimate percentage cover of different vegetal strates. Four observers collectively evaluated the percentage cover of grassland, the percentage cover of bushes, the number of bushes and the percentage cover of trees using 9m<sup>2</sup> quadrants (Greig-Smith 1964; Jones *et al.* 1980; Dethier 1984; Bonham 1989; Foster *et al.* 1991; Meese and Tomich 1992). Each observer estimated the percentage cover for an individual quadrant, and an average calculation was then used. In each quadrant, we estimated a mean cover percentage for each vegetal strate. This estimation allowed a subdivision of the enclosure into 22 areas of

different types of vegetation. These different areas were included in ArcView. Table 1 summarizes the cover percent for each area. Area 0 was the indoor housing and up to it. The temperature was also noted for each hour of observation. We obtained this data from the Internet (<http://www.weatheronline.co.uk> ; <http://www.infoclimat.fr> ; <http://www.meteociel.com>), which was recorded at the meteorological station of Strasbourg-Entzheim, a distance of 10km from the enclosure. The temperature was scored in degree Celsius. During the observation sessions, the temperature rose from  $-6.1^{\circ}$  to  $14.5^{\circ}$  and its average was  $3.97 \pm 0.25^{\circ}$  (N = 192).

### 3. Data analysis

For each scan, we calculated the distance separated by two individuals, i.e. 45 distances for each scan. Then we calculated the mean distance between individuals (N =  $45 * 558 = 25110$ ).

We estimated the activity budget of the group by dividing the number of scans where the group was carrying out an activity (foraging, socializing, moving, and resting) by the total number of scans.

We scored the distance walked by animals when they collectively moved from one area to another one, these events were qualified as collective movements (Leca et al. 2003; Dumont et al. 2005; Sueur and Petit 2008). For each day of observation we summed the distances of collective movements. We then calculated the mean distance walked by animals per day, i.e. the daily path length.

We calculated the percent of time animals spent in trees by dividing the number of scans where animals were in trees by the total number of scans. We then assessed using Spearman rank correlation if leafing had an influence on the number of scans in trees per day. In addition, we carried out a Mann-Whitney test to assess if the mean number of scans in trees was different between the non-leafing period (N = 11 days) and the leafing period (N = 13 days). The beginning of the leafing period was set at February 15<sup>th</sup>, according to the leafing period of the principal tree species in the enclosure (*Acer Pseudo-Platanus L.*, *Fraxinus excelsior L.*, *Robinia pseudacaci L.*).

Table 1: Mean percentage cover of the different strataes (grass, trees, bushes) and topography (mean altitude, mean slope, mean exposure) for the different areas in the enclosure of the Tonkean macaques group. Area 0 is not indicated because it corresponds to the indoor housing.

Zone	percentage cover of grass	percentage cover of trees	percentage cover of bushes	number of bushes	mean altitude	mean slope	mean exposure
1	10.00	5.00	5.00	26	183.82	21.50	148.31
2	8.75	5.00	5.00	26	186.22	25.06	149.74
3	5.00	5.00	5.00	18	190.76	22.20	190.15
4	10.00	0.00	10.00	28	188.69	29.86	161.05
5	7.50	5.00	5.00	35	193.91	39.74	134.28
6	5.00	5.00	5.00	26	189.94	9.29	216.91
7	10.00	5.00	5.00	89	185.65	30.11	294.95
8	5.00	0.00	5.00	61	191.39	24.32	156.16
9	10.00	5.00	5.00	36	190.63	19.18	149.03
10	11.25	5.00	5.00	47	191.14	9.10	272.87
11	100.00	0.00	0.00	0	189.43	12.06	98.50
12	98.75	0.00	0.00	0	183.05	11.14	171.33
13	10.00	5.00	0.00	0	185.06	15.25	121.20
14	10.00	5.00	0.00	0	187.45	7.50	178.34
15	20.00	5.00	0.00	0	188.68	20.78	159.69
16	90.00	0.00	0.00	0	187.87	11.31	163.40
17	10.00	5.00	0.00	0	189.49	15.56	175.23
18	0.00	5.00	0.00	0	186.33	35.50	335.21
19	11.25	0.00	0.00	0	185.16	41.64	307.73
20	10.00	0.00	0.00	0	177.72	2.74	165.97
21	0.00	5.00	0.00	0	184.36	37.36	285.94

We calculated the duration of each activity and the total duration (i.e. regardless of the activity) of land use per square meter in order to determine if the animals used their environment heterogeneously and if they carried out any specific activity in certain areas. This was our main dependant variable, expressed in minutes per square meter. For analyses and graphs, values were truncated to two decimals.

Using the Digital Elevation Model, we calculated different topographic variables (e.g. altitude, slope, exposure). We used the percentage cover of grassland, the percentage cover of bushes, the number of bushes and the percentage cover of trees as different independent variables for vegetation. For each value of land-use duration in the enclosure we calculated a mean value using ArcView.

The temperature was attributed to the position of each individual at the time of the scan. We used this temperature data to assess if individuals occupied areas more exposed to sunlight. Exposure to the sun was calculated according to the cardinal direction of slope (south facing slopes are exposed to the sun) and the sum of percentage cover of bushes and of percentage cover of trees. We obtained values of exposure to the sunlight from 0 (exposure towards the North, percentage cover = 100) to 881 (exposure towards the South, percentage cover = 0).

We tested differences of use duration between areas using One-way ANOVA. We then tested whether each area was used in the same way for both socializing and foraging using a Spearman rank correlation test. Areas not used were not included in this test. We conducted simple and multiple regression analyses to assess the influence of independent variables (topography and vegetation) on the duration of use of different locations for socializing and resting activities and also for foraging.

Temperature was correlated with exposure to sunlight for each individual's position using the Spearman rank correlation test.

Analyses were performed using SPSS 10 (SPSS Inc., Chicago, USA).  $\alpha = 0.05$ . Means are  $\pm$ S.E.

## RESULTS

### 1. Activity budget and daily path length

The mean distance between individuals is  $4.17 \pm 0.05$  meters.

The group spent most of the time resting (36.7%), followed by socializing (28%), moving (19.8%) and foraging (15.5%).

The average daily path length (from 09:00 to 17:00 pm) of the group was  $805 \pm 162$  meters.

### 2. Locomotion substrate

We investigated whether the studied animals spent more time in trees or on the ground. From the total of all observations made, we found that they spent 11.5% of their time in the trees. This pattern varied over time, i.e. with increased leafing (Spearman rank correlation,  $r = 0.534$ ,  $N = 24$ ,  $P = 0.007$ ). Indeed, animals spent more time in trees during the leafing period than during the non-leafing one (Mann-Whitney,  $U = 26.5$ ,  $N_{\text{leafing}} = 13$ ,  $N_{\text{non-leafing}} = 11$ ,  $P = 0.008$ ,  $m_{\text{leafing}} = 15.2 \pm 2.5\%$ ,  $m_{\text{non-leafing}} = 6.8 \pm 3.4\%$ ).

### 3. Use of parkland

The analysis for overall group activity on the ground showed that the group used the enclosure in a heterogeneous way (One-way ANOVA,  $F = 204.5$ ,  $df = 508$ ,  $P < 0.00001$ , Fig.1a). Two areas were the prime ones for all activities. The first one was in and up to the indoor housing (180-960 min/m<sup>2</sup>, area 0) and its vicinity (40-160 min/m<sup>2</sup>, areas 3, 6, 15). The other areas were localized in the southwest part of the enclosure where the group stayed between 10 to 40 minutes per square meter (area 8). We mapped the entire enclosure for the duration of land use for resting and socializing (Fig.1b) and for the duration of land use for foraging (Fig.1c), and found that the areas used for resting or socializing were not the same as those used for foraging (Spearman rank correlation, one-tailed,  $r = 0.282$ ,  $N = 17$ ,  $P = 0.136$ ). The resting and socializing activities were located in the two prime areas (area 0-3 and area 8, Fig.1b) in addition to two other areas next to the indoor housing (area 6-15), whereas the

foraging areas seemed to be more numerous and more dispersed throughout the enclosure. For foraging activities the highest values (8-11 min/m<sup>2</sup>) are also localized around the indoor housing (area 15-17, Fig.1c) where pellets and water were available. However, animals seemed to search and to eat different food in many other areas (1-8 min/m<sup>2</sup>, areas 2, 4, 5, 7, 8 and 10, Fig.1c) other than only pellets in area 0.

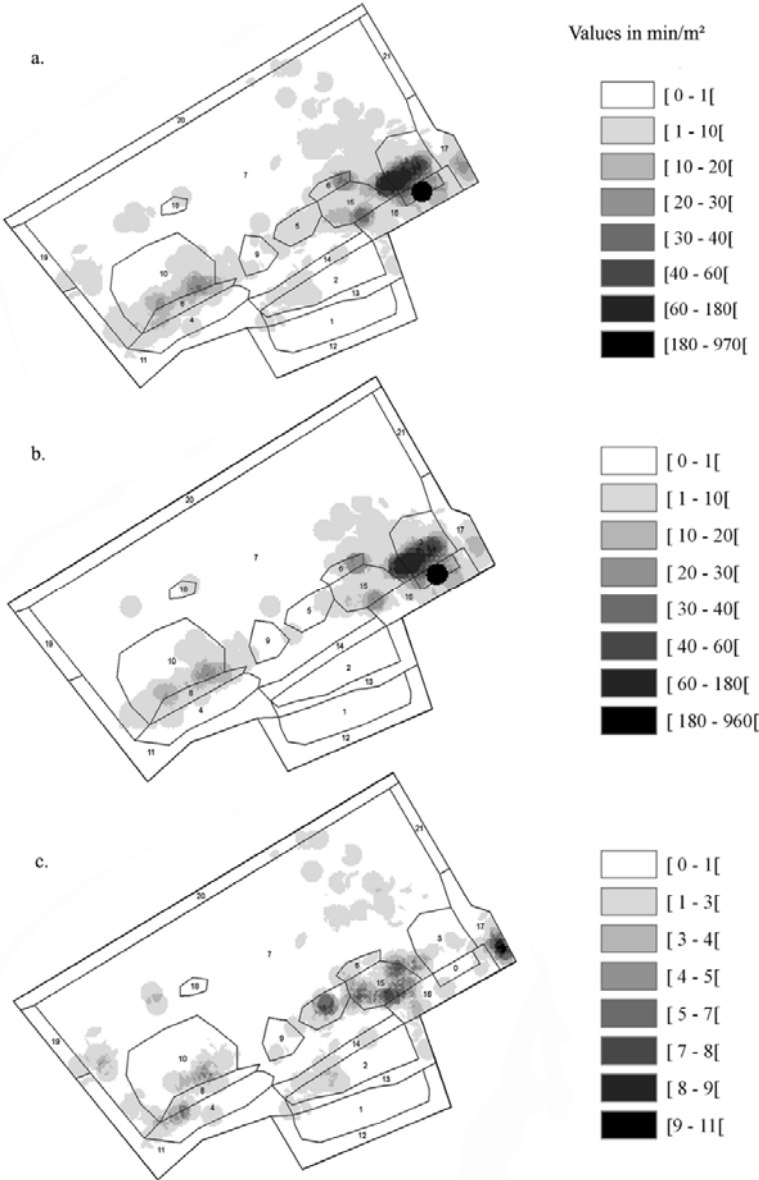


Figure 1: Maps of land-use duration in the enclosure (in minutes per square meter, during observation sessions) for all activities (a.), for resting and socializing (b.), for foraging (c.). Numbers on the maps indicate the different areas, from 0 to 21. These maps were obtained using ArcView (Li et al., 2005; Ormsby et al., 2004).

#### 4. Characteristics of the used areas

We wanted to assess if the preferentially used areas had any specific characteristics of topography or vegetation. We carried out multiple regression analyses by separating the duration of land use for socializing and resting and the duration of land use for foraging. The results showed that the topography had an effect on the duration of land use for socializing and resting ( $F = 55.90$ ,  $df = 25$ ,  $P < 0.0005$ ,  $R^2 = 0.879$ ). However, only the altitude and the exposure contributed significantly to explain the variance of the dependent variable ( $R^2_{\text{altitude}} = 0.536$ ,  $R^2_{\text{exposition}} = 0.413$ , Fig.2a and 2b). For foraging activity, the topography influenced the duration of land use ( $F = 21.57$ ,  $df = 26$ ,  $P < 0.0005$ ,  $R^2 = 0.729$ ); the slope and the exposure explaining its variance significantly ( $R^2_{\text{slope}} = 0.624$ ,  $R^2_{\text{exposition}} = 0.245$ , Fig.2c and 2d). Concerning the influence of the vegetation on resting and social activities, all variables had an effect on the duration of land use ( $F = 35.67$ ,  $df = 25$ ,  $P < 0.0005$ ,  $R^2 = 0.541$ ), but only the percentage cover of trees and the percentage cover of bushes significantly explained the variance of the dependent variable ( $R^2_{\text{trees}} = 0.513$ ,  $R^2_{\text{bushes}} = 0.509$ , Fig.2e and 2f). The analysis of foraging activity showed that vegetation also had an effect on the duration of land use ( $F = 156.49$ ,  $df = 26$ ,  $P < 0.0005$ ,  $R^2 = 0.965$ ). However, only the number of bushes and the cover percent of trees significantly influenced the dependent variable ( $R^2_{\text{grass}} = 0.254$ ,  $R^2_{\text{bushes}} = 0.947$ , Fig.2g and 2h).

To summarize, social and resting activities occurred in areas where the altitude was highest and where the density of bushes was also high. However, contrary to this, the group foraged in areas where the density of bushes and grass were low. In general, areas used by animals were often exposed to the sun and not sloped.



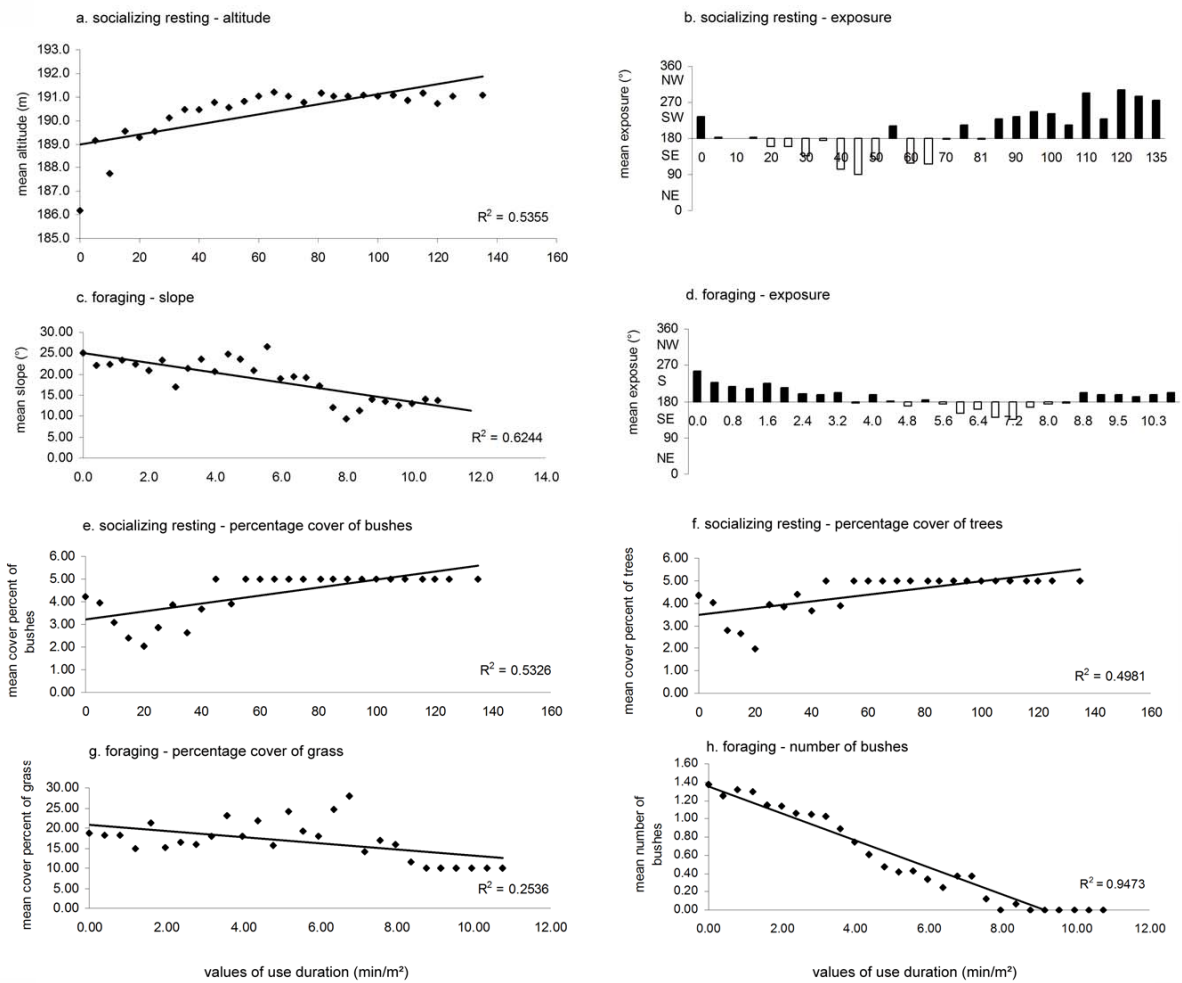


Figure 2: Influence of topography and vegetation on land-use duration for socializing-resting and for foraging activity. a) Influence of altitude on land-use duration for socializing-resting activities. b) Influence of exposure on land-use duration for socializing-resting activities. c) Influence of slope on land-use duration for foraging activity. d) Influence of exposure on land-use duration for foraging activity. e) Influence of cover percent of bushes on land-use duration for socializing-resting activities. f) Influence of cover percent of trees on land-use duration for socializing-resting activities. g) Influence of cover percent of grass on land-use duration for foraging activity. h) Influence of number of bushes (/m<sup>2</sup>) on land-use duration for foraging activity.

### 5. Altitude and visibility

We checked if being at high altitude offered a better visibility to the animals. For the group under investigation, the more crucial area of the enclosure was the entrance, i.e. from where vets, keepers or food arrived. We determined from which areas animals could see this entrance, using a surface analysis method in ArcView (Ormsby et al., 2004; Li et al., 2005). We could see on the map (Fig.3) that areas localized at high altitude (areas 0, 3, 5 and 8) were the only ones from which the entrance could be seen by Tonkean macaques (Spearman rank correlation,  $r = 0.587$ ,  $N = 18$ ,  $P = 0.010$ ).

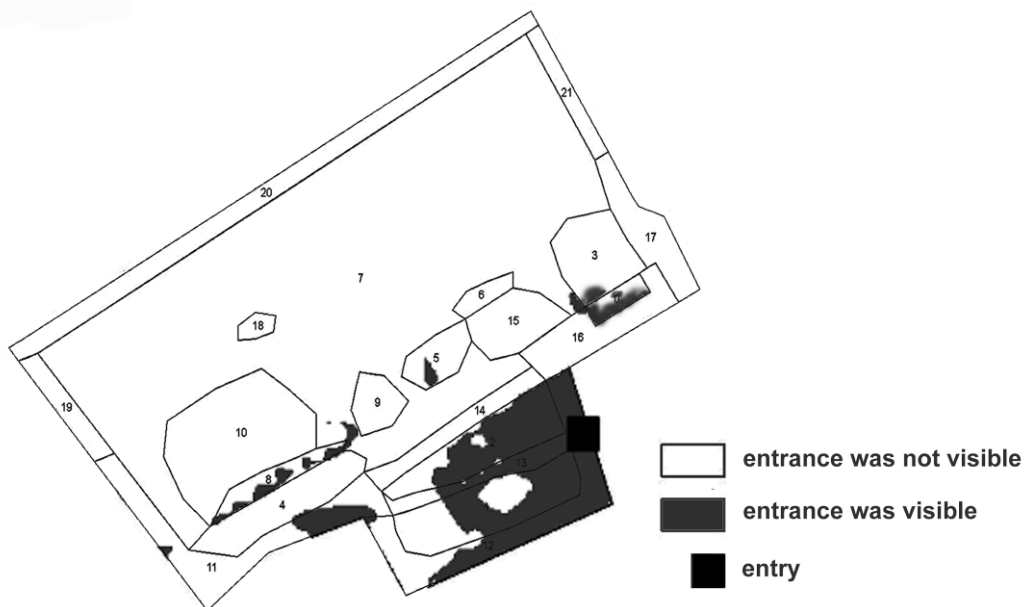


Figure 3: Map of the enclosure with zones where the entrance was visible (in grey) or not visible (in white). This map was obtained using a surface analysis in ArcView (Li et al., 2005; Ormsby et al., 2004). The black square indicates the entrance.

## 6. Influence of temperature on the enclosure use

In this part of the analysis, we assessed whether animals occupied areas most exposed to sunlight when the temperature was low, and areas less exposed to sunlight when the temperature was high.

A Spearman rank correlation test showed that the temperature was correlated with the exposure to the sunlight ( $r = -0.248$ ,  $N = 5580$ ,  $p < 0.0001$ ). Animals seemed to choose their areas according to the temperature: exposed areas with sunlight when the temperature was low, non-exposed areas when the temperature was high.

## DISCUSSION

As predicted, the group showed a shorter foraging time than a socializing or resting time. These results were probably a consequence of an *ad libitum* access to food. However, this does not mean that this activity budget was different to the one of wild Tonkean macaques. Indeed, Pombo et al. (2004) studied two wild groups of this species having a more different activity budget between them than with the group observed in this study. The same result was found for the daily path length. Similarly, through a direct comparison, Melfi and Feistner (2002) found that captive groups and wild groups of crested black macaques (*Macaca nigra*) displayed a similar activity budget.

Despite an *ad libitum* access to commercial primate pellets, the group still foraged for leaves and seeds in the enclosure. According to Dierenfeld and McCann (1999), this natural foraging could be due to an important presence of fibres and proteins in these plants. However, analyzing the nutrient composition of the selected plants species would be necessary to validate this hypothesis. We have also shown that the group under investigation seemed to spend more time on ground than in trees. Conversely, Pombo *et al.* (2004) reported that Tonkean macaques spent most of their time in trees. Interestingly, these authors reported that the wild Tonkean macaques they observed could be not completely habituated to observers, suggesting a potential human influence on the reduced time spent on the ground and explaining the preference of the macaques to escape in the trees. In addition, O'Brien and Kinnaird (1997) described Sulawesi macaques to be highly terrestrial where predation pressure is low, an explanation also valuable for our studied group. Furthermore, we showed that animals seemed to spend more time in trees during the leafing season (at spring time) and so were sensitive to seasonal changes. As previously reported, animals seemed to adapt their

behaviour according to the leafing or fruiting period, buds or fruits being rich in proteins (Dierenfeld and McCann 1999; Boinski and Garber 2000; Noser and Byrne 2007).

In this study, the Tonkean macaque group used its enclosure in a heterogeneous way with a preference for certain areas. Such results have been also found in captive chimpanzees and gorillas (Riss and Goodall 1976; Clarke et al. 1982; Ogden et al. 1993; Stoinski et al. 2001; Ross and Lukas 2006). Ross and Lukas (2006) reported that chimpanzees (*Pan troglodytes ssp.*) and gorillas (*Gorilla gorilla gorilla*) have preferences for particular environmental elements in their enclosures: chimpanzees preferred the highest tier of the enclosure, whereas gorillas preferred the floor level. Other studies in the captive environment confirmed these findings (Riss and Goodall 1976; Clarke et al. 1982; Ogden et al. 1993; Stoinski et al. 2001; Ross and Lukas 2006). The authors suggest that these preferences are correlated with the way of life of these species in their natural environment (Ross and Lukas 2006). For example, gorillas seemed to use the floor level because they are the least arboreal of the great ape species (Ross and Lukas 2006). This explanation could also hold for the Tonkean macaque group under investigation. Moreover, the study group matched specific areas to particular activities. The group foraged in areas where the density of bushes and grass was low. This allowed individuals to have easy access to plants, seeds and leaves, and also to the soil where seeds and invertebrates are buried. Indeed, Tonkean macaques are mainly frugivorous, but invertebrate food seems to also be important in their diet (O'Brien and Kinnaird 1997; Pombo *et al.* 2004; Riley 2007). On the other hand, social activities occurred in areas where the altitude and the density of bushes were high. These results can be explained in terms of vigilance and visibility (Boinski and Garber 2000; Stanford 2002). These areas allowed the monitoring of the enclosure entrance in which vet staff and keepers may enter. In terms of energy benefit, we have also shown that animals did not use sloping areas where walking seems to be more difficult. Moreover, animals seemed to expose themselves to sunlight when the temperature was low, and to avoid exposed areas when the temperature was high. We can therefore conclude that the animals choose areas in a thermoregulatory way (Hill et al. 2004; Hill 2006; Pruetz 2007).

Ecological pressures, like predation or food availability, seemed to lead animals to stay cohesive in order to increase their fitness (Alexander 1974; Wrangham 1980). Despite semi-free ranging conditions and *ad libitum* access to food and water, the studied group of

Tonkean macaques kept its cohesion and so behaved like wild Sulawesi macaques experiencing similar favourable environmental conditions (Hamada et al. 1988; Okamoto and Matsumura 2002; Riley 2005). It is possible that Tonkean macaques stayed cohesive due to their ecological past (Thierry 2004, 2007).

To conclude, the GIS methodology allowed us to score, visualize and analyze several parameters that could be difficult to measure with classical methodology. In this study, we observed how a group of Tonkean macaques used its captive and non-natural environment. The behaviour of the primates seemed to be constrained by similar factors to those affecting wild populations (Boinski and Garber 2000; Stanford 2002; Hill 2006; Ross and Lukas 2006; Pruetz 2007; Riley 2007). We are conscious that this study focused on only one group and needs to be replicated. Nevertheless, such a study is crucial to understanding the behaviour of captive animals, in particular to survey and assure their welfare.

#### **ACKNOWLEDGMENTS**

The authors are grateful to J. Dubosq, T. Polowsky for technical assistance and to M. Dindo and R. Knowles for language advice. Thanks are extended to anonymous reviewers for their helpful comments on a previous version of the manuscript.

## **2. Méthodes générales d'étude des déplacements collectifs spontanés**

### **2.1. Protocole d'observation**

Trois phases ont été distinguées dans le déroulement d'un déplacement collectif : avant le départ, au moment du départ et après le départ de l'initiateur. Ces phases ont été décrites chacune dans différentes études (Byrne, 2000 ; Kummer, 1968 ; Leca et al., 2003 ; Prins, 1996 ; Stewart & Harcourt, 1994 ; Watts, 2000) mais n'ont jamais été étudiées les trois à la fois. La prise en compte de ces trois phases permet de mieux analyser le déroulement et permet de mieux analyser les variables qui influencent les processus des déplacements collectifs. Les déplacements collectifs contenant des évènements agonistiques et des consortes sexuels n'ont pas été pris en compte. De même, seuls les déplacements collectifs où 2/3 des individus du groupe était présent dans la zone de départ et les zones adjacentes ont été analysés et ce uniquement pour des raisons de rigueur d'analyse. Ces zones ont été déterminées grâce à des études préliminaires (Sueur et al., 2008 ; cf. 1.4.6. Validation de l'étude menée en semi-liberté pour des détails concernant le second groupe de macaques de Tonkean). Des plans de chaque parc à l'échelle 1/500 ont été réalisés afin de relever la position des individus avec une précision de  $\pm 1\text{m}$ .

#### **2.1.1. Observations du groupe avant le départ de l'initiateur**

Grâce aux enregistrements vidéo, les comportements de chaque individu ainsi que leur identité ont été relevés dans les 5 minutes précédant un déplacement collectif, en utilisant la technique d'échantillonnage *ad libitum* (Altmann, 1974). Le temps d'apparition de chaque comportement est noté.

#### **2.1.2. Observations du groupe au moment du départ de l'initiateur**

Une tentative de départ a été définie quand un individu parcourait 10 mètres en moins de 40 secondes. Cet individu a été qualifié d'initiateur. Ce critère est le même que celui de Leca et al. (2003) et correspond à la définition de Dumont et al. (2005). L'identité et les

comportements de cet individu sont relevés en utilisant la technique d'échantillonnage par individu (Altmann, 1974). Le moment du départ de l'individu est enregistré. De même les moments d'apparition et d'extinction de chaque comportement sont enregistrés. Au moment du départ de l'initiateur, la position et l'activité (fourragement, au repos, activité sociale) de chaque individu sont relevées.

Si aucun autre individu ne part dans la direction de l'initiateur dans les cinq minutes qui suivent son départ, alors la tentative de départ est dite 'échouée' et l'observation par individu est stoppée. Si un individu suit l'initiateur dans les cinq minutes après son départ alors on considère l'évènement comme un déplacement collectif. Un suiveur est défini comme un individu partant dans une direction formant un angle inférieur à 45° avec la direction de l'initiateur, sur cinq mètres au minimum. Cette fenêtre de temps de cinq minutes a été déterminée par l'analyse des latences séparant les adhésions de deux individus se suivant. Le déplacement collectif est considéré comme terminé quand aucun individu n'a adhéré à ce dernier dans les cinq minutes suivant le départ du dernier suiveur.

### **2.1.3. Observations du groupe après le départ de l'initiateur**

Le comportement et l'identité de chaque suiveur sont relevés selon la technique d'échantillonnage par individu (Altmann, 1974). Le moment de départ de chaque individu est enregistré. De même, les moments d'apparition et d'extinction de chaque comportement pour chaque individu sont enregistrés.

L'activité et la zone d'arrivée de chaque individu sont notées.

## **2.2. Données relevées**

### **2.2.1. Données socio-démographiques**

Chaque individu du groupe est caractérisé par son *âge*, son *sexe*, et son *rang hiérarchique*. L'âge et la dominance sont des variables numériques discrètes, tandis que le

sexe est une variable catégorielle (*mâle/femelle*). Pour la parenté, deux classes (*apparenté/non apparenté*) ont été définies. Sont apparentés les individus qui appartiennent à la même lignée maternelle, quel que soit leur degré d'apparentement. Pour l'affiliation, les dyades d'individus sont caractérisées par leur relation de proximités (cf. 2.2.5.2. Relations de proximité et de contact). Les individus de moins de trois ans ont été traités comme une seule entité (« jeunes ») ou exclus des analyses, du fait de l'impossibilité de les distinguer. De plus, lors des déplacements, les jeunes se déplaçaient toujours ensemble (dans le même sous-groupe) quand ils n'étaient pas portés par leur mère ou un autre individu.

### **2.2.2. Données comportementales**

Ont été considérés ici les différents signaux que les individus pouvaient émettre avant un déplacement, lors du départ et lors de la progression d'un déplacement collectif (Meunier et al., 2007). Ces variables sont :

- *vitesse initiale*: de chaque individu, en mètre par seconde, sur les 10 premiers mètres qu'il parcourt après son départ ;
- *regard en arrière* : l'individu tourne la tête et regarde dans la direction des autres membres du groupe, cette variable est exprimée en fréquence d'émission du comportement et ce pour chaque individu, tout au long du déplacement (figure 10);
- *pause* : l'individu arrête son déplacement pendant au moins 2 secondes, cette variable est exprimée en fréquence d'émission du comportement ; une pause doit être séparée de plus de 2 secondes de la précédente pour que l'on considère 2 évènements distincts.
- *avancée* : l'individu effectue une avancée de moins de 5 mètres (en opposition à la distance minimum que le suiveur doit parcourir) dans la direction du déplacement. Cette variable est exprimée en fréquence ; un arrêt de plus de 2 secondes dans une séquence d'avancée est le critère utilisé pour considérer deux évènements distincts.
- *lood call* : vocalisation aigue composée d'unités à fréquences différentes (Thierry et al., 2000)



La présence ou l'absence d'une *tentative de départ précédente échouée* a également été relevée, c'est-à-dire si avant le déplacement collectif étudié il y a eu ou non une tentative de déplacement où aucun individu n'a adhéré après le départ de l'initiateur. L'identité de l'individu à l'origine de cette tentative de départ échouée est également notée.

L'*activité globale* du groupe avant et après un déplacement collectif a aussi été considérée dans l'analyse des données. Cette activité a été qualifiée soit de *repos*, de *sociale* (quand les individus jouent ou se toilettent), soit d'*alimentaire* (quand les individus fourragent ou sont dans l'animalerie) et quand plus de 50% des individus présents effectuaient l'une ou l'autre de ces activités.



Figure 10 : illustrations du comportement de coup d'œil par les individus indiqués par une flèche.

### 2.2.3. Données spatiales

#### *Etat de dispersion du groupe*

- Il a été qualifié de *groupé* si tous les individus étaient situés à moins de 5 mètres les uns des autres ; dans cette condition, 3 (2 pour le second groupe de macaques de Tonkean) individus au plus pouvaient être situés à plus de 5 mètres de leurs congénères.
- L'état du groupe était considéré comme *en sous-groupes* si deux sous-groupes ou plus, dans lesquels les individus étaient à une distance de 5 mètres maximum les uns des autres, étaient séparés d'une distance de plus de 5 mètres. Dans cette configuration, au plus 3 (2 pour le second groupe de macaques de Tonkean) individus isolés pouvaient être situés à plus de 5 mètres de tous leurs congénères.
- Enfin, le groupe a été qualifié de *dispersé* si plus de 3 (2 pour le second groupe de macaques de Tonkean) individus isolés étaient à plus de 5 mètres de tous leurs congénères.

#### *Position dans le groupe de l'individu initiateur*

Quand un déplacement collectif était initié, la position dans le groupe de l'initiateur était relevée (à partir de la distance qu'il y avait entre le centre et la périphérie du groupe).

- Si l'individu était localisé à plus de deux tiers de la distance du centre du groupe ou du sous-groupe sa position était qualifiée de *périphérique*.
- Si l'individu était localisé à moins de deux tiers de la distance du centre du groupe ou du sous-groupe sa position était qualifiée de *centrale*.

### 2.2.4. Données temporelles

Le temps de station du groupe est la durée qui sépare la fin d'un déplacement collectif du début du déplacement collectif qui le précède. Pendant cette durée, le groupe ne se déplace pas mais effectue une activité de fourragement, de repos ou social.

Le temps de station pour chaque individu est qualifié de latence de départ et est défini comme l'intervalle de temps qui sépare la fin d'un déplacement collectif du départ de cet individu. La latence de départ de l'initiateur est donc égale au temps de station du groupe. La latence de départ est notée pour chaque individu participant à un déplacement collectif. Dans un même

déplacement collectif, le temps séparant le départ de deux individus est qualifié de latence interindividuelle. Concernant l'initiateur qui est le premier individu à partir, sa latence interindividuelle est considérée égale à sa latence de départ.

L'individu adhérent donc selon un ordre dans le temps. Cet ordre est enregistré. L'initiateur est le premier individu à partir et son rang est 0. Le premier suiveur a la position 1, le  $j^{\text{ème}}$  suiveur a le rang  $j$  quand  $j$  individus le précédent.

### **2.2.5. Données relevées en dehors des déplacements collectifs**

Certaines données ont été relevées hors du contexte de déplacements collectifs afin de caractériser les relations sociales entre les membres d'un groupe.

#### **2.2.5.1. Hiérarchie sociale des groupes**

La hiérarchie de dominance de chaque groupe a été obtenue en utilisant des données provenant d'interactions agressives spontanées et d'un test de compétition alimentaire où un dispositif donne un accès exclusif à une source de jus de fruit, i.e. seul un individu peut boire à la fois. Les comportements pris en compte sont : les agressions unidirectionnelles (pas de protestation de l'individu attaqué), les évitements (l'individu qui boit part avant l'arrivée d'un autre individu à la source), les supplantations (l'individu qui arrive déplace l'individu qui boit). Les juvéniles ne sont pas pris en compte dans les analyses. Les individus sont ensuite classés de façon linéaire dans un tableau à double entrée en fonction de la fréquence et du sens des interactions agonistiques. La linéarité de la hiérarchie est testée à l'aide du logiciel Matman (de Vries et al., 1993, de Vries, 1995). Le test donne deux valeurs, une p-value et un indice de linéarité  $h'$  (basé sur l'indice  $h$  de Laudau corrigé pour les valeurs manquants dans la matrice, de Vries, 1998) évoluant entre 0 et 1. Plus ce  $h'$  tend vers 1, plus la hiérarchie tend vers une forte linéarité que celle obtenue par le hasard.

#### *2.2.5.1.1. Hiérarchie du premier groupe de macaques de Tonkean*

La hiérarchie du groupe Vorik est linéaire ( $h' = 0,81$  ;  $P < 0,0001$ ). L'ordre de dominance, de l'individu le plus dominant au plus dominé, est le suivant : Vorik, Bulle, Véro, Lewis, Max, Kronos, Milos, Véra, Bouboule, Némó, Gémule, Marie, Fannie, Daisie, Julie, Niels.

#### *2.2.5.1.2. Hiérarchie du second groupe de macaques de Tonkean*

La hiérarchie du groupe Gaëtan est linéaire ( $h' = 0,79$  ;  $P = 0,0006$ ). L'ordre de dominance, de l'individu le plus dominant au plus dominé, est le suivant : Gaëtan, Jeanne, Lady, Patsy, Néréis, Olga, Shan, Tao, Ulysse, Ujung.

#### *2.2.5.1.3. Hiérarchie du groupe de macaques rhésus*

La hiérarchie du groupe Rocco est linéaire ( $h' = 0,73$  ;  $P < 0,0001$ ). L'ordre de dominance, de l'individu le plus dominant au plus dominé, est le suivant : Rocco, Polka, Passion, Véga, Kabouki, Jinseng, Kinoa, Coco, Madmax, Barnie, Orlando, Calcetines, Cléo, Lince, Volga.

#### *2.2.5.2. Relations affiliatives*

Les relations d'affiliation ont été définies par l'utilisation de la méthode d'échantillonnage en instantané (Altmann, 1974). A chaque relevé instantané, j'ai déterminé quels individus étaient en contact ou à proximité. Un contact entre deux individus est défini quand les deux individus se touchent. Deux individus sont dits 'à proximité' s'ils sont séparés d'une distance inférieure ou égale à 1 m. Seuls les relevés où tous les individus du groupe ont été observés ont été conservés pour les analyses. Le ratio de proximités entre deux individus est défini comme le nombre de scans où ces deux individus ont été observés ensemble à moins d'un mètre, divisé par le nombre total de scans. Le ratio de contacts entre deux

individu est défini comme le nombre de scans où ces deux individus ont été observés en contact, divisé par le nombre total de scans.

#### 2.2.5.2.1. Relations affiliatives du premier groupe de macaques de Tonkean

Les relations de proximités et de contacts du premier groupe de macaques de Tonkean n'ont pu être relevées au cours de la période d'observation de ce dernier.

#### 2.2.5.2.2. Relations affiliatives du second groupe de macaques de Tonkean

111 relevés ont été effectués pour l'observation du second groupe de macaques de Tonkean. Les relations de contact et de proximité sont illustrées dans la matrice de la figure 11.

	Gaetan	Patsy	Olga	Jeanne	Lady	Néréis	Ulysse	Shan	Ujung	Tao
Gaetan		9	6	12	5	5	8	4	6	19
Patsy	16		3	5	1	1	0	0	0	0
Olga		7		10	15	6	10	10	15	15
Jeanne		4	16		7	21	2	2	2	8
Lady			9	9		5	18	8	10	7
Néréis			14	14	31		2	3	10	4
Ulysse				12	3	10		3	6	15
Shan				22	25	13		0	5	2
Ujung					8	41	8	9	11	9
Tao						8	12	2	22	1
							9	5	16	6
							1	1	7	8
								28	39	26
								4	0	1
									24	20
									0	0
										20
										1

Figure 11 : relations affiliatives du second groupe de macaques de Tonkean; matrice de proximités (cases blanches, sans les contacts) et de contacts (cases grises). Les nombres sont des fréquences d'observations d'individus à proximité ou en contact. 111 scans ont été réalisés pour ce groupe.

### 2.2.5.2.3. Relations affiliatives du groupe de macaques rhésus

88 relevés ont été effectués pour l'observation du groupe de macaques rhésus. Les relations de contacts et de proximités sont illustrées dans la matrice de la figure 12.

	Rocco	Polka	Pas.	Vega	Kab.	Jin.	Kinoa	Coco	Mad.	Barnie	Orl.	Cal.	Cleo	Lince	Volga
Rocco		0	3	4	2	9	4	3	0	1	1	0	5	1	0
		0	7	3	0	3	2	3	0	0	0	0	2	0	0
Polka			0	3	8	1	0	3	0	1	0	0	0	1	0
			0	2	5	0	0	5	0	0	0	0	0	0	0
Pas.				24	8	3	8	3	1	0	3	0	1	0	0
				6	8	1	2	0	0	0	0	0	0	0	0
Vega					2	2	8	2	2	0	0	2	1	0	1
					0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Kab.						2	2	3	1	5	3	0	1	0	0
						1	0	0	0	1	0	0	0	0	0
Jin.							2	4	2	3	3	0	2	2	1
							4	0	0	2	0	0	2	0	0
Kinoa								2	1	4	6	4	3	1	1
								0	0	0	0	0	0	0	0
Coco									8	6	4	2	7	5	1
									2	3	0	0	1	1	0
Mad.										9	7	3	2	6	0
										1	1	0	0	0	0
Barnie											9	3	6	8	0
											0	0	0	1	0
Orl.												5	3	4	2
												1	1	0	0
Cal.													0	3	0
													0	0	0
Cleo														4	1
														0	0
Lince															0
															0
Volga															

Figure 12 : relations affiliatives du groupe de macaques rhésus ; matrice de proximités (cases blanches, sans les contacts) et de contacts (cases grises). Les nombres sont des fréquences d'observations d'individus à proximité ou en contact. 88 scans ont été réalisés pour ce groupe.

