



THESE



présentée devant
L'Université de Strasbourg
pour l'obtention du

DOCTORAT DES UNIVERSITES

Discipline : Sciences du Vivant
Spécialité : Physiologie et Biologie des Organismes et des Populations

par **Armand JACOBS**

Impact des pressions sociales et écologiques sur les processus décisionnels lors des déplacements collectifs chez deux espèces de primates (*Eulemur fulvus* et *Macaca fuscata*)

Thèse soutenue le 24 Juin 2011 devant la commission d'examen :

Dr. Bernard Thierry

Pr. Jean-Louis Gendrault

Dr. Richard Bon

Dr. Nelly Ménard

Dr. Odile Petit

Pr. Kunio Watanabe

DR Examineur Interne

PU Examineur Interne

MCU Rapporteur Externe

DR Rapporteur Externe

DR Codirectrice

PU Codirecteur

Abstract:

The impact of social and ecological influences on decision-making processes during collective movement in two primate species (*Eulemur fulvus* and *Macaca fuscata*).

Living successfully as a group depends on the ability of its members to compromise between their individual needs and motivations and those of other group members. Individuals with potentially different needs can thus synchronise their activity with that of other group members and move collectively, hence preserving the group. The study of collective movement is one of the most efficient ways to tackle the question of decision-making processes in animal societies. Research in this domain has enabled us to identify inter-individual differences between certain individuals or classes of individuals playing a more important role in decision-taking situations. Since this discovery, two conflicting theories have been proposed to explain the possible reasons behind this dominant role in certain individuals. The first theory explains these differences by ecological differences, whereas the second suggests that they are the result of social pressure. In order to test these two hypotheses, I studied two primate species, *Eulemur fulvus* and *Macaca fuscata*. Firstly, the brown lemur (*Eulemur fulvus*) was tested in a controlled environment. This species has a social system that is very different to other lemuriformes studied to date. Secondly, the Japanese macaque (*Macaca fuscata*) was studied in the wild. This species has an intolerant social style. The results obtained from this thesis pinpoint the substantial impact that social factors have on decision-making processes in the brown lemur and the Japanese macaque, even in the wild. This thesis enables a further step towards a generalisation of the hypothesis that there is indeed a social influence on decision-making. Although ecological factors do not directly influence decision-making processes in the Japanese macaque, they appear to result in changes within the spatial structure of the group, which could in turn affect collective movements via the effects of social factors.

Key words: primate, collective decision, consensus, collective movement, social style, animal society, social network, modelling, self-organisation, ethology, ecology, behaviour.

Armand JACOBS

Ethologie évolutive, IPHC – DEPE. UMR7178 CNRS-UdS, Strasbourg, France.

Remerciements

Bien qu'étant le fruit d'un travail individuel, cette thèse n'aurait pas pu voir le jour sans le soutien et l'aide précieuse apportés par de nombreuses personnes de la collecte de données à la rédaction. Sans vouloir transformer ces remerciements en listing digne d'un annuaire téléphonique, il y a un certain nombre de personnes qui méritent des remerciements tout particuliers.

Je tiens tout d'abord à remercier Odile Petit, ma codirectrice, pour tout ce que j'ai appris grâce à elle durant les presque sept années qui se sont maintenant écoulées depuis mon premier stage avec elle. Merci Odile d'avoir su me guider et de m'avoir encouragé dans cette voie. Et surtout : merci d'avoir été là à chaque fois que j'en avais besoin, professionnellement comme humainement.

Je tiens également à remercier le Pr. Watanabe, mon codirecteur, pour l'accueil formidable qu'il m'a réservé au Japon. Merci à vous pour tout le soutien logistique que vous m'avez apporté, mais également de m'avoir tant appris sur le macaque japonais et sur le Japon et sa culture. 先生ありがとうございました。お疲れ様です。

Je voudrais remercier également les membres de mon jury, Jean-Louis Gendrault, Richard Bon, Nelly Ménard et Bernard Thierry. Merci à vous d'avoir accepté de donner de votre temps pour lire et commenter ce travail. Je tiens à remercier tout particulièrement Bernard Thierry pour les discussions que nous avons eues ensemble et qui se sont toujours révélées utiles.

Mes remerciements vont également à Christelle Roy et Tetsuro Matsuzawa pour m'avoir accueilli au sein de leurs laboratoires respectifs.

Ce travail n'aurait pas été possible sans argent pour le financer... A cet égard, cette thèse a été rendue possible grâce au soutien du Ministère de l'enseignement supérieur et de la recherche ainsi que du Ministère des affaires étrangères.

J'adresse également un grand merci aux stagiaires qui ont pris part à l' « aventure », le terme s'avérant parfois particulièrement adapté... : Mathieu Laparie, Antoine Wystracht, Capucine Gallet, Natasha Tworoski et Audrey Perret.

L'étude du groupe de macaques japonais n'aurait pas été possible sans le soutien logistique de Michael Huffman, Alexander Hernandez, Obata-san et Andrew Macintosh. Un merci tout particulier s'adresse à toi Andrew, pour ta camaraderie et ta bonne humeur qui t'ont très vite fait passer du statut de collègue à celui d'ami. J'espère que nous aurons à nouveau l'occasion de travailler ensemble.

Ce travail aurait été beaucoup plus difficile à mener à bien sans mes amis et collègues : Valérie Dufour, Cécile Fruteau, Céline Bret, Sophie Steelandt, Antoine Stier, Vincent Viblanc, Sophie Reichert et Léa Briard. Un merci tout particulier s'adresse à toi Léa pour avoir véritablement été ma deuxième paire de mains lors du sprint final. Cédric (Sueur), Cédric² (Zimmer) et Marie (Pelé) méritent quant à eux plus que de simples remerciements pour leur aide et leur amitié qui me sont précieuses...

Merci à vous, Papa et Maman, d'avoir cru en moi, de m'avoir toujours soutenu et de m'avoir permis d'arriver où j'en suis aujourd'hui...

Merci à toi Mathilde... Merci pour ta bonne humeur communicative, pour avoir été présente et m'avoir soutenu au plus fort de la tempête. Tu m'as permis de tenir bon quand je commençais à perdre espoir et tu m'auras aidé beaucoup plus que tu ne veux bien l'admettre...

Enfin, je me dois également de remercier ceux sans qui cette thèse aurait été tout simplement impossible à mener à bien : Les lémurs bruns et les macaques japonais des groupes que j'ai observés.

SOMMAIRE

CHAPITRE I - INTRODUCTION	13
Avant-Propos	15
1. La vie en groupe : causes, formes et implications	17
1.1. Les fondements de la vie en groupe.....	17
1.2. L'organisation sociale.....	18
1.3. La structure sociale et les relations sociales.....	19
1.3.1. <i>Paramètres démographiques / intrinsèques</i>	20
1.3.2. <i>Paramètres sociaux/ relationnels</i>	20
2. Les déplacements collectifs	22
2.1. Compromis entre motivations individuelles et maintien de la cohésion	22
2.2. Les mécanismes sous-tendant les processus décisionnels.....	23
2.2.1. <i>Auto-organisation et mécanismes intentionnels</i>	24
2.2.2. <i>Différences interindividuelles et conflits d'intérêts</i>	27
2.2.3. <i>Communication globale et locale</i>	30
3. Déplacements collectifs et pressions environnementales chez les primates	31
3.1. Déplacements collectifs et pressions sociales	32
3.2. Déplacements collectifs et pressions écologiques.....	33
4. Objectifs de cette thèse	34
4.1. Intérêt des modèles biologiques et problématique	35
4.1.1. <i>Le lémur brun (Eulemur fulvus fulvus)</i>	35
4.1.2. <i>Le macaque japonais (Macaca fuscata)</i>	36
 CHAPITRE II - METHODOLOGIE GENERALE	 39
1. Présentation des sujets d'étude	41
1.1. Le lémur brun (<i>Eulemur fulvus fulvus</i>)	41
1.1.1. <i>Éléments de biologie</i>	41
1.1.2. <i>Système social</i>	42
1.1.3. <i>Composition du groupe d'étude</i>	42
1.1.4. <i>Pressions écologiques</i>	43
1.2. Le macaque japonais (<i>Macaca fuscata</i>).....	45

1.2.1.	<i>Eléments de biologie</i>	45
1.2.2.	<i>Système social : mise en perspective au sein du genre Macaca</i>	46
1.2.3.	<i>Composition du groupe d'étude</i>	48
1.2.4.	<i>Pressions écologiques</i>	51
2.	Protocoles d'observation	52
2.1.	Etude des déplacements collectifs de lémurs bruns en semi-liberté.....	52
2.1.1.	<i>Généralités</i>	52
2.1.2.	<i>Collecte des données liées aux déplacements</i>	53
2.1.3.	<i>Collecte des données sur la hiérarchie de dominance et le réseau social</i>	54
2.2.	Etude des déplacements collectifs de macaques japonais en milieu naturel.....	54
2.2.1.	<i>Généralités</i>	54
2.2.2.	<i>La cohésion du groupe en milieu naturel</i>	56
2.2.3.	<i>Protocole général de suivi par individu</i>	60
2.2.4.	<i>Protocole général d'observation des déplacements</i>	60
2.2.5.	<i>Protocole général de collecte des données sur les relations sociales</i>	61
3.	Modélisation informatique	62
3.1.	Modélisation des réseaux sociaux.....	62
3.1.1.	<i>Préambule à l'article 2</i>	62
3.1.2.	<i>Article 2 : Social Network Modeling: A Powerful Tool for the Study of Group Scale Phenomena in Primates</i>	62
3.2.	Les systèmes multi-agents.....	70
3.3.	Principes généraux.....	70
3.4.	Règles concernant l'agent initiateur.....	72
3.5.	Règles concernant les agents suiveurs.....	73
3.5.1.	<i>Modèle d'indépendance des individus</i>	73
3.5.2.	<i>Modèle du mimétisme anonyme</i>	74
3.5.3.	<i>Modèle du mimétisme sous-tendu par la parenté</i>	75
3.5.4.	<i>Modèle du mimétisme sous-tendu par l'affiliation</i>	75
3.5.5.	<i>Modèle du leadership</i>	76
4.	Analyse des données	77
4.1.	Analyses des réseaux sociaux.....	77
4.2.	Analyses statistiques.....	79