## 2.3. Modélisation et données issues des simulations

### 2.3.1. Les systèmes multi-agents

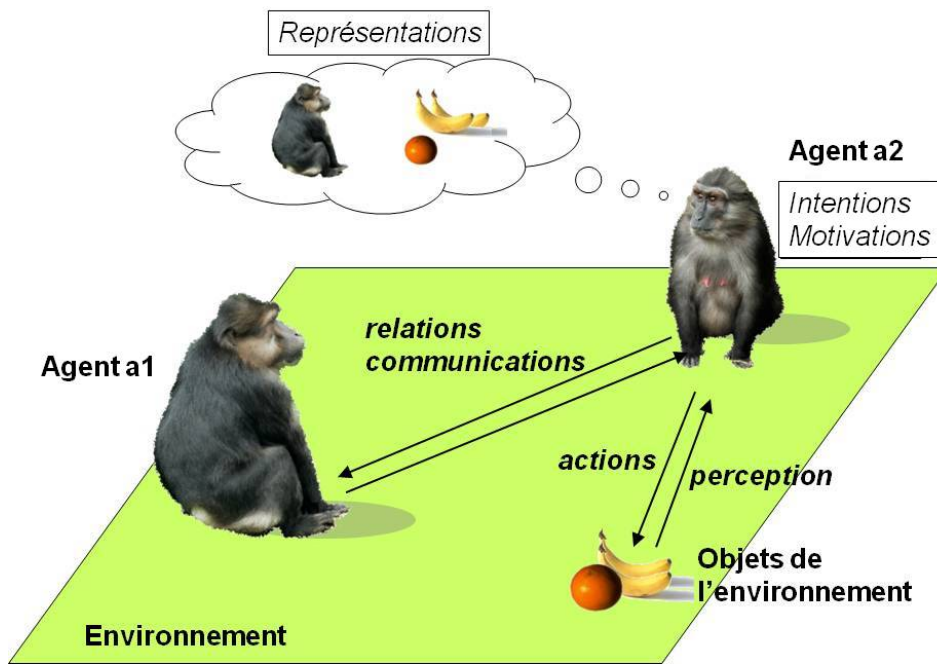
Tout modèle peut être caractérisé par une structure de base décomposée de la manière suivante (figure 13, Amblard, 2003):

$M = \{A, G, E, S, T\}$ ,  $M$  étant le modèle

- d'une *population A d'individus ou agents (ici a1 et a2)*. Les individus peuvent être homogènes ou caractérisés chacun par un ensemble de variables et paramètres propres. Ces individus peuvent avoir des représentations, des intentions et des motivations (selon l'architecture BDI, *belief, desire, intention* ; Rao et Georgeff, 1991 ; Cohen et Levesque, 1988). Dans mon modèle, les individus sont simplement caractérisés par un ensemble de variables données ;
- d'un *graphe d'interactions ou réseau social G*, ensemble des relations sociales, qui contraint les interactions entre les entités du modèle ; comme ici la communication ;
- d'un *environnement et espace E* dans lequel les entités peuvent être situées ;
- d'un ensemble de *facteurs exogènes S*, objets de l'environnement pouvant influencer le comportement des agents (les agents peuvent ou ne peuvent pas agir sur ces facteurs) ;
- d'une *représentation et d'une gestion du temps T* associée au modèle ;

### 2.3.2. Paramètres généraux

Le principe du modèle est d'expliquer les probabilités de départ des individus observés et le nombre de suiveurs impliqués dans les déplacements collectifs des groupes étudiés. Pour expliquer les probabilités de départ, j'ai suivi le même raisonnement que Meunier et al., 2006.



© Cédric Sueur

Figure 13 : représentation imagée d'un agent (a1) en interaction avec son environnement et un avec un autre agent (a2) dans un système multi-agents.

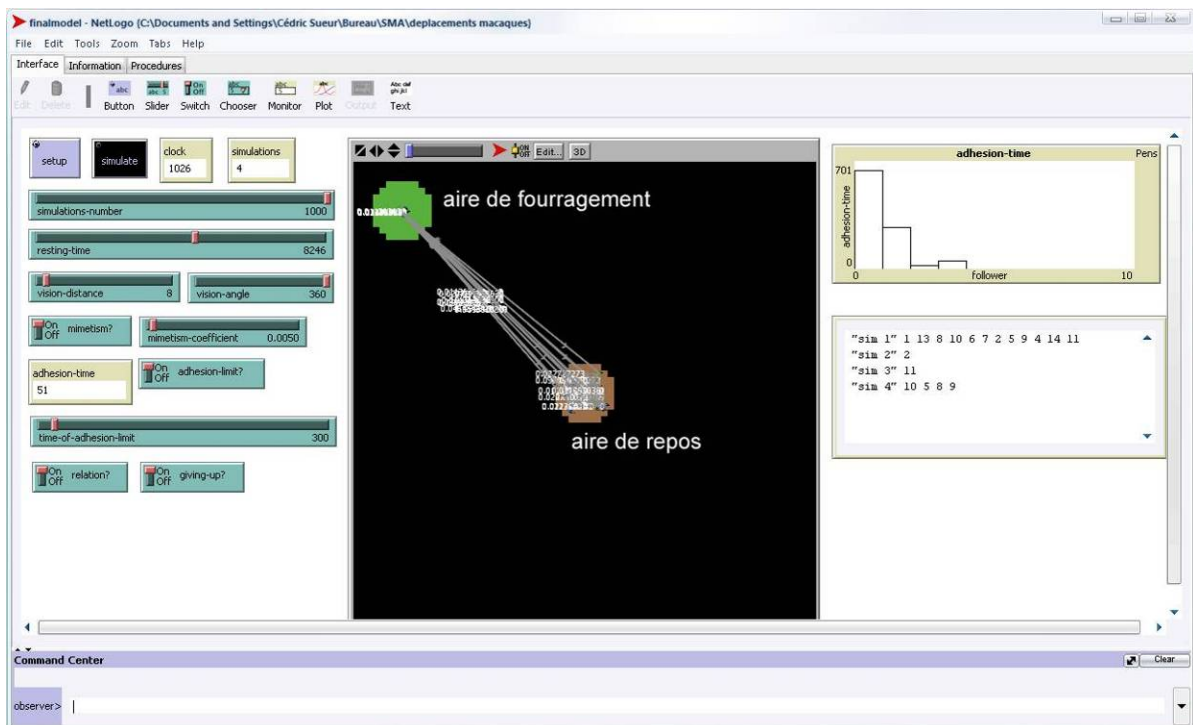


Figure 14 : Interface graphique du modèle développée sous Netlogo 3.14. L'aire de repos (en marron) et l'aire de fourragement (en vert) sont indiquées.



Les modèles ont été créés sous Netlogo 3.14, environnement de programmation pour la modélisation et la simulation de phénomènes collectifs (Wilensky, 1999, figure 15). Les macaques sont représentés par des agents ayant des caractéristiques individuelles que j'ai implémentées (âge, sexe, dominance) et des relations entre eux. Ces relations sont les relations affiliatives et les relations de parenté. J'ai fixé la valeur d'apparement à 0 pour les individus non-apparentés et 1 pour les individus apparentés. Tandis que les valeurs des relations affiliatives correspondent au ratio de proximités ou de contacts observés pour chaque dyade dans le groupe et évoluent entre 0 (les individus n'ont jamais été vus ensemble) à 1 (les individus ont toujours été vus ensemble). Les agents évoluent dans un milieu composé d'aires. Au début d'une simulation, les agents sont dans une aire appelé 'aire de repos' et vont se déplacer vers une autre aire qualifiée 'aire de fourragement' (figure 14). Dans le modèle testant l'effet de deux initiations simultanées sur les décisions, deux aires de fourragement sont présentes. Les individus doivent alors choisir entre suivre l'un ou l'autre des deux initiateurs.

Ce modèle permet d'étudier quel individu vont suivre les autres individus du groupe et l'effet de son statut afin de mieux identifier les facteurs sociaux influençant la probabilité de départ des individus.

Un cycle dans le modèle, ou pas de temps, correspondant à une seconde. Le moment où chaque individu va partir vers le site de fourragement va dépendre de sa probabilité de départ qui va être implémentée dans le modèle. A chaque cycle de simulation, un nombre compris entre 0 et 1 est tiré au hasard pour chaque agent au repos, i.e. dans la zone repos. Si ce nombre est plus grand que la probabilité de départ de l'agent, alors celui-ci se déplace de la zone de repos vers la zone de fourragement. Si ce nombre est inférieur à la probabilité de départ, alors l'agent reste dans la zone de repos. Concernant les déplacements collectifs provoqués avec initiations simultanées, l'agent part dans la direction où sa probabilité de départ est la plus grande. Quand l'agent se met à se déplacer, alors le temps (nombre de cycles) est enregistré et considéré comme la latence de départ de cet agent.

Un temps d'adhésion limite est fixé à 300s, ce qui correspond au cinq minutes du protocole d'observation des déplacements collectifs spontanés qui permet de déterminer comme terminé

un déplacement collectif quand aucun individu n'a adhéré à ce dernier durant ce laps de temps. Ce paramètre est nécessaire à l'étude de la distribution du nombre de suiveurs.

Pour chaque hypothèse testée, le nombre de simulations a été fixé à 1000.

### 2.3.3. Règles concernant l'agent initiateur

La probabilité de départ va être différente selon l'hypothèse testée, sauf pour le premier individu à partir, i.e. l'initiateur. En effet, l'initiateur est le seul individu dont la probabilité de départ ne va être influencée par les autres individus du groupe. La probabilité de départ  $\psi$  va être constante dans le cas de simulations de déplacements collectifs spontanés (cette hypothèse est justifiée par nos observations, voir chapitre IV paragraphe 1.2. article 5 : *selective mimetism at departure of collective movements in Tonkean macaques: theoretical and experimental approach*). Cette constance implique que la fraction des mouvements collectifs au temps  $t$  pour lequel aucun individu n'est parti en premier ( $P_0$ ) décroît d'une façon exponentielle. A  $t=0$  correspondant à la fin du déplacement collectif précédent,  $P_0 = 1$ , aucun mouvement collectif n'a commencé.

$$P_0(t) = e^{-\psi_{01}t}$$

$$\psi_{01} = \sum_{i=1}^N \lambda_i \quad (1,b)$$

Selon cette hypothèse, les latences moyennes de chaque individu  $I$  ( $\Delta T_i$ ) sont égales malgré le fait que la probabilité individuelle  $\lambda_i$  peut être différente :

$$\Delta T_i = \frac{1}{\psi_{01}}$$

Un individu avec une faible probabilité d'être le premier individu à partir a une plus faible latence de départ quand il est le premier individu à partir qu'un individu avec une grande probabilité d'être le premier à partir. Donc, les latences moyennes de départ de chaque individu ne sont pas différentes.

La fraction des mouvements collectifs où un individu I est le premier est :

$$\frac{M_i}{M_T} = \frac{\lambda_i}{\psi_{01}}$$

$M_i$  est le nombre de mouvements collectifs initiés par l'individu I et  $M_T$  est le nombre total de mouvements collectifs.

Dans le cas où les individus sont identiques ( $\lambda_i=1$ ), la probabilité individuelle d'être le premier à partir est  $1/N$  et, étant donné que  $\psi = N\lambda$ , sa latence est :

$$\Delta T_{0,1} = \frac{1}{\lambda N}$$

### 2.3.4. Règles concernant le départ des agents suiveurs

#### 2.3.4.1. Déplacements collectifs avec une seule initiation

La probabilité de départ des suiveurs va être différente selon l'hypothèse testée.

*Modèle de l'indépendance :*

Les individus peuvent être indépendants les uns des autres, c'est-à-dire qu'il n'y a pas d'influence du départ des autres membres du groupe sur le départ d'un individu. La probabilité par individu et par unité de temps reste constante (indépendante du nombre d'individus partis) :  $\lambda$

Pour ce modèle indépendant, il y a  $n$  macaques restants :  $n = N - (j-1)$ .

$j-1$  est le nombre d'individus participant au déplacement avant le départ du  $j^{\text{ème}}$  individu.

$\Delta T_{j-1,j}$  est la latence inter-rang du suiveur  $j$  et l'inverse de la somme des  $\lambda$  des individus n'ayant pas encore bougés.

$$\Delta T_{j-1,j} = \frac{1}{\sum_{l=1}^n \lambda_l}$$

$$(\lambda_1 = \dots = \lambda_N = \lambda):$$

Dans les cas de probabilités identiques

$$\Delta T_{j-1,j} = \frac{1}{n\lambda}$$

Les autres hypothèses testent le fait que le départ des individus est influencé par le départ des autres membres du groupe. Cet effet mimétique se traduit dans l'équation de probabilité de départ par un coefficient mimétique  $C$ . Ce coefficient est calculé en comparant dans les groupes observés la probabilité de départ de l'initiateur à celles des suiveurs. L'utilisation de ce coefficient mimétique implique que la distribution des latences de départ des initiateurs et la distribution des latences de départ des suiveurs restent des exponentielles. Cet effet mimétique peut-être anonyme -le départ d'un individu est influencé par celui des autres quel que soit leur statut ou leurs relations avec ce dernier- ou sélectif - le départ d'un individu est influencé par l'identité des individus partis. Ce mimétisme sélectif peut dépendre de la parenté, i.e. on ne suit que ses apparentés, ou bien des relations affiliatives, i.e. on ne suit que les individus avec qui on a de bonnes relations, qu'ils soient apparentés ou non.

#### *Modèle du mimétisme anonyme*

L'équation de la probabilité des  $n$  macaques restants de devenir le  $j^{\text{ème}}$  individus participant au déplacement pour le *modèle du mimétisme anonyme* est :

$$\psi_j = (\lambda + C(j-1)^\alpha)n$$

Où:

$C$  est le coefficient mimétique et  $\alpha$  exprime la synergie entre les individus. Nous nous limiterons au cas où le mimétisme est proportionnel au nombre d'individus partis ( $\alpha=1$ ).

$$\Delta T_{j-1,j} = \frac{1}{(\lambda + C(j-1))(N - (j-1))}$$

$\Delta T_{j-1,j}$  est la latence inter-rang moyenne du suiveur  $j$ .

Dans ce cas de mimétisme, la distribution des inverses des latences inter-rangs est une courbe montrant un minimum. Si  $\alpha = 1$ , cette courbe est parabolique :

$$\begin{aligned} \frac{1}{\Delta T_{j-1,j}} &= (\lambda + C(j-1))(N - (j-1)) \\ &= (\lambda - C)(N + 1) + j(2C + NC - \lambda) - Cj^2 \end{aligned}$$

### *Modèle de la parenté*

Concernant le modèle testant l'influence de la parenté, la probabilité de devenir le suiveur  $j$  dépend des relations qu'à chaque individu restant avec les individus en mouvement.

Si le mimétisme est influencé par la parenté, la probabilité de départ d'un individu restant  $i$  pour devenir le  $j^{\text{ème}}$  suiveur est :

$$\psi_i = \lambda + C(k_i \times 1 + a_i \times 0) = \lambda + Ck_i$$

Où:

$k_i$  est le nombre d'apparentés (de l'individu restant  $i$ ) en mouvement.

$a_i$  est le nombre de non-apparentés (de l'individu restant  $i$ ) en mouvement.

### *Modèle de l'affiliation*

Si le mimétisme est influencé par l'affiliation, la probabilité de départ d'un individu restant  $i$  pour devenir le  $j^{\text{ème}}$  suiveur est :

$$\psi_i = \lambda + C \sum_{k=1}^N M(k,i)$$

Où:

Où  $M(k,i)$  est le ratio des contacts entre l'individu  $k$  et l'individu  $i$  si l'individu  $k$  participe déjà au déplacement (voir 2.2.5.2. *Relations affiliatives*). Si l'individu  $k$  ne participe pas au déplacement :  $M(k,i)=0$ .

#### 2.3.4.2. Déplacements collectifs avec initiations simultanées

Concernant les simulations de déplacements collectifs provoqués avec initiations simultanées, les équations de probabilité de départ sont basées sur le modèle précédent. Cependant dans les initiations simultanées, les suiveurs doivent faire le choix entre partir ou rester, mais également entre suivre l'un ou l'autre des initiateurs. Le modèle fonctionne donc de la façon suivante : la direction choisie est celle où la probabilité de départ est la plus forte puis un nombre entre 0 et 1 est tiré au hasard et comparé à la probabilité de départ. Si le nombre est plus grand que la probabilité de départ, l'individu part dans la direction choisie (avec la plus grande probabilité). Le modèle de base intègre le fait que les individus ne sont pas indépendants ; dans toutes les hypothèses testées, le coefficient mimétique utilisé précédemment est intégré aux équations.

#### *Modèle aléatoire*

La première hypothèse est que les individus choisissent une direction selon les motivations des individus dans l'une et l'autre des directions. Un individu choisit donc l'une des directions indépendamment du nombre ou de l'identité des individus dans chaque direction, i.e. il choisit aléatoirement.

Pour ce *modèle aléatoire*, la probabilité des  $n$  macaques restants (eg individu  $i$ ) de devenir le  $j^{\text{ème}}$  suiveur est :

$$\psi_{jd} = \frac{\lambda n + C \sum j_d}{D}$$

Où :

$$n = N - \sum j_d$$

$C$  est le coefficient mimétique.

$j_d$  est le nombre d'individus en mouvement dans la direction  $d$  avant le départ du  $j^{\text{ème}}$  suiveur.

$\lambda_i$  est la probabilité individuelle d'adhérer au déplacement quelle que soit la direction.

$D$  est le nombre de mouvements collectifs simultanés, soient le nombre de directions. Dans cette étude,  $D = 2$ .

Pour cette hypothèse, le choix de la direction dépend seulement de  $\lambda_i$ .

### *Modèle anonyme*

Cette seconde hypothèse spécifie qu'un individu choisit la direction où il y a le plus d'individus.

Pour ce *modèle anonyme*, la probabilité des  $n$  macaques restants (eg individu  $i$ ) de devenir le  $j^{\text{ème}}$  suiveur est :

$$\psi_{jd} = \lambda n + C j_d$$

Le choix de la direction dépend principalement de  $j_d$  ( $j_d$  est toujours supérieur à  $\lambda_i$ ), un individu choisit la direction avec le plus d'individus.

### *Modèle de la parenté*

La troisième hypothèse teste l'influence de la parenté dans le choix de la direction. La probabilité d'un individu de choisir une direction dépend seulement du nombre d'individus apparentés à celui-ci dans cette direction.

Pour ce *modèle de parenté*, la probabilité des  $n$  macaques restants (eg individu  $i$ ) de devenir le  $j^{\text{ème}}$  suiveur est :

$$\psi_{id} = \lambda n + C(k_{id} \times 1 + a_{id} \times 0) = \lambda n + Ck_{id}$$

$k_{id}$  est le nombre d'individus apparentés (de l'individu  $j$ ) en mouvement dans la direction  $d$ .

$a_{id}$  est le nombre d'individus non apparentés (de l'individu  $j$ ) en mouvement dans la direction  $d$ .

La probabilité de choisir une direction dépend donc de  $k_{id}$  ( $k_{id}$  est toujours supérieur à  $\lambda_j$ ), un individu choisit la direction avec le plus d'individus qui lui sont apparentés.

### *Modèle de l'affiliation*

Dans le *modèle de l'affiliation*, j'ai testé l'influence des relations affiliatives (mesurées par les contacts entre les individus) d'un individu sur sa probabilité d'adhérer dans une ou l'autre des directions.

Pour ce modèle, la probabilité des  $n$  macaques restants (eg individu  $i$ ) de devenir le  $j^{\text{ème}}$  suiveur est :

$$\psi_i = \lambda n + C \sum_{k=1}^N M(k,i)_d$$

Où  $M(k,i)$  est le ratio des contacts entre l'individu  $k$  et l'individu  $i$  si l'individu  $k$  participe déjà au déplacement. Si l'individu  $k$  ne participe pas au déplacement :  $M(k,i)=0$ .



La probabilité de choisir une direction dépend donc de  $\Sigma M(k,i)$  ( $\Sigma M(k,i)$  est toujours supérieur à  $\lambda_i$ ), un individu choisit la direction avec le plus d'individus qui lui sont affiliés.

## **4. Analyses des données**

### **4.1. Analyses des réseaux sociaux**

#### **4.1.1. Les réseaux sociaux**

Le réseau social, c'est-à-dire les relations de parenté, de dominance ou d'affiliation, est l'élément majeur qui va structurer un groupe d'individus. Comme constaté par l'étude de Thierry et collaborateurs (2004) chez les macaques, les relations de dominance et de parenté qu'entretiennent des individus vont déterminer le style social qui, par rétroaction, va lui-même contraindre la forme et la fréquence des comportements de chaque individu (Thierry, 1985, 2004). Wilson (1975) identifia les réseaux sociaux comme le meilleur élément d'approche pour étudier la socialité chez les animaux. En parallèle à la modélisation dynamique, c'est donc également développée une méthode d'analyse des réseaux sociaux. Grâce à des indices permettant de quantifier le temps ou la fréquence d'association entre deux individus, l'analyse des réseaux sociaux permet de déterminer comment le groupe est structuré, si des individus ont un rôle plus important dans le groupe ou si des sous-groupes apparaissent au sein du groupe. Malgré le développement de cette méthodologie en sociologie (Cummins, 2000; Freeman, 1992), l'analyse des réseaux sociaux a été très peu utilisée dans l'étude des sociétés animales (Croft *et al.*, 2005; Krause *et al.*, 2007; Lusseau *et al.*, 2006; Wey *et al.*, 2008; Whitehead, 1997; Wittemeyer *et al.*, 2005) et encore moins en primatologie (Kappeler and Van Schaik, 2002; Mitani and Amstler, 2003; Flack *et al.*, 2006).

#### 4.1.2. Analyse de l'individu

L'analyse des réseaux sociaux a été réalisée grâce au logiciel SocProg 2.3 (Whitehead, 1997, 2007). J'ai étudié les associations de chaque individu, hors contexte de déplacements collectifs (relations de proximité) et pendant les déplacements collectifs, observés et simulés. Les fréquences d'association ont été transformées pour chaque paire d'individus en un indice appelé le Half-weight indice (Bejder et al., 1998 ; Cairns et Schwager, 1987). Cet indice évolue entre 0 (deux individus n'ont jamais été vu ensemble) à 1 (deux individus ont été vus ensemble lors de toutes les observations). L'observation de la courbe de distribution de cet indice permet d'évaluer si les associations entre les individus d'un groupe sont distribuées au hasard ou de manière spécifique. Cette analyse se fait en comparant les moyennes de l'indice par un test d'échantillons indépendants et les variances par un test de Levène. Les matrices d'indice dyadique intégrées dans SocProg ont permis d'obtenir différentes mesures pour chaque individu :

- l'indice d'association moyenne est la moyenne des associations entre l'individu étudié et chaque autre individu du groupe, évoluant entre 0 (jamais associé à d'autres individus) et 1 (toujours associés à tous les individus)
- le 'clustering' coefficient mesure la force d'association des individus auxquels un individu est associé.
- le coefficient de centralité (eigenvector centrality coefficient ; Bonacich, 1972 ; Newman, 2004) détermine non seulement la force d'association d'un individu à d'autres individus (relations directes) mais également les forces d'association des individus auxquels il est lui-même associé (relations indirectes) (Bonacich, 2007, Whitehead, 1997).

Cet ensemble de mesures permet de déterminer si certains individus ont un rôle central ou une grande influence dans la vie du groupe.

### **4.1.3. Analyse de la structure du groupe**

D'autres mesures permettent d'étudier, non plus l'individu, mais la structure du groupe. Ainsi la densité du réseau d'associations est la mesure du nombre d'associations observées dans le groupe divisé par le nombre possible d'associations. La densité évolue entre 0 (aucun individu n'a été associé à un autre lors des observations) à 1 (chaque individu a été observé au moins une fois avec chaque autre individu). Socprog 2.3 permet également de déterminer si le groupe observé est divisé en sous-groupes ou clusters (Newman, 2004 ; Whitehead, 2007). Cette option appelée 'division de la communauté par modularité' calcule si un ensemble d'individus a des relations plus fortes en son sein qu'avec d'autres individus du groupe et les regroupe ensuite dans des clusters. Si le groupe est divisé en sous-groupes, nous pouvons vérifier si cette division est corrélée aux relations d'affiliation ou de parenté par un test de corrélation de matrices utilisant le test de permutation de Mantel (Hemelrijk, 1990a, 1990b ; Whitehead, 2007). La symétrie des relations (Hemelrijk, 1990b) a également été testée. Cette symétrie se traduit dans le cas précis des déplacements collectifs par le fait que dans la relation de suivi (individu A - individu B), A peut suivre B et B peut suivre A. Si le nombre de fois où A suit B est égal au nombre de fois où B suit A, la relation entre les deux individus est symétrique, sinon elle est asymétrique. Le test dans Socprog corrèle les deux demi-matrices par un R-test de Dietz.

### **4.2. Représentation graphique des réseaux sociaux**

Les réseaux sociaux peuvent être représentés graphiquement à l'aide de Netdraw, programme intégré dans le logiciel Ucinet 6.0 (Borgatti et al., 2002). Chaque individu est alors représenté par un nœud ayant une forme et une taille dépendantes des caractéristiques que l'on veut lui attribuer (rang de dominance, âge, sexe, matrilinéarité, clustering coefficient, etc.). Une relation entre deux individus est représentée par un trait ou deux traits, selon que la relation est symétrique ou asymétrique, et ayant pour origines les nœuds représentant les deux individus en question. Ce trait est également de taille variable et dépend de l'intensité de relation entre deux individus. Sur le graphique, les coordonnées de chaque nœud peuvent être représentatives des relations entre les individus selon la technique 'classic metric

multidimensional scaling' (Torgenson, 1953 ; Borgatti et al., 2002 ; Whitehead, 2007). Ainsi, deux individus proches sur le graphique seront deux individus souvent observés ensemble.

## **4.2. Analyses statistiques**

Des modèles linéaires généralisés avec une loi de Poisson ont été réalisés en ce qui concerne l'influence des variables spatio-temporelles et comportementales sur le nombre de participants. Ces analyses ont été effectuées avec le logiciel R 2.5.0 (R Development Core Team, 2007; FSC, 2008; Giraudoux, 2007; Hothorn et al., 2006). L'influence du sexe a été testée grâce à un test de Mann-Whitney, tandis que l'influence de l'âge et celle de la dominance ont été testées grâce à des corrélations par rang de Spearman. Les variations de latences de départ des individus ont été testées grâce à un Kruskal Wallis Anova puis un test post-hoc de Dunn.

L'influence de l'âge et de la dominance sur les indices de centralité des individus (clustering coefficient, eigenvector coefficient) ont été testées grâce à des corrélations par rang de Spearman, l'effet du sexe a été testé par un test de Mann-Whitney. Les mêmes tests ont été réalisés entre les indices concernant les déplacements collectifs observés et les indices concernant les déplacements collectifs simulés.

La distribution de latences simulées de chaque hypothèse a été comparée à la distribution des latences de départ observées pour chaque groupe, grâce à un test de Kolmogorov-Smirnov. De même, la distribution simulée du nombre de suiveurs a été comparée à la distribution observée grâce à un test de Kolmogorov-Smirnov.

Ces tests ont été effectués sous SPSS 10.0 (SPSS Inc., Chicago, USA) et R 2.5.0 (R Development Core Team, 2007; FSC, 2008; Giraudoux, 2007; Hothorn et al., 2006). La significativité des résultats est fixée pour une P-value inférieure à 0,05.

---

# CHAPITRE III

## DECISIONS COLLECTIVES ET INFLUENCE DU SYSTEME SOCIAL : DONNEES EXPERIMENTALES

---

*“Ainsi donc, il suffirait de considérer l’organisation  
Comme un processus ininterrompu de désorganisation-réorganisation...”*

Henri Atlan, 1979  
Entre le cristal et la fumée

*“Positive feedback isn’t always negative.”*

Mitchell Resnick, 1994  
Learning about Life

## **1. Etude comparative des mécanismes de prises de décision lors de l'initiation des déplacements collectifs**

*Question : Comment un groupe décide-t-il de se déplacer collectivement, quelle est la participation de chaque individu dans la prise de décision, quelles sont les signaux de communication utilisés ?*

### **1.1. Synthèse de l'article 1**

Les membres d'un groupe social doivent prendre des décisions collectives afin de synchroniser leurs activités. Plusieurs processus peuvent être à l'origine de ces décisions collectives. Dans une décision équitablement partagée, tous les membres du groupe prennent part à la décision, alors que dans une décision non partagée, un individu, classiquement un individu dominant, prend la décision pour le reste du groupe. Certains auteurs ont émis l'hypothèse que le type de décision pouvait être influencé par le style social d'une espèce. Afin d'étudier ce lien entre le style social et le type de décision, j'ai étudié les déplacements collectifs chez deux espèces ayant un système social contrasté, le macaque de Tonkean et le macaque rhésus. L'étude montre que la prise de décision est le résultat des choix et des actions de plusieurs individus, à la fois chez le macaque de Tonkean et chez le macaque rhésus. Des comportements émis avant le départ des déplacements semblent cruciaux pour la prise de décision chez les deux espèces. De plus, chez le macaque de Tonkean, le premier individu parti semble utiliser des signaux spécifiques afin de recruter ses congénères. Ce résultat n'est pas retrouvé chez le macaque rhésus, le statut de l'initiateur ayant une influence plus importante que les comportements qu'il émet dans cette espèce. Après le départ de l'initiateur, d'autres individus continuent à jouer un rôle dans la prise de décision, et ce chez les deux espèces. Cependant ces individus sont plus souvent des individus dominants chez le macaque rhésus. La décision implique donc la plupart des membres du groupe chez les macaques de Tonkean alors que les individus dominants et âgés ont un rôle proéminent chez les macaques rhésus. D'après ces résultats, le macaque de Tonkean présenterait un consensus équitablement partagé dans ses prises de décisions, alors que dans le même contexte le macaque rhésus montre un consensus partiellement partagé. Une telle différence dans la prise de décision peut être mise en relation avec les différents styles sociaux des deux espèces étudiées.

*Signalement bibliographique ajouté par le :*

**UNIVERSITÉ DE STRASBOURG**  
**Service Commun de Documentation**

**Shared or unshared consensus decision in macaques?**

C. SUEUR and O. PETIT

**Behavioural Processes, 2008, vol. 78, n° 1, pages 84-92**

**1.2 Article 1 : pages 79-87**

La publication présentée ici dans la thèse est soumise à des droits détenus par un éditeur commercial.

Les utilisateurs de l'UdS peuvent consulter cette publication sur le site de l'éditeur :

<http://dx.doi.org/10.1016/j.beproc.2008.01.004>

La version imprimée de cette thèse peut être consultée à la bibliothèque ou dans un autre établissement via une demande de prêt entre bibliothèques (PEB) auprès de nos services :

<http://www-sicd.u-strasbg.fr/services/peb/>

### 1.3. Confirmation des résultats trouvés dans le groupe 1 de macaques de Tonkean par l'étude du groupe 2 de macaques de Tonkean

Afin de confirmer les résultats trouvés dans le groupe 1 de macaques de Tonkean dans l'étude précédente, la même méthodologie et les mêmes tests ont été appliqués pour l'étude des déplacements collectifs dans le groupe 2 de macaques de Tonkean.

#### *Caractéristiques des mouvements collectifs*

La distance moyenne d'un déplacement collectif du groupe 2 de macaques de Tonkean ne diffère pas significativement de celle du groupe 1 de macaques de Tonkean ( $U = 6734$ ,  $P = 0,08$ ,  $N_{\text{groupe1}} = 119$ ,  $N_{\text{groupe2}} = 146$ ,  $\text{moyenne}_{\text{groupe1}} = 29 \pm 1,29$ ,  $\text{moyenne}_{\text{groupe2}} = 33,7 \pm 1,42$ ). Cependant, la durée moyenne d'un déplacement collectif du groupe 2 de macaques de Tonkean est plus petit que celle du groupe 1 de macaques de Tonkean ( $U = 2357$ ,  $P = 0,0004$ ,  $N_{\text{groupe1}} = 119$ ,  $N_{\text{groupe2}} = 146$ ,  $\text{moyenne}_{\text{groupe1}} = 251 \pm 21$ ,  $\text{moyenne}_{\text{groupe2}} = 186 \pm 19$ ). Cela peut s'expliquer par le fait que le nombre d'individus est plus faible dans le groupe 2, donc l'ensemble du groupe semble mettre moins de temps à adhérer et se déplacer d'un point à un autre. Dans le groupe 1,  $7,97 \pm 0,4$  individus participaient à un déplacement collectif contre  $6,37 \pm 0,29$  dans le group 2. Le pourcentage d'adhésion des membres du groupe, soit le nombre d'individus participant à un déplacement par rapport au nombre d'individus présents sur la zone de départ, est plus grand pour le groupe 2 par rapport au groupe 1 ( $U = 6416$ ,  $P = 0,014$ ,  $N_{\text{groupe1}} = 119$ ,  $N_{\text{groupe2}} = 146$ ,  $\text{moyenne}_{\text{groupe1}} = 58,3 \pm 2,9$ ,  $\text{moyenne}_{\text{groupe2}} = 68,5 \pm 3,07$ ). Cette différence peut également être du au nombre d'individus dans chaque groupe. En effet, il a été suggéré que plus la taille d'un groupe était importante, plus la cohésion de ce dernier était faible (Lehmann et Boesch, 2004). Le groupe 2 serait donc plus cohésif que le groupe 1. Ceci est confirmé par le fait que dans le groupe 2, 94,7% des individus participant à un déplacement arrivent dans la même zone finale alors que ce taux est de 91,6% pour le groupe 1 ( $U = 6478$ ,  $P = 0,002$ ,  $N_{\text{groupe1}} = 119$ ,  $N_{\text{groupe2}} = 146$ ).



### *Avant le départ d'un déplacement collectif*

#### *Comportements précédant le départ*

Grâce à un GLM (modèle linéaire généralisé), j'ai testé si des comportements avant le départ influençaient le nombre de participants à un déplacement. Les variables indépendantes de cette analyse étaient : la tentative de départ précédente échouée (présence/absence), le nombre d'individus émettant des comportements préliminaires (avancées et coups d'œil) ainsi que le nombre de comportements préliminaires émis par le premier individu parti.

Les résultats montrent que seul le nombre d'individus émettant des comportements préliminaires influence le nombre de participants à un déplacement (GLM,  $z = 6,84$ ,  $P < 0,00001$ ) dans le groupe 2. La présence d'une tentative échouée influençait également la variable dépendante pour le groupe 1 de macaques de Tonkean mais n'a aucune influence sur le nombre de suiveurs dans le groupe 2 (GLM,  $z = 0,878$ ,  $P = 0,380$ ). Dans 30,2% des déplacements,  $5,3 \pm 0,36$  des individus émettaient  $11,7 \pm 1,3$  comportements préliminaires. Les individus émettant ces comportements préliminaires n'appartiennent pas à une classe spécifique de dominance ou d'âge (test du signe, dominance :  $P = 1$ , âge :  $P = 1$ ).

#### *Prédisposition du groupe*

La dispersion du groupe (groupé, en sous-groupes ou dispersé) ainsi que la position du premier individu parti (centrale ou périphérique) n'ont pas d'effet sur le nombre de participants à un déplacement (GLM,  $z = 0,295$ ,  $P = 0,768$  pour la dispersion du groupe,  $z = 1,627$ ,  $P = 0,104$  pour la position du premier individu parti). Ce résultat est similaire à celui trouvé dans le groupe 1 de macaques de Tonkean.

#### *Au moment du départ*

#### *Statut du premier individu parti*

Tous les individus du groupe 2 sont au moins parti en premier deux fois (figure 1). Ni le sexe (Mann-Whitney,  $U = 9,5$ ,  $P = 0,593$ ,  $N_{\text{m\^ale}} = 4$ ,  $N_{\text{femelle}} = 6$ , moyenne  $\text{m\^ale} = 10,7 \pm 4,8$ , moyenne  $\text{femelle} = 16,8 \pm 5,8$ ), ni l'âge (corrélacion par rang de Spearman,  $r = 0,43$ ,  $N = 9$ ,  $P = 0,245$ ), ni la dominance (corrélacion par rang de Spearman,  $r = -0,51$ ,  $N = 9$ ,  $P = 0,160$ ) n'influencent le nombre de tentatives de départ d'un individu.

Le nombre moyen de suiveurs diffère entre les individus du groupe 2 (One-way Anova,  $F = 4,26$ ,  $ddl = 145$ ,  $P = 0,00001$ ) contrairement aux groupe 1 de macaques de Tonkean. Cependant ces différences ne s'expliquent en fonction des différences de sexe (Mann-Whitney,  $U = 6$ ,  $P = 0,201$ ,  $N_{\text{m\^ale}} = 4$ ,  $N_{\text{femelle}} = 6$ , moyenne  $\text{m\^ale} = 4,3 \pm 1$ , moyenne  $\text{femelle} = 6,3 \pm 0,7$ ), d'âge (corrélacion par rang de Spearman,  $r = 0,09$ ,  $N = 9$ ,  $P = 0,814$ ) ou de dominance (corrélacion par rang de Spearman,  $r = -0,3$ ,  $N = 9$ ,  $P = 0,433$ ).

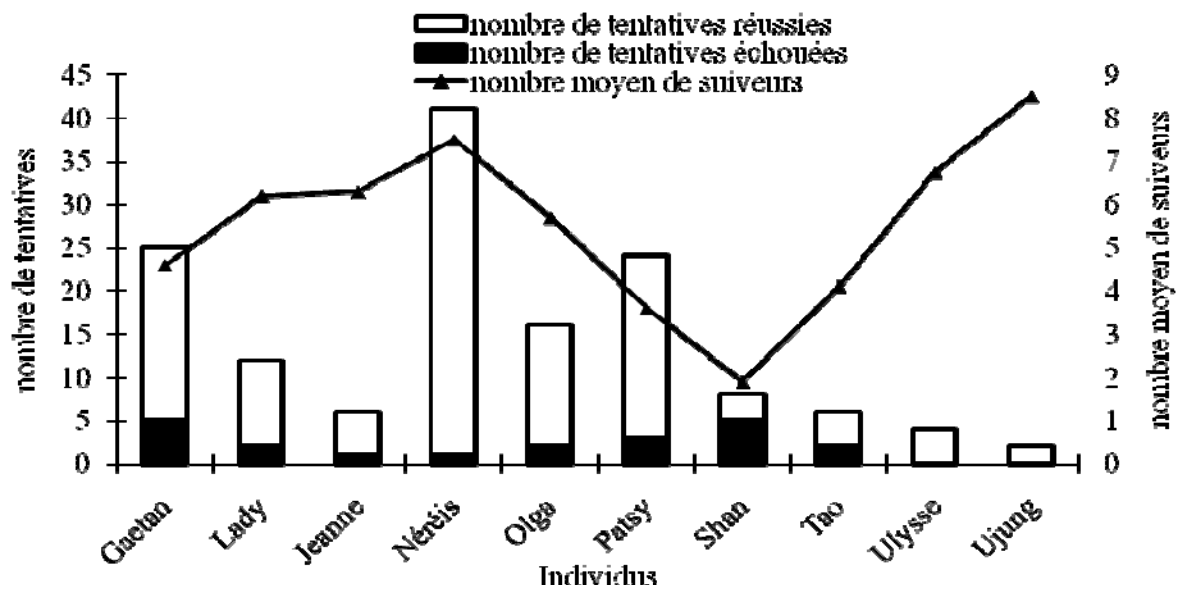


Figure 1 : Nombre de tentatives réussies (jaunes), nombre de tentatives échouées (rouges) et nombre moyen de suiveurs (noir) par individu du groupe 2 de macaques de Tonkean.

#### *Les comportements émis par le premier individu parti*

J'ai vérifié si certains premiers individus partis émettaient plus de comportements que d'autres au moment du départ. Les variables prises en compte sont la vitesse initiale, le

nombre de coups d'œil et le nombre de pauses du premier individu parti. Il n'y a pas de différences entre les individus quel que soit le comportement (One-way Anova,  $F < 1,23$ , ddl = 145,  $P > 0,281$ ). Ce résultat est similaire à celui trouvé dans le groupe 1 de macaques de Tonkean.

### *Ces comportements aident-ils au recrutement des congénères ?*

J'ai vérifié si les comportements émis par le premier individu parti influençaient le nombre de participants à un déplacement. La vitesse initiale ainsi que le nombre de pauses ont un effet significatif sur le nombre de participants (GLM,  $z = 4,31$ ,  $P < 0,00001$  pour la vitesse initiale,  $z = 3,9$ ,  $P < 0,00001$  pour le nombre de pauses). Cependant aucun effet du nombre de coups d'œil n'a été démontré (GLM,  $z = - 1,41$ ,  $P = 0,161$ ).

### *Après le départ*

#### *Influence du premier suiveur*

Il n'y a pas d'effet du sexe (Mann-Whitney,  $U = 1556$ ,  $P = 0,086$ ,  $N_{\text{mâle}} = 53$ ,  $N_{\text{femelle}} = 71$ , moyenne mâle =  $6,7 \pm 0,39$ , moyenne femelle =  $8 \pm 0,31$ ), de l'âge (corrélation par rang de Spearman,  $r = 0,02$ ,  $N = 124$ ,  $P = 0,798$ ) ou du rang (corrélation par rang de Spearman,  $r = 0,02$ ,  $N = 124$ ,  $P = 0,776$ ) du premier suiveur sur le nombre de participants. Ce résultat est similaire à celui trouvé dans le groupe 1 de macaques de Tonkean.

J'ai réalisé ensuite un GLM avec les comportements du premier suiveur (vitesse initiale, nombre de coups d'œil et nombre de pauses) comme variables indépendantes. La vitesse initiale et le nombre de pauses du premier suiveur influencent significativement le nombre de participants (GLM,  $z = 2,53$ ,  $P = 0,011$  pour la vitesse initiale,  $z = 1,3$ ,  $P = 0,192$  pour le nombre de coups d'œil,  $z = 2,85$ ,  $P = 0,004$  pour le nombre de pauses). De même que pour le groupe 1 de macaques de Tonkean, les comportements du premier suiveur ont un impact sur le nombre de participants à un déplacement dans le groupe 2.