CHAPITRE III - GENERALISATION DE L'INFLUENCE DU SYSTEME SOCIAL SUR LES DECISIONS COLLECTIVES	81
1. Etude de l'influence du système social sur les prises de décision chez les Strepsirrhiniens	83
1.1. Préambule à l'article 3	83
1.2. Article 3 : The influence of social organisation on leadership in brown lemurs (<i>Eulemur fulvus fulvus</i>) in a controlled environment.....	83
2. Généralisation de l'influence du système social sur la prise de décision collective dans le genre <i>Macaca</i>	87
2.1. Préambule à l'article 4	87
2.2. Article 4 : Social structure affects initiations of group movements in wild Japanese macaques but not recruitment success	88
CHAPITRE IV - MECANISMES SOUS-TENDANT L'ADHESION AUX DEPLACEMENTS COLLECTIFS	115
1. Etude de l'organisation des individus au départ des déplacements collectifs chez le lémur brun ...	117
1.1. Préambule à l'article 5	117
1.2. Article 5 : Social Network Influences Decision Making During Collective Movements in Brown Lemurs (<i>Eulemur fulvus fulvus</i>)	118
CHAPITRE V - APPROCHE INTEGRATIVE DES PRESSIONS ENVIRONNEMENTALES	145
1. Préambule	147
2. Généralités	148
2.1. Contraintes internes au groupe : la couche sociale.....	148
2.2. Contraintes externes au groupe : la couche écologique.....	149
2.3. Données générales sur les déplacements collectifs	151
3. Analyses des effets des paramètres environnementaux	152
3.1. Impact des paramètres de l'environnement social sur les déplacements collectifs.....	153
3.1.1. <i>Effet des paramètres sociodémographiques de l'initiateur</i>	153
3.1.2. <i>Organisation des individus au moment de l'adhésion</i>	156
3.2. Impact des paramètres écologiques sur les déplacements collectifs.....	157
4. Synthèse des résultats et discussion préliminaire	159

CHAPITRE VI - DISCUSSION GENERALE	161
1. Rôle de l'initiateur	163
1.1. L'initiateur comme leader du déplacement ?	164
1.2. L'initiateur comme catalyseur du déplacement ?	165
2. Impact des pressions internes au groupe sur les processus décisionnels	166
2.1. Influence du style social	166
2.2. Influence des relations d'apparentement	168
2.3. Les déplacements collectifs du macaque japonais : une organisation à plusieurs niveaux	169
3. Impact des pressions externes au groupe sur les processus décisionnels	170
4. Quels mécanismes sous-tendent les processus décisionnels ?	173
5. Perspectives	174
6. Conclusion générale	177
REFERENCES	179

CHAPITRE I

INTRODUCTION

« Celui qui place un crapaud en tête d'un groupe ne doit pas se plaindre ensuite de sa manière de sauter. »

Proverbe foulfoulé

Avant-Propos

« Rien en biologie n'a de sens, si ce n'est à la lumière de l'évolution »

(T. Dobzhansky)

La théorie de l'évolution est devenue un cadre de travail et de réflexion dont il est aujourd'hui impossible de s'affranchir totalement dans les sciences du vivant. La raison en est simple : l'évolution est un moteur d'une telle force et sélectionnant des réponses d'une diversité et d'une complexité si étonnantes que ses implications dépassent allégrement le simple champ de la biologie. Ainsi, les plus brillants calculs en aéronautiques ne sont toujours pas arrivés à produire des profils d'ailes d'avion qui soient vraiment plus performants que ceux inspirés de l'observation des ailes d'oiseau. Et cet exemple vaut pour beaucoup d'autres domaines pour lesquels l'Homme réalise qu'il a tout intérêt à chercher des solutions à ses problèmes chez des espèces qui pourraient avoir été confrontées à des contraintes similaires... Toutes ces considérations tiennent en un seul postulat, comme la clé de voûte sur laquelle repose le concept même d'évolution : l'adaptation des organismes à leur environnement.

En effet, quel qu'en soit le moteur, quels qu'en soient les mécanismes, l'évolution sélectionne systématiquement des organismes adaptés à leur environnement. Cette évolution se fait à de nombreux niveaux, qu'ils soient physiologiques, anatomiques ou encore comportementaux. Et c'est sûrement à ce niveau qu'a eu lieu une des avancées majeures dans le plan d'organisation du vivant. Ainsi on pourrait décrire comment, sur le plan anatomique et physiologique, les organismes unicellulaires ont évolué, donnant naissance aux organismes pluricellulaires, puis la différenciation des tissus a permis l'émergence d'organismes de plus en plus complexes. Mais c'est au niveau comportemental qu'un plan d'organisation supérieur à l'organisme apparaît : le groupe social. Ce groupe représentant alors une structure semblable à une molécule dont les individus seraient les atomes, tout comme un organisme est fait de tissus eux-mêmes faits de cellules.

Pour quelqu'un étudiant uniquement des aspects de biologie moléculaire ou cellulaire, cette étape dans l'évolution peut sembler sans conséquence pour la biologie de l'organisme, voire

même triviale. Mais il n'en est rien, et dans le cas extrême des espèces eusociales, la complexité des sociétés qu'elles produisent font qu'un individu a peu de chance d'être viable hors de ces structures et ces sociétés deviennent donc nécessaires à la pérennité de ces espèces. Toutefois, si la vie en groupe apporte des solutions à un certain nombre de contraintes, elle en génère également d'autres, internes aux groupes, parmi lesquelles se trouvent l'apparition d'un rapport de force entre individus au sein du groupe, la nécessité pour les individus de synchroniser leurs activités malgré des différences de motivation et également : se déplacer en groupe.

Il est difficile de ne pas être admiratif devant l'envol d'une immense nuée de flamants roses (*Phoenicopterus roseus*) ou encore devant la synchronisation et la réactivité extrême de certains bancs de poissons comme les sardines (*Sardina pilchardus*) attaquées par leurs prédateurs. Les déplacements collectifs de groupes constitués parfois de plusieurs milliers (voire millions) d'individus suscitent à la fois l'admiration et la curiosité des chercheurs qui tentent d'en comprendre le fonctionnement. Mais ces phénomènes présentent une caractéristique notable. En effet, comme Dobzhansky le soulignait, notre approche en tant que biologiste se doit d'aborder d'un point de vue ultime ces phénomènes, phénomènes dont les mécanismes sous-jacents doivent pourtant répondre à un contexte donné, et sont donc beaucoup plus proximaux.

Durant cette thèse, j'ai étudié les mécanismes sous-tendant les processus décisionnels lors des déplacements collectifs chez deux espèces de primates. J'ai tout particulièrement cherché à en comprendre les déterminants impliqués : comment des individus appartenant à un groupe social et soumis à un certain degré de pressions écologiques parviennent-ils à synchroniser leurs activités et à coordonner leurs déplacements afin de garder leur groupe cohésif ou bien encore comment arrivent-ils à se séparer temporairement ? Quels sont les facteurs qu'ils prennent en compte pour parvenir à une décision sur le moment et la destination d'un déplacement qu'ils effectueront ensemble, bien qu'ils n'aient pas tous les mêmes besoins et les mêmes informations ? Dans cette introduction j'exposerai dans un premier temps les différentes contraintes inhérentes à la vie en groupe. Puis j'aborderai dans un deuxième temps les mécanismes de déplacements collectifs avant de faire un état des lieux des études et hypothèses sur les facteurs pris en compte par les individus lors des processus décisionnels chez les primates.

1. La vie en groupe : causes, formes et implications

1.1. Les fondements de la vie en groupe

La vie en groupe est un trait polyphylétique que l'on trouve dans des taxons très différents allant des invertébrés jusqu'aux primates. Quel que soit le degré de socialité de ces groupes, les théories communément admises aujourd'hui voient essentiellement dans leur formation une source d'avantages adaptatifs pour leurs membres face aux pressions environnementales. Ces avantages sont nombreux et de différente nature et quand bien même certains sont encore discutés, il existe deux catégories principales sur lesquelles la communauté scientifique semble s'accorder : les bénéfices face à la pression de prédation et dans l'efficacité à la prise alimentaire. En effet, les membres de ces groupes vont pouvoir, par effet de nombre, détecter plus efficacement d'éventuels prédateurs (Struhsaker, 1981 ; van Schaik & van Noordwijk, 1985 ; Chapman & Chapman, 2000 ; Krause & Ruxton, 2002), profiter d'effets de dilution (Hamilton, 1971 ; Wolf, 1985), de confusion de ces prédateurs (Morse, 1977) ou encore pouvoir mettre en place des mécanismes de défense collective (van Schaik & van Noordwijk, 1985 ; Chapman & Chapman, 2000). De la même façon, plus les individus d'un groupe seront nombreux et plus les chances pour ce groupe de trouver des ressources alimentaires seront importantes (Struhsaker, 1981 ; Wrangham, 1980). Certains groupes permettent aux individus une prise alimentaire plus efficace en diminuant le temps nécessaire à la vigilance individuelle au profit de la vigilance collective (Klein & Klein, 1973 ; Chapman & Chapman, 2000). Qui plus est, le groupe peut, chez certaines espèces, servir de centre d'information pour ses membres et ainsi améliorer l'efficacité individuelle dans la recherche de nourriture (Valone, 1989 ; Danchin, 1990). On note que tous ces avantages (tout comme la plupart des autres avantages plus controversés que je ne détaillerai pas ici) dépendent presque exclusivement du nombre d'individus composant le groupe que l'on considère sans tenir compte de la qualité et de la nature des relations qu'ils vont entretenir. Pourtant, la qualité et la stabilité des relations qui lient les membres d'un groupe vont pouvoir varier très fortement d'une espèce à une autre, laissant apparaître plusieurs degrés de socialité et des systèmes plus ou moins complexes.

1.2. L'organisation sociale

La nature et l'intensité des relations sociales qu'entretiennent les membres d'un groupe varient fortement d'une espèce à une autre et entraînent la formation de groupes aux caractéristiques différentes. Ainsi, le grégarisme se caractérise par la formation de groupes au sein desquels les relations interindividuelles vont se limiter à une synchronisation des activités. Les individus vont alors cohabiter sur le même territoire, et éventuellement se déplacer ensemble, mais il n'y aura pas d'interattraction préférentielle entre les différents membres du groupe. Les exemples les plus classiques pour illustrer ces groupes grégaires sont les blattes (Krause *et al.*, 1998 ; Bell *et al.*, 2007) ou les criquets (Buhl *et al.*, 2006), certains poissons vivant en banc comme les sardines (Reebs, 2000 ; Krause & Ruxton, 2002 ; Hoare *et al.*, 2004) ou encore certains oiseaux (Reynolds, 1987 ; Ballerini *et al.*, 2008). La stabilité temporelle de ces groupes varie fortement d'une espèce à l'autre mais il convient toutefois de les distinguer de la foule, rassemblement plus éphémère et sous l'influence de contraintes uniquement environnementales. A l'opposé, les espèces eusociales ou « véritablement sociales » se définissent par une série de critères très spécifiques : une cohabitation de plusieurs générations ; une coopération dans le soin aux jeunes ; une division marquée des tâches entraînant une spécialisation des individus avec apparition de castes dont une seule assure la reproduction. Cette eusocialité au sens strict n'est présente que chez un nombre relativement limité d'espèces, majoritairement des arthropodes, bien que deux espèces de mammifères (*Heterocephalus glaber* et *Cryptomys damarensis*) soient également qualifiées d'eusociales (Jarvis *et al.*, 1994). Toutefois, les critères définissant une espèce comme étant eusociale sont parfois jugés trop restrictifs par certains auteurs (Crespi & Yanega 1995 ; Crespi & Choe, 1997), très particulièrement celui concernant l'existence d'un système de castes avec division des tâches. En effet, avec de tels critères les primates et donc l'Homme n'entrent pas dans la catégorie des espèces sociales au sens strict. Ainsi, certains auteurs remettent en question la limite entre eusocialité et espèces sociales au sens large, considérant que bon nombres d'espèces formant des groupes sociaux relativement complexes seraient également des espèces eusociales (Gadagkar, 1994 ; Crespi & Choe, 1997).

1.3. La structure sociale et les relations sociales

Les relations interindividuelles que vont entretenir les membres d'un groupe social vont donc refléter les stratégies comportementales qui ont été sélectionnées pour leur valeur adaptative (Kummer, 1968). Hinde (1976) a proposé un schème mettant en évidence les différents niveaux d'organisation impliqués dans la structure sociale d'une espèce. Il décrit les interactions sociales comme la base de cette structure sociale et les définit comme les comportements interindividuels à un moment donné. Ces interactions présentent une réalité concrète et sont donc observables, tant par les animaux que par d'éventuels observateurs. Les relations sociales en revanche découlent de la répétition dans le temps des interactions sociales, qu'elles soient positives (affiliatives) ou négatives (agonistiques). Elles représentent donc un niveau déduit ou inféré et par conséquent sans réalité propre, tout comme la structure sociale qui résulte quant à elle de l'ensemble des relations sociales entretenues par tous les membres du groupe (Hinde, 1976 ; Kummer, 1968). S'il est impossible d'observer à un instant t les relations et la structure sociale, on peut s'interroger sur la capacité des animaux à percevoir ces niveaux. Toutefois, des études menées chez plusieurs espèces de mammifères sociaux ont montré que les individus de ces groupes pouvaient au minimum se reconnaître et se souvenir de certaines des interactions qu'ils avaient eues par le passé (Cheney & Seyfarth, 1990). De nombreux faits viennent étayer cela, et à plus forte mesure, chez les primates (Cords & Aureli, 1993, 2000). Cords et Aureli (2000) ont suggéré que la qualité des relations sociales dépendait principalement de trois paramètres : la valeur, la sécurité et la compatibilité des relations entre deux partenaires sociaux. La relation sociale devient alors un élément permettant de prédire de façon plus ou moins robuste l'issue de certaines interactions dyadiques. Cependant, la compatibilité décrite par Cords et Aureli dépend fondamentalement des caractéristiques sociodémographiques propres à chaque individu. C'est ce qui explique que ces paramètres soient parmi les plus étudiés dans l'étude du comportement animal chez les espèces sociales. On distingue deux catégories de facteurs sociodémographiques selon qu'ils soient fondamentalement intrinsèques à l'individu (facteurs démographiques essentiellement) ou selon qu'ils soient relatifs à l'identité des autres individus considérés dans la relation (facteurs sociaux).

1.3.1. *Paramètres démographiques / intrinsèques*

Les deux caractéristiques intrinsèques à l'individu les plus communément utilisées en éthologie sont l'âge et le sexe. Et, bien que ces facteurs soient foncièrement de nature démographique, il est très courant de les voir assimilés à des variables sociales en raison de la forte influence qu'ils vont pouvoir exercer sur des comportements sociaux. Ainsi plusieurs études mettent en évidence un effet de l'âge sur les comportements sociaux dans des contextes de jeu (Owens, 1975 ; Fagen, 1981) ou agonistiques (Kaplan, 1977 ; Bernstein & Erhardt, 1985, 1986). Selon le même principe le sexe va également influencer sur la fréquence et la forme des interactions sociales chez les primates selon que les protagonistes sont de même sexe ou non (Dunbar, 1988 ; O'Brien, 1991 ; Fedigan, 1993). Trivers (1972) note également que le sexe a une forte influence sur l'organisation sociale des espèces dans la mesure où mâles et femelles ne s'investissent pas à la même hauteur dans l'effort reproducteur et les soins aux jeunes chez de nombreuses espèces. Chez certains mammifères on peut aller jusqu'à observer une ségrégation sexuelle telle que les mâles et les femelles évoluent dans des groupes séparés en dehors de la période de reproduction (Bon *et al.*, 2005 ; Michelena *et al.*, 2006).

1.3.2. *Paramètres sociaux/ relationnels*

On distingue dans les paramètres relationnels des variables qui vont dépendre de l'individu considéré mais également des autres individus impliqués dans ces relations. Les trois variables les plus couramment utilisées sont la dominance, la parenté et l'affiliation.

La relation de dominance liant deux individus est la résultante des interactions agonistiques se succédant pour cette dyade. Elle se caractérise par la stabilité et la prévisibilité de l'issue de ces interactions agonistiques desquelles l'individu qui sort vainqueur est qualifié de dominant sur le perdant qui est lui qualifié de dominé. On parle dans ce cas de dominance réelle (de Waal, 1982, 1986). Toutefois, des signaux de soumission se sont développés chez de nombreuses espèces et constituent une alternative ritualisée permettant de réduire la fréquence des conflits et donc les risques de blessure (Drews, 1993). Cette forme de dominance est alors

qualifiée de formelle (de Waal, 1982, 1986). La dominance est une variable capitale et demeure l'une des plus étudiée en éthologie (Drews, 1993), d'autant que son influence a pu être mise en évidence sur de très nombreux comportements. Toutefois, la forme de cette dominance peut varier de façon assez conséquente. Chez les primates notamment, les relations de dominance reliant les individus d'un groupe forment un réseau qualifié de hiérarchie de dominance, hiérarchie qui est généralement linéaire (Appleby, 1983). Mais cette hiérarchie peut être plus ou moins stricte et avoir des conséquences qui vont varier en intensité selon les espèces. On peut alors distribuer les espèces le long d'un continuum allant d'espèces qualifiées de tolérantes aux espèces qualifiées de non tolérantes et chez lesquelles la hiérarchie de dominance sera plus stricte (Thierry, 2004). Certains auteurs utilisent également une catégorisation plus stricte entre espèces « égalitaires » et « despotiques » (Vehrencamp, 1983). Cette différence dans ce qu'on qualifie de style social est directement responsable de la variation en fréquence et en intensité de certains comportements ainsi que d'éventuelles asymétries dans la bidirectionnalité observée lors des conflits (bidirectionnalité forte chez les espèces tolérantes, et très faible chez les espèces non tolérantes).

Une autre variable capitale à prendre en compte pour comprendre la structure sociale d'un groupe de primates est la parenté (Gouzoules, 1984 ; Gouzoules & Gouzoules, 1987 ; Bernstein, 1991 ; Silk, 2001 ; Chapais & Berman, 2004). Bon nombre d'espèces de primates forment des groupes multi-males multi-femelles mais parmi ces espèces certaines vont former des groupes dont la composition est plurifamiliale. Ces groupes sont constitués de plusieurs clans ou matriline, regroupant les individus directement apparentés et qui vont très souvent entretenir entre eux des relations plus étroites qu'avec les autres membres du groupe. Le toilettage (Schino, 2001) et la réconciliation (Thierry *et al.*, 2008) sont notamment plus fréquents entre individus apparentés et on assiste également plus fréquemment à la formation d'alliances entre individus appartenant à la même matriliné (Cheney, 1977 ; Kaplan, 1977 ; Watanabe, 1979 ; Chapais *et al.*, 1991). Cette préférence pour les apparentés, également qualifiée de « népotisme », peut même dans certaines situations se traduire par un partage de nourriture entre individus d'une même matriliné (de Waal & Luttrell, 1989).