### *Y a-t-il d'autres individus clefs après le départ ?*

Finally, I studied whether the behaviors of other individuals than the first individual who left and the first follower had an influence on the number of participants. The independent variables taken into account are the presence of a determinant individual (Byrne et al., 1990 ; Sueur et Petit, 2008a) and the number of individuals emitting advances and eye glances after departure (*post-departure behaviours*, Sueur et Petit, 2008a). The presence of a determinant individual (16 cases out of 146 displacements) influences the number of participants at a displacement (GLM,  $z = 2,8$ ,  $P = 0,005$ ). This determinant is not particularly an individual dominant (correlation by rank of Spearman,  $r = 0,35$ ,  $N = 9$ ,  $P = 0,316$ ), an individual aged (correlation by rank of Spearman,  $r = 0,18$ ,  $N = 9$ ,  $P = 0,628$ ) or a male/female (Mann-Whitney,  $U = 8,5$ ,  $P = 0,393$ ,  $N_{\text{male}} = 4$ ,  $N_{\text{female}} = 6$ ,  $\text{moyenne}_{\text{male}} = 1,25 \pm 0,25$ ,  $\text{moyenne}_{\text{female}} = 1,83 \pm 0,47$ ). Similarly, the number of individuals emitting *post-departure behaviours* influences the number of participants (GLM,  $z = 2,6$ ,  $P = 0,009$ ). In 12 cases out of 146 displacements,  $3,3 \pm 0,4$  individuals emitted  $4,2 \pm 0,5$  *post-departure behaviours*. Once again, these results are similar to those found in the group 1 of macaques of Tonkean.

### *Conclusion*

The results on collective displacements of group 2 of macaques of Tonkean are strongly similar to those found in group 1 of macaques of Tonkean. The first individual who left does not seem to be the key element in the departure of a displacement. Other individuals intervene before and after the departure of this first individual. Similarly, whether it is for the first individual who left, the first follower or the determinant individual, the status of individuals (sex, age and hierarchical rank) does not seem to influence the decision to follow or not other individuals. All individuals have the same weight in the decision, confirming the results found in group 1. In the macaques of Tonkean, the decision to move seems to be made through a consensus equitably shared. This type of consensus would reflect the tolerant social style of the species, where an individual, whatever its status, can act and interact with the whole of its group members.

## **2. Comportements de vote avant le départ d'un déplacement collectif**

*Question : Les comportements préliminaires avant le départ d'un déplacement collectif sont-ils des comportements de vote ? Comment ces comportements interviennent dans le processus décisionnel ?*

### 2.1. Synthèse de l'article 2

De récentes recherches ont suggéré que la période précédant le départ d'un déplacement collectif était cruciale pour la prise de décision collective. Certains auteurs rapportent qu'avant le départ des individus soumettraient leur opinion aux autres membres du groupe qui choisiraient alors par un processus de vote la direction du futur déplacement collectif. Cependant aucune étude ne prouve réellement que ce processus de vote existe et nous ne savons pas comment les membres d'un groupe choisissent le moment ou la direction d'un déplacement. J'ai pu observer chez deux groupes de macaques de Tonkean évoluant en semi-liberté que plusieurs individus proposent différentes directions grâce à des comportements spécifiques, de petites avancées (de 1 à 5 mètres) dans la direction dans laquelle ils désirent se déplacer et des coups d'œil vers le groupe. Finalement, le groupe entier se déplace collectivement dans la direction indiquée par la majorité des individus. De plus, les membres du groupe qui proposaient une autre direction que celle choisie par le plus grand nombre d'individus renoncent à leur choix directionnel initial et rejoignent la majorité. Ce renoncement peut même être observé avant le départ d'un déplacement collectif, quand le nombre d'individus orientés dans l'autre direction est plus important que celui de la direction de l'individu qui renonce. La décision du groupe semble donc être prise avant le départ du déplacement collectif. Ceci démontre que le processus de vote n'est pas exclusif des sociétés humaines.

## 2.2. Article 2 : Macaques used a quorum rule to reach a consensus.

Cédric Sueur<sup>1,2</sup>, Jean-Louis Deneubourg<sup>1</sup> and Odile Petit<sup>2</sup>.

<sup>1</sup>:Service d'Ecologie Sociale, Université Libre de Bruxelles, Campus Plaine, Boulevard du Triomphe, Batiment NO, niveau 5 (Building NO level 5), B-1050 Brussels, Belgium

<sup>2</sup>: Ethologie des Primates, Département d'Ecologie, Physiologie et Ethologie, Institut Pluridisciplinaire Hubert Curien, CNRS – Université Louis Pasteur, 23, rue Becquerel, 67087 Strasbourg Cedex, France.

Corresponding author: Odile Petit, [odile.petit@c-strasbourg.fr](mailto:odile.petit@c-strasbourg.fr), +33(0)388107457

Running head: Quorum rule in macaques

### **Summary**

Activity synchronization constitutes one of the major challenges of any society, and the question of how highly social animals reach a consensus remains unresolved. In the case of collective movements, recent studies have underlined the importance of the pre-departure period and suggested that some individuals in a group “express their opinion” by “voting” for a specific direction. However, how other group members really choose the time and direction of movement? We show in this study that in two semi-free ranging Tonkean macaque (*Macaca tonkeana*) groups, several individuals propose different movement directions by adopting a specific heading and displaying unique behavior. The whole group eventually moves in the direction supported by the majority of individuals. When the number of individuals choosing another direction is higher than their own, individuals that proposed alternative directions eventually renounce and follow the majority. In spite of interests' conflicts, group members reach a consensus and this, before the actual start of the collective movement. This demonstrates that voting processes are not exclusive to human societies.

## Introduction

Animal group decision-making for collective movement (1-8) has been studied mainly with the concept of leadership (9-14). Several authors have suggested that one or few individuals decide about the time and the movement direction and subsequently “lead” the group (9-14). However, other studies have shown that, even if some individuals may lead the group, the period preceding the decision can be crucial (15-19). It has often been described that a decision depends on a quorum threshold like for fishes, ants or bees (2, 5, 8). A quorum is observed when animals’ probability of exhibiting a particular behavior is a function of the number of individuals already performing the behavior (2, 8). In *Temnothorax* ants, the probability for an ant to emigrate in a specific nest among two or several new nests depends on the number of ants already present in this nest (20). Similarly, a quorum threshold was described in honey bees (*Apis mellifera*) when they select a new nest site (21). An experimental study on three-spine stickleback (*Gasterosteus aculeatus*) showed that a quorum response could also explain how fishes make collective movement decisions and choose between two proposed directions (8). In mammals, when animals proposed different directions to move using specific behaviors (18-19), authors described more complex processes like “voting behaviors”(15, 19), which implied a more global communication (15). A well-known study suggesting the existence of concurrent proposals by group members is the one on Hamadryas baboons (*Papio hamadryas hamadryas*) moving from sleeping area to waterholes in the morning (18). In that species, males, supported by their harem, tried to influence other group members to follow their direction repeatedly using a specific posture called “notifying behavior”. At the end of the decision-making process, the entire troop went by the direction taken by the majority. In a study on African buffalos (*Syncerus cafer*), several minutes prior to the group's departure towards a new grazing location, individuals were usually found resting. Adult cows of all body conditions intermittently stood-up and oriented their heads and bodies in a particular direction. After pointing, animals often resumed resting or locally grazing until departure. Thus, the pointing was clearly not referencing an immediately impending behavior. The direction of the eventual grazing location was however the direction that received the most but also the average direction of all voting behaviors (18). While the study on baboons or the one on African buffalos provided descriptive evidence for voting behavior (18,19), it still remained unknown whether group members truly count votes

and decide according to the majority (7, 8, 19): quantitative data remains necessary. Our study provides quantitative evidence that similar processes exist in Tonkean macaques.

Tonkean macaques are considered as a tolerant species (22, 23) and individuals of every status can express their motivations before, during and after the start of collective movements (15). Then all group members take part in the decision making process which reflects an equally shared consensus (7, 15). We previously showed that “preliminary behaviors” (intention movements and back glances) displayed before departure favored the recruitment of group members to the collective movement. The more preliminary behaviors occurred the more individuals joined the movement (15). The preliminary behaviors looked like a preparation to the future collective movement (15-19). However, we still did not know how this decision was taken prior to departure. Given these previous findings on collective decision-making (15) and the egalitarian properties of their society (22, 23), Tonkean macaques seem to be a good candidate to study quorum or voting process. Here, we address this question in two semi-free ranging groups of Tonkean macaques using the observations where two concurrent directions to move were proposed.

## **Material and Methods**

### Subjects and environment

The two study groups of Tonkean macaques were bred in semi-natural conditions at the Centre of Primatology of the University Louis Pasteur, Strasbourg. They ranged in a 0.5ha park (fenced field), patched with different areas of vegetation between which individuals were able to collectively switch. At the time of the study of the first Tonkean macaques group (November 2005 to March 2006), it consisted of 10 individuals: 1 adult male (over 5 years), 5 adult females (over 4 years), and 4 juveniles (from 1 to 3 years). At the time of the study of the second group (December 2003 to April 2004), it consisted of 22 individuals: seven adult males (27, 15, 11, 9, 7, 6 and 5 years old), eight adult females (33, 25, 24, 21, 21, 14, 12 and 11 years old), one subadult male (4 years old) and six juveniles (1 years old). The composition of both groups is similar to those of wild groups (24, 25). Animals had free access to an inside shelter with commercial pellets and water *ad libitum*. Fruit and vegetables were distributed once a week, outside of the observation sessions.



### Observational protocol

Two observers were present and filmed behaviors during the whole observation session. A collective movement was defined in this study as the movement of at least two individuals i.e. the first departed individual walking more than 10m in less than 40s and any individual walking in the same direction [15, 26-28]. We marked each park with reference points and recorded the position of each animal ( $\pm 1\text{m}$ ) and the distance it walked. Collective movements occurring in agonistic or sexual contexts were discarded from the analysis. Only events for which more than 2/3 of group members were present at or around the starting zone were taken into account. Using video scoring, we recorded the identity as well as the frequency of any behavior displayed by each group member. Measurements were taken using the *all occurrence* sampling method, both during the twenty minutes prior to a collective movement, and after the start of the collective movement (29). The following behaviors were recorded and named as “preliminary behaviors” when exhibited before departure (15): *back glance* (the individual turns its head and looks in the direction of other group members) and *intention movement* (the individual walks from one to five meters in the direction of the collective movement; a stop of more than two seconds after an advance represented the end of the behavior). We called the individuals displaying preliminary behaviors *notifying individuals*. We considered a *direction* when there was more than one preliminary behavior for that direction. If the directions of at least two individuals displaying preliminary behaviors formed an angle superior to  $45^\circ$ , we considered these directions as different (*direction 1* and *direction 2*). We considered a *switch of direction* when individual displaying preliminary behaviors changed its direction toward another one.

### Assessing dominance rank

To establish the dominance hierarchy of each group, we recorded data in two contexts: during spontaneous aggressive interactions and during drinking competition around a single source of orange juice. We ranked individuals over one year of age in a matrix according to the direction of avoidances and unidirectional aggressions. We carried out an analysis of hierarchical rank order using Matman (30) and verified the hierarchy linearity (31) for both species (Group 1:  $h' = 0.79$ ,  $p < 0.0006$ ; Group 2:  $h' = 0.81$ ,  $p < 0.0001$ ).

### Statistical analysis

No event with more than two directions before the departure of a collective movement was recorded. We conducted sign-tests (two-tailed) to investigate if frequencies of behaviors, number of notifying individuals, the mean hierarchical rank and the mean age of notifying individuals differed between *direction 1* and *direction 2*. We used the same procedure to test if the first departed individual was higher-ranked or older than other individuals. Analyses of survival curves of observations were carried out using exponential curve estimation tests. Studying survival curves allow to know how the number of observations evolve according to a certain variable (here, we tested the time, the number of preliminary behaviors and the number of notifying individuals for each direction). Using the same curve estimation test, we compared theoretical curves (sigmoid and logarithmic) with the observed curves of the initiator departure frequency according to either the number of preliminary behaviors or to the number of notifying individuals; these sigmoid and logarithmic curves show a threshold that may correspond to a quorum (fig.1) (2). Tests were performed using SPSS 10 (SPSS inc., Chicago, USA).  $\alpha$  was set at 0.05. Means were  $\pm$  S.E.M.

### **Results**

Among the 146 recorded collective movements in group 1 and the 119 in group 2, 44 and 36 respectively were preceded by preliminary behaviors before departure. Among these events, we found 13 collective movements in group 1 and 14 in group 2 where several individuals displayed preliminary behaviors in two different directions before departure. In such cases, while the group was resting, one or several individuals displayed preliminary behaviors in one direction. Simultaneously, one or several other group members displayed preliminary behaviors in another direction that differed from the previous one by an angle  $> 45^\circ$  (fig.2a,b). At some point, one individual (the initiator) initiated a movement in one of the two proposed directions and was followed by the still resting group members (fig.2c). Eventually, all group members went in a single direction. We called *direction 1* the direction taken by the first departed individual (the direction of the future collective movement) and *direction 2* the other direction. We conducted different analyses in order to investigate how the initiator based its direction choice for moving and how the group kept its cohesion.

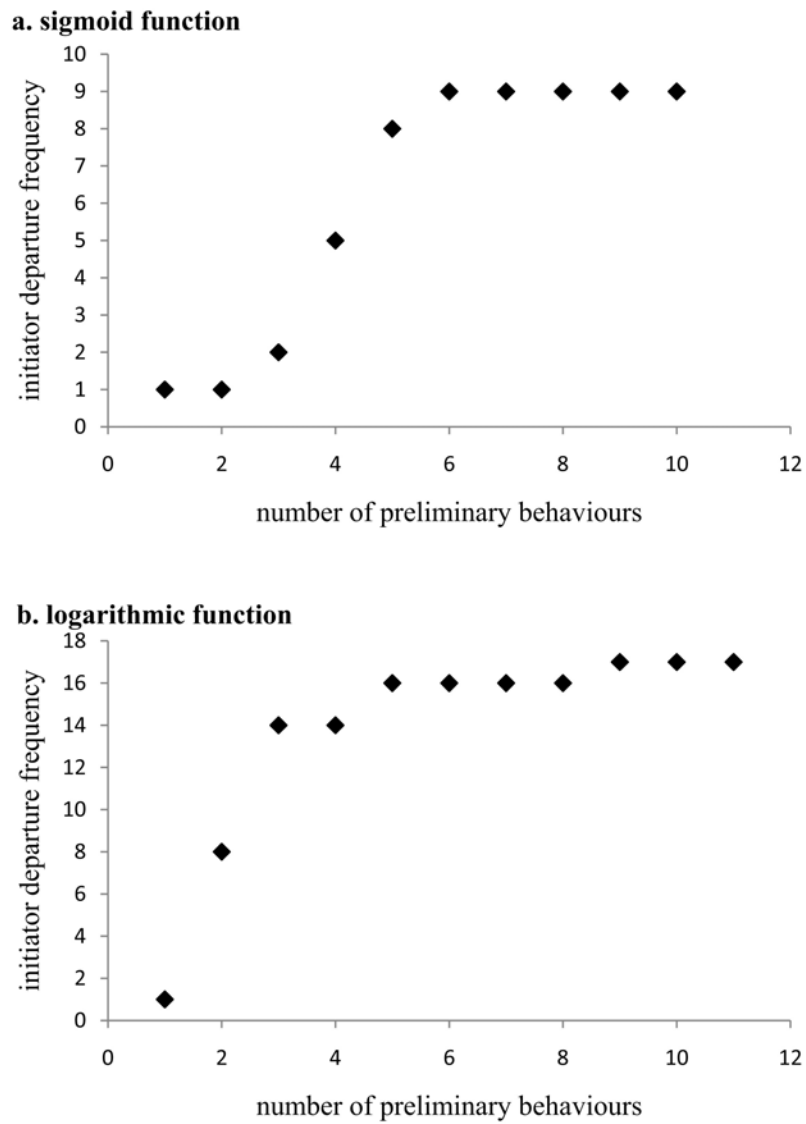


Figure 1: Theoretical examples of quorum threshold: a) the initiator departure frequency is a sigmoid function of the number of preliminary behaviours in the direction 1; b) the initiator departure frequency is a logarithmic function of the number of preliminary behaviours in the direction 1.

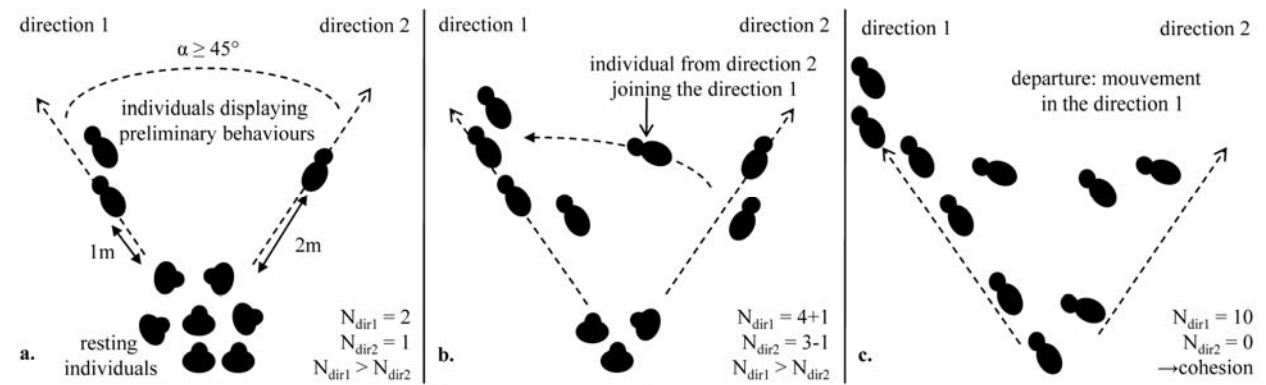


Figure 2: Illustration of the decision-making procedure in Tonkean macaques: a) one subgroup of macaques proposes a direction (*direction 1*) using preliminary behaviors, another individual proposes an alternative direction (*direction 2*); b) some individuals decide to switch their direction, the most of these switches are from *direction 2* to *direction 1*; c) the initiator departs and the movement starts in the *direction 1*, the one with the most of preliminary behaviors and/or the most of notifying individuals (individuals displaying preliminary behaviors); the remaining individuals notifying the *direction 2* join the movement in the *direction 1* and then keep cohesion with other group members.

### 1. Decision about direction

*How was a single direction chosen and which one?*

Before the initiator departed,  $66.1 \pm 5.4\%$  of members of group 1 and  $35.4 \pm 3.3\%$  of members of group 2 already displayed preliminary behaviors. More precisely,  $38.5 \pm 5.9\%$  of individuals for group 1 and  $24.3 \pm 3.1\%$  for group 2 notified *direction 1* while  $27.7 \pm 3.6\%$  for group 1 and  $11.1 \pm 1.2\%$  for group 2 notified *direction 2*. The duration of the predeparture period, i.e. the time elapsed between the first preliminary behavior and the departure of the initiator, was  $242 \pm 51$ s for group 1 and  $131 \pm 22$ s for group 2. At the time of the initiator's departure, the number of preliminary behaviors (group 1:  $N = 13$ ,  $P = 0.0063$ , positive differences = 11, negative differences = 1, null differences = 1; group 2:  $N = 14$ ,  $P = 0.0009$ , positive differences = 11, negative differences = 0, null differences = 3, sign-tests; fig.3a) and the number of notifying individuals (group 1:  $N = 13$ ,  $P = 0.038$ , positive differences = 10, negative differences = 2, null differences = 1; group 2:  $N = 14$ ,  $P = 0.0063$ , positive differences = 11, negative differences = 1, null differences = 2, sign-tests; fig.3b) were higher for *direction 1* than for *direction 2*.

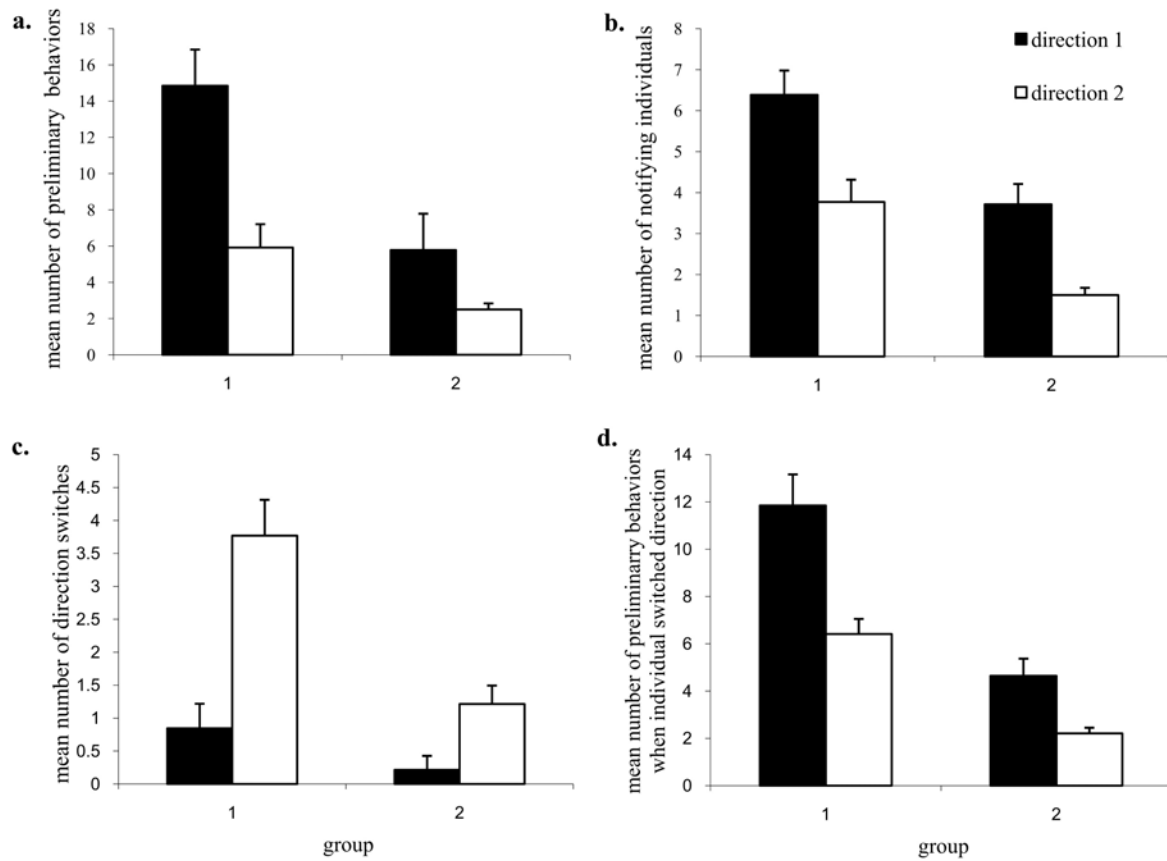


Figure 3: **Direction decision.** Differences between the eventually chosen direction (*direction 1*, black bars) and the non-chosen direction (*direction 2*, white bars) for (a) the number of preliminary behaviors, (b) the number of notifying individuals, (c) the number of direction switches, (d) the number of preliminary behaviors at the time of direction switches, in two groups of Tonkean macaques (groups 1 and 2). Means  $\pm$  SE.

In 12 cases on 13, group 1 moved in the direction advertised by more behaviors; it was always the case in group 2 (N=14). Moreover, in 12 cases on 13 for group 1 and 11 cases on 14 for group 2, the group moved in the direction advertised by more individuals. This suggests that the initiator took into account the number of preliminary behaviors and/or number of notifying individuals for choosing its direction to move (fig.2c). It chose the direction for which there were more preliminary behaviors and notifying individuals. The difference in the number of preliminary behaviors seems to do not matter. It just needs to equal at least 1 for the initiator to choose one direction (fig. 4a,b). Interestingly, when the number of behaviors was equal (2 vs. 2) for both directions and relatively small compared to all other cases (fig.3a), we observed the only case of group splitting (group 2). In this case, the direction advertised by two individuals was then preferred by the larger sub-group (12 individuals) while the other direction, solely promoted by a single animal, was chosen by only four followers.

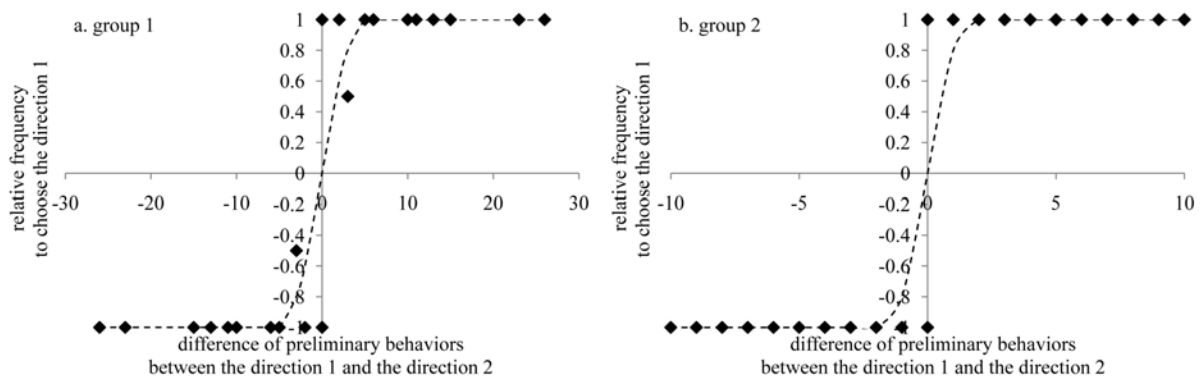


Figure 4: **Direction decision.** Quorum of number of preliminary behaviors to choose a single direction. Relative frequencies to choose one direction according to the difference of preliminary behaviors between the two directions.

Interestingly, individuals notifying *direction 1* were not higher- nor lower-ranking nor younger nor older than those notifying *direction 2* (hierarchical rank, group 1: N = 13, P=1, positive differences = 6, negative differences = 7, null differences = 0; group 2: N = 14, P = 1, positive differences = 7, negative differences = 7, null differences = 0; age, group 1: N = 13, P = 0.387, positive differences = 4, negative differences = 8, null differences = 1; group 2: N = 14, P = 0.790, positive differences = 8, negative differences = 6, null differences = 0; sign-tests). These results suggest that group members chose the direction to move according to the number of notifying individuals and not according to their specific status.

*Which role does the initiator play during the predeparture period?*

The future initiator was involved in the predeparture period in 57.1% of cases in group 1 and 23.1% in group 2. It displayed the first preliminary behavior in 38.4% of cases in group 1 and 21.4% in group 2 whereas the probability to display the first preliminary behavior was 10% for group 1 and 4.5% for group 2. Interestingly, this individual notified the direction it will take later when initiating (*direction 1*) more than the *direction 2* (group 1: N = 13, P=0.001, positive differences = 11, negative differences = 0, null differences = 2; group 2: N = 14, P = 0.031, positive differences = 6, negative differences = 0, null differences = 8; sign-tests). This initiator was neither high-ranking nor old (group 1: N = 13, P=0.612 for hierarchical rank and P=0.343 for age; group 2: N = 14, P=0.790 for hierarchical rank and P=0.145 for age, sign-tests) and was not more frequently a male than a female (group 1: N = 13, n<sub>female</sub> = 7, n<sub>male</sub> = 6; group 2: N = 14, n<sub>female</sub> = 8, n<sub>male</sub> = 6).

## 2. Decision about departure

*Was the initiator's departure a function of the number of preliminary behaviors and/or notifying individuals?*

We studied the probability for the initiator to start by analyzing the survival curves of its departure frequency according to either the number of preliminary behaviors and to the number of notifying individuals, for *direction 1* and for the difference between the two directions. These curves are exponential (exponential curves estimation; group 1:  $0.91 \leq R^2 \leq 0.98$ ,  $117 \leq F_{1,11} \leq 356$ ,  $P < 0.00001$ ; group 2:  $0.90 \leq R^2 \leq 0.95$ ,  $95 \leq F_{1,12} \leq 177$ ,  $P < 0.00001$ ) suggesting that the probability that the initiator departed in *direction 1* did not depend on the

number of behaviors and on the number of notifying individuals in each direction. Similarly, the probability of the initiator departure did not depend on the duration of the predeparture period but was constant per-unit-time (exponential curves estimation; group 1:  $R^2 = 0.99$ ,  $F_{1,11} = 806$ ,  $P < 0.00001$ ; group 2:  $R^2 = 0.92$ ,  $F_{1,12} = 371$ ,  $P < 0.00001$ ).

*Was there a threshold to start?*

One may argue that the initiator could respond to a threshold for starting (as illustrated in fig.1) that would correspond to a self-organized process. However, results showed that the initiator did not start in *direction 1* after a specific threshold number of preliminary behaviors (curves estimation; group 1:  $0.22 \leq R^2 \leq 0.26$ ,  $2.2 \leq F_{1,8} \leq 2.8$ ,  $P > 0.132$ , fig.5a; group 2:  $0.13 \leq R^2 \leq 0.27$ ,  $0.1 \leq F_{1,6} \leq 1.2$ ,  $P > 0.292$ , fig.5b) or for a specific threshold number of notifying individuals (curves estimation; group 1:  $0.14 \leq R^2 \leq 0.25$ ,  $1.3 \leq F_{1,8} \leq 2.7$ ,  $P > 0.140$ , fig.5c; group 2:  $0.21 \leq R^2 \leq 0.34$ ,  $0.3 \leq F_{1,6} \leq 1.6$ ,  $P > 0.603$ , fig.5d) was reached for this direction. We further investigated whether the initiator considered the difference in the number of preliminary behaviors and in the number of notifying individuals between both directions in order to decide to depart. There was no fixed difference that elicited the departure of the initiator neither for the number of preliminary behaviors (curves estimation; group 1:  $0.001 \leq R^2 \leq 0.04$ ,  $0.004 \leq F_{1,7} \leq 0.23$ ,  $P > 0.647$ , fig.4e; group 2:  $0.03 \leq R^2 \leq 0.18$ ,  $0.14 \leq F_{1,5} \leq 1.4$ ,  $P > 0.335$ , fig.4f) nor for the number of notifying individuals (curves estimation; group 1:  $0.24 \leq R^2 \leq 0.33$ ,  $1.5 \leq F_{1,5} \leq 2.5$ ,  $P > 0.174$ , fig.4g; group 2:  $0.18 \leq R^2 \leq 0.34$ ,  $0.7 \leq F_{1,3} \leq 1.6$ ,  $P > 0.293$ , fig.4h).



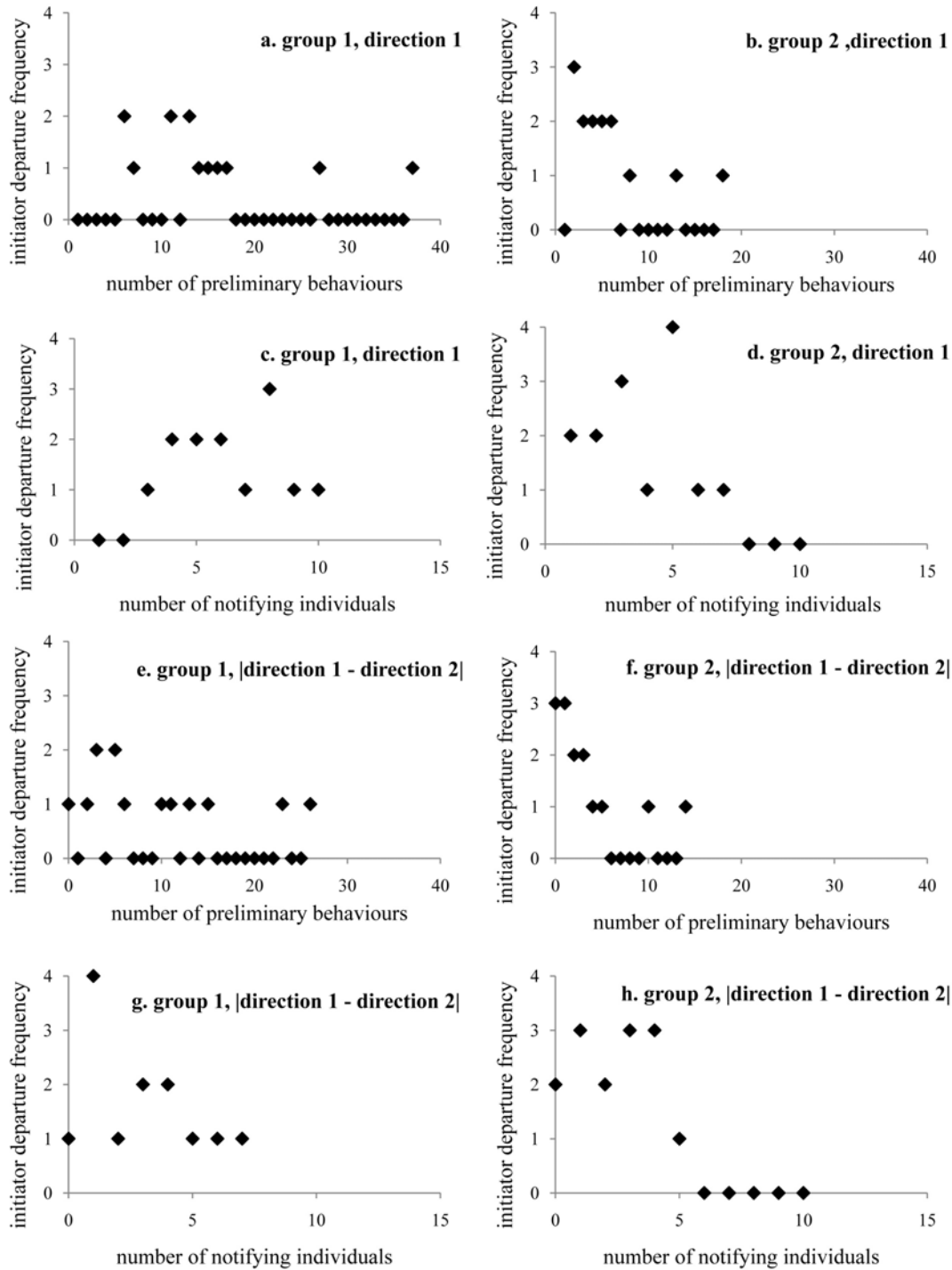


Figure 5: **Departure decision.** Initiator departure frequency according to the number of preliminary behaviors in the direction 1, for the group 1 (a) and for the group 2 (b); according to the number of notifying individuals in the direction 1, for the group 1 (c) and for the group 2 (d); according to the difference of the number of preliminary behaviors between the direction 1 and the direction 2, for the group 1 (e) and for the group 2 (f); according to the difference of the number of notifying individuals between the direction 1 and the direction 2, for the group 1 (g) and for the group 2 (h).

### 3. Switch of direction

Concerning individuals that notified for *direction 2*, they changed their direction and join the majority (fig.2b,c) in 100% of cases for group 1 and 80% for group 2. When a notifying individual changed its direction toward another one, we considered its behavior as a *switch of direction*. This occurred 46 and 14 times in groups 1 and 2 respectively. The converse (from *direction 1* to *direction 2*) could occur but to a lesser extent (11 cases for group 1 and 3 for group 2). The number of changes was statistically more important from *direction 2* to *direction 1* than from *direction 1* to *direction 2* (group 1: N = 13, P = 0.0002, positive differences = 0, negative differences = 13, null differences = 0; group 2: N = 14, P = 0.01, positive differences = 1, negative differences = 10, null differences = 3; sign-test; fig.3c). More interestingly, individuals first notifying *direction 2* changed to *direction 1* before departure in 63.7% and 50% of the time in group 1 and 2 respectively. These individuals changed their minds when the number of preliminary behaviors just before their switch was higher for *direction 1* than for *direction 2* (group 1: N = 46, P < 0.0001, positive differences = 36, negative differences = 7, null differences = 3; group 2: N = 14, P = 0.001, positive differences = 11, negative differences = 0, null differences = 3; sign-tests; fig.3d). Thus, the rallying of these individuals from *direction 2* to *direction 1* was already taken before the start of the movement.

### **Discussion**

In order to decide which direction to follow, Tonkean macaques notified their preferred directions like hamadryas baboons did and the movement started in the direction supported by more behaviors and more individuals, despite divergent motivations. This implies that the initiator evaluated the number of preliminary behaviors and/or number of notifying individuals in each direction in order to choose between them. Many animal species are able to count or at least estimate quantities, from fishes to primates (32-36). Some studies even showed that macaques are able to order, add or subtract numbers or quantities (34-36). Knowing that, in the context of our study the initiator could probably perceive the difference between the two proposed directions and eventually chose the more notified direction and/or the one supported by a quorum of notifying individuals.

The more parsimonious mechanism to explain such decision-making process would be that the initiator's departure probability is a threshold function of the number of preliminary behaviors and of notifying individuals (2, 5, 8). If the initiator's departure probability depended on the number of preliminary behaviors and of notifying individuals, it would systematically start in the direction reaching this threshold, i.e. the more notified direction. Nevertheless, despite the initiator chose the more notified direction, it did not start according to a simple rule based on a threshold response or as a function of the number of behaviors and/or individuals in each direction (2, 5, 20, 21). Thus, the rule that the initiator probably followed was "choosing the direction in which there are more preliminary behaviors and/or more notifying individuals regardless of their numbers" but this rule seemed not to be self-organized. To summarize, we found two different mechanisms: one concerns the direction decision that is a quorum, while the other one concerns the departure decision that does not rely on a threshold. This result shows that the decision precedes the action, i.e. the departure. This partition between decision and action allows consensus building and group cohesion (7, 21).

The process seems to be flexible as it does not depend on a specific threshold. Hence, it allows optimal decisions also depending on the motivations of the notifying individuals illustrated by iterative preliminary behaviors. The initiator and its joiners would certainly choose the direction where more affiliated (kin or non-kin related) individuals notifies as it has been previously found for the joining order during collective movements for this species (28). However, given our small sample, we could not verify this assumption here. We can conclude that the decision-making process of Tonkean macaques is more composite than threshold decisions of fishes or ants in which only simple rules explained individual responses (2, 5, 7, 20, 21). The way Tonkean macaques decide about direction to move recalls the voting process of hamadryas baboons and African buffalos (20, 21). According to the Oxford English dictionary, a vote is defined as a formal indication of a choice between two or more candidates or courses of action. In the present study, notifying individuals vote for a given direction using preliminary behaviors. Voting behavior might reflect a high motivation to move in a particular direction (18, 19). Thus, whatever their status, Tonkean macaques can influence the others' decision by their behavior. Group members finally move together: even the individuals notifying direction 2 joined the movement.

We only observed two concurrent directions for 8.9% of group 1 and 11.7% of group 2 movements. These low figures were probably due to the semi-free ranging breeding conditions that rarely led to real conflicts of interests. However, in all instances of conflicting interests except for one, group members reached a consensus for a single direction and thus remained cohesive. The similarities of results in the two study groups suggest a general decision-making process.

Such voting process has probably emerged owing to the egalitarian properties of the Tonkean macaques' society where decisions are distributed among all group members (7, 22, 23, 37-40). Tonkean macaques are known to display democratic skills usually found in human beings: they use peaceful interventions to stop aggression and reconcile after conflict (22). Similarly, voting as a behavior to reach a consensus appears not unique to human societies and may help in the understanding of the origin of politics in humans (37-40).

### **Acknowledgments**

The authors are grateful to M. Pelé and J. Dubosq for the video analyses, P. Uhlrich, for technical assistance. We thank Ruth Knowles and Cécile Fruteau for English editing as well as Larissa Conradt and Etienne Danchin for helpful comments on this manuscript. This work was supported by the European Doctoral College of Strasbourg Universities, the French Research Ministry (ACI Cognitive, EGIDE) and the French Foreign Ministry (Lavoisier Excellence Scholarship). J.L.D. is research associate from the Belgian national Funds for Scientific Research. The authors have declared that no conflict of interest exists. The authors contributed equally to this work.

## References

1. Couzin, I. (2007) Collective minds. *Nature* 445, 715-715. doi: 10.1038/445715a
2. Sumpter, D.J.T. (2006) The principles of collective animal behaviour. *Philos. Trans. R. Soc. B-Biol. Sci.* 361, 5-22. doi: 10.1098/rstb.2005.17333. J. K. Parrish, *Science* **284**, 99 (1999).
3. Parrish, J.K. (1999) Complexity, pattern, and evolutionary trade-offs in animal aggregation. *Science* 284, 99-99. doi: 10.1126/science.284.5411.99
4. Danchin, E., Giraldeau, L.A., Valone, T.J. and Wagner, RH (2004) Public information: form nosy neighbours to cultural evolution. *Science* 305, 487-487. doi: 10.1126/science.1098254
5. Ward, A.J.W., Sumpter, D.J.T., Couzin, I.D., Hart, P.J.B. and Krause J (2008) Quorum decision-making facilitates information transfer in fish shoals. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 105, 6948-6953. doi: 10.1073/pnas.0710344105
6. Buhl, J., Sumpter, D.J.T., Couzin, I.D., Hale, J.J., Despland, E., Millor, E.R. and Simpson, S.J.(2006) From disorder to order in marching locusts. *Science* 312, 1402-1406. doi: 10.1126/science.1125142
7. Conradt, L. and Roper, T.J. (2005) Consensus decision making in animals. *Trends Ecol. Evol.* 20, 449-456. doi: 10.1016/j.tree.2005.05.008
8. Couzin, I.D. and Krause, J. (2003) Self-organization and collective behaviour in vertebrates. *Adv. Study Behav.* 32, 1–75. doi: 10.1016/S0065-3454(03)01001-5
9. Norton, G.W. (1986) Leadership decision processes of group movement in yellow baboons. In *Primate Ecology and Conservation*, J.G. Else, P.C. Lee PC, ed. (Cambridge: Cambridge University Press), pp. 145-156.
10. Byrne, R.W. (2000) How monkeys find their way: leadership, coordination and cognitive maps of African baboons. In: *On the Move*, S. Boinski, P.A. Garber, ed. (Chicago: University of Chicago Press), pp. 491–518.
11. Watts, D.P. (2000) Mountain gorilla habitat use strategies and group movements. In: *On the Move*, S. Boinski, P.A. Garber, ed. (Chicago: University of Chicago Press), pp. 351-374.

12. Couzin, I.D., Krause, J., Franks, N.R. and Levin, S.A. (2005) Effective leadership and decision-making in animal groups on the move. *Nature* 433, 513-516. doi: 10.1038/nature03236
13. Hockings, K.J., Anderson, J.R., Matsuzawa, T. (2006) Road crossing in chimpanzees: a risky business. *Curr. Biol.*, 16, 668-670. doi:10.1016/j.cub.2006.08.019
14. Biro, D., Sumpter, D.J.T, Meade, J. and Guilford, T. (2006) From compromise to leadership in pigeon homing. *Curr. Biol.* 16, 2123-2128. doi: 10.1016/j.cub.2006.08.087
15. Sueur, C. and Petit, O. (2008) Shared or unshared consensus decision in macaques. *Behav. Proc.* 78, 84-92. doi: 10.1016/j.beproc.2008.01.004
16. Stewart, K.J. and Harcourt, A.H. (1994) Gorilla's vocalisations during rest periods: signals of impending departure? *Behaviour* 130, 29-40. doi: 10.1163/156853994X00127
17. Black, J.M. (1988) Preflight signaling in swans—a mechanism for group cohesion and flock formation. *Ethology* 79, 143–157.
18. Kummer, H. (1968) *Social Organization of Hamadryas Baboons* (Chicago: University of Chicago Press)
19. Prins, H.H.T. (1996) *Ecology and Behaviour of the African buffalo* (London: Chapman & Hall)
20. Pratt, S. C., Mallon, E. B., Sumpter, D. J. T. & Franks, N. R. 2002 Quorum sensing, recruitment, and collective decision-making during colony emigration by the ant *Leptothorax albipennis*. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 52, 117–127. (doi:10.1007/s00265-002-0487-x)
21. Seeley, T. D. & Visscher, P. K. 2004 Quorum sensing during nest-site selection by honeybee swarms. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 56, 594–601. (doi:10.1007/s00265-004-0814-5)
22. Thierry, B. (2007) Unity in diversity: lessons from macaque societies. *Evol. Anthropol.* 16, 224-238. doi: 10.1002/evan.20147
23. Anderson, J.R. (2007) Animal behaviour: tolerant primates cooperate best. *Curr. Biol.* 17, 242-243. doi: 10.1016/j.cub.2007.02.005
24. 1. Supriatna, J., Froehlich, J.W., Erwin, J.M. & Southwick, C.H. Population habitat and conservation status of *M. maurus*, *M. tonkeana* and their putative hybrids. *Trop. Biodivers.*, **1**, 31-48 (1992).

25. Whitten, A. J., Mustafa, M. & Henderson, G.S. *The Ecology of Sulawesi*. Gadjah Mada University Press, Yogyakarta. 777pp (1987).
26. Leca, J.B., Gunst, N., Thierry, B. and Petit, O. (2003) Distributed leadership in semifree-ranging white-faced capuchin monkeys. *Anim. Behav.* 66, 1045-1052. doi: 10.1006/anbe.2003.2276
27. Dumont, B., Boissy, A., Achard, C., Sibbald, A.M. and Erhard, H.W. (2005) Consistency of animal order in spontaneous group movements allows the measurement of leadership in a group of grazing heifers. *Appl. Anim. Behav. Sci.* 95, 55-66. doi: 10.1016/j.applanim.2005.04.005
28. Sueur, C. & Petit, O. Organization of group members at departure of joint movements is driven by social structure in macaques. *Int. J. Primatol.*, 29, 1085-1098 (2008b)
29. Altmann, J. (1974) Observational study of behaviour: Sampling methods. *Behaviour* 49, 227-265.
30. de Vries, H., Netto, W.J. and Hanegraaf, P.L.H. Matman: a program for the analysis of sociometric matrices and behavioural transition matrices. *Behaviour*, **125**, 157-175 (1993).
31. de Vries, H. An improved test of linearity in dominance hierarchies containing unknown or tied relationships. *Anim. Behav.*, **50**, 1375-1389 (1995).
32. Agrillo, C., Dadda, M., Serena, S., Bisazza. 2008. Do fish count? Spontaneous discrimination of quantity in female mosquitofish. *Animal Cognition*, 11, 495-503. (doi: 10.1007/s10071-008-0140-9)
33. Pepperberg, I.M. 2006. Gray parrot a numerical competence: a review. *Animal cognition*, 9, 377-391. (doi: 10.1007/s10071-006-0034-7)
34. Brannon, E.M., Terrace, H.S. Ordering the numerosities 1 to 9 by monkeys. *Science*, 282, 746-749. (doi: 10.1126/science.282.5389.746)
35. Hauser, M.D., Carey, S., Hauser, L.B. 2000. Spontaneous number representation in semi-free-ranging rhesus monkeys. *Proc. R. Soc. Lond. B.*, 267, 829-833.
36. Sulkowski, G.M., Hauser, M.D. 2001. Can rhesus monkeys spontaneously subtract? *Cognition*, 79, 239-262.
37. Dawes, C.T., Fowler, J.H., Johnson, T., McElreath, R. and Smirnov, O. (2007) Egalitarian motives in humans. *Nature* 446, 794-796. doi: 10.1038/nature05651

38. Fowler, J.H. and Schreiber, D. (2008) *Biology, Politics and the Emerging Science of Human Nature*. Science, in press.
39. Dyer, J.R., Ioannou, C.C., Morrell, L.J., Croft, D.P., Couzin. I.D., Waters, D.A. and Krause, J. (2008) Consensus decision making in human crowds. *Anim. Behav.* 75, 461-470. doi: 10.1016/j.anbehav.2007.05.010
40. Conradt, L. and Roper, T.J. (2007) Democracy in animals: the evolution of shared group decisions. *Proc. R. Soc. B-Biol. Sci.* 274, 2317-2326. doi: 10.1098/rspb.2007.0186



### **3. Etude de la signification des signaux émis par l'initiateur lors des déplacements collectifs**

*Question : En premier lieu, les signaux utilisés par l'initiateur d'un déplacement ont-ils un effet sur le recrutement de ses congénères ? En second lieu, l'adhésion des individus au déplacement a-t-elle un effet sur l'émission des signaux de l'initiateur ?*

#### 3.1. Synthèse de l'article 3

Les animaux vivant en groupe se déplacent collectivement et doivent donc communiquer à propos du moment et de la direction du futur déplacement collectif. Chez certaines espèces, le processus de décision repose sur la proposition d'un seul individu, i.e. a premier individu suggère le moment ou la direction d'un déplacement et les autres membres du groupes décident ou non de le suivre. Chez les macaques de Tonkean et les macaques rhésus, ce premier individu émet des signaux spécifiques au moment du départ. Néanmoins, des analyses temporelles sont nécessaires afin de démontrer la fonction de tels comportements et d'étudier les éventuelles différences entre les deux espèces étudiées. Les résultats montrent que les macaques de Tonkean et les macaques rhésus utilisent les coups d'œil vers le groupe pour surveiller l'adhésion des membres du groupe au déplacement et les pauses pour les recruter. Les macaques de Tonkean recherchent à recruter plus particulièrement les individus auxquels ils sont affiliés, tandis que les macaques rhésus cherchent à recruter les individus auxquels ils sont apparentés. De plus, quand ces individus ont suivi l'initiateur d'un mouvement, celui-ci cesse d'émettre des signaux. De part ces résultats, On peut suggérer une certaine intentionnalité pour l'émission de ces comportements.

### 3.2. Article 3 : Signals used by leaders in *Macaca tonkeana* and *Macaca mulatta*: group-mate recruitment and behaviour monitoring

En revision, Animal Cognition

C. Sueur & O. Petit

Ethologie des Primates, Département d'Ecologie, Physiologie et Ethologie, Strasbourg, France

#### **Abstract**

Animals living in groups have to make consensus decisions and communicate with each other about the time, or the direction, in which to move. In some species, the process relies on the proposition of a single individual, i.e. a first individual suggests a movement and the other group members decide whether or not to join this individual. In Tonkean (*Macaca tonkeana*) and rhesus macaques (*Macaca mulatta*), it has been observed that this first individual displays specific signals at departure. Nevertheless, temporal analyses are needed in order to explore the function of such behaviour, and whether the social style of a species in terms of dominance and kinship relationships influences the patterns of signal emissions. Results show that Tonkean macaques and rhesus macaques seem to use back-glances to monitor the joining of other group members and pauses to recruit such individuals. This is especially the case for highly socially affiliated individuals in Tonkean macaques and kin related individuals in rhesus macaques. Moreover, back glances and pauses disappear when such individuals join the first departed individual. From these results, we suggest that such behaviour could be considered intentional.

#### **Keywords**

decision-making, collective movement, intention, macaque, social style, kinship

## Introduction

Most animals have to move to specific areas for drinking, resting or foraging. For group-living species, these movements need to be collective in order to keep the advantages of sociality for group members (Alexander 1974; Whrangham 1980). This synchronization requires communication and consensus between individuals so that collective decisions can be made about the time and the direction of movement (Conradt and Roper 2005; Krause and Ruxton 2002). The processes underlying these consensus may vary across species. In Hamadryas baboons (*Papio hamadryas hamadryas*) and African buffalo (*Syncerus caffer*), voting behaviours seem to occur before the departure of the group; several individuals may suggest different choices and the group then decides to move in the direction for which the majority of individuals displayed such voting behaviour (Conradt and Roper 2005; Kummer 1968; Prins 1996). However, in some species the process relies on the proposition of a single individual, the *leader* or *initiator* (Leca et al. 2003; Couzin et al. 2005; Sueur and Petit, 2008b; Stueckle and Zinner 2008). This first departed individual suggests the time or the direction to move (Hall and DeVore 1965; Kummer 1968; Sueur and Petit 2008a) and the other group members decide whether or not to join this individual (Leca et al. 2003; Stueckle and Zinner 2008). Signals used by this individual may be visual, acoustic and/or odorous and may depend on environmental conditions such as vegetation density (Boinski and Garber 2000). In the Mountain gorilla (*Gorilla gorilla berengei*), the silverback walks quickly in the direction of the future movement (Watts 2000), whereas common chimpanzees (*Pan troglodytes*) seem to use drumming on buttressed trees (Boesch 1991) and Barbary macaques (*Macaca sylvanus*) seem to use branch shaking (Mehlman 1996) to signal the departure of a collective movement. Authors have observed that acoustic signals such as a ‘deep hoarse cluck’ in the howler monkey (*Alouatta palliata*, Carpenter 1934) and ‘coo’ vocalization in Japanese macaques (*Macaca fuscata*, Itani 1963) and ‘trill’ in the white-faced capuchin monkey (*Cebus capucinus*, Boinski and Campbell 1995) are also given before groups depart. Similarly, a ‘loud call’ was reported in Sulawesi macaques in the context of collective movements (Riley 2005; Thierry et al. 2000). A more empirical study on semi-free ranging white-faced capuchin monkeys showed that the first departed individual displayed recruitment and monitoring behaviour during the departure of a collective movement (Meunier et al., 2007). Moreover in capuchin monkeys, the behaviour of other group members seemed to

affect the behaviour of the first departed individual (as a feedback): when the numbers of joiners increased, the number of signals the first individual displayed decreased (Meunier et al. 2007). Similarly in Tonkean (*Macaca tonkeana*) and rhesus macaques (*Macaca mulatta*), the first departed individual displayed pauses and back-glances at departure (Sueur and Petit 2008a). However, we did not investigate the effect of such behaviour on other group members in this previous study. In this current study, we performed temporal analyses to explore the function of such behaviours and whether they differed between both species. We aimed to assess whether the behaviours displayed by the first departed individual were recruitment and/or monitoring' signals. Moreover, we aimed to verify if the social style of a species (De Waal and Luttrell 1989), especially in terms of nepotism, may influence the emission of signals - as is the case for the organization of joining (Sueur and Petit 2008b). Rhesus macaques are more nepotistic than Tonkean macaques: many behaviours such as grooming, reconciliation and social play are constrained by kinship in rhesus macaques but not in Tonkean macaques (Thierry 2004; Thierry 2007). Therefore, we assumed that rhesus macaques would stop displaying signals after kin-related individuals have joined. Conversely, Tonkean macaques should display signals to recruit strong affiliated individuals, whatever their degree of kinship.

## **Methods**

### *Subjects and study area*

The groups under investigation were bred in the Centre of Primatology at the Louis Pasteur University, Strasbourg, in semi-natural conditions. All group members were born in captivity. The group of rhesus macaques was composed of two matriline. At the time of the study (May 2006 to August 2006) the group consisted of 22 individuals: two adult males (17 and 8 years old), 11 adult females (16, 14, 12, 11, 11, 11, 8, 7, 7, 7 and 6 years old), two sub-adult females (both 4 years old) and 7 infants (< 1 year old). The group of Tonkean macaques was composed of five matriline. At the time of the study (November 2005 to March 2006), the group consisted of 10 individuals: one adult male (10 years old), five adult females (10, 9, 7, 6 and 5 years old), one subadult male (3 years old) and three juveniles (2, 1 and 1 year old). The composition of the two groups was comparable to wild groups (Makwana 1978; Supriatna et al. 1992; Whitten et al. 1987). Maternal kin relationships are known for both groups. We did

not analyze the infants' behaviour as their discrimination was impossible. The study was then based on 15 rhesus macaque individuals and on 10 Tonkean macaque individuals. Each group lived in a park (fenced field of 0.5 ha) with trees, bushes and grassy areas. The area had an inside shelter (20m<sup>2</sup>) where commercial pellets and water were provided *ad libitum*. Fruit and vegetables were distributed once a week, outside of observation sessions. For both species, groups were cohesive and moved collectively (as a whole group or in sub-groups) between areas devoted to specific activities (for details, see Sueur and Petit, 2008a). The mean group stationary time before moving was 1161±210s (19.35±3.5min) for Tonkean macaques and 868±84s (14.47±1.4min) for rhesus macaques.

### *Definitions*

The *beginning of a collective movement* was defined by the departure of a single first individual (*first departed individual*) walking more than 10 metres in less than 40 seconds (Leca et al. 2003; Sueur and Petit 2008a, 2008b). Any individual walking for more than five metres in a direction that formed an angle smaller than 45° with the direction of the first departed individual and within 5 minutes after the departure of the first departed individual was labelled a *joiner* (Sueur and Petit, 2008a, b). This time window was determined by the mean latency separating the adhesion of two direct participants; mean = 27.9±1.1 s for Tonkean macaques; mean = 64.1±2.7 s for rhesus macaques; where adhesion is the moment at which an individual starts to follow (Sueur and Petit, 2008a).

We defined the *departure latency*, of every joiner, as the time elapsed between its departure and the time of the first departed individual.

The *duration of a collective movement* is the time elapsed between the departure of the first individual from the start point and the arrival of the last individual at the end point (Sueur and Petit, 2008a).

Individual behaviours were recorded when exhibited at departure or during the progress of the movement. The following represents a list of definitions of behaviours that have been used for the current study and were identical to those described by Meunier et al. (2007) and Sueur and Petit (2008a):

- *speed* of each individual: in m.s<sup>-1</sup>, the time an individual needed to cover the first 10m after its departure.

- *back glance*: the individual looks in the direction of other group members, measured as a frequency throughout the movement (i.e. as long as the individual moves). In the cases where eyes of animals cannot be observed, we used the direction of the head (with an angle wider than  $135^\circ$  with the direction of the movement) to determine a back glance (fig.1).
- *pause*: the individual stops moving for at least two seconds. The frequency of pauses throughout the movement was recorded. A pause was qualified as a distinct event when it was separated by more than 2s from a preceding one.
- *loud call*: A high-pitched vocalization composed of phrases consisting of frequency modulated units (Thierry et al. 2000).

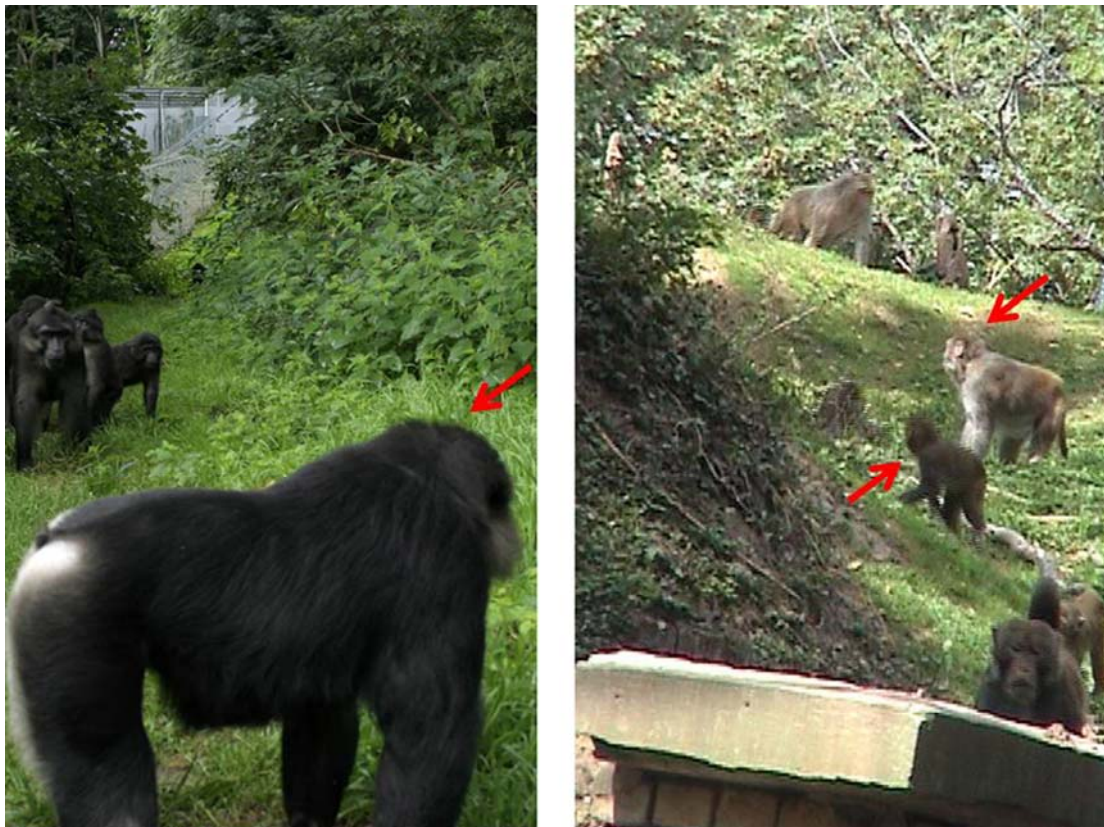


Figure 1: illustrations of one back glance for one Tonkean macaques (left) and for two rhesus macaques (right). The red arrows indicate individuals displaying back glance.

### *Observation procedure*

Groups were observed and filmed continuously by two observers (simultaneously in order that all individuals were always seen), four hours per day between 10:00 and 16:00. Each collective movement was recorded onto videotape and these videotapes were analysed by only one person (C.S.). Participants (first departed individual and joiners) were observed one by one using video scoring. Movements for which data about behaviours were missing were not taken into account in the analyses. For example, we discarded cases in which an individual had not been continuously observed, since we could not determine whether behaviours such as pause or back glance might have been displayed. Movements occurring in context of conflict or sexual consort were discarded. Collective movements were taken into account only if more than 2/3 of group members were present in the starting zone ( $\leq 10\text{m}$  from the point where the first departed individual started, Sueur and Petit, 2008a, b). With this criterion, both groups were not dispersed in the majority of cases (the diameter was inferior to 10m in both groups). The departure of the first departed individual over a distance of more than 10 meters was an obvious signal for other group members (Leca et al., 2003; Sueur and Petit, 2008a). We drew a plan of each park allowing us to measure the distance walked by group members (Sueur and Petit, 2008a).

We observed 131 collective movements for the rhesus macaques and 146 movements for the Tonkean macaques.

### *Data scoring*

We scored the identity and the behaviour (speed, back glance, pause and loud call, see definitions above) of the first departed individual and of every joiner.

We scored the departure latency of every joiner. Using these latencies, we determined the order of individuals at each collective movement. At departure, we attributed rank 0 to the first departed individual and rank  $j$  to the individual that joined the movement when  $j$  individuals were already participating. Thus,  $j_{max} = n - 1$ , where  $n$  is the number of individuals of each group (except infants).

In the same way, we recorded the start time and the end time of each back-glance and of each pause. These data allowed us to study the dynamics of the collective movement and to assess

whether behavioural changes implied changes in the joining of group members (or the converse).

To determine these times and latencies, we used the time indicated on the video-tape.

### *Social relationships*

Kinship. We considered two individuals as related when belonging to the same matriline regardless of their degree of relatedness and addressed a coefficient equalled 1 to the dyad. Then, in order to make results of both species comparable, we corrected the coefficient of kinship for each individual by the number of its kin related individuals.

Affiliation. Affiliative relationships were quantified by calculating the number of events when two individuals were observed within body contact out of moving context. This was carried out, using instantaneous scan sampling every five minutes (Altmann 1974). We kept only scans where all group members can be observed. We collected 88 scans for rhesus macaques and 111 for Tonkean macaques. For subsequent analyses, we used the ‘ratio of contacts’ that was the number of scans for which two individuals were in contact per the total number of scans. Thus, affiliative relationships represented preferential relationships between group members (including kin and non-kin related partners).

### *Statistical Analysis*

The majority of group members, whatever the species, can be the first departed individual of a movement. This first departed individual was any group member in Tonkean macaques whereas only adults initiated a collective movement in rhesus macaques (Sueur and Petit, 2008a). Rates of initiations were not different among initiators whatever the species (Sueur and Petit, 2008a). Moreover, ranks are not tied to individuals (as found by Sueur and Petit, 2008b). As a consequence, we analyzed the behaviour of the first departed individual and other ranks in the movement, regardless of their identities (Leca et al., 2003; Sueur and Petit, 2008a; Stueckle and Zinner, 2008).

We tested correlations between rank at departure and mean number of signals using the Spearman rank correlation test and analyzed the curves using curve estimation tests. We tested inter-rank differences using Kruskal-Wallis tests followed by post-hoc Dunn’s multiple comparisons test. We carried out these tests using SPSS 10.0 and GraphPad Prism



4.03. We then carried out matrices correlations using Socprog2.3 (Whitehead 1997; 2007) with Kr test taking into account missing values of a matrix and allowing to compare the values of each row with all other values in the row (Hemelrijk 1990; Whitehead, 1997). This row wise matrix correlation method is suited to the evaluation of these types of covariance between behaviours and is appropriate for small-sized matrices (de Vries et al., 1993). We set the number of permutations at 10,000 for each correlation matrices test (Whitehead, 1997). Permutations of the rows and columns of one of the two matrices were generated and for each permutation statistical values were calculated. This method provided more accurate and stable p-values (Hemelrijk, 1990; de Vries et al., 1993; Whitehead, 1997). Means are represented  $\pm$ SE.  $\alpha = 0.05$ .

## **Results**

### *How did behavioural patterns vary according to ranks at departure?*

In both species, no loud calls occurred during collective movements. For each collective movement, at least one individual carried out pauses and back glances. In Tonkean macaques, the first departed individual emitted at least one pause or back glance in 109 cases out of 146 collective movements. In rhesus macaques, the first departed individual emitted at least one pause or back glance in 92 cases out of 131 collective movements.

Pauses and back glances are correlated for Tonkean macaques (Spearman rank correlation:  $N = 146$ ,  $r = 0.25$ ,  $p = 0.002$ ) and for rhesus macaques (Spearman rank correlation:  $N = 131$ ,  $r = 0.43$ ,  $p < 0.0001$ ). Indeed, it seems that the first departed individual emitted back glances when it made pauses. However, even if these two variables are correlated, they are not collinear (collinearity diagnostics, Condition number = 1 for both species). We can, therefore, consider the number of pauses and the number of back glances as independent variables.

If the signals were performed in order to stay cohesive, then their frequencies should decrease when the number of joiners increased and also, with the rank. So, we assessed if mean frequencies of pauses and back-glances and mean speed decreased according to the rank of an individual at the departure of a collective movement as has been observed in white-faced capuchins (Meunier et al. 2007, table 1).

	rank	mean nb. of back-glances	mean nb. of pauses	mean speed
Tonkean macaques	0	0.53±0.12	3.02±0.28	0.62±0.02
	1	0.10±0.04	2.91±0.34	0.52±0.03
	2	0.03±0.02	2.51±0.33	0.55±0.04
	3	0.07±0.04	2.48±0.31	0.62±0.06
	4	0.07±0.07	1.77±0.21	0.70±0.10
	5	0	2.17±0.28	0.59±0.07
	6	0	2.6±0.37	0.63±0.09
	7	0	2.40±0.32	0.54±0.04
	8	0.03±0.03	2.43±0.47	0.48±0.05
	9	0	2.17±0.50	0.66±0.10
rhesus macaques	0	0.94±0.12	1.19±0.11	0.58±0.03
	1	0.41±0.10	0.75±0.13	0.58±0.03
	2	0.27±0.08	0.72±0.12	0.57±0.04
	3	0.15±0.08	0.87±0.14	0.58±0.05
	4	0.27±0.09	0.81±0.15	0.24±0.04
	5	0.05±0.03	0.55±0.13	0.49±0.06
	6	0.11±0.08	0.59±0.32	0.52±0.07
	7	0.21±0.12	0.95±0.35	0.40±0.07
	8	0	0.46±0.27	0.52±0.07
	9	0.40±0.30	0.8±0.41	0.45±0.09
	10	0.28±0.28	0.28±0.19	0.62±0.12
	11	0	0	0.45±0.05
	12	0	0	0.5
	13	0	0.50±0.50	0.6
	14	0	0.50±0.50	0.5

Table 1: Intensity of signals per collective movement (mean number of back-glances, mean number of pauses, mean speed in m/s) according to the rank at departure for collective movements in the Tonkean macaques group and the rhesus macaques group. Rank 0 corresponds to the first departed individual, rank 1 to the first joiner, etc.

*Back-glances*: the mean frequency of back-glances and rank were negatively correlated for Tonkean macaques ( $N = 10$ ,  $r_s = -0.75$ ,  $p = 0.012$ ) and rhesus macaques ( $N = 15$ ,  $r_s = -0.71$ ,  $p = 0.04$ ). For Tonkean macaques, we found that mean frequency of back-glances differed between ranks (Kruskall-Wallis test,  $H = 94.32$ ,  $df = 9$ ,  $p < 0.0001$ ) with only rank 0 having a higher frequency than other ranks (Dunn's multiple comparison test,  $P < 0.001$ ). For rhesus macaques, mean frequency of back-glances also differed between ranks ( $H = 65.67$ ,  $df = 14$ ,  $p < 0.00001$ ) with only rank 0 having a higher frequency than ranks 1 to 6 and rank 8 (Dunn's

multiple comparison test,  $P < 0.01$ ). The first departed individual displayed 71% of all recorded back-glances in Tonkean macaques and 56% in rhesus macaques.

*Pauses*: the mean frequency of pauses and rank were negatively correlated for Tonkean macaques ( $N = 10$ ,  $r_s = -0.65$ ,  $p = 0.042$ ) and rhesus macaques ( $N = 15$ ,  $r_s = -0.72$ ,  $p = 0.002$ ). In Tonkean macaques, ranks did not differ in their frequencies of pauses (Kruskall-Wallis test,  $H = 15.32$ ,  $df = 9$ ,  $p = 0.08$ ). However, in rhesus macaques, mean frequency of pauses differed between ranks ( $H = 65.67$ ,  $df = 9$ ,  $p < 0.0001$ ), with only rank 0 having a higher frequency than ranks 1 to 6 (Dunn's multiple comparison test,  $P < 0.001$ ). The first departed individual displayed 19% of all recorded pauses in Tonkean macaques and 34% in rhesus macaques.

*Speed*: if the speed is a recruitment signal, then the first departed individual and the first joiners should have a speed higher than the last joiners. However, the mean speed and rank were not correlated in Tonkean macaques ( $N = 10$ ,  $r_s = -0.08$ ,  $p = 0.830$ ) and in rhesus macaques ( $N = 15$ ,  $r_s = -0.40$ ,  $p = 0.22$ ). We found that mean speed did not differ between ranks in Tonkean macaques (Kruskall-Wallis test,  $H = 14$ ,  $df = 14$ ,  $p = 0.120$ ) and in rhesus macaques (Kruskall-Wallis test,  $H = 14.52$ ,  $df = 9$ ,  $p = 0.153$ ).

*How did the number of joiners influence the behaviour of the first departed individual?*

Based on the previous results, we only analyzed further pauses and back-glances for the first departed individual only.

If pauses or back-glances are used by the first departed individual to recruit and/or monitor joiners as in white-faced capuchins (Meunier et al. 2007), their frequencies should decrease when the number of joiners increases. We assumed that signals are used by the first departed individual to recruit group-mates. Thus when no individuals joined the first departed individual, it seems logical that this latter one tries to recruit group members by emitting signals. When the first individual is joined by a majority of individuals, it does not need to use signals again.

*Back-glances*: the mean frequency of back-glances and the number of joiners were negatively correlated in Tonkean macaques ( $N = 10$ ,  $r_s = -0.63$ ,  $p = 0.04$ , fig.2a) and in rhesus macaques ( $N = 15$ ,  $r_s = -0.77$ ,  $p = 0.006$ , fig.2c). For Tonkean macaques, we found that mean frequency of back-glances differed according to the number of joiners (Kruskall Wallis test,  $H = 48.2$ ,  $df$

= 9,  $p < 0.00001$ ). The first departed individual displayed more back-glances when no individual had joined the movement than when 2 or more individuals had joined it (Dunn's multiple comparison test,  $P < 0.01$ , fig.2a). For rhesus macaques, we found that mean frequency of back-glances differed according to the number of joiners (Kruskall-Wallis test,  $H = 83.6$ ,  $df = 14$ ,  $p < 0.00001$ ). The first departed individual displayed more back-glances when no individual had joined the movement than when 1 to 9 individuals joined it (Dunn's multiple comparison test,  $P < 0.01$ , fig.2c). When it was not joined, the first departed individual displayed 83% of its back-glances in Tonkean macaques and 92% in rhesus macaques.

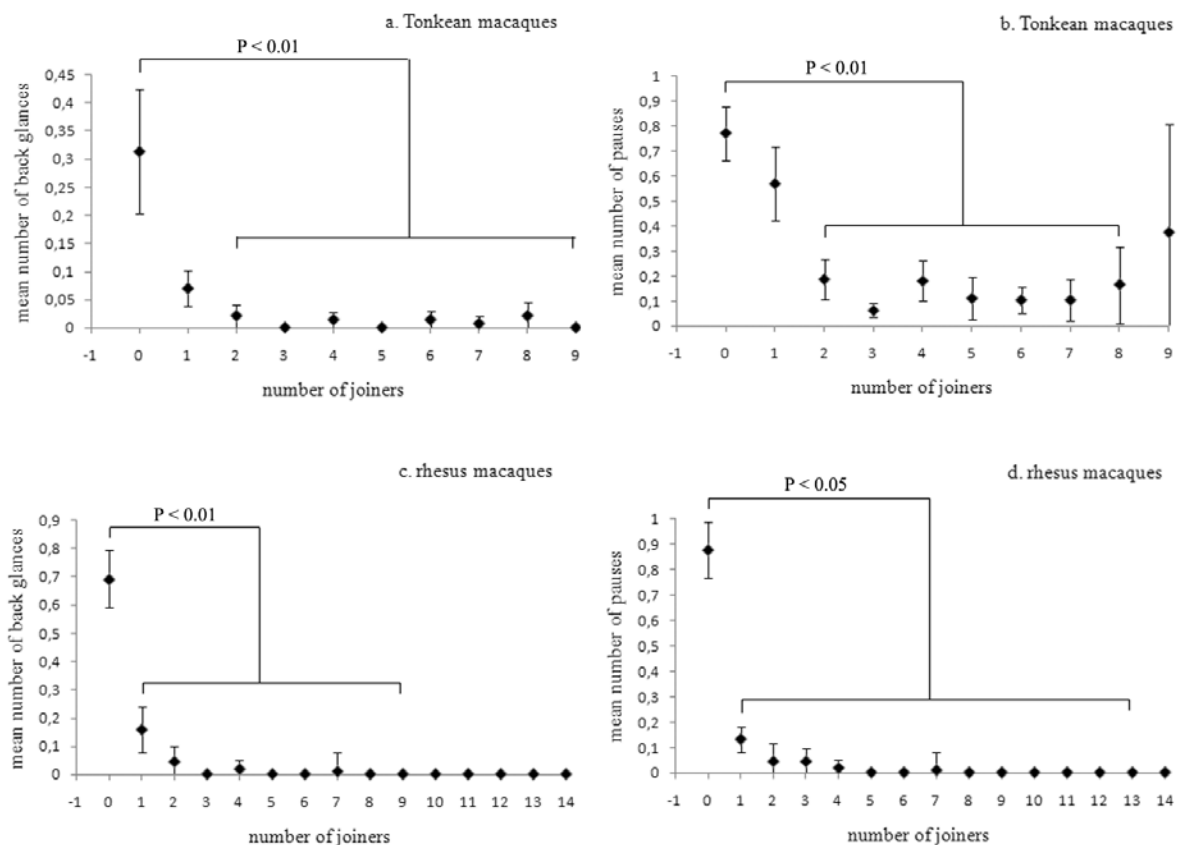


Figure 2: mean number of back-glances and of pauses per collective movement of the first departed individual according to the number of joiners.

*Pauses*: the mean frequency of pauses and the number of joiners were not correlated in Tonkean macaques ( $N = 10$ ,  $r_s = -0.38$ ,  $p = 0.248$ , fig.2b) whereas these were negatively correlated in rhesus macaques group ( $N = 15$ ,  $r_s = -0.89$ ,  $p = 0.0002$ , fig.2d). However, we found in Tonkean macaques that mean frequency of pauses differed according to the number of joiners (Kruskall-Wallis test,  $H = 72.2$ ,  $df = 9$ ,  $p < 0.00001$ ). Indeed, the first departed individual displayed more pauses when no individual had joined the movement than when 2 to 8 individuals had joined it (Dunn's multiple comparison test,  $P < 0.01$ , fig.2b). In rhesus macaques, mean frequency of pauses differed according to the number of joiners (Kruskall-Wallis test,  $H = 107.7$ ,  $df = 14$ ,  $p < 0.00001$ ). The first departed individual displayed more pauses when no individual had joined the movement than when 1 to 13 individuals had joined it (Dunn's multiple comparison test,  $P < 0.05$ , fig.2d). When it was not joined, the first departed individual displayed 50% of its pauses in Tonkean macaques and 90% in rhesus macaques. This result seems to show that the first departed individual might want to be joined and that pauses were used to recruit group-mates.

The link between the number of behaviours of the first departed individual and the number of joiners may be due to an influence of the time (the more the time passed, the more the first departed individual can display behaviours and the more the other individuals can join the movement). However, the number of joiners was not correlated to the duration of a collective movement in Tonkean macaques (Spearman rank correlation,  $N = 10$ ,  $r_s = 0.333$ ,  $p = 0.347$ ) or in rhesus macaques ( $N = 15$ ,  $r_s = 0.482$ ,  $p = 0.058$ ). This result suggests that the behaviours of the first departed individual probably have a direct influence on the number of joiners.

The relationship between the mean frequencies of pauses and back-glances displayed by the first departed individual and the number of joiners is not linear (fig.2a-d). Moreover, the first departed individual appeared to stop displaying these behaviours after 2-3 group members have joined. A curve estimation test shows that the best predictor of observed curve is an inverse curve for both behaviours in Tonkean macaques (back-glances:  $R^2 = 0.90$ ,  $df = 9$ ,  $p < 0.00001$ ; pauses:  $R^2 = 0.89$ ,  $df = 9$ ,  $p < 0.00001$ ) and rhesus macaques (back-glances:  $R^2 = 0.92$ ,  $df = 14$ ,  $p < 0.00001$ ; pauses:  $R^2 = 0.73$ ,  $df = 14$ ,  $p < 0.0007$ ). If the curve would be linear, this may suggest that the first departed individual wanted to recruit all group members. However, as the curve was not linear, it seems that the first departed individual did not recruit the whole group but only some individuals.

*Did the first departed individual modify its behaviour according to the number of joiners?*

We checked whether the frequency of pauses decreased after a back-glance according to the number of joiners in the movement. Indeed, the most parsimonious prediction is that the first departed individual used back-glances to monitor conspecifics and estimate the number of joiners, whereas it used pauses as encouragement for them to join, i.e. to recruit them.

Back-glances were not always displayed. As mentioned in the previous section, the first departed individual seemed to stop emitting signals after the adhesion of 2-3 joiners to the movement. They occurred only when there were 0, 1, 2, 4, 6, 7 and 8 joiners in Tonkean macaques (N=7) and for 0, 1, 2, 4 and 7 joiners in rhesus macaques (N=5). The following analysis will be conducted on these numbers.

*Pauses after a back-glance:* the frequency of pauses after a back-glance decreased with the number of joiners in Tonkean macaques (N = 7,  $r_s = -0.78$ ,  $p = 0.038$ ) and in rhesus macaques (N = 5,  $r_s = -0.89$ ,  $p = 0.04$ ). The mean number of pauses after a back glance is reduced by half when one individual has joined the movement (whatever the species) and was nil when there were 6 joiners in Tonkean macaques and 7 joiners in rhesus macaques.

*Back-glances after a pause:* to ensure that the relationship between pauses and number of joiners was not an artefact due to a link with the duration of movement, we tested if the converse configuration i.e. frequency of back-glances after a pause and the number of joiners were also correlated. Such correlation was not found in Tonkean macaques (Spearman rank correlation, N = 10,  $r_s = -0.43$ ,  $p = 0.208$ , pauses were displayed for any joiners' number), and in rhesus macaques (N = 7,  $r_s = -0.05$ ,  $p = 0.806$ , pauses were only displayed for 0, 1, 2, 3, 4, 7 and 8 joiners).

From these results, we can conclude that the first departed individual probably used back-glances to monitor the number of joiners and then adapted its number of pauses according to this number.

*Did the first departed individual recruit specific group members?*

When monitoring its group mates, the first departed individual may not only monitor the number of joiners but also their identities. In the following section, the identities of participants are considered. We assessed if the relationships a first departed individual *a* had

with a joiner  $b$  influenced it restarting after a pause. During a pause of  $a$ , if an individual  $b$  joins the movement,  $a$  can restart or stay in pause. For each  $a$ - $b$  dyad, we scored the number of times a first departed individual restarted after a joining ( $n1$ ) and the number of times it stayed in pause ( $n2$ ). For both groups, the matrix of the ratios  $n1/(n1+n2)_{ab}$  was compared to the matrix of kinship and the matrix of affiliation using matrices correlation tests (Hemelrijk, 1990).

In Tonkean macaques, the matrix of the ratios  $n1/(n1+n2)_{ab}$  correlated with the matrix of affiliation ( $Kr = 0.45$ ,  $p = 0.0004$ ) but not with the one of kinship ( $Kr = 0.21$ ,  $p = 0.087$ ). Conversely, in rhesus macaques, the matrix of the ratios  $n1/(n1+n2)_{ij}$  correlated with the matrix of kinship ( $Kr = 0.28$ ,  $p = 0.004$ ) but not with the matrix of affiliation ( $Kr = -0.15$ ,  $p = 0.593$ ).

These results confirm that the first departed individual specifically recruited some individuals, the highly affiliated ones in Tonkean macaques and the kin-related ones in rhesus macaques. Thus, it ceased its recruitment when these particular individuals had joined.

## Discussion

Our study was conducted in semi-free ranging conditions, where the visibility was higher and inter-individual distances lower than in natural conditions (Judge and de Waal, 1997).

Animals might thus only rely on visual signals (Gros-Louis 2002; Mitani and Mishida 1993).

That may explain why we did not hear any loud calls in our studied group contrary to Riley (2005), who reported the use of a 'loud call' to initiate group movements and keep cohesion in Tonkean macaques. In both groups, we demonstrated that the first departed individual seemed to use pauses to recruit its conspecifics. It also seemed to use back-glances to monitor the number of joiners. The use of these behaviours is also similar for other species (chimpanzees, Menzel 1971; white-faced capuchins, Leca et al. 2003; Meunier et al. 2007; hyenas (*Crocuta crocuta*), Holekamp et al. 2000) and in another group of Tonkean macaques (Sueur and Petit, 2008a).

The first departed individual modified its number of pauses according to the number of joiners evaluated by monitoring. The more the first departed individual displayed pauses, the more numerous were the joiners. The first departed animal might pause because it could be reluctant to go alone and so, pauses could express animal's uncertainty. However, the

duration of a collective movement did not depend on the number of joiners. This result suggests that making a pause does not mean merely waiting; but is certainly a signal in itself. In a second step, the first departed individual diminished its number of pauses. This feedback loop favoured group coordination and confirmed the recruitment function of this signal. Sueur and Petit (2008a) suggested that the speed of the first departed individual could be a recruitment signal, as its intensity was positively correlated to the joiners' number. In the same way, Leca et al. (2003) found that a low speed in white-faced capuchins favoured the joining of group members. However, in the present study, the speed of the first departed individual was not higher than the one of other group members, a result already found by Meunier et al. (2007) for white-faced capuchins. It has been suggested that a high speed of movement of an individual may rather be a cue of its goal-directed-movement or of its motivation (Altmann and Altmann 1970; Garber 1988; Noser and Byrne 2007; Pochron 2001; Sigg and Stolba 1981) than a real recruitment signal, even if speed seemed to favour the joining process. Indeed, Tonkean macaques are able to use cues conveyed by group-mates to localize food sources (Chauvin and Thierry 2005; Drapier et al. 2002; Ducoing and Thierry 2004) and may use speed as a simple cue.