Enfin, les individus d'un groupe ne vont pas considérer uniquement les liens de parenté et de dominance dans les choix de leurs partenaires sociaux et certaines interactions positives ne

peuvent pas être expliquées seulement par ces deux paramètres. On parle alors de relations affiliatives et deux individus sont qualifiés d'affiliés quand ils présentent de nombreux comportements positifs l'un envers l'autre (contact corporel, toilettage, soutien mutuel lors des conflits, fréquence de conflits plus faible que la moyenne du groupe : Voir Cords, 1997). La forme et l'intensité de ces relations affiliatives vont être plus ou moins marquées en fonction des espèces (Thierry, 2004). Et, tout comme pour les relations de dominance mais souvent dans une moindre mesure, connaître les relations affiliatives qui relient les membres du groupe permet de mieux comprendre, voire même de prédire, la forme des interactions sociales entre deux individus.

Toutefois, ces différents paramètres sont parfois fortement interdépendants et s'influencent donc pratiquement tous mutuellement. Il est par conséquent difficile de faire la part des choses entre les effets qui relèvent de l'affiliation et de la parenté chez certaines espèces fortement népotiques. Ainsi, certaines espèces de primates, dont le macaque japonais (*Macaca fuscata*) étudié dans cette thèse, ont un système de dominance strictement dépendant de l'appartenance à une matrilinéaire et de la position dans la généalogie de cette matrilinéaire (Chaffin *et al.*, 1995 ; Chapais, 2004 ; Kutsukake, 2000).

2. Les déplacements collectifs

2.1. Compromis entre motivations individuelles et maintien de la cohésion

Parmi les conséquences de la socialité, et plus généralement de la vie en groupe, s'inscrit le fait de devoir se déplacer collectivement. On peut définir assez grossièrement un déplacement collectif comme « un ensemble d'animaux décidant de partir de façon synchronisée, se déplaçant dans la même direction et restant cohésif jusqu'à leur arrêt à un endroit différent de celui d'où ils sont partis » (Petit & Bon, 2010). Or, bien qu'un groupe puisse être vu comme un super-organisme dans le cas des espèces eusociales ou coloniales (Wheeler, 1911 ; Oster & Wilson, 1979) ou comme une entité écologique autonome à part entière, entité à laquelle on peut alors

attribuer des besoins propres (Thierry *et al.*, 1995), il reste fondamentalement composé d'organismes autonomes qui sont animés avant tout par leurs propres motivations et besoins (Hamilton, 1971). Et si ces motivations diffèrent radicalement entre les différents membres du groupe, elles vont générer des conflits d'intérêts qui mettent alors en danger la cohésion de ce groupe (Gompper, 1996 ; Conradt & Roper, 2005). Par conséquent, ces individus vont parfois devoir faire des compromis sur leurs motivations et synchroniser leurs activités avec celles des autres membres du groupe pour préserver ainsi la cohésion (Conradt & Roper, 2005). Dans l'hypothèse où les individus n'arriveraient pas à résoudre ces conflits d'intérêts par des compromis, le groupe risque alors de se séparer au détriment des avantages de la vie en groupe que j'ai évoqués précédemment. Ceci amène certains auteurs à considérer ces épisodes de séparation comme des échecs (Boinski & Garber, 2000 ; Conradt & Roper, 2005, 2007).

2.2. Les mécanismes sous-tendant les processus décisionnels

On observe des déplacements collectifs dans des taxons très différents et chez de très nombreuses espèces qui sont soumises à des pressions environnementales (écologiques comme sociales) fondamentalement différentes (voir Boinski & Garber, 2000 et Petit & Bon, 2010 pour une revue). On peut en effet observer des déplacements collectifs chez des groupes de lémurs composés de trois individus (Kappeler, 2000) tout comme dans des bancs de poissons où les individus se comptent par dizaine de milliers (Krause & Ruxton, 2002). Dès lors, il est légitime de penser que les mécanismes à l'œuvre chez ces différentes espèces n'ont pas évolué sous l'influence des mêmes contraintes et qu'ils sont donc très probablement différents. Fondamentalement, les prises de décision associées aux déplacements collectifs se situent à deux niveaux principaux : le moment du départ et la destination du déplacement (ainsi que l'activité qui y est associée par extension). Ces décisions sont prises au cours de quatre phases qui se succèdent chronologiquement. On distingue ainsi : la période précédant le départ ; le départ avec l'adhésion des individus au déplacement ; la progression en elle-même et enfin l'arrêt. Si la décision concernant le moment du départ ne dépend que des deux premières phases, la décision concernant la destination peut quant à elle être corrigée ou réévaluée au cours de la progression et jusqu'au moment où le groupe décide de s'arrêter.

De nombreuses études ont cherché à mettre en évidence la nature des mécanismes sous-tendant les processus décisionnels à l'œuvre lors des déplacements collectifs. Toutefois, la plupart de ces études se sont longtemps limitées à une dimension descriptive et à de simples observations anecdotiques (Boinski & Garber, 2000). Les différences observées dans les patterns de déplacements en fonction des espèces et des tailles de groupe ont amené les chercheurs à décrire et à opposer deux types de mécanismes. La première de ces catégories de mécanismes est l'auto-organisation. Elle a été décrite dans les grands groupes d'invertébrés, d'oiseaux et de poissons où les individus sont souvent considérés comme « anonymes » (Reynolds, 1987 ; Deneubourg & Goss, 1989 ; Camazine *et al.*, 2001). Cette auto-organisation a été opposée aux mécanismes intentionnels décrits chez les groupes plus petits et dans lesquels les individus présentent souvent des différences interindividuelles très marquées et des capacités cognitives développées qui leur permettraient d'aboutir à une décision par consensus (*i.e.* un accord entre les différents membres du groupe). Ces mécanismes sont souvent évoqués quand on considère les mammifères et en particulier les primates (Boinski & Garber, 2000 ; Conradt & Roper, 2005 ; Stueckle & Zinner, 2008).

2.2.1. *Auto-organisation et mécanismes intentionnels*

On sait aujourd'hui que cette catégorisation est loin d'être aussi simpliste. En effet, la dichotomie entre ces deux types de mécanismes est artificielle dans la mesure où ils ne sont pas mutuellement exclusifs et peuvent donc coexister au sein d'une même espèce voire d'un même groupe (*Macaca tonkeana* : Sueur *et al.*, 2009). En effet, nous allons voir que les définitions et points caractéristiques de ces deux types de mécanismes ne les placent pas foncièrement en opposition :

- L'auto-organisation se caractérise par l'apparition d'un motif émergent complexe à partir de règles locales simples qui sont suivies par chaque individu du groupe. Les individus se contentent donc de réagir individuellement à des stimuli locaux et c'est l'interaction de ces réactions individuelles qui va produire un pattern collectif complexe sans que les individus aient nécessairement besoin d'avoir conscience du pattern ni

même du phénomène (Deneubourg & Goss, 1989 ; Bonabeau *et al.*, 1997 ; Camazine *et al.*, 2001). Ce dernier point constitue la raison pour laquelle ce type de mécanismes est parfois qualifié dans la littérature de « décision combinée » (Conradt & Roper, 2005). L'exemple typique illustrant un tel phénomène est celui des fourmis qui, après avoir découvert une source de nourriture, vont déposer des phéromones sur le chemin du retour à la fourmilière, phéromones que les autres fourmis passant sur cette piste vont pouvoir capter mais qui ont cependant une durée de vie limitée. Il est possible que plusieurs pistes mènent à plusieurs sources de nourriture au même moment mais, par amplification et rétroaction positive, on aboutit à un phénomène d'emballement pour la piste de la source de nourriture la plus proche à quantités équivalentes. C'est donc systématiquement cette dernière qui se trouve sélectionnée et ce choix de la source la plus proche (conférant donc le meilleur rendement énergétique) se fait sans que les fourmis en aient conscience (Beckers *et al.*, 1992 ; Bonabeau *et al.*, 1997 ; Detrain *et al.*, 1999 ; Couzin & Franks, 2003 ; Detrain & Deneubourg, 2006).

- Les mécanismes intentionnels se caractérisent quant à eux par des comportements cognitivement complexes qui nécessitent une vision globale du phénomène en cours. Les individus vont alors communiquer entre eux afin de signaler leurs motivations ou intentions grâce aux signaux ou indices qu'ils émettent. Des comportements de négociation ou de « vote » sont alors utilisés dans le « but » d'atteindre une décision consensuelle (Boinski & Campbell, 1995 ; Prins, 1996 ; Boinski & Garber, 2000 ; Conradt & Roper, 2005). Ces mécanismes sont fréquemment cités dans la littérature sous le nom de « décisions par consensus » ou encore de « leadership » bien que ce terme puisse prêter à confusion comme nous le verrons par la suite (Conradt & Roper, 2005 ; Petit & Bon, 2010 ; King, 2010). L'exemple le plus représentatif de décision par consensus avec une négociation précédant le départ est celui du babouin Hamadryas (*Papio hamadryas*) décrit par Kummer (1968). Chez cette espèce les troupes sont composées de plusieurs unités uni-mâle multi-femelles et chaque troupe choisit un lieu de fourragement vers lequel se rendre tous les matins. La prise de décision est réalisée par les mâles qui effectuent individuellement leur choix et s'orientent dans une direction.

Ils vont ensuite inciter les autres mâles à modifier leur choix s'il est différent du leur et, à la fin de ce processus de négociation, la troupe se met en route vers la destination qui a été choisie par le plus grand nombre de mâles (Kummer, 1968). La présence de comportements de négociation n'est pas systématique. Le départ du premier individu peut également être perçu comme un signal auquel les autres individus du groupe peuvent choisir de répondre ou non (Leca *et al.*, 2003).

La catégorisation stricte et la mise en opposition de ces deux types de mécanismes n'a donc pas de fondement autre que les différences dans les taxons chez lesquels l'un ou l'autre de ces mécanismes est plus facile à mettre en évidence. En effet, ce n'est que récemment que certains auteurs ont commencé à chercher des phénomènes auto-organisés chez d'autres vertébrés que les oiseaux et les poissons. Ces recherches se sont montrées fructueuses et des processus auto-organisés ont ainsi pu être mis en évidence chez des espèces aussi socialement complexes et cognitivement développées que l'homme (Helbing *et al.*, 1997, 2000 ; Couzin & Krause, 2003 ; Dyer *et al.*, 2008 ; Moussaid *et al.*, 2010). De la même façon, des études chez les poissons et les invertébrés montrent qu'une certaine forme de leadership, basé sur des traits individuels, peut se mettre en place au sein de processus auto-organisés. Dans ce cas, ce sont toujours des règles locales simples qui prévalent mais des différences individuelles marquées conduisent à l'apparition de leaders (Rands *et al.*, 2003 ; Leblond et Reeb, 2006 ; Millor *et al.*, 2006). En réalité, les patterns de déplacements et les mécanismes impliqués sont beaucoup plus susceptibles de dépendre fortement de paramètres structuraux propres aux groupes considérés (quand bien même ces paramètres restent fortement contraints par l'espèce) et qui parfois même varient en fonction du contexte (comme lors des grandes migrations, phénomènes qui se distinguent des autres déplacements collectifs pour les mêmes espèces en dehors de ce contexte). Deux axes principaux sont à distinguer quand on considère les paramètres d'un groupe affectant les mécanismes de processus décisionnels : l'existence et l'intensité des différences interindividuelles et le nombre d'individus avec lesquels les individus peuvent communiquer à chaque instant.

2.2.2. *Différences interindividuelles et conflits d'intérêts*

Le premier de ces axes est celui des différences interindividuelles qui existent entre les membres d'un groupe. On va en effet pouvoir opposer des groupes au sein desquels les individus peuvent être considérés comme quasiment identiques à d'autres groupes où les différences interindividuelles vont être clairement marquées. Par exemple, chez les insectes grégaires ou au sein d'une caste d'insectes eusociaux, les individus sont souvent considérés comme anonymes et même si cela n'est pas toujours exactement le cas, cela reste une approximation suffisamment bonne. A contrario, au sein d'un groupe de primates, les différences interindividuelles sont souvent si marquées qu'il n'est plus possible d'approximer les individus sur la base d'une hypothèse d'anonymat. Cette évolution dans le degré de différences interindividuelles au sein d'un groupe est fondamentale car elle est directement liée aux différences de motivations des individus et donc responsable de l'émergence des conflits d'intérêts.

2.2.2.1. Différences faibles et motivations identiques : l'hypothèse de l'anonymat

Si l'on considère l'exemple des grandes migrations d'ongulés en Afrique (Guéron *et al.*, 1996), migrations rendues célèbres par les traversées de la rivière Mara par les zèbres et les gnous notamment, tous les individus vont présenter les mêmes besoins et les mêmes motivations à se déplacer. Il n'existe en effet aucune autre alternative possible pour tous ces individus en raison de la déplétion des ressources sur les terres qu'ils laissent derrière eux. Dans cet exemple, il s'agit de migration pour assurer la survie directe des individus quels que soient leur âge et leur sexe, mais dans d'autres situations il peut s'agir de migrations à but reproductif, comme c'est le cas pour les immenses regroupements de papillons monarques reliant le Mexique au Canada. Quelles qu'en soient les motivations sous-jacentes, ces migrations se caractérisent par de larges regroupements d'individus qui ont tous la même motivation et qui n'ont pas à résoudre des conflits d'intérêts en choisissant entre plusieurs possibilités mutuellement exclusives.

Ces exemples illustrent des regroupements ayant une existence limitée dans le temps (limitation aux périodes de migrations) mais il existe de la même façon des espèces pour

lesquelles les groupes formés en toute circonstance se caractérisent également par un faible degré de différences interindividuelles et donc de faibles différences de motivations. C'est notamment le cas chez la blatte germanique (*Blattella germanica*) dont les agrégations se font sous l'effet de règles mimétiques (*i.e.* la décision de faire ou non une action dépend du nombre de congénères qui effectuent cette action) régies par des mécanismes auto-organisés (Jeanson *et al.*, 2005).

2.2.2.2. Différences fortes et motivations divergentes : Apparition de leaders

Si l'on considère maintenant un groupe social dans lequel les différences interindividuelles sont fortes et marquées, les individus vont souvent présenter des motivations et des besoins divergents à un même instant. Ainsi, quand le groupe va devoir choisir entre se rendre à un point d'eau, à un site de repos ou à tel ou tel autre type de ressources alimentaires, les membres du groupe doivent alors tenir compte des différences de motivations qui existent entre eux, qualitativement comme quantitativement (Conradt & Roper, 2005). Plusieurs études ont montré que l'état motivationnel d'un individu était important dans l'initiation d'un déplacement et dans le choix des destinations et des ressources qui lui sont associées (Rands *et al.*, 2003 ; Leblond & Reeb, 2006 ; Fischhoff *et al.*, 2007 ; Sueur *et al.*, 2010) et ce, même pour des groupes où les différences interindividuelles sont très faibles (Conradt *et al.*, 2009).

Par conséquent, quand des différences interindividuelles marquées existent, certains individus ou certaines classes d'individus vont généralement occuper une position particulière dans les processus décisionnels. Ces individus, de par leur statut sociodémographique ou leur comportement, vont entraîner la participation d'un grand nombre de leurs congénères aux déplacements collectifs qu'ils initient ou auxquels ils se joignent eux-mêmes et sont alors qualifiés de « leaders » (Conradt et Roper, 2005, 2007, 2009 ; Pyritz *et al.*, 2010). Cette notion de leader a été fréquemment source de confusion dans la littérature car les initiateurs des déplacements (*i.e.* le premier individu à partir pour chaque déplacement) étaient souvent qualifiés par la même occasion de leaders quand bien même être le leader d'un déplacement ne nécessite pas forcément d'être en tête (Kummer, 1968 ; King, 2010 ; Petit & Bon, 2010). Selon les espèces et les groupes considérés, le nombre de ces leaders va pouvoir varier et on observe alors un

continuum dans le nombre d'individus qui se trouvent impliqués dans les processus décisionnels. Ce continuum part du cas extrême pour lequel un seul individu prend les décisions pour l'ensemble du groupe (on parle alors de « consensus non partagé ») à l'autre extrême où tous les individus sont impliqués à part égale dans le processus décisionnel (on parle alors de « consensus équitablement partagé » ; Conrard & Roper, 2005 ; Petit & Bon, 2010). Ces deux situations extrêmes sont hypothétiques et l'on observe plus fréquemment des situations où un nombre plus ou moins grand d'individus participe au processus décisionnel qui est alors qualifié de « consensus partiellement partagé ». Une autre dimension du leadership à considérer est sa constance ou sa stabilité. Ainsi, en dehors de l'identité des individus qui participent aux processus décisionnels, il convient également de prendre en compte les variations dans l'identité de ces individus d'un déplacement à un autre et la stabilité de l'implication de tel ou tel individu ou classe d'individus. Chez le gorille des montagnes (*Gorilla gorilla berengei*) par exemple, le mâle dominant initie et dirige tous les déplacements, ce qui a conduit les chercheurs à qualifier ce cas de « consensus non partagé » (Schaller, 1963, 1966). Toutefois, il s'avère que les autres membres du groupe émettent des vocalisations pendant la période précédant le départ. Ainsi, lorsque le mâle dominant notifie son intention de partir, ces vocalisations ont certainement un impact sur la décision finale du mâle de partir ou non. Auquel cas, ce processus décisionnel se révélerait être en fait partiellement partagé (Stewart & Harcourt, 1994 ; Holekamp *et al.*, 1997, 2000 ; Watts, 2000). Notons que Conrard et Roper (2003) ont émis l'hypothèse qu'un consensus non partagé ne pouvait pas exister en milieu naturel en raison des décisions trop extrêmes, et biaisées en faveur du leader, qu'il produirait, tandis qu'un consensus partagé permettrait à l'ensemble des individus de satisfaire leurs besoins à un moment ou à un autre (Simons, 2004 ; List, 2004). D'ailleurs, l'immense majorité des études conduites chez les mammifères, et encore plus particulièrement chez les primates, concluent à un consensus partiellement partagé pour lequel le nombre d'individus impliqués et leurs identités dépendent du style social de l'espèce comme nous le verrons par la suite (Boinski & Garber, 2000 ; Sueur & Petit, 2008a,b ; et voir Petit & Bon, 2010 pour une revue).

2.2.3. *Communication globale et locale*

Un autre paramètre d'intérêts des groupes dans le cadre des déplacements collectifs est celui de la « communication ». Cette communication représente ici un facteur composite dépendant en fait de plusieurs autres facteurs (nombre d'individus dans le groupe, taille et cohésion de ce groupe et modalités de communication disponibles). Ces différents facteurs peuvent en effet se résumer plus simplement par leur conséquence, à savoir : la portée de la communication qu'un individu peut avoir avec les autres membres de son groupe. Conradt & Roper (2005) distinguent les situations où la communication est dite « globale » (*i.e.* un individu peut communiquer avec tous ses congénères) de celles où la communication est dite « locale » (*i.e.* un individu ne peut communiquer qu'avec un nombre plus ou moins limité de congénères). Les groupes pour lesquels la communication est globale ont longtemps été supposés régis par des mécanismes intentionnels tandis que les groupes pour lesquels la communication est locale ont, quant à eux, été supposés régis par des mécanismes auto-organisés (Conradt & Roper, 2005). Au-delà de la taille du groupe par laquelle les auteurs s'orientent plus vers des mécanismes auto-organisés (grands groupes) ou intentionnels (petits groupes), les modalités de communications sont également un élément important ici. En effet, des signaux auditifs ou vocalisations peuvent être employés pour garder le contact avec l'ensemble du groupe même quand tous les membres ne sont pas visibles. L'utilisation de vocalisations pour signaler les intentions de départs ou coordonner les déplacements d'un groupe a été abondamment décrite chez les vertébrés (Eléphant africain, *Loxodonta africana* : Poole *et al.*, 1988 ; Oie, *Anser indicus* : Lamprecht, 1992 ; Suricates, *Suricata suricatta* : Bousquet *et al.*, 2011) et plus particulièrement chez les primates (Capucin moine, *Cebus capucinus* : Boinski & Campbell, 1995 ; Leca *et al.*, 2003 ; Singe hurleur, *Alouatta palliata* : Carpenter, 1934 ; Macaque japonais, *Macaca fuscata* : Itani, 1963).