Recruitment may be a mechanism as simple as a threshold function, dependent of the number of joiners. However, we found that the recruitment process was not only dependent of the joiners' number but also of their identities. Indeed, the first departed individual seemed willing to recruit mostly kin-related individuals in rhesus macaques and highly affiliated ones in Tonkean macaques and stopped displaying signals when this goal was reached. This difference between rhesus and Tonkean macaques reflects their different social styles (de Waal and Luttrell 1989; Thierry 2007). Rhesus macaques are more nepotistic than Tonkean macaques, as found in many of their daily interactions (Thierry, 2004). As a consequence, rhesus macaques formed kin-related sub-groups during collective movements contrary to Tonkean macaques, for which associations during collective movements are based on affiliative relationships (Sueur and Petit 2008b). Such influence of social style is also found in the current study.

Tomasello and Call (1997) defined behaviour as intentional if it implies a goal and some flexibility in the means for attaining it. Ducoing and Thierry (2003) found such flexibility in Tonkean macaques, where informed subordinate individuals used tactical manoeuvres in



order to reach a food source alone. Flack and de Waal (2007) found a similar result with context modulating dominance-related signal meaning in pig-tailed macaques (*Macaca nemestrina*). In the same way, loud calls are used to initiate movements in wild groups (Riley 2005) and when a pigtail macaque (*Macaca nemestrina*) mother used the pucker behaviour to encourage its infant to join it, this behaviour has also been considered as intentional (Maestriperi et al. 1996a, 1996b). In this study, we showed that the first departed individual used pauses to recruit specific group members. We previously reported that when not joined, the first departed individual went back to the group and started a new start attempt (Sueur and Petit 2008a). So, macaques seem to use different signals to recruit other group members; that suggests intentionality (Tomasello and Call, 1997). We are aware that our results came from only two semi-free ranging groups. However, these conditions were essential to record the behaviour of each individual during observation sessions. Moreover, comparing two groups of two different species in the same environmental conditions allowed us to find similar rules explaining group cohesion during collective movements and gave robustness to our findings. This fact is corroborated by the interspecific differences we found in the identity of recruited congeners. Such differences are easily understandable by considering social styles of both species, as has been previously shown for conciliatory tendencies (Thierry et al. 2008), social play (Petit et al. 2008) and many other social behaviours (Thierry et al. 2004).

### **Acknowledgements**

The authors are grateful to J. Dubosq, V. Wyss, H. Roger-Bérubet and A. Coulon for their help, P. Uhlrich, for technical assistance, N. Poulin for statistical advices and R. Knowles for English corrections. This work was supported by the French Research Ministry (EGIDE), the French Foreign Ministry (Lavoisier Excellence Scholarship) and the European Doctoral College of Strasbourg Universities. Thanks are extended to J.L. Deneubourg and B. Thierry for scientific discussions. These experiments comply with the current laws of the country in which they were performed.

#### **4. Etude de l'organisation des individus lors de l'adhésion aux déplacements collectifs**

*Question : Existe-t-il une organisation spécifique des individus au départ des déplacements collectifs ? Et si oui, est-ce que cette organisation, en termes d'ordre des individus ou d'associations en sous-groupes, reflète le style social de l'espèce, en termes de dominance et de népotisme ?*

##### 4.1. Synthèse de l'article 4

L'ordre de progression des membres d'un groupe au cours d'un déplacement collectif a souvent été expliqué par l'influence des contraintes environnementales, mais rarement par l'influence des contraintes sociales. J'ai étudié l'ordre d'adhésion des individus à un déplacement collectif chez deux groupes de macaques vivant en semi-liberté, un groupe de macaques de Tonkean et un groupe de macaques rhésus. Ces deux espèces possèdent un système social contrasté. L'utilisation de mesures de réseaux sociaux a permis de comprendre l'association en sous-groupes et le rôle des différents individus dans l'adhésion des autres membres du groupe. Les résultats montrent que le processus d'adhésion des individus à un déplacement est influencé par le style social de l'espèce, en termes de dominance et de népotisme. Chez les macaques rhésus, les individus âgés et dominants étaient le plus souvent situés en début de progression, contrairement aux macaques de Tonkean où aucun ordre spécifique n'a été observé. De plus, chez les macaques rhésus, les individus préfèrent suivre les congénères de haut rang et/ou apparentés alors que les associations au cours de l'adhésion reposent majoritairement sur les relations mâles-femelles, avec un sous-groupe de mâles périphériques chez les macaques de Tonkean.

*Signalement bibliographique ajouté par le :*

**UNIVERSITÉ DE STRASBOURG**  
**Service Commun de Documentation**

**Organization of Group Members at Departure Is Driven by Social Structure in Macaca**  
Cédric SUEUR and Odile PETIT

**International Journal of Primatology, 2008, vol. 29, n° 4, pages 1085-1098**

**4.2 Article 4 : pages 131-144**

La publication présentée ici dans la thèse est soumise à des droits détenus par un éditeur commercial.

Les utilisateurs de l'UdS peuvent consulter cette publication sur le site de l'éditeur :

<http://springerlink.metapress.com/content/h76h15q245154q72/fulltext.pdf>

La version imprimée de cette thèse peut être consultée à la bibliothèque ou dans un autre établissement via une demande de prêt entre bibliothèques (PEB) auprès de nos services :

<http://www-sicd.u-strasbg.fr/services/peb/>

---

# CHAPITRE IV

## PROBABILITES INDIVIDUELLES

### ET INFLUENCE DES RELATIONS SOCIALES :

## MODÉLISATIONS

---

*“It is a capital mistake to theorize before one has data.  
Insensibly one begins to twist facts to suit theories,  
Instead of theories to suit facts.”*

Sherlock Holmes,  
A scandal in Bohemia (citation de Winfree, 1980)

*“We should make thing as simple as possible,  
But not simpler.”*

Albert Einstein,  
(citation de Francis Crick, 1994)

## **1. Etude des patterns des déplacements collectifs dans un groupe de macaques de Tonkean : une approche théorique et expérimentale**

*Question : Comment un individu décide-t-il d'adhérer à un déplacement ? Les patterns spatio-temporels tels que les associations ou l'ordre des individus reposent-ils sur des processus intentionnels impliquant des capacités cognitives complexes ou peuvent-ils s'expliquer par des règles plus simples se basant sur des interactions locales ?*

### 1.1. Synthèse de l'article 5

Chez les Primates, les individus d'un groupe s'organisent de façon spécifique lors des déplacements collectifs. Selon certains auteurs, des mécanismes intentionnels impliquant les capacités cognitives développées des primates seraient sous-jacents à cette organisation spécifique. Cependant, d'autres systèmes complexes existent et les mécanismes permettant l'émergence de ces derniers ne sont pas nécessairement complexes mais sont basés sur des règles simples et locales, comme cela a été démontré chez les insectes. Dans cette étude, j'ai voulu clarifier les processus d'adhésion à un déplacement collectifs chez un groupe de macaques de Tonkean évoluant en semi-liberté, et ceci grâce à la réalisation d'un modèle stochastique sous Netlogo 3.14. Les résultats montrent que les patterns complexes observés lors du départ d'un déplacement collectif tels que les latences d'adhésion, les associations et l'ordre des individus, peuvent être expliqués grâce à des règles simples basées sur les relations affiliatives. Un individu choisit d'adhérer à un déplacement quand les individus auxquels il est affilié ont déjà adhéré à ce déplacement. Les individus clefs dans le processus d'adhésion semblent être les individus qui ont de nombreuses relations affiliatives avec l'ensemble des membres du groupe, et non le premier individu parti. Ce résultat bouscule la vision classique du leader. Même si des comportements de recrutement ou de vote sont présents chez les macaques de Tonkean, des comportements collectifs complexes peuvent émerger de part des interactions entre des individus suivant des règles comportementales simples. Contrairement à ce que certains auteurs ont suggéré, la présence de processus intentionnels dans l'émergence d'un phénomène complexe n'exclut pas la présence de processus auto-organisés dans l'émergence de ce même comportement, et inversement.

1.2. Article 5 : Selective mimetism at departure in collective movements of *Macaca tonkeana*: an experimental and theoretical approach

Soumis à *Animal Behaviour*

C. Sueur<sup>1,2</sup>, O. Petit<sup>1</sup> and Deneubourg J.L.<sup>2</sup>

<sup>1</sup>: Ethologie des Primates ; Département d'Ecologie, Physiologie et Ethologie ; Institut Pluridisciplinaire Hubert Curien ; Strasbourg, France

<sup>2</sup>: Service d'Ecologie Sociale ; Université libre de Bruxelles ; Bruxelles, Belgium

**Abstract**

In Primates, authors have reported the specific organisation of individuals during collective movements. Intentional mechanisms are believed to underlie this particular organisation, which refers to the high cognitive abilities of primates. However, one may suggest that mechanisms underlying the emergence of complex systems are not necessary complex and can be based on local rules. In this study, we wanted to clarify the joining processes observed during collective movements in one semi-free ranging group of Tonkean macaques (*Macaca tonkeana*), using a stochastic model. Results showed that the complex patterns observed, such as departure latencies, associations and order of individuals at departure of a collective movement may be explained using a rule based on affiliative relationships. The decision an individual takes to join the movement is dependent on the departure of its strongly affiliated individuals. Even in Primates, complex collective behaviour may emerge from interactions between individuals following local behavioural rules.

**Key words:** decision-making, consensus, self-organisation, agent-based model, primates, kinship, affiliation

Living in groups reduces predation risk (Wrangham 1980), while increasing foraging efficiency (Alexander 1974; Giraldeau and Caraco, 2000). However, this strategy requires group members to stay cohesive and thus synchronize their activities (Conradt & Roper 2005; Krause & Ruxton 2002). In many species, the different activities cannot be carried out in the same area. Animals have often a spot to rest on - a cliff for some primates or birds (Danchin et al. 1998; Kummer 1968), a burrow for many social carnivores or rodents (Fox 1972; Rasa 1986), a collective nest for social insects (Camazine et al. 2001). Individuals have to move collectively to another spot in order to forage or to drink (Boinski & Garber 2000; Fischhoff et al. 2007; Kummer 1968).

In Primates, authors have reported a specific organisation of individuals during collective movements (Hockings et al. 2006; Rhine & Westlung 1981; Rhine & Tilson 1987; Waser 1985). For instance, dominant individuals may occupy a specific position in the group movement, in order to obtain prior access to food or to decrease the predation risk (Boinski et al. 2000; Hall & Fedigan 1997; Janson 1990; Waser 1985; Whitten 1983). Intentional mechanisms might underlie this specific organisation, thanks to the high cognitive abilities of primates as discussed in Hemelrijk (2002) and Tomasello & Call (1997). In fact, Boinski & Campbell (1995) have suggested that white-faced capuchins (*Cebus capucinus*) exhibit coercive behaviour in order to intentionally manipulate the decisions of other group members, thus demonstrating a “Machiavellian intelligence” (Whiten & Byrne, 1997). However, other complex systems exist and mechanisms underlying their emergence are not necessary complex (Camazine et al. 2001). The complexity of nests in social insects is not run by a central authority requiring sophisticated cognitive abilities but emerges from simple and local rules between the insects themselves and between the insects and their environment (Deneubourg & Goss, 1989; Bonabeau et al. 1997; Camazine et al. 2001). Using these simple rules, authors have explained how large groups such as fishes in shoals or birds in flocks coordinate their movements (Biro et al. 2006; Camazine et al. 2001; Couzin & Krause, 2003), fireflies synchronise their flashings (Strotgartz & Stewart 1993; Ramirez Avila et al. 2003) and locusts coordinate their marching (Buhl et al. 2006). Self-organisation seems to be a parsimonious way in order to explain the complexity of animal societies (Deneubourg & Goss 1989; Camazine et al. 2001; Detrain & Deneubourg 2006).

Recent studies have demonstrated that such self-organized processes can also exist in small groups with highly structured relationships. For example, ‘mimetic synchronisation’ exists in Merino sheep (*Ovis aries*, Gautrais et al. 2007), where the probability that an individual will carry out an activity increases with the number of other group members already displaying this activity. Similarly, in semi-free ranging white-faced capuchin monkeys (*Cebus capucinus*), the choice of a direction seems to depend on ‘anonymous mimetism’ when collective movements involving binary choice are artificially induced (Meunier et al. 2006). These self-organized processes exist even if capuchins are known to use recruitment behaviours to initiate a movement (Leca et al. 2003) or to occupy specific spatial positions within the group (Janson 1990; Hall & Fedigan 1997). From these contrasted findings, it is therefore crucial to investigate if the organisation of individuals during a movement may be explained by local rules.

In this study, we assessed how individuals join a collective movement in a semi-free ranging group of Tonkean macaques (*Macaca tonkeana*). Tonkean macaques use recruitment signals and preliminary behaviour to coordinate their movements (Sueur & Petit 2008a). Moreover, the organisation of group members at departure seems to be relatively stable and specific, and affiliative relationships influence this pattern (Sueur & Petit 2008b). However, it remains unknown why or how an individual decides to join a movement. Using an individualised agent-based model, we aimed to assess whether the decision to move responded to simple rules based on the number and the identities of individuals already moving (Pratt et al. 2005; Sellers et al. 2007). Comparing the experimental data on collective group movements to a stochastic model, we tested four hypotheses: 1) individuals are independent (null hypothesis), 2) individuals join a movement according to the number of individuals having already joined whatever their identity (anonymous mimetism) as found in capuchin monkeys (Meunier et al. 2006) or in merino sheep (Gautrais et al., 2006); 3) individuals only join a movement when their relatives are already involved in it (mimetism according to kinship). Indeed, several authors have reported that kinship influences a range of social behaviours in primates (Chapais & Berman 2004; Gouzoules & Gouzoules 1987; Mateo 2003). 4) Individuals join a movement if their preferred partners (i.e. kin and non-kin individuals) have already moved (mimetism according to affiliation). Indeed, affiliative relationships seem to influence certain behaviours such as social information transmission



(Coussi-Korbel & Frigaszy 1995; Voelkl & Noe 2008), alliances (Chapais et al. 1991; Chapais & St-Pierre, 1996) or grooming (Thierry et al., 1990). In the two last hypotheses, individuals base their decision of joining a movement on the identities of the individuals that have already moved. In fact, in Tonkean macaques, we expected that individual's decisions to move would depend on mimetic processes modulated by social relationships between group members, especially affiliative ones.

## **METHODS**

### *Subjects and environment*

The group of Tonkean macaques under investigation was bred in the Centre of Primatology at the University Louis Pasteur, Strasbourg, in semi-natural conditions. All group members were born in captivity. The study group was composed of five matriline (see supplementary material 1 for details). At the time of the study (November 2005 to March 2006), it consisted of 10 individuals: one adult male (10 years old), five adult females (10, 9, 7, 6 and 5 years old), one subadult male (3 years old) and three juveniles (2, 1 and 1 year old). The composition of the group was comparable to several wild groups (Supriatna *et al.* 1992; Whitten *et al.* 1987). The group lived in a park (0.5 ha), which included trees, bushes and grassy areas. Individuals had an inside shelter, where commercial pellets and water were provided *ad libitum*. Fruit and vegetables were distributed once a week, outside of observation hours.

### *Definitions*

The beginning of a collective movement was defined by the departure of a first individual who walked more than 10 metres in less than 40 seconds. This criterion was the same as the one used by Leca *et al.* (2003) and Sueur and Petit (2008a, 2008b). A 'joiner' was defined as any individual walking for more than five metres in a direction that formed an angle inferior to 45° with the direction of the first departed individual. We considered a collective movement as finished when no individual joined the movement within 5 min after the departure of the first individual or the last individual to join (Sueur and Petit 2008a,b).

### *Observation procedure*

The group was observed and filmed four hours per day between 10:00 and 16:00 hours. Each collective movement was recorded onto video tape. When the first departed individual was joined by at least one other individual, a collective movement was observed using the *all occurrence sampling* method (Altmann 1974). Participants (first departed individual and joiners) were observed one by one using video scoring. Only movements not associated with conflict or sexual consort, and for which all group members were present at the starting zone, were considered. We observed a total of 146 collective movements but only 111 collective movements fitted our criteria and were analysed below.

### *Data scoring and calculation*

We scored the number of joiners for each collective movement. Then, we calculated the frequency of collective movements for each number of joiners. We scored the identity and the departure latency of the first departed individual ( $\Delta T_{01}$ ) and of every joiner ( $\Delta T_{j-1,j}$ ). We calculated the rank of each individual, regardless of its identity, during the joining process. The rank of the first departed individual was rank 1, the rank of the first joiner was rank 2, and the rank of the  $j^{\text{th}}$  joiner was the rank  $j+1$ . We calculated the departure latency of the first departed individual  $\Delta T_{01}$  by scoring the time elapsed between the end of the previous collective movement and the departure of this individual. This latency corresponded to the duration during which this individual was stationary, i.e. carrying out an activity other than moving. We then scored the departure latency of each joiner, i.e. the departure latency of the joiner  $j$ ,  $\Delta T_{j-1,j}$  corresponding to the time elapsed between the departure of the joiner  $j-1$  (first departed individual included) and the departure of the joiner  $j$ . Since we never observed an individual joining the movement at the same time as another, no two individuals had the same rank.

### *Affiliative relationships*

The affiliative relationships correspond to preferential association between certain group members (non kin-related and kin-related). Using *instantaneous sampling* every five minutes (Altmann 1974), affiliative relationships were quantified by the number of scans where individuals were observed in body contact, out of moving context. We only kept scans

in which all group members were observed. In total 111 scans were collected. For subsequent analyses, we used the ‘ratio of contacts’; this was the number of scans for which two individuals were in contact per the total number of scans (see supplementary material 1 for details). Kinship and affiliative relationships were not significantly correlated (matrices correlation, Dietz R-test;  $N = 10$ ,  $P = 0.357$ ,  $r = 0.07$ ).

#### *Applying conditions of the model: preliminary analyses*

Definitions of indices and coefficients can be found in the glossary (at the end of the paper).

#### Analysis of the observed departure latencies

We compared the different observed departure latencies for the group. A Kruskal-Wallis test showed that the distribution of the inter-individual departure latencies was not consistent ( $df = 9$ ,  $H = 197.8$ ,  $P < 0.00001$ , fig.1, means $\pm$ SE). A Dunn’s multiple comparisons test revealed that the departure latencies of the first departed individual were 20 fold higher than the departure latencies of all other (nine) joiners ( $P < 0.00001$ ) suggesting a mimetic process.

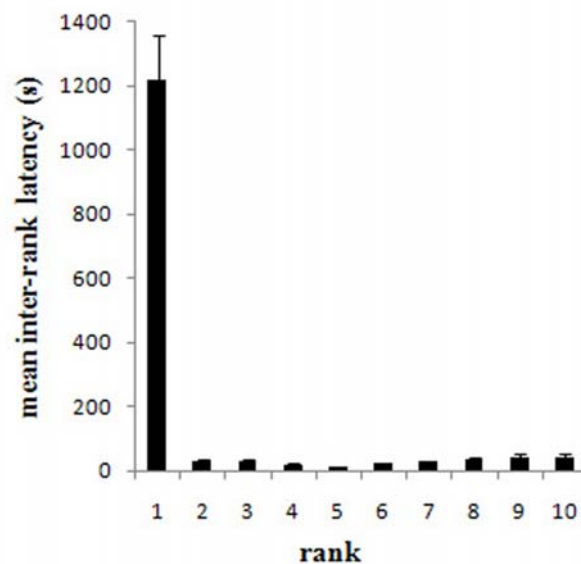


Figure 1: mean departure latency of each individual participating to the movement. Rank 1 corresponds to the first departed individual; rank 2 to the first joiner, etc. Mean latencies are  $\pm$ SE.

### The departure of the first departed individual

We compared the observed departure latencies of the different first departed individuals. There was no difference between the different first departed individuals ( $df = 9$ ,  $H = 10.65$ ,  $P = 0.300$ ). The departure latencies distribution of the first departed individual, whatever its identity, fitted with a theoretical exponential distribution (curve estimation,  $F_{1,110} = 5619$ ,  $r^2 = 0.98$ ,  $P < 0.00001$ ). The log gradient of this exponential distribution was the inverse of the mean departure latency of the first departed individual and corresponded to the departure probability of the first individual  $\psi_{01}$  (equation 1,a) (Amé et al. 2006; Meunier et al. 2006; Gautrais et al. 2007).

$$\psi_{01} = \sum_{i=1}^n \lambda_i \quad (1,a)$$

Given that  $\psi_{01} = 0.0007s^{-1}$  and  $n = N = 10$ , therefore the probability per individual to depart first is  $\square_{\square} = 0.00007s^{-1}$ .

Based on this result, the mean latencies to depart first ( $\Delta T_{01}$ ) were equal whatever the individual, despite the fact that the individual probabilities to depart first may be different (equation 1,b).

$$\Delta T_{01} = \frac{1}{\psi_{01}} \quad (1,b)$$

Thus, individual differences were taken into account in the model (see supplementary material 1 for details).

### The joiners' departure and the mimetic process

For each rank, we compared the departure latencies distribution of the joiner with a theoretical exponential distribution. Results showed that the observed departure latencies distributions for all ranks fitted with an exponential distribution (curve estimations,  $F_{1,110} > 1645$ ,  $r^2 > 0.83$ ,  $P < 0.00001$ ). Consequently, the departure probabilities of joiners were constant per-unit-time.

In a mimetic process where the departure probability is proportional to the number of individuals already moved, the probability per-unit-time that one of the  $n$  resting agents became the  $j^{th}$  joiner was (equation 2,a):

$$\psi_j = (\lambda + C(j-1))n \quad (2,a)$$

where  $C$  was the mimetic coefficient per individual.

The departure latency of the joiner  $j$  was (equation 2,b):

$$\Delta T_{j-1,j} = \frac{1}{(\lambda + C(j-1))(n - (j-1))} \quad (2,b)$$

The inverse of the departure latency (equal to the departure probability) was a parabolic function of  $j$  (equation 2,c) (Dussutour et al., 2008) as shown by a Spearman rank correlation ( $r = 0.86$ ;  $n = N = 10$ ;  $P = 0.002$ ):

$$\begin{aligned} \frac{1}{\Delta T_{j-1,j}} &= (\lambda + C(j-1))(n - (j-1)) \\ &= (\lambda - C)(n + 1) + j(2C + Cn - \lambda) - Cj^2 \quad (2,c) \end{aligned}$$

As a result, the equation of the departure probabilities was (equation 2,d):

$$\frac{1}{\Delta T_{j-1,j}} = -0.0131 + 0.0237j - 0.0021j^2 \quad (2,d)$$

With  $\lambda = 0.00007s^{-1}$  and  $n = N = 10$ , and  $C$  approximately equalled 0.001-0.002.

### *The model*

The coding details of the different versions of the model can be found in the supplementary material 2.

### Parameters

The number of individuals, individual identities, network of kinship and of affiliative relationships of the observed group were included in the model. Thus, the number of agents  $N$  was fixed to 10. We set the values of kinship at 0 for non-related individuals and at 1 for related individuals, whereas the values of affiliative relationships were the ratios of contacts for each dyad, which varied between 0 (individuals never in contact) to 1 (always in contact). At the start of a simulation, all agents ( $N$ ) were in an area called *resting area* and had to move to another area qualified as *foraging area*. We implemented the departure probability  $\lambda_i$  of each agent. The departure probability of the first departed individual, the only individual that would not be influenced by the other group members to move, was the same for the four versions of the model.

Due to the scale of the area covered by the observed group (see methods), we assumed in the model that all agents were aware of the state (resting or moving) of all other agents at anytime.

### Independence hypothesis

The first hypothesis assumed that individuals were independent: the departure probability of an individual was not influenced by the departure of the other group members. As a consequence, the individual departure probability remained constant (independent of the rank).

Under this hypothesis, the probability that one of the  $n$  resting agents (e.g. individual  $i$ ) became a joiner  $j$  per-unit-time was  $\lambda_i$ . According to the equations (1,*a*) and (1,*b*), the departure latency of the joiner  $j$  was the inverse of the sum of the  $\lambda_i$  of the  $n$  resting agents (equation 3):

$$\Delta T_{j-1,j} = \frac{1}{\sum_{i=1}^n \lambda_i} \quad (3)$$

In our case, the probabilities were identical with  $\lambda_1 = \dots = \lambda_N = \lambda$

### Anonymous mimetic hypothesis

The second hypothesis specified that individuals will be influenced by the departure of their conspecifics, thanks to a mimetic process. To test this hypothesis, we added a mimetic coefficient  $C$  in the above version of the model (*independent hypothesis*). The probability per-unit-time that one of the  $n$  resting agents became the joiner  $j$  under the *anonymous mimetic hypothesis* was obtained from the equation (2,*a*) and its departure latency from the equation (2,*b*). In this version of the model and according to the equation (2,*a*), a resting agent had the same probability to join the already moving agents whatever their identities. Thus, whatever their identity, all moving agents had the same probability to be joined by resting agents.

### Kinship hypothesis

The third version of the model tested the influence of kinship relationships. In this case, the departure probability of an individual was only influenced by the number of its relatives participating in a movement.

The identity and the kinship of each individual were included in this version of the model.

Contrary to the previous versions, the probability per-unit-time that one of the  $n$  resting agents

became the joiner  $j$  differed between agents with respect to their kin relationships with the already moving agents.

The probability for an individual  $i$  to become a joiner  $j$  under the *kinship hypothesis* was (equation 4):

$$\psi_i = \lambda + C(k_i \times 1 + a_i \times 0) = \lambda + Ck_i \quad (4)$$

where:

$k_i$  was the number of kin-related moving agents to the individual  $i$ .

$a_i$  was the number of non kin-related moving agents to the individual  $i$ .

In this version of the model and according to the equation (4), the more a resting agent had kin-related moving agents, the greater was its probability to join them. Thus, the more a moving agent had kin-related resting agents, the greater was its probability to be joined.

#### Affiliation hypothesis

In this hypothesis, we tested the influence of the affiliative relationships between group members on the decision to join.

This version of the model took into account the individual identities and the affiliation of each dyad. The probability per-unit-time that one of the  $n$  resting agents became a joiner  $j$  differed between the resting agents with respect to their affiliative relationships with the already moving agents.

The probability for an individual  $i$  to become a joiner  $j$  under the *affiliation hypothesis* was (equation 5):

$$\psi_i = \lambda + C \sum_{k=1}^N M(k, i) \quad (5)$$

where  $M(k, i)$  was the ratio of contacts between the moving individual  $k$  and the resting individual  $i$  which accounted for their affiliative relationship (*cf.* how ratio of contacts was measured in the methods section).

In this version of the model and according to the equation (5), the more a resting agent had strongly affiliated moving agents, the greater was its probability to join. Thus, the more a moving agent had strongly affiliated resting agents, the greater was its probability to be joined.

## Simulation

We implemented the different versions of the model, corresponding to each hypothesis, in Netlogo 3.1.4 (Bryson et al. 2007; Wilensky 1999). At each time step (one second) in the model, a number between 0 and 1 was randomly attributed for each resting agent (i.e. at the resting area); when this number was higher than the theoretical departure probability of each agent, the individual left the resting area for the foraging area; if this number was lesser than the theoretical departure probability, the agent did not move. The identity, the rank and the departure latency of each agent participating to a movement (first departed individual or joiner) were scored for each simulated collective movement.

To be consistent with the experimental situation, we stopped a simulation when no agent joined within 300 seconds after the departure of the first departed individual or the last joiner (*cf.* Definitions in Materials and Methods). As with the observed collective movements, 0 to 9 agents can join a first departed individual in the simulated collective movements. We set the number of simulations to 1,000 for each hypothesis and each set of tested parameters.

## *Statistical Analysis*

Observed distribution of the number of joiners and those obtained from the simulations (under the four hypotheses) were compared using Spearman rank correlation tests. Observed and simulated means and variances of departure latencies were compared using Kolmogorov-Smirnov tests. We used a Dietz R-test to correlate matrices of observed and simulated frequencies of direct joining (*i.e.* when the individual A was the joiner  $j$  and B the joiner  $j+1$  or when the individual B was the joiner  $j$  and A the joiner  $j+1$ ). We set the number of permutations to 10,000 for matrices correlations. Permutations of the rows and columns of one of the two matrices were automatically generated and for each permutation, statistical values were calculated. This method provided more accurate and stable p-values (Hemelrijk, 1990; de Vries et al., 1993; Whitehead, 1997). We used Spearman rank correlation tests to compare the observed and simulated order of individuals at departure. The significance level was set at 0.05. All tests were two-tailed. We carried out tests using SPSS 10.0 (SPSS inc., Chicago, USA) and SocProg 2.3 for the correlations of matrices (Whitehead 1997; Whitehead 2007; Sueur and Petit 2008b).



## RESULTS

### *Comparison between observed and simulated distributions of the number of joiners*

First of all, we analysed the observed distribution of the number of collective movements according to the number of joiners. This distribution was not homogenous (Chi-square test:  $\chi^2 = 206$ ,  $df = 9$ ,  $P < 0.00001$ ) and was bimodal. There were more collective movements with no joiner (16.2%) and with all joiners (48.6%) than collective movements with 1 to 8 joiners ( $4.4 \pm 1.1\%$ ) (fig.2). This bimodality was the signature of an ‘all or nothing’ process: either no collective movement occurred or the entire group moved (Meunier et al, 2006; Gautrais et al., 2007).

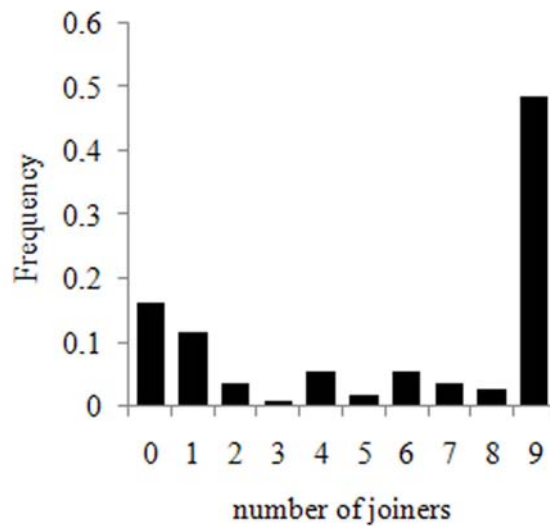


Figure 2: Observed distribution of the number of collective movements according to the number of joiners.

We then compared the four simulated distributions of the number of joiners to the observed one. We never observed bimodality for the *independent hypothesis*. The distribution was monomodal with a maximum at 0 joiners. For the three other hypotheses we conducted simulations with different mimetic coefficients  $C$  (from 0.0005 to 0.002), since the calculated value of the mimetic coefficient was approximated (equation 2,d). For the *anonymous mimetic hypothesis*, we observed bimodal distributions that correlated with the observed distribution (with  $0.0005 \leq C \leq 0.0009$ , Spearman rank correlation tests:  $r \geq 0.58$ ;  $N = 10$ ;  $P \leq 0.032$ , fig.3a), with the highest correlation for  $C = 0.0007$  (Spearman rank correlation test:  $r = 0.72$ ;

$N = 10$ ;  $P = 0.016$ , fig.3a). On the contrary, we never obtained bimodality for the *kinship hypothesis*. All simulated distributions were monomodal with a maximum at 0-1 joiners. As a result, the simulated distributions of the number of joiners did not correlate with the observed distribution (Spearman rank correlation test:  $r \leq 0.14$ ;  $N = 10$ ;  $P \geq 0.790$ , fig.3b). Concerning the *affiliation hypothesis*, we observed bimodal distributions with a correlation with the observed distribution only for  $C = 0.0009$  (Spearman rank correlation test:  $r = 0.62$ ;  $N = 10$ ;  $P = 0.044$ , fig.3c).

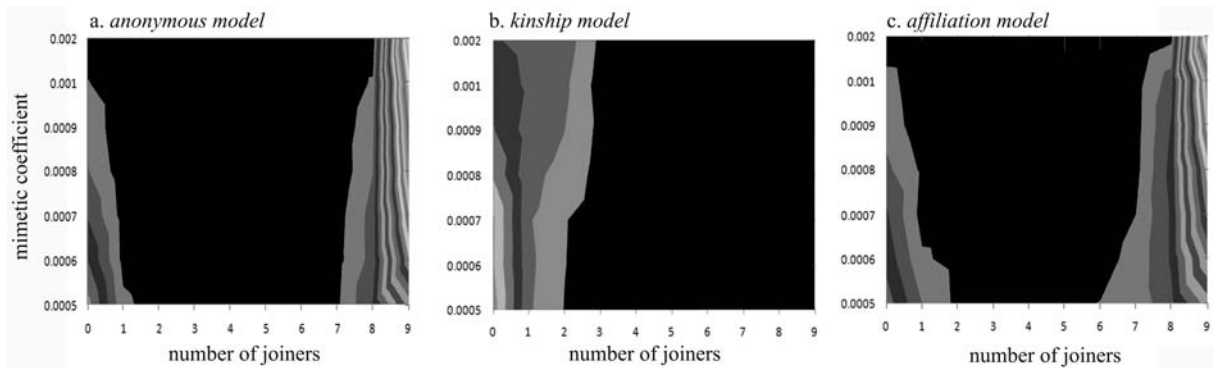


Figure 3: Simulated distribution of the frequencies of collective movements according to the number of joiners (a.) under the *anonymous mimetic hypothesis*, (b.) under the *kinship hypothesis* and (c.) under the *affiliation hypothesis*. The frequency is expressed in percentage (5% per unit). For each version of the model, the most represented values were from 0 to 5% for approximately 2 to 7 joiners (in black). The distribution of the frequencies under the *kinship hypothesis* was monomodal with a maximum for 0-1 joiners. The distributions of the frequencies under the *anonymous mimetic hypothesis* and under the *affiliation hypothesis* were bimodal.

#### *Comparison between observed and simulated distributions of mean departure latencies*

Since the first departed individual latency was the same for all versions of the model, only joiners' mean departure latencies were of concern in this comparison. Kolmogorov-Smirnov tests revealed that the simulated distributions of the mean departure latencies of the *independent hypothesis* and of the *kinship hypothesis* (whatever the value of the mimetic coefficient) differed from the observed distribution ( $Z \geq 2.05$ ,  $N = 5$ ,  $P \leq 0.0001$ , fig.4). Conversely, distributions of the mean departure latencies of the *anonymous mimetic* and of the *affiliation hypotheses* did not differ from the observed distribution (with  $0.0009 \leq C \leq 0.002$ ,  $Z \leq 0.94$ ,  $N = 10$ ,  $P \geq 0.301$ , fig.4). According to these results, we would only focus on the *anonymous mimetic* and *affiliation hypotheses* in the next analyses.

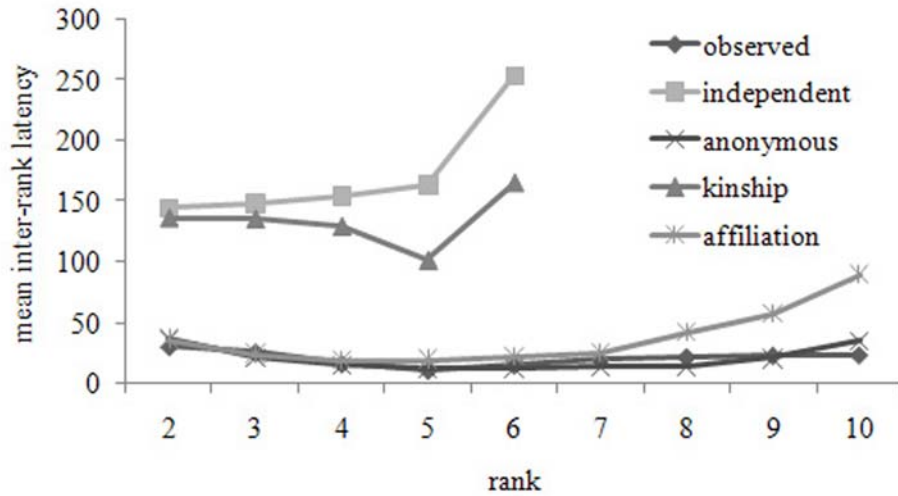


Figure 4: mean departure latency of joiners for the observed distribution and the simulated distributions of the model under the different hypotheses. The first departed individual (rank 1) is not indicated. Under the *independent hypothesis* and the *kinship hypothesis*, no collective movement with more than 5 joiners occurred because of the criterion of 300s.

#### *Comparison between observed and simulated distributions of the variances of departure latencies*

The distribution of variances of departure latencies may reflect the signature of the influence of social relationships. According to the equation (2,a), the probability to join under the *anonymous mimetic hypothesis* did not depend on identities and social relationships. Thus, the variances were only influenced by  $\lambda$  and  $C$ . Conversely, the probability to join under the *affiliation hypothesis* was influenced by the identities and the social relationships, thus the variances were influenced as well by  $\lambda$ ,  $C$  and by the sum of  $M(k,i)$  (cf. equation 5). As a result, the variances of the departure latencies of the *affiliation hypothesis* would be wider than for the *anonymous mimetic hypothesis*. Kolmogorov-Smirnov tests showed that the simulated distribution of variances of departure latencies under the *anonymous mimetic hypothesis* differed from the observed distribution whatever the value of  $C$  ( $Z \geq 1.41$ ,  $N = 10$ ,  $P \leq 0.033$ ), whereas the simulated distribution under the *affiliation hypothesis* did not differ from the observed distribution (with  $0.0008 \leq C \leq 0.002$ ,  $Z \leq 1.342$ ,  $N = 10$ ,  $P \leq 0.055$ ).

### *Comparison between observed and simulated organisations of group members*

The probabilities that two individuals directly joined each other in the observed and simulated collective movements under the *anonymous mimetic hypothesis* were not correlated (Dietz R-test;  $N = 10$ ,  $P = 0.319$ ,  $r = 0.06$ ). Conversely, these probabilities were significantly correlated when considering the *affiliation hypothesis* (Dietz R-test;  $N = 10$ ,  $P = 0.002$ ,  $r = 0.31$ ). These results meant that affiliative relationships allowed predicting the associations of group members at the departure of a collective movement.

For each first departed individual, we compared the observed orders of the nine joiners at departure to the simulated ones obtained under the two hypotheses using Spearman rank correlation tests. Under the *anonymous mimetic hypothesis*, the simulated orders were never correlated to the observed ones, ( $r \leq 0.55$ ;  $N = 9$ ;  $P \geq 0.124$ ). Under the *affiliation hypothesis*, the simulated orders were correlated to the observed ones for four out the ten first departed individuals ( $r \geq 0.64$ ;  $N = 9$ ;  $P \leq 0.044$ ).

## **DISCUSSION**

In this study, we showed that a simple rule based on social relationships can explain the dynamics and organisation of collective movements. We were able to show that individuals did not behave independently when deciding to move but considered the network of social relationships when joining group mates (Camazine et al. 2001). These findings recall *social facilitation* (Tolman 1964; Zajonc 1965) or *response facilitation* (Byrne 1994), in which an individual performing a specific act increases the probability that an observer will also perform this act. Similarly, mimetism underlies collective movements in different species (Camazine et al. 2001; Couzin & Krause 2003; Detrain et al. 1999; Gautrais et al. 2007; Jeanson et al. 2005, Sumpter, 2006). In primates, a study on artificially-induced collective movements reported that an anonymous mimetism process seemed to explain the joining process in capuchin monkeys (Meunier et al. 2006). Capuchins based their decision on the number of individuals already moving, regardless of their identities. Such an underlying anonymous process probably exists because a ‘shot signal’ induces these collective movements; this pattern was compared to a situation of predation risk in which it is more important to flee than to take care of social partners. Conversely, in spontaneous collective movements, as we studied here, animals can either choose between resting and moving and

therefore may actually consider their social relationships before deciding. The selective mimetism we found differed from Meunier *et al.*'s findings (2006) since the only hypothesis explaining all patterns we observed was the *affiliation* one. The departure probability of an individual does not simply depend on the number of joiners, but also on the social relationships it possesses with these individuals. A similar influence of relationship was found in Merino sheep, with males imitated more frequently by other males (Gautrais *et al.* 2007; Michelena *et al.* 2006).

The bimodality of the observed distribution of the number of joiners was recreated under both *anonymous mimetic* and *affiliation hypotheses* and suggests a high cohesion of the group. When an individual 'decided' to move, either it was joined by all group members or it was not joined at all, leading to an 'all or nothing' phenomenon. For these hypotheses, we obtained slightly inferior mimetic coefficient values than the estimated ones. It might be due to some simplifications through modelling or to other variables. For example, Sueur and Petit (2008a) reported that in Tonkean macaques, when a first departed individual was not joined, it gave-up and generally went back to the group. This behaviour might modulate the distribution of the number of joiners and reinforce its bimodality. Within the 300s criterion, in seven cases (6.3%), the first departed individual went back when it was not joined or by less than two joiners. Due to this small number of 'giving-ups', we neglected this parameter in our model.

In many species, affiliative relationships may be constrained by kinship and dominance (Drews 1993), but may occur between non-kin individuals (Hill 1990; Matsumura 1993; Perry 1998). Many authors suggested that kinship is one of the most important factors influencing behaviour and group stability (Chapais & Berman 2004; Gouzoules & Gouzoules 1987; Hamilton 1964; Mateo 2003). However, Chapais and collaborators (Chapais *et al.* 1991; Chapais & St-Pierre, 1996) showed that non-kin relationships were crucial in alliances and contributed to the stability of matrilineal dominance in Japanese macaques (*Macaca fuscata*). Moreover, proximities and/or contact between individuals seems to be a good predictor of social information transmission (Coussi-Korbel & Fragaszy 1995; Voelkl & Noë 2008), as we found for the dynamics and organisation of collective movements in Tonkean macaques. Affiliative relationships seem to be a key characteristic of the cohesion and the stability of groups (Wey *et al.* 2007), whereas groups split if cohesion mechanisms are only based on kinship, as the *kinship hypothesis* showed in the present study. The Tonkean

macaque society is well-known for its mixing of different matrilineal groups during social interactions. In this species, strong affiliative bonds do not solely depend on kinship (Thierry, 2004, 2007). Thus, it is not surprising that an individual decides to join a movement when its highly affiliated partners have departed and not only because the first individual has departed. In this context, the key individuals or determinants (Byrne et al. 1990; Sueur & Petit, 2008a) seemed to be mostly the strongly affiliated individuals. These results may help to clarify the still controversial definition of leadership. We can ask: who is the leader? The first departed individual or these key individuals of the joining process?