2.2.4. *Auto-organisation et espèces à communication globale*

S'il est vrai que la communication est très souvent locale dans les phénomènes auto-organisés, cela ne signifie pas forcément qu'il n'est pas possible de trouver de phénomènes auto-

organisés dans des espèces et des groupes chez lesquels la communication est globale. Ainsi, plusieurs expériences chez le mouton montrent que non seulement ces derniers synchronisent leurs activités par un phénomène de mimétisme anonyme (Gautrais *et al.*, 2007), mais que ces mécanismes anonymes sont également impliqués dans leurs déplacements collectifs, éliminant donc d'office le rôle d'un potentiel leader, au sens intentionnel, du groupe (Pillot *et al.*, 2010). Chez les primates non humains, Meunier et collaborateurs (2006) ont montré que des processus mimétiques pouvaient expliquer l'adhésion aux déplacements chez le capucin moine (*Cebus capucinus*). Chez le macaque de Tonkean (*Macaca tonkeana*), d'autres études ont non seulement permis de mettre en évidence des mécanismes mimétiques sous-tendus par les relations sociales entre individus (Sueur *et al.*, 2009), mais également que ces mécanismes auto-organisés coexistent avec des mécanismes intentionnels au sein d'un même processus (Sueur & Petit, 2008a, 2010). Chez l'Homme enfin, certains phénomènes de panique ou les flux de personnes dans des espaces restreints comme les couloirs du métro (situations propices à une communication localisée) impliquent des processus auto-organisés (Helbing *et al.*, 1997, 2000 ; Moussaid *et al.*, 2010).

3. Déplacements collectifs et pressions environnementales chez les primates

De nombreuses études sur les déplacements collectifs ont été conduites chez les primates et se sont focalisées sur l'identité des individus qui initient les déplacements et en assurent le leadership. La raison de cette orientation tient au fait que des mécanismes intentionnels ont toujours été supposés être impliqués chez ces espèces aux capacités cognitives et aux caractéristiques sociales complexes. De plus, il est parfois difficile de mettre en évidence le type de mécanisme impliqué et la seule identité des initiateurs et des leaders d'un groupe peut déjà porter un intérêt adaptatif en soi. En effet, on retrouve régulièrement dans la littérature deux classes d'hypothèses, souvent mises en opposition, pour tenter d'expliquer le rôle prépondérant de certains individus dans les déplacements collectifs : les hypothèses sociales et les hypothèses écologiques.

3.1. Déplacements collectifs et pressions sociales

La première de ces hypothèses est celle d'une influence de l'organisation et de la structure sociale d'un groupe sur ses déplacements. L'exemple le plus répandu est alors celui de l'impact du rang de dominance chez les primates. En effet, on sait que les primates sont capables de distinguer les rapports de dominance qui les lient (Dasser, 1987) et que ces rapports de dominance ont un impact sur la priorité d'accès aux ressources et leur monopolisation (Petit *et al.*, 1992 ; King *et al.*, 2009). Sous cette hypothèse, les individus dominants décideraient donc pour l'ensemble du groupe de par leur statut hiérarchique. Plusieurs études ont cherché et démontré un rôle prépondérant du rang hiérarchique dans la capacité des individus à diriger le groupe et à initier des déplacements (Erhardt & Overdorff, 1999 ; Watts, 2000 ; Leca *et al.*, 2003 ; Overdorff *et al.*, 2005 ; Sueur & Petit, 2008b). Cet effet se retrouve même chez d'autres espèces de mammifères sociaux possédant également une hiérarchie de dominance marquée (Loup, *Canis lupus* : Mech, 1970 ; Mangouste, *Helogale parvula* : Rasa, 1983 ; Cheval : *Equus caballus* : Feist & McCullough, 1976).

De plus, plusieurs études menées chez les macaques montrent que le style social de l'espèce dans son ensemble conditionnerait le type de consensus et l'identité des leaders (Sueur & Petit, 2008a,b). Ainsi, chez le macaque de Tonkean, une espèce réputée pour son niveau de tolérance élevé, cet effet de la dominance n'a pas pu être mis en évidence contrairement au macaque rhésus (*Macaca mulatta*) qui est lui réputé pour sa forte intolérance et chez qui l'adhésion des individus à un déplacement est sous-tendue par la dominance et la parenté (Sueur & Petit, 2008a,b). Toutefois, il existe des espèces comme le macaque maure considéré comme tolérant et pour lequel un consensus non-partagé a été décrit (Macaque maure, *Macaca maurus* : Watanabe & Brotoisworo, 1982). Ce résultat ne va pas dans le sens attendu de cette hypothèse d'après laquelle une espèce tolérante devrait présenter un consensus partagé.

Une autre hypothèse avancée pour expliquer les différences interindividuelles dans l'initiation et le leadership repose sur les relations affiliatives qui lient les membres d'un groupe entre eux. Ainsi, ce sont les relations affiliatives entre individus qui expliquent le mieux leur adhésion aux déplacements collectifs chez le macaque de Tonkean (Sueur *et al.*, 2009), les individus préférant se déplacer entre affiliés chez cette espèce tolérante.

3.2. Déplacements collectifs et pressions écologiques

Parmi les espèces de primates chez lesquelles l'identité des leaders a été étudiée on retrouve plusieurs espèces de lémuriformes (Lémur noir, *Eulemur macaco* : Petter, 1962 ; Lémur couronné, *Eulemur coronatus* : Wilson *et al.*, 1989 ; Lémur catta, *Lemur catta* : Sauther & Sussman, 1993 ; Propithèque de Verreaux, *Propithecus verreauxi* : Kubzdela *et al.*, 1992 ; Propithèque à diadème, *Propithecus diadema* : Erhart & Overdorff, 1999 ; Maki vari blanc et noir, *Varecia variegata* : Overdorff *et al.*, 2005). Ces espèces se caractérisent toutes par une dominance des femelles mais surtout : elles présentent toutes un leadership assuré par ces mêmes femelles. Ces résultats suggèrent une causalité directe entre la dominance des femelles et leur rôle prépondérant dans les processus décisionnels des déplacements collectifs (Richard, 1986 ; Kappeler, 1993, 2000). Toutefois les lémuriformes se caractérisent également par une mise-bas des femelles durant l'hiver et le printemps austral, période durant laquelle la disponibilité alimentaire et les points d'eau sont réduits (Kappeler, 2000). Ainsi, les besoins énergétiques des femelles, liés aux pressions écologiques qu'elles subissent, pourraient également être à l'origine du pattern observé chez ces différentes espèces. Qui plus est, les femelles sont également le sexe philopatrick chez les lémuriformes sociaux (*i.e.* les femelles restent dans le groupe qui les a vu naître alors que les mâles émigrent à l'âge adulte) et certains auteurs supposent que ce trait pourrait leur conférer un avantage sur les mâles quant à la connaissance de leur territoire, avantage qui les rendrait également plus aptes à diriger les déplacements collectifs (Kappeler, 2000). En effet, certains itinéraires peuvent s'avérer plus risqués que d'autres (Kummer, 1968) et la mémoire de la localisation des ressources a été mise en évidence chez les primates (Menzel, 1991). Dès lors, l'expérience et la connaissance de l'environnement sont des paramètres importants, paramètres qui relèvent souvent de l'âge et du sexe des individus (Reinhardt *et al.*, 1987).

En dehors de toute considération sur l'identité d'éventuels leaders dans le groupe, il existe une autre dimension importante mais rarement prise en compte dans l'étude des déplacements collectifs : la répartition et la disponibilité des ressources alimentaires. En effet, plusieurs paramètres tels que la taille, la densité et la distribution des patches de nourriture impactent non seulement la taille des groupes mais également leur niveau de cohésion (singes araignées, *Ateles sp* : Strier, 1989 ; singes hurleurs, *Alouatta palliata* : Leighton & Leighton, 1982 ; Chimpanzés,

Pan troglodytes : White & Wrangham, 1988 ; voir également Chapman & Chapman, 2000). En effet, de nombreuses espèces de primates sont dans une situation de compétition directe pour les ressources alimentaires au sein d'un même groupe. Dans le cas où ces ressources deviennent un facteur limitant, cette compétition est fréquemment désignée dans la littérature sous le terme de « *Scramble competition* » (terme que je garderai en anglais dans la mesure où il n'en existe aucune traduction satisfaisante en français). Elle peut dans certains cas limiter les avantages à la prise alimentaire apportés par la vie en groupe et est une source non négligeable de conflits, surtout chez des espèces peu ou non-tolérantes (Isbell, 1991 ; Chapman & Chapman, 2000). Dans le cas de ressources présentant une faible densité de patches fortement éloignés les uns des autres et sur lesquels tous les individus ne peuvent se nourrir en même temps sans déclencher de conflits, on peut se demander s'il est vraiment avantageux pour les membres d'un groupe de rester cohésifs quand les pressions internes au groupe dépassent les pressions externes justifiant le maintien de la cohésion.

4. Objectifs de cette thèse

Cette thèse est le fruit d'une approche intégrative dont l'objectif principal est de mieux comprendre la façon dont les pressions écologiques et sociales impactent les processus décisionnels lors des déplacements collectifs, sans chercher à les mettre en opposition comme c'est souvent le cas dans la littérature. J'ai donc cherché à savoir quels étaient les mécanismes impliqués dans les processus décisionnels et comment les individus tiennent compte de leur environnement pour aboutir à la décision de se déplacer ou non. Pour répondre à ces questions j'ai réalisé plusieurs études chez deux espèces de primates, le lémur brun (*Eulemur fulvus fulvus*) et le macaque japonais (*Macaca fuscata*), chacun des deux modèles me permettant d'explorer plus particulièrement certaines questions. Bien que ces aspects des déplacements collectifs soient très proximaux, mon travail s'inscrit dans le cadre d'une approche évolutive. Toutefois, cela ne se fera pas en comparant directement ces deux modèles mais en les replaçant chacun dans le contexte plus général des études effectuées sur des espèces proches. Je vais maintenant détailler

l'intérêt que représentent ces modèles biologiques de ce point de vue et les questions qu'ils me permettent d'aborder.

4.1. Intérêt des modèles biologiques et problématique

4.1.1. *Le lémur brun (Eulemur fulvus fulvus)*

Les lémurs appartiennent au sous-ordre des Strepsirrhiniens qui s'est séparé des Haplorrhiniens il y a 63 millions d'années (Yoder *et al.*, 1996). Bien que les déplacements collectifs aient été étudiés chez ces deux sous-ordres, aucune étude n'a pour le moment essayé de déterminer quels types de mécanismes étaient impliqués chez les Strepsirrhiniens. Pourtant les différences importantes dans la biologie et les capacités cognitives de ces deux taxons laissent entrevoir la possibilité de différences importantes concernant les mécanismes de déplacements collectifs. De nombreuses études sur l'identité des leaders chez les lémuriformes ont déjà été effectuées, comme je l'ai évoqué précédemment. Ces études concluent toutes à un leadership majoritairement assuré par les femelles, leadership qui peut s'expliquer à la fois par le fait que ces femelles soient dominantes sur les mâles (hypothèse sociale), ou encore par le fait qu'elles aient des besoins énergétiques accrus et/ou qu'elles soient le sexe philopatrique (hypothèse écologique). Le lémur brun se démarque des autres espèces étudiées jusqu'ici car il ne présente pas de dominance des femelles sur les mâles. Cela en fait donc un candidat de choix pour tester ces deux hypothèses. En effet, si l'hypothèse écologique est celle qui prévaut alors on peut s'attendre à observer les femelles initier et diriger les déplacements. En revanche, si ce sont les facteurs sociaux qui sont les plus importants, on peut s'attendre à ce que tous les individus puissent initier sans grandes différences de succès entre les membres du groupe en raison de la dominance croisée (*i.e.* un des sexes n'étant pas dominant sur l'autre) et de la tolérance importante de cette espèce. Toutefois, je ne pourrai tester directement l'hypothèse écologique chez cette espèce car le groupe de lémurs bruns étudié évoluait en conditions semi-naturelles. Ainsi, l'absence d'un leadership assuré par les femelles n'invaliderait pas nécessairement l'hypothèse écologique dans la mesure où elle pourrait résulter des conditions de semi-liberté et de l'absence de pressions écologiques naturelles.

En revanche, le fait de pouvoir travailler avec cette espèce dans des conditions relativement contrôlées me permettra, dans un second temps, d'étudier, grâce à des modèles informatiques, la nature des mécanismes à l'œuvre lors des processus décisionnels. Je testerai ainsi la présence de mécanismes auto-organisés de type mimétiques anonymes ou sous-tendus par l'apparement entre individus et les relations sociales. La présence de mécanismes auto-organisés ayant été mise en évidence chez des espèces aux capacités cognitives plus développées que celles de cette espèce, il est tout à fait possible que les patterns de participation des individus aux déplacements collectifs puissent être également expliqués par des règles mimétiques simples. De plus, les lémurs bruns étant capables de discrimination parmi leurs conspécifiques, il est probable que si ce mimétisme existe il soit sous-tendu par les différences de relations interindividuelles, qu'elles soient d'apparements ou affiliatives.

4.1.2. *Le macaque japonais (Macaca fuscata)*

Les macaques constituent un taxon de choix dans l'étude des déterminants sociaux à l'œuvre dans les déplacements collectifs. En effet, le genre *Macaca* regroupe une vingtaine d'espèces qui semblent disposer de capacités cognitives et sociales relativement complexes. Ainsi, ils savent reconnaître leurs congénères et les relations qu'ils entretiennent entre eux et avec eux-mêmes (Dasser, 1987 ; Cheney & Seyfarth, 1990 ; Silk, 1999). Mais ce qui caractérise principalement les macaques c'est l'existence d'un gradient dans les systèmes sociaux que présentent ces différentes espèces. Thierry (2000, 2004) a décrit 4 niveaux chez les macaques allant d'espèces présentant une hiérarchie très stricte, une forte intolérance et un népotisme élevé à des espèces beaucoup plus tolérantes et à la hiérarchie moins stricte. Cette différence dans les styles sociaux des différentes espèces de macaques conditionnent fortement les variations de leur comportement. Ainsi, les espèces intolérantes comme le macaque japonais vont présenter des agressions plus intenses, un faible taux de réconciliation et une permissivité des mères relativement faible, contraignant les relations que les juvéniles peuvent entretenir avec les non-apparentés. Le macaque japonais, comme certaines autres espèces de macaques dont le macaque rhésus, se caractérise également par un très fort népotisme. Ainsi, leur société est basée sur l'existence de matriline qui contraignent la hiérarchie de dominance des femelles, des matriline

en dominant d'autres et le rang de la mère étant transmis à ses filles (Chapais *et al.*, 1991 ; Chapais & St-Pierre, 1997 ; Chapais, 2004 ; Chapais & Berman, 2004).

Sueur et Petit (2008a,b) ont mis en évidence un impact du style social sur les prises de décisions lors des déplacements collectifs chez deux espèces de macaques, le macaque rhésus (une espèce intolérante) et le macaque de Tonkean (une espèce tolérante). Toutefois, ces études qui démontrent un impact important des pressions sociales sur les processus décisionnels ont été réalisées en conditions de semi-liberté où les individus ne sont pas sous l'influence des mêmes contraintes écologiques qu'ils rencontreraient en milieu naturel (aucune prédation et nourriture et eau *ad libitum*). C'est la raison pour laquelle il est important dans un premier temps de tenter de généraliser ces résultats à des groupes évoluant en milieu naturel. Le macaque japonais constitue à cet égard un modèle de choix. En effet, le système social de cette espèce est très similaire à celui du macaque rhésus (voir Thierry, 2004) et les macaques japonais sont soumis à des pressions écologiques relativement modérées en dehors des variations saisonnières dans la disponibilité alimentaire (*i.e.* pas de pression de prédation). Par conséquent, les résultats pourront, dans une certaine mesure, être comparés à ceux obtenus chez le macaque rhésus en semi-liberté. On s'attend donc à observer chez le macaque japonais le même type de consensus (partiellement partagé avec un effet de la dominance) que chez le macaque rhésus si les facteurs sociaux demeurent prépondérants en milieu naturel.

Dans un deuxième temps, le macaque japonais représente également un excellent modèle pour tester l'influence des facteurs écologiques dans les mécanismes de déplacements collectifs. En effet, cette espèce n'étant soumise à aucune pression de prédation, les facteurs limitants du point de vue de l'écologie se résument essentiellement à une variation saisonnière de disponibilité alimentaire (qualitative et quantitative). Par conséquent, l'étude des déplacements dans le cadre de ces changements saisonniers me permettra de tester l'influence des facteurs écologiques dans les processus décisionnels. On peut ainsi émettre l'hypothèse que le nombre d'individus qui initient et assurent le leadership des déplacements collectifs chez le macaque japonais soit plus restreint en hiver, et dans une moindre mesure au printemps, ces deux saisons étant celles durant lesquelles la disponibilité alimentaire est la plus faible.

CHAPITRE II

METHODOLOGIE GENERALE

« La différence entre la théorie et la pratique c'est qu'en théorie, il n'y a pas de différence entre la théorie et la pratique, alors que dans la pratique... »

Anonyme

1. Présentation des sujets d'étude

1.1. Le lémur brun (*Eulemur fulvus fulvus*)

1.1.1. *Eléments de biologie*

Le lémur brun, appartient au sous-ordre des Strepsirrhiniens et à la famille des Lémuridés. Il est endémique à Madagascar ainsi qu'à Mayotte. Cette espèce quasi-exclusivement arboricole vit dans la forêt galerie, forêt dont elle occupe préférentiellement les strates supérieures (Tattersall, 1977a). Les lémurs bruns sont décrits comme étant frugi-folivores mais ils peuvent se nourrir occasionnellement de petits invertébrés.

Le lémur brun est la seule espèce du genre *Eulemur* à ne pas présenter de dimorphisme ni de dichromatisme sexuel (voir Photo 1), toutes les autres espèces présentant au minimum un dichromatisme sexuel prononcé. Mâles et femelles vivent dans des groupes dont la taille oscille généralement entre 6 et 16 individus mais qui peuvent être sensiblement plus grands, notamment pour les populations de Mayotte (Sussman, 1974).



Photo 01 : Photo de 3 lémurs bruns (*Eulemur fulvus fulvus*). De gauche à droite : une femelle adulte, un nouveau-né de 2 semaines et un mâle juvénile. (Photo A. Jacobs)

Le rythme d'activité de ce lémurien est très particulier dans la mesure où il alterne plusieurs phases d'activité et de repos relativement courtes sur les 24h du cycle nycthéral. Cette rythmicité peu répandue chez les primates, a fait l'objet d'une nouvelle dénomination sous le terme d'activité cathémérale (Tattersall, 1987 ; Kappeler, 1993).

1.1.2. *Système social*

Au-delà de l'absence de dichromatisme sexuel, les lémurs bruns se différencient également des autres espèces du genre *Eulemur* par l'absence d'une dominance des femelles sur les mâles (Pereira & McGlynn, 1997). Les groupes formés par *E. f. fulvus* sont caractérisés par des unités sociales fluides et relativement changeantes qui ont amené Tattersall (1977b) à qualifier ce mode de vie d'« associations sociales » plutôt que de groupes sociaux au sens propre du terme. L'espèce est très tolérante avec une très faible fréquence de comportements agonistiques qui demeurent très souvent sans gravité (Kaufman, 1996). Cette tolérance très importante ainsi que la bidirectionnalité des conflits rendent extrêmement difficile la détermination d'une hiérarchie de dominance sans test d'accès à des ressources alimentaires, tant cette dominance semble avoir un faible impact sur les comportements et le style social de cette espèce (Pereira & McGlynn, 1997).