In Tonkean macaques, the departure of a collective movement was highly structured with specific patterns of order, timing and sub-groups of individuals. This stable organisation may be explained by our rule of joining, based on mimetism and affiliation. This explanation corresponds to the definition of a self-organised process: complex collective behaviour may emerge from interactions between individuals following simple behavioural rules based on local information (Bonabeau *et al.* 1997; Detrain & Deneubourg 2006; Sumpter 2006). In the same way, Hemelrijk (2000; 2002) explained some aspects of social and spatial behaviours of macaques, using an agent-based model that did not implement their developed cognitive abilities (Hemelrijk 2002). Nevertheless some authors (Conradt & Roper 2005; Stueckle & Zinner 2008) have opposed consensus (more complex negotiation) and combined decisions (self-organised processes). We showed that both processes can underlie group movements; Tonkean macaques displayed negotiation and recruitment behaviours (Sueur & Petit 2008a) as well as self-organised behaviour such as selective mimetism (present study). Nevertheless, we are aware that this model has only been tested in a single group. However, the methodology used here could be applied to other social species in order to demonstrate the importance of such rules in collective decision making, regardless of their cognitive complexity.

### **Acknowledgments**

The authors are grateful to J. Dubosq for the video analyses, P. Uhlrich, for technical assistance and R. Knowles for language editing. This work was supported by the European Doctoral College of Strasbourg Universities, the French Research Ministry (EGIDE) and the French Foreign Ministry (Lavoisier Excellence Scholarship). J.L.D. is research associate from

the Belgian national Funds for Scientific Research. Thanks are extended to F. Amblard, A. Banos, J. Lyons and J. Steiner for discussions and help on the model.

## Glossary

$\alpha$ : coefficient expressing the synergy between the individuals participating to the movements (first departed individual and joiners). When  $\alpha = 0$ , individuals were independent. If  $\alpha = 1$ , the departure probability was proportional to the number of moving individuals. If  $\alpha = 2$ , the departure probability increased according to a square function when the number of moving individuals increased.

$a_i$ : number of non kin-related moving agents to the individual  $i$ .

$C$ : mimetic coefficient.

$\Delta T_{01}$ : departure latency of the first departed individual, i.e. time elapsed between the end of the previous collective movement and the departure of this individual.

$\Delta T_{j-1,j}$ : departure latency of a joiner  $j$ , i.e. time elapsed between the departure of the joiner  $j-1$  (first departed individual included) and the departure of the joiner  $j$ .

$j$ : number of individuals participating to the movement.

$\lambda_i$ : departure probability of the individual  $i$ .

$k_i$ : number of kin-related moving agents to the individual  $i$ .

$M(k,i)$ : ratio of contacts between the moving individual  $k$  and the resting individual  $i$

$\psi_{01}$ : first departure probability, probability to start a movement, equaled to the sum of  $\lambda$  (departure probability of each individual).

$\psi_i$ : probability per-unit-time for an individual  $i$  to become a joiner (corresponded to the *kinship hypothesis* and the *affiliation hypothesis* where the identities of individuals are taken into account).

$\psi_j$ : probability per-unit-time that one of the  $n$  resting agents became the  $j^{\text{th}}$  joiner (corresponded to the *independent hypothesis* and the *anonymous mimetic hypothesis* where the identities of individuals are not taken into account).

$n$ : number of resting individuals.

$N$ : number of individuals in the group.

## **2. Etude des initiations simultanées : un modèle pour comprendre le phénomène de fission de groupe**

*Question : Lors d'une fission de groupe, comment s'associent les individus ? Un individu rejoint-il un sous-groupe en fonction d'une similitude de motivations ou en fonction des relations de parenté, ou affiliatives, qu'il a avec les individus constituant le sous-groupe ?*

### 2.1. Synthèse de l'article 7

La vie en groupe, malgré les avantages qu'elle confère, implique également des inconvénients tels que la compétition intragroupe ou des oppositions de besoins. Ces différences amènent à des conflits d'intérêts entre les membres d'un groupe. Le groupe peut alors fissionner de manière irréversible ou de manière temporaire. En effet, certaines espèces animales vivent dans des sociétés « fission-fusion ». La structure d'un groupe peut alors fluctuer en un ou plusieurs sous-groupes selon les contraintes de l'environnement. La plupart des études sur ces sociétés fusion-fission se sont focalisées sur l'influence des contraintes environnementales sur la structure du groupe. Cependant, peu de recherches ont été réalisées sur l'influence des relations sociales des individus dans leur choix de fissionner ou non, et de choisir tel ou tel sous-groupe. Dans cette étude, j'ai étudié les fissions temporaires d'un groupe de macaque de Tonkean et d'un groupe de macaque rhésus. Plusieurs hypothèses ont été testées : un individu choisit un sous-groupe (1) en fonction de motivations et besoins similaires avec les autres individus, (2) en fonction du nombre d'individus dans les sous-groupes, quels que soit leurs identités, (3) en fonction du nombre d'apparentés, (4) ou en fonction du nombre d'individus auquel il est affilié. Les résultats montrent que les relations affiliatives influencent majoritairement le choix d'un sous-groupe. Cependant, le style social d'une espèce influence également la structure des sous-groupes. Dans le groupe de macaque de Tonkean, ayant un petit effectif d'individus et dont l'espèce est considérée comme tolérante, les mécanismes à l'origine des patterns de sous-groupes tendent vers de l'allélomimétisme. A l'inverse, chez le macaque rhésus, qui est une espèce despotique, les mécanismes sont influencés par les relations de parenté des individus.



## 2.2. Article 7 : Short-term group fission processes in macaques: a social networking approach

C. Sueur<sup>1,2</sup>, O. Petit<sup>1</sup> and Deneubourg J.L.<sup>2</sup>

<sup>1</sup>: Ethologie des Primates ; Département d'Ecologie, Physiologie et Ethologie ; Institut Pluridisciplinaire Hubert Curien ; Strasbourg, France

<sup>2</sup>: Service d'Ecologie Sociale ; Université libre de Bruxelles ; Bruxelles, Belgium

### **Abstract**

Predation pressure and food research efficiency seem to favour the aggregation of animals but living in groups involves intragroup competition for food. Group members may have different needs and different motivations implying the reaching of a consensus to stay cohesive. In some cases, however individuals fail to reach a common decision and the group split, temporary and even irreversibly. Indeed, some mammals' species live in *fission-fusion societies*. The most of studies on fission-fusion societies focused on the influence of environmental constraints on sub-grouping patterns but little is known however about how social relationships affect individual choices for sub-groups. In this study we assessed mechanisms underlying group fission in two semi-free ranging groups of macaques: one group of Tonkean macaques (*Macaca tonkeana*) and one group of rhesus macaques (*M. mulatta*) using a stochastic model. Results showed that sub-grouping patterns were mainly influenced by affiliative relationships. Moreover, the species-specific social style had an effect on the probability to choose a particular sub-group. In the tolerant Tonkean macaques, mechanisms underlying sub-grouping patterns looked like an anonymous mimetism, while in rhesus macaques, kinship influenced mechanism underlying group fissions.

**Key words :** decision-making, consensus, sub-group, kinship, affiliation, agent-based model, Netlogo, primates

## Introduction

In social animals, the way individuals interact with their conspecifics depends on ecological environment (Clutton-Brock and Harvey, 1977; van Schaik, 1989; Krause and Ruxton, 2002). Predation pressure and food resource efficiency seem to favour the aggregation of animals (Alexander, 1974; Wrangham, 1980). On the other hand, living in groups involves intragroup competition for food (West-Eberhard, 1979). Then, group members have to make trade-offs and reach consensus in order to optimize their fitness (Conradt and Roper, 2003; 2005; Couzin et al., 2005). When however group size increases or intrinsic differences between individuals are important, individuals fail to reach a consensus and as a consequence, the group may split (Chepko-Sade and Sade, 1979; Dittus, 1988; Conradt and Roper, 2000). This fission can be irreversible (Henzi et al., 1997; Lehman et al., 2007; Van Horn et al., 2007) or not (Van Schaik, 1999; Kerth and König, 1999; Wittemyer et al., 2005; Sundaresan et al., 2007; Poppa-Lisseanu et al., 2008). Indeed, some mammals species live in *fission-fusion societies* as chimpanzees (*Pan troglodytes*, Lehmann and Boesch, 2004), spider monkeys (*Ateles geoffroyi*, Symington, 1990), hyenas (*Crocuta crocuta*, Holekamp et al., 1997), lions (*Leo panthera*, Packer et al., 1990), elephants (*Loxodonta Africana*, Wittemyer et al., 2005), dolphins (*Tursiops sp.*, Lusseau et al., 2006) or bats (*Myotis bechsteinii*, Kerth and König, 1999). The group structure may fluctuate over short temporal and spatial scales in one or several sub-groups according to food competition level (Schaller, 1972; Altmann, 1974a; Lehmann and Boesch, 2004). The most of studies on fission-fusion societies focused on the understanding of sub-groups composition: an individual should choose a particular sub-group in order to maximise its fitness in term of access to food or reproduction (van Schaik, 1989; Conradt and Roper, 2000; Lehmann and Boesch, 2004; Ramos-Fernandez et al., 2006). Little is known however about how social relationships affect these individual choices (Wittemyer et al., 2005; Lusseau et al., 2006; Poppa-Lisseanu et al., 2008).

In this study we assess mechanisms underlying group fission in two semi-free ranging groups of macaques: one group of Tonkean macaques (*Macaca tonkeana*) and one group of rhesus macaques (*M. mulatta*). In Japanese macaques (*M. fuscata*, Fukuda, 1989) and Barbary macaques (*M. sylvanus*, Ménard et al., 1990), influence of social relationships has been reported for fission-fusion process: associations of individuals in sub-groups may occur more or less randomly (Fukuda, 1989). Conversely, sub-grouping patterns seemed to be not random

but to reflect individual preferences mediated or not by kinship (Wittemyer et al., 2005; Archie et al., 2006; Lusseau et al., 2006; Poppa-Lisseanu et al., 2008). However, it is well documented that social style (de Waal and Luttrell, 1989; Matsumura, 1999) of a macaque's species constrains the distribution of social relationships among group members (Thierry et al., 2004; Thierry, 2007) and behaviours such as conciliatory tendencies (Thierry et al. 2008), social play (Petit et al. 2008) or decision-making (Sueur and Petit, 2008a, 2008b). Similarly, we predict that social style of a species will influence its group fission patterns. In a previous study, we showed that Tonkean and rhesus macaques collectively decide about the time and the direction to move (Sueur and Petit, 2008a). However, we noticed some cases of group fission in both species. In this study we will assess how individuals choose one or another sub-group through four alternatives hypotheses: (1) an individual chooses a sub-group because it shares its motivations with the individuals of this sub-group, then social relationships will not influence group fission process (Conradt and Roper, 2000; Ramos-Fernandez et al., 2006); (2) an individual chooses the sub-group where there is the most of individuals because the group cohesiveness is high and/or more individuals is more advantageous in term of protection or knowledge about food (Lehmann and Boesch, 2004; Wittemyer et al., 2005; Kerth et al, 2006); in this context, the process will be an anonymous mimetism (Meunier et al., 2006; Gautrais et al., 2007); (3) an individual chooses the sub-group where its relatives are present (Wittemyer et al., 2005; Poppa-Lisseanu et al., 2008); (4) an individual chooses the sub-group where there is the most of affiliated individuals (related or non related ones; Lusseau et al., 2006; Sueur et al., chapter IV, 1.2 in the thesis). These different hypotheses will be tested using a stochastic agent-based model in order to simulate interactions between group members and sub-grouping patterns (Meunier et al., 2006; Sellers et al., 2007; Bryson et al., 2007; Sueur et al., chapter IV, 1.2 in the thesis). Then, the observed sub-groups will be compared to the simulated sub-groups for each species using social networks analysis (Whitehead, 1997; Flack et al., 2006; Lusseau et al., 2006; Krause et al., 2007; Wey et al., 2008; Sueur and Petit, 2008b).

## **Material and methods**

### *Subjects and study area*

The groups under investigation were bred in the Centre of Primatology at the University Louis Pasteur, Strasbourg, in semi-natural conditions. All group members were born in captivity. Maternal kin relationships are known for both groups. The group of Tonkean macaques was composed of five matriline. At the time of the study (November 2005 to March 2006), it consisted of 10 individuals: one adult male (10 years old), five adult females (10, 9, 7, 6 and 5 years old), one subadult male (3 years old) and three juveniles (2, 1 and 1 year old). The group of rhesus macaques was composed of two matriline. At the time of the study (May 2006 to August 2006) it consisted of 22 individuals: two adult males (17 and 8 years old), 11 adult females (16, 14, 12, 11, 11, 11, 8, 7, 7, 7 and 6 years old), two sub-adult females (both 4 years old) and 7 infants (< 1 year old). The composition of the two groups was comparable to several wild groups (Makwana 1978; Supriatna et al. 1992; Whitten et al. 1987). We did not analyze infants' behaviour because their discrimination was impossible. The study was then based on 10 individuals in Tonkean macaques and on 15 individuals in rhesus macaques. Each group lived in a park (0.5 ha) including trees, bushes and grassy areas. They had access to an inside shelter where commercial pellets and water were provided *ad libitum*. Fruit and vegetables were distributed once a week, outside of observation sessions.

### *Definitions*

We considered a group fission event when a group of individuals in one area split in sub-groups moving into two different trajectories toward two distinct areas (Ramos-Fernandez et al., 2006). Group fission could be also considered as the case where a sub-group stays in one area while another one moves from this area to another one but the previous case is better to assess why an individual chooses one sub-group (Kerth et al., 2006). This group fission process occurred in the context of simultaneous collective movements oriented in different directions (Kerth et al., 2006). We considered two collective movements as simultaneous and different when the angle between the movement directions was superior to 45° and when the time between departures of the first individuals was inferior to 5 minutes. This criterion of 5 minutes is based on the criterion used by Sueur and Petit (2008a, 2008b) to study collective movements in macaques. The beginning of a collective movement was defined by the

departure of a first individual walking more than 10 metres in less than 40 seconds (Leca et al. 2003; Sueur and Petit 2008a, 2008b). Any individual walking for more than five metres in a direction forming an angle inferior to 45° with the direction of the first departed individual within the 5 minutes after the departure of the first departed individual was called a joiner (Sueur and Petit, 2008a, b). We considered a collective movement as finished when any individual joined within 5 min after the departure of the first departed individual or of the last joiner (Sueur and Petit, 2008a, 2008b).

### *Observation procedure*

Groups were observed and filmed four hours per day between 10:00 and 16:00. Each collective movement was recorded onto videotape. Participants (first departed individual and joiners) were observed one by one using video scoring. Movements occurring in context of conflict or sexual consort were discarded. Collective movements were taken into account only if more than 2/3 of group members were present in the starting zone.

We observed 146 ones for the Tonkean macaques and 131 collective movements for the rhesus macaques. However we observed only 8 group fissions, i.e. 16 simultaneous collective movements for the Tonkean macaques and 10 group fissions, i.e. 20 simultaneous collective movements for the rhesus macaques. We did not observe group fission with more than 2 simultaneous collective movements.

### *Affiliative relationships*

The affiliative relationships reflect the preference for certain group members (kin-related and non kin-related ones). Using instantaneous sampling every five minutes (Altmann, 1974b), affiliative relationships have been quantified by the number of scans where individuals were observed in proximity (distance inferior or equal to 1 meter), out of moving context. We kept only scans for which we can observe all individuals. We collected 111 scans for Tonkean macaques and 88 for rhesus macaques. Then, we calculated the half-weight index (HWI, Cairns and Schwager, 1987) that is the number of scans in which two individuals were seen together divided by the total number of scans. This index ranged between 0 (never associated) and 1 (always associated).

## *The model*

### Parameters

To explain departure probability, we applied the same reasoning as Meunier et al. (2006) and Sueur et al. (chapter IV, 1.2 in the thesis) did in their model.

According to group composition, the number of individuals ( $N$ ) was fixed at 10 for Tonkean macaques and at 15 for rhesus macaques. Individual identities, network of kinship and of affiliation were included in the model. We set the values of kinship at 0 for non related individuals and at 1 for related individuals, whereas the values of affiliative relationships was the ratio of contacts for each dyad which varied between 0 (individuals never seen together) to 1 (always together).

At the start of a simulation, all the macaques ( $N$ ) are in an area called *resting area*. Then we induced the simultaneous departure of the first individuals. We chose the identities of each first departed individual at each simulation according to the ones in the observed group fissions. These individuals went in two different areas qualified as *foraging areas*. Resting individuals had to choose between one direction and the other one according to choice probability  $\Psi$  (per time unit) in each direction. Then an individual decided to move in the direction where its choice probability was the highest. Then the probability to move, whatever the direction, did not depend on the sum of the probabilities of each direction. We chose this model according to the probabilities calculated by Sueur et al. (chapter IV, 1.2 in the thesis) in the context of spontaneous collective movements in macaques. The studied individuals joined a movement according a mimetic process (Sueur et al., chapter IV, 1.2 in the thesis). This choice probability was different for each tested hypothesis.

#### (1) random model

The first hypothesis was that an individual chooses a sub-group according to similar motivations of individuals in this sub-group. Then, an individual chose between the two directions independently of the number or of the identities of individuals already moving in each direction, i.e. it chose randomly.

For this *random model*, the probability of the  $n$  resting macaques (e.g. individual  $i$ ) to become a joiner or the  $j^{\text{th}}$  moving individuals in the direction  $d$  is:

$$\psi_{jd} = \frac{\lambda n + C \sum j_d}{D}$$

where:

$$n = N - \sum j_d$$

$C$  is a mimetic coefficient and equals 0.002 (See Sueur et al, chapter IV, 1.2 for details)

$j_d$  is the number of individuals moving in the direction  $d$  before the departure of the  $j^{\text{th}}$  individual.

$\lambda_i$  is the individual probability to move whatever the direction. In the model this probability is implemented through an exponential distribution with mean=0.0007sec<sup>-1</sup> (see Sueur et al, Chapter IV, 1.2., for details)

$D$  is the number of simultaneous collective movements. In our study,  $D = 2$ .

Then the choice probability depended only of  $\lambda_i$ .

### (2) Anonymous model

The second hypothesis specified that an individual chooses the more numerous sub-group.

The equation of the probability of the  $n$  resting macaques to become the  $j^{\text{th}}$  moving individual in the direction  $d$  for the *anonymous model* was:

$$\psi_{jd} = \lambda n + Cj_d$$

Then the choice probability depended mainly of  $j_d$  ( $j_d$  was always superior to  $\lambda_i$ ), an individual chose the direction with the most of individuals.

### (3) Kinship model

The third hypothesis tested the influence of kinship. The choice probability of an individual was only influenced by the number of its relatives moving in each direction. Then, non-relatives were not taken into account in the choice probability.

This model involved that the identity and the kin relationships of each individual were taken into account. Contrary to the previous models, the probability to become the  $j^{\text{th}}$  joiner differed between individuals and depended on their relationships with already moving group members in each direction.

The probability for an individual  $i$  to become the  $j^{\text{th}}$  joiner in the direction  $d$  for the *kinship model* was incremented in the model by the equation:

$$\psi_{id} = \lambda n + C(k_{id} \times 1 + a_{id} \times 0) = \lambda n + Ck_{id}$$

where:

$k_{id}$  is the number of relatives (of the individual  $i$ ) already moving in the direction  $d$ .

$a_{id}$  is the number of non relatives (of the individual  $i$ ) already moving in the direction  $d$ . Then the choice probability depended mainly on  $k_{id}$  ( $k_{id}$  was always superior to  $\lambda_i$ ), an individual chose the direction with the most of its related individuals.

#### (4) Affiliation model

In the *affiliation model*, we tested the influence of the quality of social relationships (proximities between individuals) of group members on the decision-making to join a direction.

This model involved that the identity and the affiliative relationships of each individual were taken into account. The probability to become the  $j^{th}$  joiner in the direction  $d$  was not the same between individuals and depended on their relationships with group members already moving. For this model, the probability for an individual  $i$  to become the  $j^{th}$  joiner in the direction  $d$  was:

$$\psi_i = \lambda n + C \sum_{k=1}^N M(k, i)_d$$

where  $M(k, i)_d$  was the half-weight indice of proximities between individual  $k$  and individual  $i$  when the individual  $k$  was already moving in the direction  $d$ . If individual  $k$  was not yet moving in the direction  $d$ , then  $M(k, i)=0$ .

Then the choice probability depended mainly on  $\Sigma M(k, i)_d$  ( $\Sigma M(k, i)_d$  was always superior to  $\lambda_i$ ), an individual chose the direction with the most of its affiliated individuals.

We have implemented the four versions (according the four different hypothesis) of the model in Netlogo 3.1.4 (Wilensky, 1999; Bryson et al., 2007). At each time step (one second), a number between 0 and 1 was randomly attributed for each resting macaque (i.e. at the resting area); when this number was higher than the theoretical probability to move in one direction, then the individual moved in this direction; if this number was inferior to the theoretical probability of each direction, then the individual did not move.

To compare the simulated data with experimental results, we stopped a simulation when no individual joins within 300 seconds after the departure of the first departed individual or the last joiner (cf. Definitions in Materials and Methods).

We set the number of simulations to 1000 for each hypothesis and each set of tested parameters.



### *Data scoring and calculation*

We carried out the same data calculation for the observed and simulated group fissions. For each group fission, we scored the number of joiners in each direction. We scored the identity of the first departed individuals and of every joiner in each direction. We checked the associations between individuals as measured by the half-weight indice (HWI, Cairns and Schwager, 1987). Indeed, the HWI is the number of events in which two individuals were seen together (in the same fission sub-group) divided by the total number of events in which each individual participated (Sundaesan et al., 2006; Sueur and Petit, 2008b). These indices were calculated using Socprog 2.3 (Sueur and Petit, 2008b; Sundaesan et al., 2006; Whitehead, 1997, 2007; Whitehead et al., 2005; Wittemyer et al., 2005).

### *Statistical Analysis*

We calculated the distribution of the number of individuals choosing one direction for observed group fissions and simulated ones. For practical reasons we chose to represent the direction of the most dominant individuals among the two first departed individuals. Indeed, thanks to dominance hierarchy, there is always a dominant individual and a subordinate one whereas individuals can have the same status with age or sex. Then we compared the observed distribution of the numbers of individuals in one direction with the simulated ones using Spearman rank correlation tests. In a second step, we compared the observed and simulated matrices of the half-weight indices of associations during group fission using Dietz's R correlation matrices (Whitehead, 2007). We compared the distribution of half-weight indices of associations during group fission using Spearman rank correlation tests. The significance level was set at 0.05. Means are presented  $\pm$ SD. We realised tests using SPSS 10.0 (SPSS inc., Chicago, USA) and SocProg 2.3 for the correlation of matrices (Whitehead, 1997; Whitehead, 2007; Sueur and Petit, 2008b).

## Results

### *Distribution of the number of joiners*

In Tonkean macaques, Spearman rank correlation tests showed that only the distribution of the affiliation model is positively correlated with the observed distribution of the number of joiners ( $r = 0.80$ ,  $N = 9$ ,  $P = 0.008$ , fig.1a). There is a non significant tendency for the anonymous model ( $r = 0.61$ ,  $N = 9$ ,  $P = 0.079$ , fig.1a). Conversely, the distributions of the random and the kinship model are not correlated with the observed distribution ( $r < 0.59$ ,  $N = 9$ ,  $P > 0.089$ , fig.1a). In rhesus macaques, two simulated distributions, the ones of anonymous and of affiliation models are positively correlated with the observed distribution of the number of joiners ( $r > 0.54$ ,  $N = 14$ ,  $P > 0.046$ , fig.1b). The distributions of the random model and of the kinship model are not correlated with the observed distribution ( $r < 0.46$ ,  $N = 14$ ,  $P > 0.100$ , fig.1b).

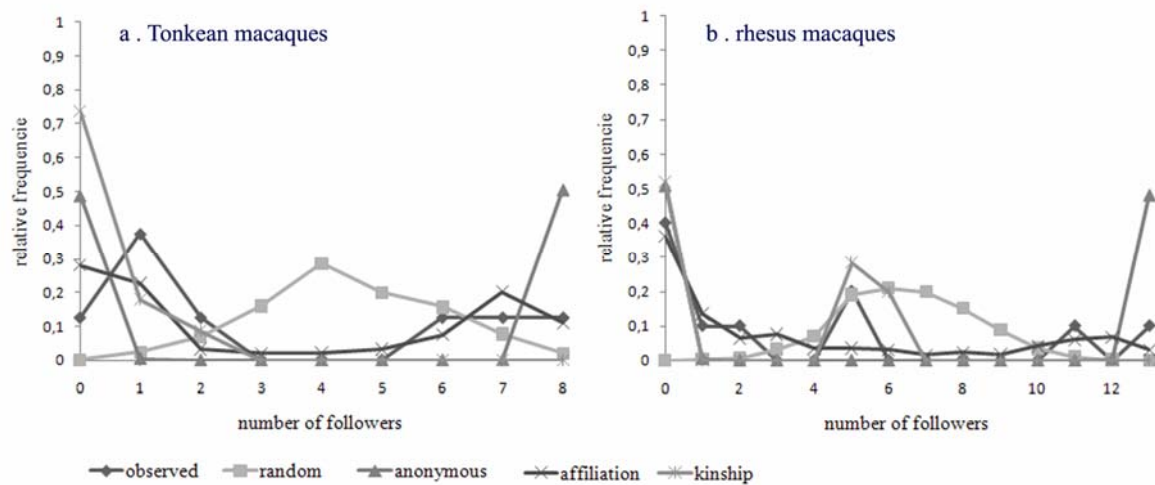


Figure 1: Distribution of the number of joiners during the observed and simulated group fissions (a.) for the Tonkean macaques and (b.) for the rhesus macaques

### *Associations of individuals during group fissions*

Associations of group members during group-fission processes are illustrated in figure 2. Whatever the study group, there is no clear sub-group of fission, i.e. during group fission events each dyad of individuals was seen together at least once. Matrices correlations tests showed that in Tonkean macaques the best models explaining group fission processes are the anonymous and the affiliation models ( $r < 0.54$ ,  $N = 10$ ,  $P < 0.02$ ). There is a non significant tendency of the random model to explain group fission processes ( $r = 0.30$ ,  $N = 10$ ,  $P = 0.07$ ) but the associations in the kinship model are not correlated with the observed ones ( $r = 0.06$ ,  $N = 10$ ,  $P = 0.321$ ). Concerning the rhesus macaques, only the kinship model explains significantly the associations of individual during group fissions ( $r = 0.17$ ,  $N = 15$ ,  $P = 0.042$ ). There is a tendency of the affiliation model to explain associations of rhesus macaques ( $r = 0.15$ ,  $N = 10$ ,  $P = 0.058$ ) but the random model and the anonymous one do not explain them ( $r > 0.411$ ,  $N = 15$ ,  $P < 0.02$ ).

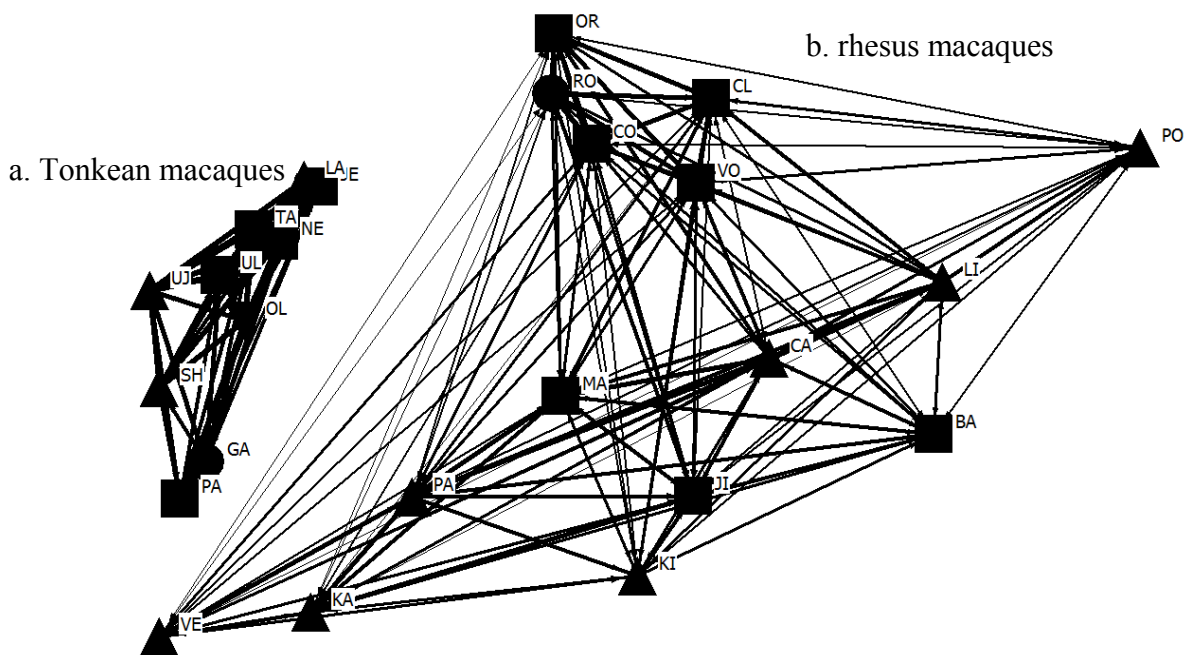


Figure 2: Representation of interindividual associations during group-fission processes, for (a.) the Tonkean macaques group and (b.) the rhesus macaques group. Social networks were drawn using Netdraw in Ucinet 6.0 (Borgatti *et al.*, 2002). Nodes represent individuals. Distance between individuals represents the *half-weight indice* (the more closely associated two individuals were, the more frequently they were seen together) and are calculated using the Multidimensional Scaling method (Torgerson, 1958). Similarly, the size of the link between individuals represents the *half-weight indice* (the more the link is big, the more the two individuals were together). For both species, similar shapes characterized individuals belonging to the same matriline.

In the same way, in Tonkean macaques, only the distribution of the HWI of associations of the anonymous model and the affiliation one are positively correlated with the distribution of the observed HWI ( $r > 0.63$ ,  $N = 11$ ,  $P < 0.03$ , fig.3a). The distribution of HWI of the random model and the kinship one are not correlated with the observed distribution ( $r > 0.28$ ,  $N = 11$ ,  $P > 0.382$ , fig.3a). The fact that the anonymous model seems to explain the observed group fission process may be due to the important cohesion of the Tonkean macaques as illustrated in figure 2 for group fission patterns and figure 4 for affiliative relationships. Concerning these affiliative relationships, the mean HWI (the sum of all dyad HWI divided per the number of dyads) of the Tonkean macaques group was  $0.17 \pm 0.03$  and the one of rhesus macaques was  $0.03 \pm 0.01$ . The Tonkean macaques group seemed to be more cohesive than the rhesus macaques group (Mann-Whitney:  $Z = -6.429$ ,  $P < 0.0001$ ,  $N_{\text{Tonkean}} = 45$ ,  $N_{\text{rhesus}} = 105$ ). This fact is illustrated by the figure 4 where the distances between individuals (representing the HWI) are smaller in Tonkean macaques than the ones in rhesus macaques. Concerning group fission patterns in rhesus macaques, the distributions of HWI of the random model and of the affiliative model are positively correlated with the observed one ( $r > 0.67$ ,  $N = 11$ ,  $P < 0.02$ , fig.4b). The distributions of HWI of the anonymous model and of the kinship model are not positively correlated with the observed one ( $r = -0.47$ ,  $N = 11$ ,  $P = 0.140$ , fig.3b for the anonymous model;  $r = -0.70$ ,  $N = 11$ ,  $P = 0.01$ , fig.3b for the kinship model).

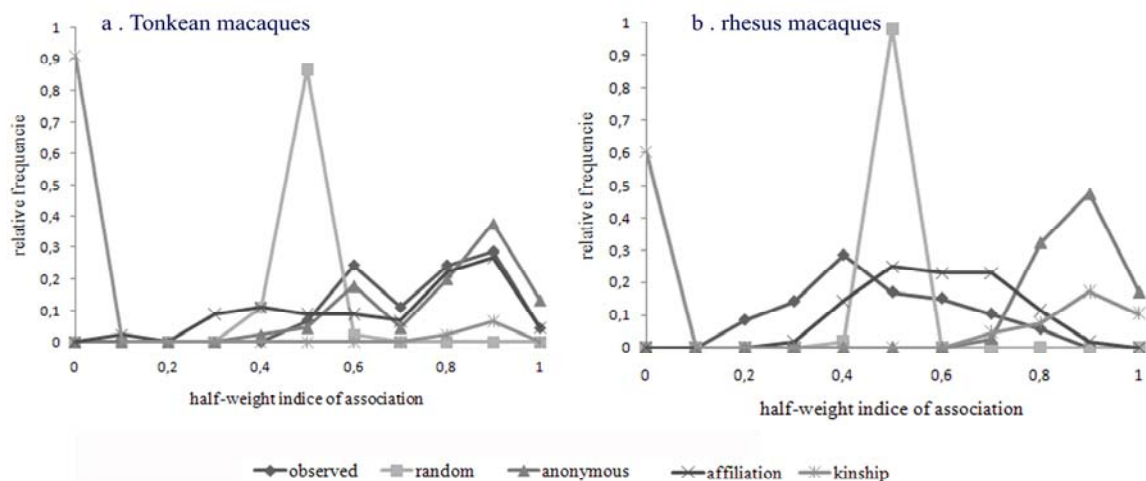


Figure 3: Distribution of the half-weight indices (HWI) of associations during the observed and simulated group fissions, for (a.) the Tonkean macaque and (b.) the rhesus macaques.

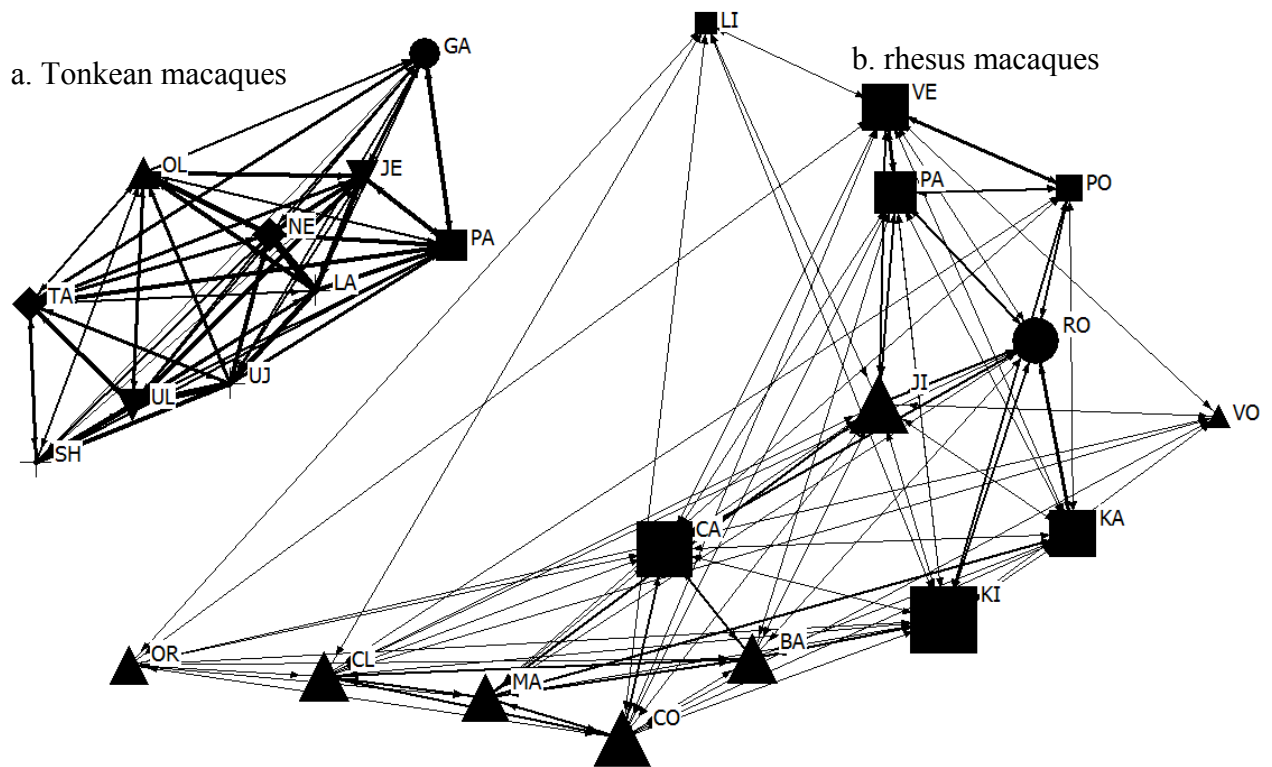


Figure 4: Representation of affiliative relationships, measured as proximities between individuals, out of context of collective movements, for (a.) the Tonkean macaques group and (b.) the rhesus macaques group. Social networks were drawn using Netdraw in Ucinet 6.0 (Borgatti *et al.*, 2002). Nodes represent individuals. Distance between individuals represents the *half-weight indice* (the more closely associated two individuals were, the more frequently they seen together) and are calculated using the Multidimensional Scaling method (Torgerson, 1958). Similarly, the size of the link between individuals represents the *half-weight indice* (the more the link is big, the more the two individuals were together). For both species, similar shapes characterized individuals belonging to the same matriline.

## Discussion

Fission-fusion society seems to be a strategy to avoid costs of living in groups (Wittemyer *et al.*, 2005; Kerth *et al.*, 2006; Ramos-Fernandez *et al.*, 2006; Poppa-Lisseanu *et al.*, 2008) and exists in many species (*Pan troglodytes*, Nishida, 1968; *Ateles geoffroyi*, Klein and Klein, 1977; *Crocota crocuta*, Holekamp *et al.*, 1997; *Leo panthera*, Packer *et al.*, 1990; *Loxodonta Africana*, Wittemyer *et al.*, 2005; *Tursiops sp.*, Lusseau *et al.*, 2006; *Myotis bechsteinii*, Kerth and Konig, 1999). In this context, the majority of studies on fission-fusion societies were carried out to understand the impact of ecological factors on this fission-fusion process.

It has been suggested that individuals choose their sub-groups according to their similar needs and motivations (Couzin and Krause, 1003; Couzin, 2006; Ward et al., 2005; Ramos-Fernandez et al., 2007). Ramos-Fernandez et al. (2006) proposed that social relationships must have developed within the existing grouping patterns that ecological conditions constrain and that those non-random associations among group members can solely arise from the way in which they forage. However, in both study groups, since the non-random model did not allow simulating group fissions patterns, the group-fission processes seemed not to be influenced by the motivations of individuals. If individuals would be associated with other ones having the same preferences, then the random model would be correlated with the model based on affiliative relationships but this is not the case. So, individuals are highly affiliated because of social affinities and not because of similar needs. Previous studies on macaques suggested that social interactions and associations patterns of group members are not due to the strength of ecological factors (Ménard, 2004; Thierry, 2004, 2007). Similarly, in the present study, whatever the species, proximities between group members are the best predictor of interindividual associations during group-fission processes. Such influence of social relationships, especially proximities between group members has been demonstrated for many social behaviours (Petit et al. 2008; Sueur and Petit, 2008b ; Thierry et al. 2008), information transfer (Voelkl and Noë, 2008) and even permanent group fission (Van Horn et al., 2007).

Even if the affiliative relationships are the best predictor of interindividual associations during group-fission processes in both species, we observed some differences between the two groups under investigation despite similar environmental conditions. In Tonkean macaques, the anonymous model explained some of the sub-grouping patterns whereas kinship seemed to influence fission processes in rhesus macaques. These two species are known to have contrasted social styles; Tonkean macaques are tolerant, all individuals can interact with each other whatever their status, whereas rhesus macaques are more nepotistic (de Waal and Luttrell, 1989; Matsumura, 1999; Anderson, 2007; Thierry et al., 2008; Petit et al., 2008). In a highly cohesive group where relationships are egalitarian like in Tonkean macaques, it seems coherent that group-fission process appeared to be anonymous even if underlying mechanisms are based on affiliative relationships. Animals being tolerant seem to be more cooperative (Petit et al. 1992; Anderson, 2007). In the context on collective movements, a high cohesion

could be interpreted as cooperation between group members and then an illustration of their social style (Aviles, 1999). Such anonymous mimetism was also found in the tolerant capuchin monkeys (*Cebus capucinus*) (Leca et al., 2002) during induced collective movements showing a highly cohesion of the group (Meunier et al., 2006). Concerning rhesus macaques that are a nepotistic species (Thierry, 2004, 2007), we found that associations during group-fission process were influenced by kinship with sub-groups of kin-related individuals. Moreover, in this species, we found a similar drawing with sub-groups of related individuals moving together during unidirectional collective movements (Sueur and Petit, 2008b).

The influence of the social style of a species might affect similarly temporary group fission as described above and permanent group fission: in a few nepotistic species, affiliation may have a role during fission process whereas in a more nepotistic species, sub-groups after group-fission would be essentially constituted of kin-related individuals (Chepko-Sade and Sade, 1979; Dittus, 1988; Okamoto and Matsumura, 2001; Van Horn et al., 2007). So our model could be a helpful tool as the one used by Van Horn et al. (2007) to understand mechanisms of sub-grouping in permanent group fission and predict their patterns. Coupled with the social network analyses, it would be helpful to manage captive or wild primates and other mammals for an optimal composition of groups (Couzin, 2006; McCowan et al. 2008).

### **Acknowledgments**

The authors are grateful to J. Dubosq for the video analyses, P. Uhlrich, for technical assistance. Thanks are extended to Z. Mele, F. Amblard, A. Banos, J. Lyons and J. Steiner for discussions and help on the model, to H. Whitehead for his help with Socprog 2.3. This work was supported by the European Doctoral College of Strasbourg Universities, the French Research Ministry (EGIDE) and the French Foreign Ministry (Lavoisier Excellence Scholarship). J.L.D. is research associate from the Belgian national Funds for Scientific Research.

---

## CHAPITRE V

### DISCUSSION GENERALE

---

*“ La difficulté d’admettre qu’un œil complexe et parfait  
a pu être produit par la sélection naturelle,  
bien qu’incompréhensible pour notre imagination,  
n’attaque en rien notre théorie.  
Nous n’avons pas plus à nous occuper  
de savoir comment un nerf a pu devenir sensible à l’action de la lumière  
que nous n’avons à nous occuper de l’origine de la vie elle-même.”*

Charles Darwin, 1859  
L’origine des espèces



Grâce à mes recherches, j'ai pu mettre en évidence les mécanismes sous-jacents à la synchronisation et à la coordination des membres d'un groupe, chez deux espèces de macaques. Les déplacements collectifs se révèlent être un des modèles comportementaux les plus appropriés pour étudier les décisions collectives. En abordant le sujet par des méthodes éthologiques classiques couplées à des méthodes relativement nouvelles dans le domaine de la primatologie, i.e. la modélisation et l'analyse des réseaux sociaux, j'ai pu identifier précisément l'influence des individus, de leurs comportements et de leurs relations sociales sur l'émergence et la structuration des déplacements collectifs. Ainsi, j'ai atteint mes deux objectifs principaux qui étaient de comprendre le rôle respectif des processus auto-organisés et des processus plus intentionnels à l'origine des décisions collectives et de déterminer ainsi l'influence des relations sociales d'une espèce sur ses prises de décisions.

### **1. Une méthodologie pour comprendre les décisions individuelles et collectives lors des déplacements collectifs**

Les études sur les phénomènes collectifs autres que les déplacements collectifs ont toujours porté sur le rôle de chaque individu dans l'émergence et la structuration du phénomène, même si la plupart de ces travaux ne sont que qualitatifs. Un exemple très étudié est la chasse coopérative, chez les chimpanzés (Standford et al., 1994), les lions (Stander, 1992) ou les lycaons (Kuhme, 1965). Pour leur part, les chercheurs travaillant sur les déplacements collectifs se sont focalisés sur un individu particulier dans le phénomène : l'initiateur (Leca et al., 2003 ; Stueckle et Zinner, 2008) ou leader (Norton, 1989 ; Lamprecht, 1992 ; Radford, 2004 ; Dumont et al., 2005 ; Biro et al., 2006 ; Fischhoff et al., 2007), en particulier chez les Primates (Norton, 1989 ; Erhardt et Overdorff, 1999 ; Leca et al., 2003 ; Trillmich et al., 2004 ; Barelli et al., 2008). En se focalisant sur cet individu, ils ont quelque peu occulté la décision collective dans son entièreté. Pourtant d'autres travaux ont montré que la période avant le départ d'un déplacement collectif et l'intervention d'autres individus que le premier individu parti pouvaient être cruciales à la prise de décision (Kummer, 1968 ; Black, 1988 ; Stewart and Harcourt, 1994 ; Byrne et al., 1990 ; Prins, 1996). Dans cette étude, j'ai intégré toutes les phases d'un déplacement collectif dans les analyses, et ceci afin de mieux

comprendre le déroulement d'une décision collective afin de se déplacer en groupe et les processus mis en œuvre. J'ai ainsi mis en évidence que la période avant le départ (articles 1, 2) et celle après le départ (articles 1, 5) étaient essentielles au succès d'un déplacement et ne pouvaient être négligées. Grâce à des comportements spécifiques, les membres d'un groupe peuvent montrer leur motivation d'aller dans une direction spécifique avant le départ d'un déplacement. Si les motivations divergent, un système de « vote » est activé et l'ensemble des membres du groupe se déplacent finalement dans la direction choisie par la majorité, là où il y a eu le plus grand nombre de comportements préliminaires. Le premier individu parti peut également émettre des signaux qui vont permettre le recrutement de ses congénères. Après le départ de ce premier individu, d'autres individus peuvent intervenir, et de part leurs comportements ou leur statut social, ils vont influencer l'adhésion des autres membres du groupe. Ces événements, avant le départ, au moment du départ et après le départ ne sont pas indépendants. Chaque phase semble être connectée aux autres, dans le sens où les décisions prises et les comportements émis avant le départ vont influencer à la fois les comportements du premier individu parti, mais ces deux phases vont également avoir un impact après le départ sur les comportements de recrutement ou d'adhésion des individus. Au vu de ces résultats, le premier individu parti ne semble donc plus être le seul initiateur d'un déplacement (des comportements préliminaires précèdent son départ) et encore moins le leader du groupe (d'autres individus semblent plus influents, tel le déterminant), mais simplement un rouage de la machinerie à l'origine de la décision collective.

La majorité des études s'est focalisée sur la manière dont les caractéristiques des individus, leurs comportements, l'état spatiotemporel du groupe vont pouvoir influencer les patterns d'un déplacement collectif, tel que le nombre de suiveurs. Cependant ceci reste une analyse globale du phénomène. Il est indispensable d'étudier non plus comment la décision du groupe est prise, mais comment la décision de chaque individu est prise, et ceci afin de mieux comprendre l'émergence de la décision collective. Dans mon étude, les relations affiliatives ont un rôle déterminant dans la décision individuelle, puisqu'elles vont influencer à la fois le comportement du premier individu parti (article 3) et la probabilité d'adhésion à un déplacement des autres membres du groupe (articles 4, 5, 6). Ces relations sociales semblent être un des éléments majeurs de la décision individuelle de se déplacer et donc de la décision

collective, structurant ainsi l'organisation du groupe et assurant la cohésion de ce dernier. L'analyse des réseaux sociaux se révèle être un très bon outil pour identifier les individus clefs de la décision de se déplacer et les relations sociales indispensables au maintien de la cohésion du groupe. J'ai également analysé les changements de comportements de chaque individu grâce à des analyses temporelles. J'ai ainsi pu comprendre que les changements de direction des individus lors du phénomène de vote avant le départ étaient dus à un nombre moindre d'individus orientés dans leur propre direction et donc à une motivation globale plus importante du côté de la future direction qui sera finalement choisie par le groupe. J'ai également mis en évidence que le premier individu parti émettait des signaux pour recruter certains membres du groupe et qu'il cessait d'émettre ces signaux quand ces individus avaient adhéré au déplacement.

L'ensemble de ces résultats me permet de conclure que l'étude des déplacements collectifs ne peut se faire qu'en analysant les décisions et changements comportementaux de chaque individu du groupe et ceci pour l'ensemble du phénomène collectif.

## **2. Influence du système social sur le type de décision collective**

Tous les macaques ont une organisation commune mais les systèmes sociaux sont différents selon les espèces. Les espèces de macaques ont ainsi été classées selon leur hiérarchie plus ou moins stricte ainsi que leur degré de népotisme. Cette catégorisation des systèmes sociaux montre un haut niveau d'inertie phylogénétique (Thierry et al., 2000 ; Thierry, 2007). Thierry et collaborateurs (2004) ont démontré que chez les macaques, les caractères d'une espèce tels que la dominance et la parenté pouvaient covarier et donc que certaines espèces présentaient des caractéristiques sociales similaires (style social). Certaines espèces présentent une hiérarchie stricte et un népotisme élevé tandis que chez d'autres espèces, les individus vont être tolérants et les relations affiliatives ne vont pas se limiter aux seuls individus apparentés. Ces différences ont été mises en évidence par différentes études sur les phénomènes d'agression, de conciliation ou de réconciliation, ou bien encore le jeu chez les macaques (Petit et Thierry, 2008 ; Petit et al., 1997 ; Thierry et al., 2008).

L'existence de ces réseaux ou styles sociaux (de Waal et Luttrell, 1989) différents et contrastés est intéressante dans l'étude des phénomènes collectifs. La comparaison de l'organisation des décisions collectives chez des espèces au style social opposé permet également de répondre à des questions encore en suspens telles que l'existence du *consensus non partagé*. En effet certains chercheurs suggèrent que le *consensus non partagé* ne peut exister car il serait trop coûteux pour les membres du groupe (Conradt et Roper, 2003 ; List, 2004, Simmons, 2004). D'un autre côté, une étude suggère l'existence de *consensus non partagé* même chez des espèces au style social égalitaire (Watanabe et Brotoisworo, 1982).

Mon étude a permis de mettre en évidence une influence du style social sur le type de consensus. Chez les macaques de Tonkean qui sont tolérants, la décision est *équitablement partagée* entre tous les membres du groupe et les relations de parenté contraignent peu l'organisation des individus au départ d'un déplacement. A l'inverse, chez les macaques rhésus qui ont une hiérarchie plus stricte, à la fois la dominance et la parenté conditionnent la prise de décision et l'organisation des individus. Grâce à l'analyse de l'influence de l'ensemble des relations interindividuelles (i.e. à un niveau polyadique) nous avons confirmé l'hypothèse de la covariation des caractères qui n'avait été jusqu'ici testée que sur les niveaux dyadiques ou triadiques. Cependant, il est intéressant de noter que chez les macaques rhésus, les individus adultes et dominants ont un rôle plus important dans la décision collective mais qu'ils n'ont pas l'exclusivité de la décision. Les individus jeunes et dominés peuvent aussi participer à la décision. De même, la décision collective chez le macaque rhésus ne se réduit pas aux comportements du premier individu parti mais aussi à des comportements d'autres membres du groupe, précédant et suivant le départ de ce dernier. Le consensus n'est donc pas *non partagé* mais il est *partiellement partagé* (Conradt et Roper, 2005). Ceci confirmerait donc que le consensus non partagé ne peut exister quelle que soit l'espèce, même si son style social se rapproche du despotisme (Conradt et Roper, 2003). Cette conclusion est toutefois à nuancer du fait que les groupes étudiés étaient semi-captifs. Des études en milieu naturel doivent être réalisées afin de confirmer ces résultats.

Un résultat également intéressant est l'influence des relations affiliatives quelle que soit l'espèce étudiée. Ces relations semblent être à l'origine des patterns des déplacements

collectifs en termes d'associations et d'ordre des individus, que ce soit chez le macaque de Tonkean ou chez le macaque rhésus. Ce résultat peut se comprendre chez le macaque de Tonkean au vu de son style social, mais les études réalisées chez le macaque rhésus et chez d'autres espèces (Hinde, 1975 ; Prins, 1989 ; Reinhardt, 1983 ; Smolker, 2000 ; Silk et al., 2006) tendent à montrer que la parenté aurait une fonction prépondérante dans les décisions et l'organisation des individus lors des déplacements collectifs. Et ceci peut aisément s'expliquer par la théorie de la *kin selection* ou *indirect fitness* émise par Hamilton (1964). Cependant l'association d'individus non apparentés a largement été discuté en terme d'avantages dans la protection contre les prédateurs ou dans la recherche alimentaire (Alexander, 1974 ; Trivers, 1975 ; Wrangham, 1980). Et la cohésion d'un groupe constitué de sous-groupes d'individus apparentés ne peut se faire qu'à travers l'existence de relations affiliatives entre des individus non apparentés, même chez des espèces présentant un népotisme important. Certaines de ces relations affiliatives pourraient être identifiées comme les caractéristiques clefs de la cohésion d'un groupe (Wey et al., 2007).

### **3. La coexistence de processus intentionnels et de mécanismes auto-organisés au sein d'un même phénomène**

Heppner et Haffner (1974) en observant les vols de milliers d'étourneaux ont suggéré qu'un 'leader' devait être à l'origine de ce phénomène pour avoir une telle cohésion et une telle vitesse de coordination entre les individus. Nous savons maintenant que la coordination entre les individus est locale et repose sur des règles simples (Ballerini et al., 2008 ; Cavagna et al., 2008). Cette théorie de l'auto-organisation a ensuite été suggérée chez des mammifères ayant des capacités cognitives plus élaborées lorsqu'ils se déplaçaient dans des grands groupes de quelques milliers d'individus (Kummer, 1968 ; Prins, 1996). Cependant, ce n'est que récemment que les chercheurs étudiant des petits groupes de primates se sont intéressés à l'existence possible de règles locales et simples sous-jacentes aux décisions collectives chez ces espèces. Certains auteurs pensent que des processus auto-organisés et des processus intentionnels plus complexes ne peuvent coexister (Conradt et Roper, 2005 ; Stueckle and Zinner, 2008). Cependant des études récentes montrent l'existence de processus

auto-organisés dans les prises de décision lors de déplacements collectifs provoqués chez les capucins moines mais ne concluent pas sur l'existence conjointe de processus intentionnels complexes et de processus locaux plus simples (Meunier et al., 2006). De la même façon, Hemelrijk (2000 ; 2002) explique certains patterns sociaux et spatiaux chez les primates, particulièrement les macaques, en utilisant un système multi-agents avec des règles simples qui ne prennent pas en compte les capacités cognitives élaborées des primates.

Mes recherches chez les macaques démontrent l'existence de comportements de recrutement et de vote qui seraient intentionnels et impliqueraient des capacités cognitives relativement développées. Cependant elles démontrent également que l'organisation en terme d'associations ou d'ordre des individus au départ d'un déplacement collectif ne semble pas relever d'un calcul de la part des individus afin d'arriver en premier à une ressource ou de limiter les risques de prédation de part une position spécifique au sein du groupe en mouvement (Boinski et al., 2000; Hall and Fedigan, 1997; Janson, 1990; Waser, 1985; Whitten, 1983). Les processus à l'origine de cette organisation seraient des règles plus simples - suivre ou non - basées sur les relations affiliatives. Selon cette règle, les individus qui décident d'adhérer à un déplacement connaîtraient l'identité des individus ayant déjà adhéré au déplacement, puisqu'ils suivent les individus auxquels ils sont affiliés. Mais cette règle ne sous-entend pas que les individus qui adhèrent au déplacement sont conscients de la structure globale du phénomène, en terme de position de chaque individu au sein du groupe en mouvement. Ceci correspond donc à un processus auto-organisé (Deneubourg et Goss, 1989 ; Bonabeau et al., 1997 ; Camazine et al., 2001). Des processus auto-organisés, i.e. basés sur des règles simples peuvent donc être sous-jacents, de même que des processus intentionnels, dans l'émergence d'un même phénomène collectif chez des animaux ayant des capacités cognitives développées, contrairement à ce que suggéraient Conradt et Roper (2005) ou Stueckle et Zinner (2008). Le fait d'opposer ces deux concepts comme ces derniers auteurs l'ont fait vient peut-être d'une mauvaise compréhension des termes « règles simples » ou « locales » utilisés dans les articles traitant de l'auto-organisation. Dire que des « règles simples » peuvent exister chez des primates, par exemple, ne veut pas dire que ces règles sont aussi simples que celles présentes chez les hyménoptères, mais que ces règles sont plus simples que celles sont généralement invoquées par les auteurs. Dans mon étude, ceci signifie

que l'organisation des déplacements collectifs est basée sur des règles plus simples – suivre les individus auxquels un animal est affilié – qu'un calcul intentionnel de la part des membres du groupe impliquant une connaissance de la structure globale du phénomène collectif.

Dans une espèce à la hiérarchie stricte et au népotisme élevé, les individus apparentés sont plus affiliés entre eux et les individus dominants peuvent avoir un plus grand nombre de relations affiliatives, en terme de quantité et de qualité (Singh, 1992 ; Parr, 1997 ; Thierry, 2004). Ainsi chez une telle espèce, suivre les individus auxquels un individu est affilié peut aisément expliquer pourquoi l'organisation des individus se fait selon la dominance et la parenté : les individus apparentés sont plus affiliés, on suit ses apparentés ; les individus dominants ont plus de relations, la dominance influence l'organisation du déplacement. De même, l'étude sur les fissions de groupe, temporaires ou permanentes, ont majoritairement porté sur la recherche des causes de ces fissions. Selon certains auteurs (Schaller, 1972; Altmann, 1974a; Lehmann and Boesch, 2004 ; van Schaik, 1989; Conradt and Roper, 2000; Ramos-Fernandez et al., 2006), quand le groupe devient trop grand, la compétition intragroupe devient trop importante et donc les différences de besoins et de motivations entre les individus se creusent également. Ceci aboutirait à la fission du groupe en sous-groupes d'individus ayant les mêmes besoins ou en sous-groupes d'individus apparentés (i.e. pour augmenter sa fitness de manière indirecte, Hamilton, 1964). Mes résultats montrent que les fissions temporaires que j'ai pu observer dans les groupes de macaques reflètent encore une fois le style social de chaque espèce et sont majoritairement influencées par les relations affiliatives des membres du groupe. Ainsi la même règle simple (suivre les individus auxquels un individu est affilié) aboutirait dans certains cas à la formation de sous-groupes d'individus apparentés ou de même motivation (Lehmann and Boesch, 2004; Conradt and Roper, 2000; Ramos-Fernandez et al., 2006) selon le réseau social mais n'implique en rien la nécessité d'un calcul ou d'une vision globale de la structure des sous-groupes de la part de l'individu qui choisit l'un ou l'autre sous-groupe.

Dans cette étude, les processus de recrutement ou de vote que j'ai identifiés peuvent donc impliquer des capacités cognitives élaborés mais sont ici sous-jacents à un phénomène plus global auto-organisé. L'auto-organisation reste donc l'hypothèse la plus parcimonieuse

pour expliquer des phénomènes collectifs complexes (Deneubourg and Goss, 1989; Camazine et al., 2001; Detrain and Deneubourg, 2006) mais ne rejette en rien l'existence conjointe de processus intentionnels sous-jacents à un même phénomène. L'exemple le plus parlant reste celui des foules humaines où l'organisation spatiale des piétons dans la foule repose sur des règles simples. Ainsi la sortie de spectateurs d'un stade après un match s'explique de la même manière que l'écoulement du miel d'une bouteille. Les auteurs ne rejettent pas pour autant l'existence de processus plus complexes et intentionnels pour l'espèce humaine (Helbing 1992 ; Helbing et Molnar, 1995 ; Helbing et al., 2000 ; Couzin et Krause, 2003).

#### **4. Apport de la modélisation dans l'étude du comportement**

La modélisation permet d'étudier et de comprendre la dynamique d'un phénomène. Elle ne montre pas simplement une corrélation entre deux variables mais permet de démontrer l'influence d'une variable sur une autre. Bien sûr, ceci dépend aussi de la démarche utilisée. En primatologie, beaucoup de modèles théoriques sont créés, mais peu sont testés, et validés. Ma démarche va plus loin dans le sens où les valeurs mathématiques intégrées au modèle proviennent de phénomènes observés et nos hypothèses sont formalisées dans le modèle. Ce modèle est ensuite testé et les données simulées sont comparées aux données observées afin de valider le modèle et donc de valider les hypothèses. Cette démarche, classique dans les sciences dures, est depuis longtemps utilisée pour étudier les phénomènes auto-organisés chez les insectes ou les poissons. Elle est cependant peu utilisée chez les mammifères (Camazine et al., 2001 ; Michelena et al., 2006 ; Gautrais et al., 2007), et encore moins chez les primates (Meunier et al., 2006). L'intégration dans nos analyses de l'ensemble du réseau social d'un groupe et la compréhension de l'influence de celui-ci sur la décision individuelle de suivre n'aurait pu se faire sans l'utilisation de la modélisation. Les modèles sont ainsi des *refabrications* des phénomènes naturels. En recréant ces phénomènes, nous pouvons les comprendre, observer la chronologie de leur déroulement et enfin les prédire. Ils clarifient les liens qui existent entre le macroscopique et le microscopique, le collectif et l'individuel (Amblard, 2003). Avec la modélisation, j'ai pu appréhender au mieux comment émergeait une



structure et une organisation globale d'un déplacement collectif à partir des décisions individuelles.

## **5. Perspectives**

Dans cette étude, j'ai pu mettre en évidence que la décision collective de se déplacer résultait d'un ensemble d'actions et d'interactions entre des individus ayant des statuts sociaux différents et émettant de multiples comportements influençant plus ou moins les décisions individuelles et donc la décision globale. Toutefois quelques questions restent en suspens.

Mon étude a mis en évidence que la décision individuelle de se déplacer dépendait des relations sociales de l'individu en question avec les individus déjà en mouvement, de l'initiateur au dernier suiveur. De plus, nous avons vu qu'avant le départ, un processus de vote était présent et avait un impact considérable sur la décision finale. Cependant un lien manque entre ce processus de vote et la décision individuelle de se déplacer. Etant donné que les relations sociales ont une influence prépondérante sur les décisions individuelles, il serait intéressant d'étudier le choix de la direction d'un individu, sa probabilité de changer de direction, sa probabilité d'initier un mouvement, ou de suivre en fonction des relations qu'il a avec les individus qui émettent des comportements préliminaires et qui sont positionnés dans l'une ou l'autre direction. Le processus de décision collective est une continuité et il faut ainsi identifier les liens entre chaque phase de déplacement et chaque décision individuelle.

Mes résultats montrent que certains individus peuvent initier plus ou moins de déplacement et peuvent avoir une probabilité de suivre plus ou moins importante. Cependant, ces différences, qui sont des différences de motivation, ne peuvent être expliquées intégralement, même chez les macaques rhésus, par les caractéristiques démographiques (sexe, âge) ou sociales (dominance, affiliation, parenté) des individus. D'autres paramètres peuvent entrer en jeu, telle que le tempérament ou la motivation. Il serait intéressant de mesurer ces facteurs et de les intégrer dans l'étude des déplacements collectifs. Des recherches ont déjà montré que le tempérament pouvait être mesuré par des tests de réaction à

des situations nouvelles ou de self-control et ont mis en évidence des profils individuels qui ne s'expliquent pas forcément par les caractéristiques démographiques ou sociales (Capitanio, 1999 ; Heath-Lange et al ., 1999 ; Anestis, 2005). De même, la motivation des individus pourrait être testée dans des situations expérimentales telles que des déplacements collectifs provoqués. Nous pourrions ainsi créer des situations où deux individus devraient initier simultanément un déplacement pour aller à des sources de nourriture distinctes, moduler les paramètres des tests - permettre ou non à l'individu initiateur d'accéder à la nourriture s'il arrive seul à la source, changer l'item alimentaire à la source (en qualité ou quantité) – et moduler ainsi la motivation des individus. Un autre facteur individuel qui semble être important dans les différences d'initiation des individus, et qui peut toutefois être liée à l'âge, est l'expérience, ou la connaissance du milieu (Wittmeyer et al., 2005). Tester ces paramètres peut également se faire à travers l'expérimentation.

Cette étude en milieu contrôlé, semi-naturel, a permis de mettre au point une méthodologie d'observation des déplacements collectifs, d'étudier chaque comportement de chaque individu, et ceci en continu, mais également d'étudier l'influence du style social d'une espèce sur le type de consensus qu'elle présente et ceci en réduisant l'ampleur des variations écologiques. Cependant, le milieu environnant peut avoir un impact majeur sur les prises de décision. Il serait intéressant de réaliser une étude comparable en milieu naturel sur les mêmes espèces ou sur des espèces différentes, mais en étudiant plusieurs groupes de la même espèce qui évolueraient dans des milieux différents contrastés. Par milieux différents et contrastés j'entends au minimum deux milieux, un qui permettrait aux animaux d'être dans des conditions quasi-similaires à celles de mon étude, c'est-à-dire sans pression de prédation et avec des ressources alimentaires disponibles en quantité toute l'année, l'autre milieu pourrait en revanche présenter une prédation plus importante mais surtout les ressources y seraient limitées tout au moins durant une partie de l'année. Ceci permettrait d'étudier si certains individus prennent part d'une façon plus importante que d'autres individus à la décision collective de se déplacer en cas de faible disponibilité alimentaire. Cette différence pourrait provenir du rang de dominance, les individus dominants imposeraient alors leur décision pour satisfaire les besoins. Mais cette différence pourrait être influencée par l'âge, les individus âgés ayant plus d'expérience pourraient alors décider pour le reste du groupe. L'hypothèse est

que dans un milieu limitant, le consensus tendrait vers une forme moins partagée. Une telle étude permettrait de comprendre l'équilibre qui doit exister dans un groupe face à des forces écologiques et sociales contraires afin de maintenir la cohésion de ce dernier tout en satisfaisant les besoins physiologiques de chacun de ses membres.

Le dernier point que j'aimerais développer est l'existence conjointe de processus intentionnels complexes et de processus auto-organisés dans l'émergence d'un même phénomène collectif. J'ai pu mettre en évidence que les deux types de processus pouvaient coexister chez une même espèce et pour un même phénomène. Cependant, il serait intéressant d'étudier l'influence du réseau social sur la part de chacun des processus.

Par exemple, la taille du groupe pourrait influencer chacun des processus, une taille de groupe plus grande impliquant des processus auto-organisés plus proéminents car les individus ne peuvent prendre en compte les motivations de chaque membre du groupe et observer leurs comportements si leur nombre est trop important (Couzin and Krause, 2003 ; Conradt and Roper, 2005). Cependant cette hypothèse n'a jamais été testée sur des sujets ayant des capacités cognitives relativement développées et à la fois sur des groupes de différentes tailles. De même, les besoins plus ou moins différents entre les membres d'un groupe selon la force des pressions écologiques pourraient avoir une influence sur le type de processus impliqué dans la décision, puisque les individus de motivations différentes doivent arriver à un consensus commun. Dans ces conditions, comme certains auteurs le suggèrent (Boinski et Campbell, 1995 ; Tomasello et Call, 1997) certains individus devront manipuler leurs congénères (*manipulations machiavéliques* : Boinski et Campbell, 1995 ; Whiten et Byrne, 1997) et des processus plus complexes sous-tendront la décision collective. Un autre point intéressant est la structure du réseau social d'une espèce qui peut être plus ou moins égalitaire. Mes résultats montrent que pour le second groupe de macaques de Tonkean, le processus d'adhésion à un déplacement ressemble à un processus allélomimétique parce que le groupe est cohésif et que les individus ont des relations quasi-similaires avec l'ensemble des membres du groupe. Il serait intéressant d'étudier de manière plus approfondie comment le réseau social d'un groupe influence les patterns de ses déplacements collectifs. Cette étude pourrait se faire par l'observation de groupes présentant des réseaux sociaux différents ou par

la création de réseaux sociaux théoriques et leur implémentation dans un modèle simulant les décisions et déplacements collectifs.

## **6. Conclusion générale**

Dans cette recherche, j'ai pu mettre en évidence que la décision collective de se déplacer était un phénomène complexe impliquant à la fois des processus auto-organisés et des processus intentionnels plus complexes. De plus, le réseau social d'une espèce semble contraindre, par l'intermédiaire des décisions individuelles, la majorité des patterns observés dans les déplacements collectifs. Il est important de réaliser que les fissions de groupes et donc la démographie d'un groupe et d'une population semblent résulter de décisions collectives qui n'ont pas abouti à un consensus commun en raison de divergences individuelles trop importantes. Ces résultats n'auraient pu être mis en lumière sans la méthodologie d'observation de l'ensemble du processus de décision et l'utilisation de la modélisation dans cette étude. Afin de comprendre le phénomène collectif dans son ensemble, nous devons également comprendre et étudier les décisions de chaque individu du groupe.

---

## **REFERENCES**

---

- Abegg C, Thierry B. 2002. Macaque evolution and dispersal in insular south-east Asia. *Biological Journal of the Linnean Society*, 75: 555-576.
- Alexander, RD. 1974. The evolution of social behavior. *Annual Review of Ecological Systems.*, 5: 326-383.
- Altmann, J. 1974. Observational study of behaviour: Sampling methods. *Behaviour*, 49: 227-265.
- Altmann, SA. 1962. A field study of the sociobiology of rhesus monkeys (*Macaca mulatta*). *Annals of the New York Academy of Science*, 102: 338-345
- Altmann, SA. 1974. Baboons, space, time, and energy. *American Zoologist*, 14: 221–248.
- Altmann J, Altmann, SA. 1974. *Baboon Ecology*. African Field Research. Chicago: University of Chicago Press.
- Amblard, F. 2003. Comprendre le fonctionnement de simulations sociales individus-centrées. Thèse d'université. Université Blaise Pascal, Toulouse.
- Ancrez, M, Calaque, R, Lackman-Ancrez, I. 2004 Orangutan nesting behavior in disturbed forest of Sabah, Malaysia: implications for nest census. *International Journal of Primatology*, 25: 981–1000.
- Anderson, JR. 2007. Animal behaviour: tolerant primates cooperate best. *Current Biology*, 17, 242-243.
- Appleby, MC. 1983. The probability of linearity in hierarchies. *Animal Behaviour*, 31: 600-608.
- Archie, EA, Moss, CJ, Alberts, SC. 2006. The ties that bind: genetic relatedness predicts the fission and fusion of social groups in wild African elephants. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B*, 273: 513e522.
- Atlan, H. 1979. *Entre le cristal et la fumée, essai sur l'organisation du vivant*. Seuil.
- Aviles, L. 1999. Cooperation and non-linear dynamics: an ecological perspective on the evolution of sociality. *Evolutionary Ecology Research*, 1: 459–477.
- Barboza, PS, Bowyer, RT. 2000. Sexual segregation in dimorphic deer: a new gastrocentric hypothesis. *Journal of mammalogy*, 81: 473-489.
- Barrett, L, Gaynor, D, Rendall, D, Mitchell, D, Henzi, SP. 2003. Habitual cave use and thermoregulation in chacma baboons (*Papio hamadryas ursinus*). *Journal of Human Evolution*, 46: 215–222.

- Beckers, R, Deneubourg, JL, Goss, S. 1992. Trails and U-turns in the selection of the shortest path by the ant *Lasius Niger*. *Journal of Theoretical Biology*, 159: 397-415.
- Beckers, R, Deneubourg, JL, Goss, S. 1993. Modulation of trail-laying in the ant *Lasius niger* and its role in the collective selection of a food source. *Journal of Insect Behaviour*, 6:751–9.
- Bell, WJ, Roth, LM, Nalepa, CA. 2007. *Cockroaches : Ecology, Behavior and Natural History*. John Hopkins Press.
- Beshers, SN, Fewell, JH. 2001. Models of division of labor in social insects. *Annual Review of Entomology* 46: 413–440
- Bernstein, IS, Ehardt, CL. 1986. Selective interference in rhesus monkey (*Macaca mulatta*) intragroup agonistic episodes by age-sex class. *Journal of Comparative Psychology*, 100 : 380-384.
- Biro, D, Sumpter, DJT, Meade, J, Guilford, T. 2006. From Compromise to Leadership in Pigeon Homing. *Current Biology*, 16: 2123-2128.
- Black, JM. 1988. Preflight signaling in swans: a mechanism for group cohesion and flock formation. *Ethology*, 79: 143-157.
- Boesch, C. 1991. Symbolic communication in wild chimpanzees ? *Human Evolution* 6: 81-90.
- Boesch, C, Boesch, H, 1989. Hunting behavior of wild chimpanzees in the Taï National Park. *American Journal of Physical Anthropology*, 78: 547-573.
- Boinski, S, 1988. Sex differences in the foraging behavior of squirrel monkeys in a seasonal habitat. *Behavioural Ecology and Sociobiology*, 23: 177-186.
- Boinski, S, 2000. Social Manipulation Within and Between Troops Mediates Primate Group Movement. In: Boinski S. and Garber P. A. (editions) *On the Move*, University of Chicago Press, Chicago, pp. 421—470.
- Boinski, S, Campbell, AF. 1995. Use of trill vocalizations to coordinate troop movement among white-faced capuchins : A second field test. *Behaviour* 132: 875-901.
- Boinski, S, Garber, PA. 2000. *On the Move*. University of Chicago Press, Chicago, 822pp.
- Boinski, S, Treves, A, Chapman, CA. 2000. A critical evaluation of the influence of predators on Primates: effects on group travel. In: *On the Move* (Ed. by S. Boinski and P. A. Garber), pp. 43-72. Chicago: University of Chicago Press.

- Bon, R, Deneubourg, JL, Gerard, J-F, Michelena, P. 2005. Sexual segregation in ungulates: from individual mechanisms to collective patterns. *Sexual Segregation in Vertebrates* (Ruckstuhl K. & Neuhaus P., eds). Cambridge : Cambridge University Press.
- Bonabeau, E, Theraulaz, G, Deneubourg, JL, Aron, S, Camazine, S. 1997. Selforganization in social insects. *Trends in Ecology and Evolution* 12: 188-192.
- Bonacich, P., 1972. Factoring and weighting approaches to status scores and clique identification. *Journal of Mathematical Sociology* 2 (1), 113–120.
- Bonacich, C. 2007. Some unique properties of eigenvector centrality. *Social networks* 29: 555-564.
- Bonham, CD. 1989. *Measurements for terrestrial vegetation*. John Wiley and Sons, New York
- Borgatti, SP, Everett, MG, Freeman, LC. 2002. *UCINET for Windows: Software for Social Network Analysis*. Harvard: Analytic technologies.
- Bryson, JJ, Yasushi, A, Lehmann, H. 2007. Agent-based modelling as a scientific methodology: a case study analyzing primate social behaviour. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B* 362.
- Bumann, D, Krause, J, Rubenstein, D. 1997. Mortality risk of spatial positions in animal groups: the danger of being in the front. *Behaviour* 134: 1063-1076.
- Buhl, J, Sumpter, DJT, Couzin, ID, Hale, JJ, Despland, E, Millor, ER, Simpson, SJ. 2006. From Disorder to order in marching locusts. *Science*, 312, 1402-1406.
- Byrne, RW. 1994. The evolution of intelligence. In: Slater P.J.B. and Halliday T.R. (editions) *Behaviour and Evolution*. Cambridge University Press, Cambridge, pp 223-265.
- Byrne, RW. 2000. How monkeys find their way: leadership, coordination and cognitive maps of African baboons. In: *On the Move* (ed. S. Boinski and P. A. Garber), pp. 491-518. Chicago: University of Chicago Press.
- Byrne, RW, Whiten, A, Henzi, SP. 1990. Social relationships of mountain baboons: leadership and affiliation in a non-female-bonded monkey. *American Journal of Primatology* 20: 313-329.
- Cairns, SJ, Schwager, SJ. 1987. A comparison of association indices. *Animal Behaviour* 35: 1454–1469.



- Call, J, Judge, PG, de Waal, FBM.1996. Influence of kinship and spatial density on reconciliation and grooming in rhesus monkeys. *American Journal of Primatology* 39: 35-45.
- Camazine, S, Sneyd, J. 1991. A model of collective nectar source selection by honey bees: self-organization through simple individual rules. *Journal of Theoretical Biology* 147 : 553–571.
- Camazine, S, Deneubourg, JL, Franks, NR, Sneyd, J, Theraulaz, G, Bonabeau, E. 2001. *Self-Organization in Biological Systems*. Princeton: Princeton University Press.
- Carpenter, CR. 1934. A field study of the behaviour and social relations of howling monkeys. *Comparative Psychology Monographies*, 48:1–168
- Cézilly, F. 1992. L'hypothèse du centre d'information chez les oiseaux : preuves et réfutations. *Alauda*, 60 : 34-40.
- Chapais, B. 1988. Experimental matrilineal inheritance of rank in female japanese macaques. *Animal Behaviour*, 36: 1025-1037.
- Chapais, B, Girard, M, Primi, G. 1991. Non-kin alliances, and the stability of matrilineal dominance relations in Japanese macaques. *Animal Behaviour*, 41: 481–491.
- Chapais, B, St-Pierre CE. 1996. Kinship bonds are not necessary for maintaining Matrilineal Rank in Captive Japanese Macaques. *International Journal of Primatology*, 18: 375-385.
- Chapais, B, Berman, CM. 2004. *Kinship and behaviour in Primates*. Oxford University Press, Oxford. 520pp.
- Chauvin, C, Thierry, B. 2005. Tonkean macaques orient their food search from olfactory cues conveyed by conspecifics. *Ethology*, 111: 301-310.
- Chauvin, R. 1963. *Les sociétés animales, de l'abeille au gorille*. Plon, Paris.
- Cheney, DL, Seyfarth, RM. 1990. *How monkeys see the world: Inside the mind of another species*. Chicago: University of Chicago Press.
- Chepko-Sade,BD, Sade,DS. 1979. Patterns of group splitting within matrilineal kinship group: Study of social group structure in *Macaca mulatta* (Cercopithecidae, Primates). *Behavioural Ecology and Sociobiology*, 5: 67–86.
- Clarke, A, Juno, C, Maple, T. 1982. Behavioral effects of a change in the physical environment: a pilot study of captive chimpanzees. *Zoo Biology*, 1: 371–380.

- Clutton-Brock, TH, Harvey, PH. 1977. Primate ecology and social organization. *Journal of Zoology*, 183: 1–39.
- Cohen, PR, Levesque, HJ. 1988. Intention is choice with commitment. *Artificial Intelligence*, 42:213-261.
- Conradt, L, Roper, TJ. 2000. Activity synchrony and social cohesion: a fission-fusion model. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B*, 267: 2213e2218.
- Conradt, L, Roper, TJ. 2003. Group decision-making in animals. *Nature*, 421: 155-158.
- Conradt, L, Roper, TJ. 2005. Consensus decision making in animals. *Trends in Ecology and Evolution*, 20: 449-456.
- Conte, R, Castelfranchi, C. 1992. Mind is not Enough: Precognitive Bases of Social Interaction dans *Proceedings of 1992 Symposium on Simulating Societies*, pp.93-110.
- Cords, M. 1997. Friendships, alliances, reciprocity and repair. In: Whiten A, Byrne RW (eds) *Machiavellian intelligence II*. Cambridge University Press, Cambridge, pp 24-49
- Coussi-Korbel, S, Frigaszy, DM. 1995. On the relation between social dynamics and social learning. *Animal Behaviour*, 50: 1441-1453.
- Couzin, ID, Krause, J. 2003. Self-organization and collective behaviours in Vertebrates. *Advances in the Study of Animal Behaviour*, 32, 1-75.
- Couzin, ID, Krause, J, Franks, NR, Levin, SA. 2005 Effective leadership and decision-making in animal groups on the move. *Nature* 433: 513–516.
- Covas, R, Doutrelant, C, Plessis, MA. 2004. Experimental evidence of a link between breeding conditions and the decision to breed or to help in a colonial cooperative bird. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B*, 271 : 827-832
- Cowlshaw, G, Dunbar, RIM, 1991. Dominance rank and mating success in male Primates. *Animal Behaviour*, 41: 1045-1056.
- Croft, DP, James, R, Ward, AJW, Botham, MS, Mawdsley, D, Krause, J. 2005. Assortative interactions and social networks in fish. *Oecologia*, 143: 211–219.
- Cummins, DD. 2000. How the social environment shaped the evolution of mind. *Synthese*, 122: 3–28.
- Czirok, A, Vicsek, T. 2001. Collective motion. In *Fluctuations and scaling in biology* (T. Vicsek, Ed.). Oxford University Press, Oxford, 177-242.

- Danchin, E. 1990. L'hypothèse du «Centre d'information» : enfin des résultats tangibles chez les oiseaux. *Alauda*, 58 : 81-84.
- Danchin, E, Boulinier, T, Massot, M. 1998. Conspecific Reproductive Success and Breeding Habitat Selection: Implications for the Study of Coloniality. *Ecology*, 79: 2415-2428.
- Danchin, E, Giraldeau, LA, Walone, TJ, Wagner, RH. 2005. Defining the concept of public information – Response. *Science*, 308: 355-356.
- Dasser, V. 1987. Slides of Group Members as Representations of The Real Animals (*Macaca fascicularis*). *Ethology* 76: 65-73.
- Davis, JM. 1980. The coordinated aerobatics of Dunlin flocks. *Animal Behaviour*, 28: 668-673.
- Delson, E. 1980. Fossil Macaques, Phyletic Relationships and a Scenario of Deployment. In D. G. Lindburg (Ed.). *The Macaques : Studies in Ecology, Behavior and Evolution*, pp. 10-30, New York : Van Nostrand Reinhold Company.
- De Marco, A, Petit, O, Visalberghi, E. 2008. The repertoire and social function of facial displays in *Cebus capucinus*. *International Journal of Primatology* 29: 469-486.
- Demaria, C, Thierry, B. 2001. A comparative study of reconciliation in rhesus and Tonkean macaques. *Behaviour*, 138: 397-410.
- Deneubourg JL, Goss S. 1989. Collective patterns and decision-making. *Ethology Ecology and Evolution*, 1:295–311.
- Detrain, C, Deneubourg, JL, Pasteels, J. 1999. *Information Processing in Social Insects*. Basel: Birkhäuser-Verlag.
- Detrain, C, Deneubourg, JL. 2006. Self-organized structures in a superorganism: do ants “behave” like molecules? *Physics of Life Reviews*, 3: 162-187.
- Dethier, MN. 1984. Disturbance and recovery in intertidal pools: maintenance of mosaic patterns. *Ecology Monographies*, 54: 99-118.
- Dierenfeld, ES, McCann, CM. 1999. Nutrient composition of selected plant species consumed by semi freeranging lion-tailed macaques (*Macaca silenus*) and ring-tailed lemurs (*Lemur catta*) on St. Catherine’s Island, Georgia, USA. *Zoo Biology*, 18: 481–494.
- Dittus, WP. 1988. Group fission among wild toque macaques as a consequence of female resource competition and environmental stress. *Animal Behaviour*, 36: 1626–1645.

- Drapier, M, Chauvin, C, Thierry, B. 2002. Tonkean macaques (*Macaca tonkeana*) find food sources from cues conveyed by group-mates. *Animal Cognition*, 5: 159-165.
- Drews, C. 1993. The concept and definition of dominance in Animal Behaviour. *Behaviour*, 125, 283-313.
- Ducoing, AM, Thierry, B. 2003. Withholding information in semifree-ranging Tonkean Macaques (*Macaca tonkeana*). *Journal of Comparative Psychology*, 117: 67-75.
- Ducoing, AM, Thierry, B. 2004. Joining and joining the informed individual in semifree-ranging Tonkean Macaques (*Macaca tonkeana*). *Journal of Comparative Psychology* 118: 413-420.
- Dumont, B, Boissy, A, Achard, C, Sibbald, AM, Erhard, HW. 2005. Consistency of animal order in spontaneous group movements allows the measurement of leadership in a group of grazing heifers. *Applied Animal Behaviour Science*, 95: 55-66.
- Dunbar, RIM. 1983. Structure of gelada baboon reproductive units. IV. Integration at the group level. *Z. Tierpsychol.*, 63: 265-282.
- Dunbar, RI M. 1988. *Primate social systems*. Ithaca: Cornell University Press.
- Epstein, J, Axtell, R. 1996. *Growing Artificial Societies, Social Science from the bottom up*, MIT Press.
- Erhart, EM, Overdorff, DJ. 1999. Female coordination of group travel in wild *Propithecus* and *Eulemur*. *International Journal of Primatology*, 20: 927-940.
- Fagen, R. 1981. *Animal Play Behavior*. Oxford University Press, New-York.
- Fedigan, LM. 1993. Sex differences and intersexual relations in adult white-faced capuchins, *Cebus capucinus*. *International Journal of Primatology*, 14 :853-877.
- Feist, JD, Mc Cullough, DR. 1976. Behaviour Patterns and communication in feral horses. *Z. Tierpsychol.*, 41: 337-371.
- Ferber, J. 1995. *Les systèmes Multi-agents, vers une intelligence collective*, InterEditions.
- Fisher, RA. 1930. *The Genetical Theory of Natural Selection*, Clarendon Press, Oxford.
- Fischhoff, IR, Sundaresan, SR, Cordingley, J, Larkin, H.M, Sellier MJ, Rubenstein, DI. 2007. Social relationships and reproductive state influence leadership roles in movements of plains zebra, *Equus burchellii*. *Animal Behaviour*, 73: 825-831.
- Flack, JC, Girvan, M, de Waal, FBM, Krakauer, DC. 2006. Policing stabilizes construction of social niches in Primates. *Nature*, 439 : 426–429.

- Fooden, J. 1969. Taxonomy and evolution of the monkeys of Celebes. *Bibliotheca primatologica* 10.
- Foster, WA, Treherne, JE. 1981. Evidence for the dilution effect in the selfish herd from fish predation on a marine insect. *Nature, Lond.* 293: 466–467.
- Foster, MS, Harrold, C, Hardin, DD. 1991. Point vs. photoquadrat estimates of the cover of sessile marine organisms. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 146: 193-203.
- Fox, MW. 1972. Behaviour of wolves, dogs and related canids. Harper and Row , New York, 220pp.
- Franks, NR, Pratt, SC, Mallon, EB, Britton, NF, Sumpter, DJT. 2002. Information flow, opinion polling and collective intelligence in house-hunting social insects. *Philosophical transactions of the Royal Society of London series B*, 357:1567–1583
- Freeman, LC. 1992. The sociological concept of group-an empirical test of two models. *American Journal of Sociology*, 98: 152–166.
- Von Frisch, K. 1967. The dance language and orientation of bees. Harvard University Press, Harvard.
- Fruth, B, Hohmann, G. 1996. Nest building in the great apes: the great leap forward? *Great Ape Societies*, Cambridge university press, London, pp 225–240.
- Fukuda, F. 1989. Habitual fission-fusion and social organization of the Hakone troop T of Japanese macaques in Kanagawa Prefecture, Japan. *International Journal of Primatology*, 10: 419-440.
- Garber, PA. 1988. Foraging decisions during nectar feeding by tamarin monkeys (*Saguinus mystax* and *Saguinus fuscicollis*, Callitrichidae, Primates) in Amazonian Peru. *Biotropica* 20: 100-106.
- Gautrais, J, Michelena, P, Sibbald, A, Bon, R, Deneubourg, JL. 2007. Allelomimetic synchronization in Merino sheep. *Animal Behaviour*, 74: 1443-1454.
- Gilbert, N, Troitzsch, K. 1999. Simulation for the social scientists, Open University Press.
- Giraudeau, F. 2007. Pgirmess: Data analysis in ecology. R package version 1.3.3. <http://perso.orange.fr/giraudeau/SiteGiraudeau.html>
- Gompper, ME. 1996. Sociality and asociality in white-nosed coatis (*Nasua narica*): foraging costs and benefits, *Behavioural Ecology*, 7 : 254–263

- Gould, SJ, Lewontin, RC. 1979. The Spandrels of san Marco and the Paglossian Paradigm: a critique of the adaptationist program. *Proceedings of the Royal Society of London B*, 205: 581-598.
- Gouzoules, S, Gouzoules, H. 1987. Kinship. In: B.B. Smuts, D.L. Cheney, R.M. Seyfarth, R.W. Wrangham and T.T. Struhsaker, Editors, *Primate Societies*, University of Chicago Press, Chicago (1987), pp. 299–305.
- Greig-Smith, P. 1964. *Quantitative plant ecology*, 2nd edition, Butterworths, London.
- Gros-Louis, J. 2004. The function of food-associated calls in white-faced capuchin monkeys, *Cebus capucinus*, from the perspective of the signaller. *Animal Behaviour*, 67: 431-460.
- Gueron, S, Levin, SA, Rubenstein, DI. 1996. The dynamics of herds: From individuals to aggregations. *Journal of Theoretical Biology*, 182: 85-98.
- Hall, KRL, DeVore, I. 1965. Baboon social behaviour. In: DeVore I (ed) *Primate behaviour: field studies of monkeys and apes*. Holt, Rinehart and Winston, New York, pp 53–110.
- Hall, CL, Fedigan, LM. 1997. Spatial benefits afforded by high rank in white-faced capuchins. *Animal Behaviour*, 53: 1069-1082.
- Hamada, Y, Watanabe, T, Takenaka, O, Suryobroto, B, Kawamoto, Y. 1988 Morphological studies on the Sulawesi macaques I: Phyletic analysis of Body color. *Primates*, 29: 65-80.
- Hamilton, WD. 1964. The genetical evolution of social behaviour. *Journal of Theoretical Biology*, 7: 1-51.
- Hamilton, WD. 1971. Geometry of the selfish herd. *Journal of Theoretical Biology*, 31: 295-311.
- Hammond, RL, Keller, L. 2004. Conflict over male parentage in social insects. *PLoS Biology*, 2:1-11
- Hare, M, Deadman, P. 2003. Further towards a taxonomy of agent-based simulation models in environmental management », *Mathematics and Computers in Simulation*, 64: pp.25-40.
- Helbing, D, Keltsch, J, Molnár, P. 1997. Modelling the evolution of human trail systems. *Nature*, 388: 47-50.
- Helbing, D, Farkas, I, Vicsek, T. 2000. Simulating Dynamical Features of Escape Panic. *Nature*, 407: 487-490.
- Hemelrijk, CK. 1990a. Models of, and tests for, reciprocity, unidirectionality and other social interaction patterns at a group level. *Animal Behaviour*, 39: 1013-1029.

- Hemelrijk, CK. 1990b A matrix partial correlation test used in investigations of reciprocity and other social interaction patterns at a group level. *Journal of Theoretical Biology*, 143: 405-420.
- Hemelrijk, CK. 1999. An individual-oriented model on the emergence of despotic and egalitarian societies. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B*, 266 : 361–369.
- Hemelrijk, CK. 2000. Towards the integration of social dominance and spatial structure. *Animal Behaviour*, 59: 1035—1048.
- Hemelrijk, CK. 2002. Understanding Social Behaviour with the Help of Complexity Science (Invited Article). *Ethology*, 108: 655-671.
- Heppner, FH, Haffner, J. 1974. Communication in bird flocks: an electromagnetic model. In: Llauro, J. G. , Sances, A. and Batto-Cletti, J. H. (eds.). *Biological and Clinical Effects of Low Intensity Magnetic Fields*. Springfield, MA, Thomas.
- Herrenschmidt, N. 1984. *Biologie du macaque de Tonkean (Macaca tonkeana)*. Thèse d'université ? Université Louis Pasteur, Strasbourg.
- Hill, DA. 1990. Social relationships between adult male and female rhesus macaques. 2. Nonsexual behaviour. *Primates*, 31: 33-50.
- Hill, RA. 2006. Thermal Constraints on Activity Scheduling and Habitat Choice in Baboons. *American Journal of Physical Anthropology*, 129: 242-249.
- Hill, RA, Weingrill, T, Barrett, L, Henzi, SP. 2004. Indices of environmental temperatures for primates in open habitats. *Primates*, 45: 7-13.
- Hinde, RA. 1975. On describing relationships. *Journal of children Psychology and Psychiatry*, 17: 1-19.
- Hinde, RA. 1976. Interactions, relationships and social structure. *Man*, 11 : 1-17.
- Hockings, KJ, Anderson, JR, Matsuzawa, T. 2006. Road crossing in chimpanzees: a risky business. *Current Biology*, 16: 668-670.
- Hofer, H, East, ML. 2000. Conflict management in female-dominated spotted hyenas. In: *Natural conflict resolution* (ed F. Aureli and F.B.M. de Waal), pp 232-234. Berkeley: University of California Press.
- Holekamp, KE, Cooper, SM, Katona, CI, Berry, NA, Frank, LG, Smale, L. 1997. Patterns of association among female spotted hyenas (*Crocuta crocuta*). *Journal of Mammalogy*, 78: 55-64.

- Holekamp, KE, Boydston, EE, Smale, L. 2000. Group travel in social carnivores. In: Boinski S. and Garber P. A. (editions) *On the Move*, University of Chicago Press, Chicago, pp. 587-627.
- Honess, PE, Marin, CM. 2006. Enrichment and aggression in Primates. *Neurosciences and Biobehavioural Reviews*, 30: 413-436.
- Hothorn, T, Hornik, K, van de Wiel, MA, Zeileis, A, 2006. A Lego System for Conditional Inference. *The American Statistician*, 60: 257-263.
- Itani, J. 1963. Vocal communication of the wild Japanese monkey. *Primates* 4: 11-66.
- Iwata, Y, Ando, C. 2007. Bed and bed-site reuse by western lowland gorillas (*Gorilla g. gorilla*) in Moukalaba-Doudou National Park, Gabon. *Primates*, 48: 77-80.
- Jacobs, A, Maumy, M, Petit, O. 2008. The influence of social organisation on leadership in brown lemurs (*Eulemur fulvus fulvus*) in a controlled environment. *Behavioural Processes*, in press.
- Janson, CH. 1990. Social correlates of individual spatial choice in foraging groups of brown capuchin monkeys, *Cebus apella*. *Animal Behaviour*, 40: 910-921.
- Jarvis, JUM, O'Rian, MJ, Bennet, NC, Sherman, PW. 1994. Mammalian eusociality: a family affair. *Trends in ecology and evolution* 9: 47-51.
- Jeanson, R, Rivault, C, Deneubourg, JL, Blanco, S, Fournier, R, Jost, C, Theraulaz, G. 2005. Self-organized aggregation in cockroaches. *Animal Behaviour*, 69: 169-180.
- Jones, WE, Bennell, S, Beveridge, C, McConnell, B, Mack-Smith, S, Mitchell, J. 1980. Methods of data collection and processing in rocky intertidal monitoring. In: Price, J.H., Irvine, D. E. G., Farnham, W. F. (eds.) *The shore environment*. Vol. 1: Methods. Academic Press, London, p. 137-170.
- Judge, PG, de Waal, FBM. 1997. Rhesus monkey behaviour under diverse population densities: coping with long-term crowding. *Animal Behaviour*, 54: 643-662.
- Jaisson, P. 1993. *La fourmi et le sociobiologiste*. Odile Jacobs, Paris.
- Kaplan, JR. 1977. Patterns of fight interference in free-ranging rhesus monkeys. *American Journal of Physical Anthropology*, 47 : 279-288.
- Kappeler, PM, van Schaik, CP. 2002. Evolution of primate social systems. *International Journal of Primatology*, 23: 708-738.



- Kawamura, S. 1958. Matriarchal social ranks in the Minoo-B group. *Primates*, 1: 149-158.
- Kerridge, FJ. 2005. Environmental enrichment to address behavioral differences between wild and captive black-and-white ruffed lemurs (*Varecia variegata*). *American Journal of Primatology*, 66: 71-84.
- Kerth, G, König, B. 1999. Fission, fusion and nonrandom associations in female Bechstein's bats (*Myotis bechsteinii*). *Behaviour*, 136: 1187-1202.
- Kerth, G, Elbert, C, Schmidtke, C. 2006. Group decision-making in fission-fusion societies: evidence from two-field experiments in Bechstein's bats. *Proceedings of the Royal Society series B*, 273: 2785-2790.
- Krause, J, Ruxton, GD. 2002. *Living in groups*. Oxford University Press, Oxford.
- Krause, J, Croft, DP, James, R. 2007. Social network theory in the behavioural sciences: potential applications. *Behavioural Ecology and Sociobiology*, 62: 15-27.
- Kühme, W. 1965. Communal food distribution and division of labour in African hunting dogs. *Nature*, 205, 443-444.
- Kummer, H. 1968. *Social Organization of Hamadryas Baboons*. University of Chicago Press, Chicago, 189pp.
- Lamprecht, J. 1992. Variable leadership in bar-headed geese (*Anser indicus*): an analysis of pair and family departures. *Behaviour*, 122: 105-120.
- Leblond, R, Reeb, SG. 2006. Individual leadership and boldness in shoals of golden shiners (*Notemigonus crysoleucas*). *Behaviour* 143: 1263-1280.
- Leca, JB, Fornasieri, I, Petit, O. 2002. Aggression and reconciliation in *Cebus capucinus*. *International Journal of Primatology*, 23: 979-998.
- Leca, JB, Gunst, N, Thierry, B, Petit, O. 2003. Distributed leadership in semifree-ranging white-faced capuchin monkeys. *Animal Behaviour*, 66: 1045-1052.
- Leca, JB, Gunst, N, Petit, O. 2007. Social aspects of fur rubbing in two capuchin species (*Cebus capucinus* and *Cebus apella*): A comparative approach. *International Journal Primatology*, 28 : 801–807.
- Lehmann, J, Boesch, C. 2004. To fission or to fusion: Effects of community size on wild chimpanzee (*Pan troglodytes verus*) social organisation. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 56: 207–216.

- Lehmann, J, Kortsjen, AH, Dunbar, RIM. 2007. Group size, grooming and social cohesion in primates. *Animal behaviour*, 74: 1617-1629.
- Lewontin, RC. 1957. The adaptation of populations to varying environments. *Cold Spring Harbor Symposia of Quantitative Biology*, 22: 395-408.
- Li, Z, Zhu, Q, Gold, C. 2005. *Digital Terrain Modelling, principles and methodology*. CRC Press, 323pp.
- List, C. 2004. Democracy in animal groups: a political science perspective, *Trends in Ecology and Evolution* 19: 168–169.
- López-López, P, Garcia-Ripollès, C, Aguilar, JM, Garcia-López, F, Verdejo, J. 2006. Modelling breeding habitat preferences of Bonelli's eagle (*Hieraaetus fasciatus*) in relation to topography, disturbance, climate and land-use at different spatial scales. *Journal of Ornithology*, 147: 97-106.
- Lusseau, D. 2007. Evidence for Social role in a dolphin social network. *Evolutionary Ecology*, 21: 357-366.
- Lusseau, D, Wilson, B, Hammond, PS, Grellier, K, Durban, JW, Parsons, KM, Barton, TR, Thompson, PM. 2006. Quantifying the influence of sociality on population structure in bottlenose dolphins. *Journal of Animal Ecology*, 75: 14-24.
- Maestriperi, D. 1996a. Maternal encouragement of infant locomotion in pigtail macaques, *Macaca nemestrina*. *Animal Behaviour*, 51: 603-610.
- Maestriperi, D. 1996b. Gestural communication and its cognitive implications in Pigtail macaques (*Macaca nemestrina*). *Behaviour*, 133: 997-1022
- Makwana, SC. 1978. Field ecology and behaviour of the rhesus macaque (*Macaca mulatta*): I. Group composition, home range, roosting sites, and foraging routes in the Asarori Forest. *Primates*, 10: 483-492.
- Malcolm, JR, Marten, K. 1982. Natural selection and the communal rearing of pups in African wild dogs (*Lycaon pictus*). *Behavioural Ecology and Sociobiology*, 10: 1-13.
- Matsumura, S. 1993. Intergroup affiliative interactions and intergroup transfers transfer of young male Japanese macaques (*Macaca fuscata*). *Primates*, 34: 1-10.
- Matsumura, M. 1999. The evolution of “egalitarian” and “despotic” social systems among macaques. *Primates*, 40: 23-31.

- Matsumura, M, Okamoto, K. 1997. Factors Affecting Proximity Among Members of a Wild Group of Moor Macaques During Feeding, Moving, and Resting. *International Journal of Primatology*, 18: 929-940.
- Mateo, 2003. Kin recognition in ground squirrels and other rodents, *Journal of Mammalogy* 84 : 1163–1181
- Mech, LD. 1970. *The wolf*. Natural History Press, New York, 384pp.
- Meese, RJ, Tomich PA. 1992. Dots on the rocks: a comparison of percent cover estimation methods. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 146: 193-203.
- Melfi VA, Feistner, ATC. 2002. A comparison of the activity budgets of wild and captive Sulawesi crested black macaques (*Macaca nigra*). *Animal Welfare*, 11: 213-222.
- Melhman, PT. 1996. Branch shaking and related displays in wild Barbary macaques. In *Evolution and ecology of macaque societies* (ed. J. E. Fa and D. G. Lingburg), pp. 503-526. Cambridge: Cambridge University Press.
- Ménard, N. 2004. Do ecological factors explain variation in social organization? In B. Thierry, M. Singh, & W. Kaumanns (Eds.), *Macaques societies: A model for the studies of social organization* (pp. 237–262). Cambridge: Cambridge University Press.
- Ménard, N, Hecham, R, Vallet, D, Chikhi, H, Gautier-Hion, A. 1990. Grouping Patterns of a mountain population of *Macaca sylvanus* in Algeria – a fission-fusion system? *Folia Primatologica*, 55 : 166-175.
- Meunier, H, Leca, JB, Deneubourg, JL, Petit, O. 2006. Group movement decisions in capuchin monkeys: the utility of an experimental study and a mathematical model to explore the relationship between individual and collective behaviours. *Behaviour*, 143: 1511-1527.
- Meunier, H, Deneubourg, JL, Petit, O. 2007. How many for dinner? Recruitment and monitoring by glances in capuchins. *Primates* 49: 26-31.
- Michelena, P, Noel, S, Gautrais, J, Gerard, JF, Deneubourg, JL, Bon, R. 2006. Sexual dimorphism, activity budget and synchrony in sheep group. *Oecologia*, 148, 170-180.
- Millor, J, Amé, JM, Halloy, J, Deneubourg, JL. 2006. Individual discrimination capability and collective decision-making. *Journal of Theoretical Biology*. 239: 313-323.
- Minsky, M, 1965. Matter, mind, and models, *Proc. of the IFIP Congress*, 45-49. Reprinted in M. Minsky (ed.), *Semantic Information Processing*, MIT Press, Cambridge, 425-432.

- Mitani, JC, Amstler, S. 2003. Social and spatial aspects of male subgrouping in a community of wild chimpanzees. *Behaviour*, 140: 869–884.
- Mitani, J, Nishida, T. 1993. Contexts and social correlates of longdistance calling by male chimpanzees. *Animal Behaviour* 45: 735-746.
- Napier, JR, Napier, JH. 1967. A handbook of living primates. Academic Press. London.
- Newman, MEJ. 2004. Analysis of weighted networks. *Physical Review*, E 70, art056131.
- Newman, MEJ, Girvan, M. 2004. Finding and evaluating community structure in networks. *Phys. Rev. E*, 69, art 026113.
- Norton, GW. 1986. Leadership decision processes of group movement in yellow baboons. In: Else J.D. and Lee P.C. (editions), *In Primate ecology and conservation*, Cambridge University Press, Cambridge, pp. 145-156.
- Noser, R, Byrne, RW. 2006. Travel routes and planning of visits to out-of-sight resources in wild chacma baboons, *Papio ursinus*. *Animal Behaviour*, 73: 257-266.
- O'Brien, TG. 1991. Female-male social interactions in wedge-capped capuchin monkeys: Benefits and costs of group living. *Animal Behaviour*, 41 : 555-567.
- O'Brien, TG, Kinnaird, MF. 1997. Behaviour, diet and movements of the Sulawesi crested black macaque (*Macaca nigra*). *International Journal of Primatology*, 18: 321-351.
- Ogden, JJ, Lindburg, DG, Maple, TL. 1993. Preferences for structural environmental features in captive lowland gorillas. *Zoo Biology*, 12: 381–395.
- Okamoto, K, Matsumura, S. 2001. Group fission in Moor macaques. *International Journal of Primatology*, 22: 481-493.
- Okamoto, K, Matsumura, S. 2002. Intergroup encounters in wild Moor macaques (*Macaca maurus*). *Primates*, 43: 119-125.
- Ormsby, T, Napoleon, E, Burke, R, Groes, C, Feaster, L. 2004. Getting to know ArcGIS® Desktop, second edition updated for ArcGIS 9. ESRI Press, Redlands, California, 572 p.
- Oster, GF, Wilson EO. 1978. *Caste and Ecology in the Social Insects*. Orinceton University Press, Princeton.
- Owens, NW. 1975. Social play behaviour in free-living baboons, *Papio anubis*. *Animal Behaviour*, 23: 387-408.
- Parr, LA, Matheson, MD, Bernstein, IS, de Waal, FBM. 1997. Grooming down the hierarchy: allogrooming in captive brown capuchin monkeys, *Cebus apella*. *Animal behaviour* 54:

361-367.

- Parrish, JK, Hamner, WM. 1997. Animals groups in three dimensions. Cambridge University Press, Cambridge.
- Partridge, BL. 1982. Structure and function of fish schools. *Scientific American*, 245 : 114-123.
- Pavé, A. 2005. La modélisation et la simulation des objets et processus complexes. *Questions scientifiques, méthodologiques et éthiques* . *Natures sciences sociétés*, 13 : 169-171.
- Perry, S. 1998. Male-male social relationships in wild white-faced capuchins, *Cebus capucinus*. *Behaviour*, 135: 139-172.
- Perry, S, Baker, M, Fedigan, L, Gros-Louis, J, Jack, K, MacKinnon, K, Manson, JH, Panger, M, Pyle, K, Rose, L. 2003a. Social conventions in wild white-faced capuchin monkeys: evidence for traditions in a neotropical primate. *Current Anthropology*, 44: 241-268.
- Perry, S, Manson, JH, Dower, G, Wikberg, E. 2003b. White-faced capuchins cooperate to rescue a groupmate from a Boa constrictor. *Folia Primatologica*, 74: 109-111.
- Petit, O. 1996. L'influence des contraintes de structure dans les comportements d'agression et de conciliation chez plusieurs espèces de primates cercopithécinés. Thèse de Doctorat. Université Louis Pasteur, Strasbourg.
- Petit, O, Desportes, C, Thierry, B. 1992. Differential probability of 'coproduction' in two species of macaque (*Macaca tonkeana*, *M. mulatta*). *Ethology*, 90: 107-120.
- Petit, O, Abegg, C, Thierry, B. 1997. A comparative study of aggression and conciliation in three Cercopithecine monkeys (*Macaca fuscata*, *Macaca nigra*, *Papio papio*). *Behaviour*, 134: 415-432.
- Petit, O, Pascalis, O. 2003. Discrimination et perception sociale. In *Ethologie Cognitive*, Kreutzer, M. & Vauclair, J. (eds.), Maison des Sciences de l'Homme, Paris.
- Petit, O, Bertrand, B, Thierry, B, 2008. Social Play in Crested and Japanese Macaques: Testing the Covariation Hypothesis. *Journal of Developmental Psychobiology*, in press.
- Pochron, S. 2001. Can concurrent speed and directness of travel indicate purposeful encounters in the yellow baboons (*Papio hamadryas cynocephalus*) of Ruaha National Park, Tanzania? *International Journal of Primatology* 22: 773-785.
- Pombo, A., Waltert, M, Mansjoer, SS, Mardiatuti, A, Muhlenberg, M. 2004. Home range, diet and behaviour of the Tonkean Macaque (*Macaca Tonkeana*) in Lore Lindu National

- Park, Sulawesi. In: Land use, nature conservation and the stability of rainforest margins in southeast Asia (Ed. By Gerold G., Fremerey M., Guhardja E.). pp. 313-325. Berlin: Springer, Heidelberg.
- Poole, JH, Payne, K, Langbauer, WR, Moss, CJ. 1988. The social contexts of some very low frequency calls of African elephants. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 22: 385–392.
- Popa-Lisseanu, AG, Bontadina, F, Mora, O, Ibanez, C. 2008. Highly structured fission-fusion societies in an aerial-hawking carnivorous bat. *Animal behaviour*, 75: 471-482.
- Potts, WK. 1984. The chorus line hypothesis of manoeuvre coordination in avian flocks. *Nature*, 309: 344-345.
- Pratt, SC, Sumpter, DJT, Mallon, EB, Franks, NR. 2005 An agent-based model of collective nest choice by the ant *Temnothorax albipennis*. *Animal Behaviour*, 70: 1023–1036.
- Prins, HHT. 1989. Buffalo herd structure and its repercussions for condition of individual African buffalo cows. *Ethology*, 81: 47-71.
- Prins, HHT. 1996. Ecology and behaviour of the African buffalo. Chapman and Hall, London, 320pp.
- Pruetz, JD. 2007. Evidence of cave use by savanna chimpanzees (*Pan troglodytes verus*) at Fongoli, Senegal: implications for thermoregulatory behaviour. *Primates*, 48: 316-319.
- Radakov, D. 1973. Schooling and Ecology of Fish. New York, Wiley.
- Radford, AN. 2003. Territorial vocal rallying in the green woodhoopoe: influence of rival group size and composition. *Animal Behaviour*, 66:1035–1044
- Radford, AN. 2004. Vocal coordination of group movement by green woodhoopoes (*Phoeniculus purpureus*). *Ethology*, 110: 11-20.
- Ramos-frenandez, G, Boyer, D, Gomez, VP. 2006. A complex social structure with fission-fusion properties can emerge from a simple foraging model. *Behavioural Ecology and Sociobiology*, 60: 536-549.
- Rands, SA, Cowlshaw, G, Pettifor, RA, Rowcliffe, JM, Johnstone, RA. 2003. Spontaneous emergence of leaders and followers in foraging pairs. *Nature*, 423: 432-434.
- Rao, A, Georgeff, M. 1991. Social Plans : Preliminary report, dans Decentralized AI3– Proc. Of MAAMAW'91, E.Werner et C.Castelfranchi (eds.), Elsevier North Holland, pp.127-146.

- Rasa, OAE. 1983. Dwarf Mongoose and Hornbill Mutualism in the Taru desert, Kenya. *Behavioural Ecology and Sociobiology*, 12: 181-190.
- Rasa, OAE. 1986. *Mongoose Watch: a family observed*. New-York: Anchor Press.
- Ramirez-Avila, GM, Guisset, JL, Deneubourg, JL. 2003. Synchronization in light-controlled oscillators. *Physica*, 182 : 254-273.
- Reinhardt, V. 1983. Movement orders and leadership in a semi-wild cattle herd. *Behaviour*, 83: 251-264.
- Reinhardt, V, Reinhardt, A. 1981. Cohesive relationships in a cattle herd. *Behaviour*, 77: 121-151.
- Reinhardt, V, Reinhardt, A, Houser, D. 1987. Prompted progression order in a troop of captive rhesus monkeys. *Folia Primatologica*, 48: 121-124.
- Reynolds, CW. 1987. Flocks, herds, and schools: a distributed behavioral model. *Computer Graphics*, 21: 25-33.
- R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL <http://www.R-project.org>.
- Rhine, RJ. 1975. The order of movement of Yellow Baboons. *Folia Primatologica*, 23: 72-104.
- Rhine, RJ, Forthman, DL, Stillwell-Barnes, R, Westlund, BJ and Westlund, HD. 1979. Movement patterns of yellow baboons (*Papio cynocephalus*). The location of subadult males. *Folia Primatologica*, 32: 241-251.
- Rhine RJ, Tilson, R. 1987. Reactions to fear as a proximate factor in the sociospatial organization of baboons progressions. *American Journal of Primatology*, 13: 119-128.
- Rhine, RJ, Westlund, BJ. 1981. Adult male positioning in baboon progressions: Order and chaos revisited. *Folia Primatologica*, 35: 77-116.
- Riley, EP. 2005. The loud call of the Sulawesi Tonkean macaque, *Macaca tonkeana*. *Tropical Biodiversity*, 8: 199-209.
- Riley, EP. 2007. Flexibility in Diet and Activity Patterns of *Macaca tonkeana* in Response to Anthropogenic Habitat Alteration. *International Journal of Primatology*, 28: 107-133.
- Riss, D, Goodall, J. 1976. Sleeping behavior and associations in a group of captive chimpanzees. *Folia Primatologica*, 25: 1-11.

- Rivault, C, Cloarec, A. 1998. Cockroach aggregation: discrimination between strain odours in *Blattelle germanica*. *Animal Behaviour*, 55 : 177-184.
- Ross, SR, Lukas, KE. 2006. Use of space in a non-naturalistic environment by chimpanzees (*Pan troglodytes*) and lowland gorillas (*Gorilla gorilla gorilla*). *Applied Animal Behaviour Science*, 96: 143-152.
- van Roosmalen, MGM. 1985. Habitat preferences, diet, feeding strategy and social organization in the black spider monkey (*Ateles paniscus paniscus* Linnaeus 1758) in Surinam. *Acta Amazonia*, 15, 3/4c suppl.
- Rowell, TE. 1972. *Social Behavior of Monkeys*. Baltimore: Penguin Books.
- Schaller, GB. 1972. *The Serengeti lion: a study of predator-prey relations*. University of Chicago Press , Chicago.
- van Schaik, CP. 1989. The ecology of social relationships amongst female primates. In: *Comparative Socioecology* (Ed. By V. Standen & R. A. Foley), pp. 195–218. Oxford: Blackwell.
- van Schaik, CP. 1999. The socioecology of fission–fusion sociality in orangutans. *Primates*, 40: 69–86.
- Schaller, GB. 1972. *The Serengeti Lion*. Chicago: University of Chicago Press.
- Schino, G. 2001. Grooming, competition and social rank among female primates: a meta analysis. *Animal Behaviour*, 62 : 265-271.
- Scholz, F, Kappeler, PM. 2004. Effects of seasonal water scarcity on the ranging behavior of *Eulemur fulvus rufus*. *International Journal of Primatology*, 25: 599-613.
- Scott, JP. 1945. Social behavior, organization and leadership in a small flock of domestic sheep. *Comparative Psychology Monographies*, 18: 1-29.
- Seeley, TD. 1995. *The wisdom of Hive*. Harvard University Press, Cambridge.
- Seeley, TD, Buhrman, SC. 1999. Group decision making in swarms of honey bees. *Behavioural Ecology and Sociobiology*, 45:19–31.
- Sellers, WI, Hill, RA, Logan, BS. 2007 Simulating baboon foraging using agent-based modeling. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B*, 362.
- Sigg, H , Stolba, A.1981. Home range and daily march in a hamadryas baboon troop. *Folia Primatologica*, 36: 40-75.
- Silk, JB. 1999. Making amends. *Human Nature*, 9: 341-368



- Silk, JB. 1994. Social relationships among male Bonnet macaques: male bonding in a matrilineal society. *Behaviour*, 130: 271-291.
- Silk, JB, Altmann, J, Alberts, SC, 2006. Social relationships among adult female baboons (*Papio cynocephalus*) I. Variation in the strength of social bonds. *Behavioural Ecology and Sociobiology*, 61: 183-195.
- Simons, AM. 2004. Many wrongs: the advantage of group navigation, *Trends in Ecology and Evolution*, 19 : 453–455.
- Smolker, R. 2000. Keeping in touch at sea: group movement in dolphins and whales. In: *On the Move* (Ed. by S. Boinski and P. A. Garber), pp. 559-586. Chicago: University of Chicago Press.
- Stander, PE. 1992. Foraging dynamics of lions in a semi-arid environment. *Canadian Journal of Zoology*, 70: 8-21.
- Smale, L, Holekamp, K., Weldele, M, Frank, LG, Glickman, SE. 1995. Competition and cooperation between littermates in the spotted hyena (*Crocuta crocuta*). *Animal Behaviour*, 50: 671-682.
- Stanford, CB. 2002. Avoiding predators: Expectations and evidence in primate antipredator behaviour. *International Journal of Primatology*, 23: 741-757.
- Stewart, KJ, Harcourt, AH. 1994. Gorilla's vocalisations during rest periods: signals of impending departure? *Behaviour*, 130: 29-40.
- Stoinski, TS, Hoff, MP, Maple, TL. 2001 Habitat use and structural preferences of captive western lowland gorillas (*Gorilla gorilla gorilla*): effects of environmental and social variables. *International Journal of Primatology*, 22: 431–447.
- Strotgatz, SH, Stewart, I. 1993. Coupled oscillators and biological synchronization. *Scientific American*, 269: 102–9.
- Sueur, C, Petit, O., 2008. Shared or unshared consensus decision in macaques. *Behavioural Processes*, 78: 84-92.
- Sueur, C, Petit, O. 2008b. Organization of group members at departure of joint movements is driven by social structure in macaques. *International Journal of Primatology*, in press
- Sueur, C, Salze, P, Weber, C, Petit, O. submitted. Land used in semi-free ranging Tonkean macaques depends on environmental conditions: a geographical information system approach. *Primates*.

- Sundaresan, SR, Fischhoff, IR, Dushoff, J, Rubenstein, DI. 2007. Network metrics reveal differences in social organization between two fission-fusion species, Grevy's zebra and onager. *Oecologia*, 151: 140-149.
- Supriatna, J, Froehlich, JW, Erwin, JM, Southwick, CH. 1992. Population habitat and conservation status of *M. maurus*, *M. tonkeana* and their putative hybrids. *Tropical Biodiversity*, 1: 31-48.
- Symington, MMF. 1990. Fission-fusion social organization in *Ateles* and *Pan*. *International Journal of Primatology*, 11: 47-61.
- Thierry, B. 1984. Clasp behavior in *Macaca tonkeana*. *Behaviour*, 89: 1-28.
- Thierry, B. 1985. Social development in three species of macaque (*Macaca mulatta*, *M. fascicularis*, *M. tonkeana*): a preliminary report on the first ten weeks of life. *Behavioural Processes*, 11: 89-95.
- Thierry, B. 1986. Affiliative interference in mounts in a group of Tonkean macaques (*Macaca tonkeana*). *American Journal of Primatology*, 11 : 89-97.
- Thierry, B. 1990. Feedback loop between kinship and dominance: The macaque model. *Journal of Theoretical Biology*, 145: 511-521.
- Thierry, B. 2004. Social epigenesis. In: Thierry B., Singh M. and Kaumanns W. (editions), *Macaques societies: A model for the studies of social organization*, Cambridge University Press., Cambridge, pp 267-284.
- Thierry, B. 2007. Unit in Diversity: Lessons from Macaque societies. *Evolutionary Anthropology*, 16: 224-238.
- Thierry, B, Theraulaz, G, Gautier, JY, Stiegler, B. 1996. Joint memory. *Behavioural processes* 35: 127-140.
- Thierry, B, Iwaniuk, AN, Pellis, SM. 2000. The influence of phylogeny on the social behaviour of Macaques (Primates: Cercopithecidae, genus *Macaca*). *Ethology*, 106: 713-728.
- Thierry, B, Bynum, EL, Baker, S, Kinnaird, MF, Matsumura, S, Muroyama, Y, O'Brien, TG, Petit, O, Watanabe, K. 2000. The social repertoire of Sulawesi macaques. *Primate Research*, 16: 203-226.
- Thierry, B, Singh, M, Kaumanns, W. 2004. *Macaque societies: A Model for the Study of Social Organization*. Cambridge: Cambridge University Press.

- Thierry, B, Aureli, F, Nunn, CL, Petit, O, Abegg, C, de Waal, FBM. 2008. A comparative study of conflict resolution in macaques: insights into the nature of trait co-variation. *Animal Behaviour*, in press.
- Tinbergen, N. 1963. On aims and methods of ethology. *Zeit. f. Tierpsychol.* 20:410-433.
- Tolman, CW. 1964. Social facilitation of feeding behaviour in the domestic chick. *Animal Behaviour*, 12: 245–251.
- Tomasello, M, Call, J. 1997 *Primate Cognition*. Oxford University Press, New York.
- Torgerson, WS. 1958. *Theory & methods of scaling*. New York: Wiley.
- Turner, GF, Pitcher, TJ. 1986. Attack abatement: a model for group protection by combined avoidance and dilution *American Naturalist*, 128: 228–240.
- Trivers, RL. 1972. Parental investment and sexual selection. In *Sexual selection and the descent of man*, B. Campbell (Ed), pp. 136-179. Chicago: Aldine.
- Tyler, SJ. 1972. The behaviour and social organization of the New Forest ponies. *Animal Behaviour Monographies*, 5: 85-196.
- Valone, TJ. 1989. Group foraging, public information, and patch estimation. *Oikos*, 56: 357-363.
- Van Horn, RC, Buchan, JC, Altmann, J, Alberts, SC. 2007. Divided destinies: group choice by female savannah baboons during social group fission. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 61: 1823-1837.
- Vauclair, J. 1992. *L'intelligence animale*. Seuil, Paris.
- Voelkl, B, Noé, R. 2008. The influence of social structure on the propagation of social information in artificial primate groups: a graph-based simulation approach. *Journal of theoretical biology*, in press.
- de Vries, H. 1995. An improved test of linearity in dominance hierarchies containing unknown or tied relationships. *Animal Behaviour*, 50: 1375-1389.
- 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, Netto, WJ, Hanegraaf, PLH. 1993. Matman: a program for the analysis of sociometric matrices and behavioural transition matrices. *Behaviour*, 125: 157-175.
- de Waal, FBM. 1982. *Chimpanzee politics : Power and sex among apes*. New York : Harper & Row.

- de Waal, FBM. 1984. Sex differences in the formation of coalitions among chimpanzees. *Ecology and Sociobiology*, 5: 239–255.
- de Waal, FBM. 1986. The integration of dominance and social bonding in primates. *Quarterly Review of Biology*, 61: 459-479.
- de Waal, FBM, Luttrell, LM. 1989. Toward a comparative socioecology of the genus *Macaca*: different dominance styles in rhesus and stump-tail monkeys. *American Journal of Primatology*, 19: 83-109.
- Waser, PM. 1985. Spatial structure in Mangabeys groups. *International Journal of Primatology*, 6: 569-579.
- Wasserman, S, Faust, K. 1994. *Social network analysis*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Watanabe, K, Brotoisworo, E. 1982. Field observation of Sulawesi macaques. *Kyoto U. Overseas Res. Rep. Stud. Asian Non-Hum. Primat.*, 2: 3-9.
- Watts, DP. 2000. Mountain gorilla habitat use strategies and group movements. In: Boinski S. and Garber P. A. (editions) *On the Move*, University of Chicago Press, Chicago, pp. 351-374.
- Watts, DJ, Strogatz, SH. 1998. Collective dynamics of ‘small-world’ networks. *Nature*, 393: 440–442.
- West-Eberhard, MJ. 1979. Sexual selection, social competition and evolution. *Proceedings of the American Philosophical Society*, 123: 222-234.
- Wey, T, Blumstein, DT, Shen, W, Jordan, F. 2007. Social network analysis of animal behaviour: a promising tool for the study of sociality. *Animal Behaviour*, in press.
- Wheeler, WM. 1911. The ant-colony as an organism. *Journal of Morphology*, 22: 307-325
- Whitehead, H. 1997. Analysing animal social structure. *Animal Behaviour*, 53: 1053–1067.
- Whitehead, H, Bedjer, L, Ottensmeyer, A. 2005. Testing associations patterns: issues arising and extensions. *Animal Behaviour*, 69, e1-e6.
- Whitehead, H. 2007. Programs for analyzing social structure. <http://myweb.dal.ca/hwhitehe/MANUAL.htm>
- Whiten, A, Byrne, RW. 1997. *Machiavellian Intelligence II: Extensions and evaluations*. Cambridge University Press, Cambridge. 415pp.

- Whitten, P. 1983 Diet and dominance among female vervet monkeys (*Cercopithecus aethiops*). *American Journal of Primatology*, 5: 139-159.
- Whitten, AJ, Mustafa, M, Henderson, GS. 1987. *The Ecology of Sulawesi*. Gadjah Mada University Press, Yogyakarta. 777pp.
- Wilensky, U. 1999. NetLogo. <http://ccl.northwestern.edu/netlogo>. Center for Connected Learning and Computer-Based Modeling. Northwestern University, Evanston, IL.
- Williams, GC. 1966. *Adaptation and Natural Selection*. Princeton: Princeton University Press.
- Wilson, EO. 1975. *The Sociobiology*. Harvard University Press, Harvard.
- Wittemyer, G, Douglas-Hamilton, I, Getz, WM. 2005. The socioecology of elephants: analysis of the processes creating multitiered social structures. *Animal Behaviour*, 69: 1357-1371.
- Wong, SNP, Sicotte, P. 2007. Activity Budget and Ranging Patterns of *Colobus vellerosus* in Forest Fragments in Central Ghana. *Folia Primatologica*, 78: 245-254.
- Wood, AJ, Acland, GJ. 2007. Evolving the selfish herd: emergence of distinct aggregating strategies in an individual-based model. *Proceedings of the Royal Society of London series B*, 274:1637–1642
- Wrangham, RW. 1980. An ecological model of female-bonded primate groups. *Behaviour*, 75: 262-300.
- Wright, PC. 1998. Impact of predation risk on the behaviour of *Propithecus diadema edwardsi* in the rain forest of Madagascar. *Behaviour* 135: 483-512.
- Zajonc, RB. 1965. Social facilitation. *Science*, 149: 269–274.