1.1.3. *Composition du groupe d'étude*

Au moment des observations (de Juin à Septembre 2006), le groupe d'étude était constitué de 11 individus : 5 mâles et 4 femelles adultes (âgés de 3 ans et plus) ainsi que 2 juvéniles (âgés de moins de 3 ans). La démographie du groupe est restée inchangée tout au long de la période d'observation et les 11 individus du groupe ont été pris en compte dans l'étude. Les détails sur les individus et la composition du groupe peuvent être trouvés dans le Tableau 01.

Individu	Code	Sexe	Age	Rang
A01	Alain	♂	13	1
C01	Cryo	♀	15	2
C02	Candide	♂	10	3
C03	Calimero	♂	4	4
C04	Clement	♂	3	5
C05	Cedille	♀	11	6
C06	Celia	♀	6	7
C07	Cid	♂	2	8
C08	Choline	♀	3	9
C09	Cyrano	♂	3	10
C10	Clopin	♂	1	11

Tableau 01 : *Tableau récapitulatif de l'identité des individus du groupe*. Tous les individus, à l'exception d'A01, sont issus de la même matriliné.

1.1.4. Pressions écologiques

Le lémur brun habite des forêts tropicales humides de moyenne altitude (au Nord-Ouest de Madagascar) ainsi que des forêts sèches caducifoliées (au Nord-Est). Le territoire de chaque groupe présente de grandes variabilités régionales et saisonnières et se situe généralement entre 1 et 20 ha (les territoires les plus petits correspondant généralement aux zones de forêt tropicale humide et les plus grands aux zones de forêt sèche caducifoliée).

Comme toutes les autres espèces de lémuriformes, les lémurs bruns sont soumis à une importante pression de prédation (Sussman, 1974 ; Goodman, 2003) principalement par les fossas (*Cryptoprocta ferox*) et les oiseaux de proie comme le Gymnogène de Madagascar (*Polyboroides radiatus*) ou la Buse de Madagascar (*Buteo brachypterus*). Toutefois, des recherches sur plusieurs espèces aujourd'hui éteintes, telles que deux espèces d'aigle du genre *Aquila* et le fossa géant (*Cryptoprocta spelea*), ont montré que celles-ci faisaient également partie de leurs prédateurs. Ces résultats suggèrent que dans un passé relativement proche les pressions de prédation sur les lémurs ont pu être beaucoup plus fortes qu'elles ne le sont aujourd'hui (Goodman, 2003).

Le groupe étudié dans cette thèse évoluait en condition de semi-liberté dans un parc boisé de 0,2 ha (cf. Figure 01) situé à Strasbourg. Les individus avaient accès à une animalerie intérieure tempérée où ils disposaient d'eau et de croquettes *ad libitum*. Des fruits et des légumes leur étaient également donnés en complément, une fois par semaine en dehors des créneaux d'observation. Par conséquent, ces individus n'étaient pas soumis aux mêmes pressions écologiques que celles rencontrées en milieu naturel et cela devra être pris en considération lors de l'interprétation des résultats obtenus. Toutefois, ces conditions particulièrement contrôlées m'ont permis d'étudier avec une plus grande précision les déterminants sociaux à l'œuvre dans les déplacements collectifs de ce groupe.

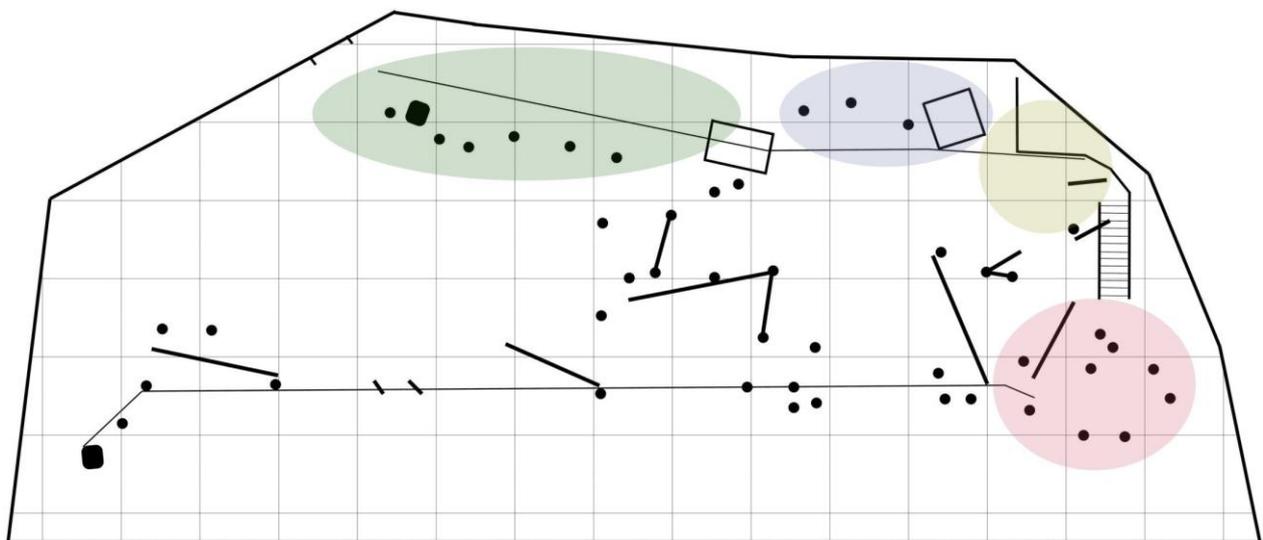


Figure 01 : Plan du parc dans lequel évoluait le groupe de lémurs bruns. La taille d'un quadra est de 5 m sur 5 m. Les traits épais et les points représentent des repères topographiques (arbres ou troncs d'arbres couchés en grande majorité) qui me permettaient de localiser de façon rigoureuse les individus par rapport à ce plan. Les animaux délaissaient la zone située en bas à gauche de ce plan au profit des 4 zones d'occupations majoritaires figurées en couleur (vert : jeu et social ; bleu : repos ; jaune kaki : accès à l'animalerie ; rose : repos). Les traits noirs fins représentent les chemins matérialisés dans le parc.

1.2. Le macaque japonais (*Macaca fuscata*)

1.2.1. *Eléments de biologie*

Le macaque japonais appartient au sous-ordre des Haplorrhiniens, à la famille des Cercopithécidés, à la sous famille des Cercopithécinés et au genre *Macaca*. L'espèce est endémique au Japon et cela en fait la plus septentrionale de toutes les espèces de primates non-humains. Deux sous-espèces ont été décrites : *Macaca fuscata fuscata* présent sur les archipels d'Honshu, Shikoku et Kyushu à l'exception de l'île de Yakushima sur laquelle est présente l'autre sous-espèce : *M. f. yakui*, endémique à cette île. Les deux sous-espèces sont très semblables à tous niveaux et ne diffèrent que par certains traits morphologiques. *M. f. yakui* est légèrement plus petit et léger et présente un pelage plus épais et plus foncé (cf. Photo 2) que *M. f. fuscata* mais les deux sous-espèces ne diffèrent pas en terme d'organisation sociale ni de système social. Ces différences morphologiques mineures peuvent d'ailleurs très simplement s'expliquer avec les règles de Bergmann, d'Allen et de Gloger (Nakagawa *et al.*, 2010).



Photo 02 : Photo de 2 macaques japonais (*Macaca fuscata yakui*). Une femelle adulte à gauche et un mâle adulte à droite. (Photo A. Jacobs)

Comme tous les macaques, les macaques japonais sont semi-terrestres et bien que qualifiés d'essentiellement frugivores dans la littérature, de nombreuses populations se révèlent être plutôt omnivores (Bercovitch & Huffman, 1999). L'espèce présente un dimorphisme sexuel marqué et les mâles sont en compétition pour l'accès aux femelles dans des groupes sociaux de type multimâles-multifemelles dont la taille moyenne oscille entre 30 et 50 individus, certains groupes pouvant exceptionnellement dépasser la centaine d'individus. Comme pour les autres espèces de macaques, les individus atteignent la majorité sexuelle vers l'âge de 5 ans et si les femelles restent dans les groupes qui les ont vues naître, les mâles émigrent quant à eux vers d'autres groupes, favorisant ainsi le flux de gènes entre les groupes (Kawamura, 1958). Les femelles donnent naissance à un seul petit, au mieux tous les deux ans, après une période de gestation de 6 mois. La reproduction présente une saisonnalité très marquée chez cette espèce, avec des accouplements se produisant en automne et les naissances au printemps.

1.2.2. *Système social : mise en perspective au sein du genre Macaca*

Le macaque japonais est l'une des quelques vingt espèces constituant le genre *Macaca* actuellement (de 21 à 23 espèces sont décrites selon les auteurs mais le débat reste vif devant la difficulté à établir avec certitude la barrière de l'espèce dans ce genre où l'hybridation est possible et fréquemment observée). Les macaques se sont séparés du reste des primates il y a environ 7 millions d'années. Bien qu'ils soient originaires du continent Africain, les espèces actuelles se trouvent en Asie et seul le macaque Berbère (*Macaca sylvanus*) peut encore être trouvé en Afrique du Nord. Les théories actuelles font état de trois vagues de dispersion en Asie qui correspondent à trois radiations évolutives principales (Abegg & Thierry, 2002).

Le genre *Macaca* est caractérisé par la présence de différents types de sociétés allant de styles sociaux basés sur des relations interindividuelles tolérantes à d'autres beaucoup plus intolérantes. Thierry (2000, 2004, 2007) a utilisé 14 traits comportementaux pour classer les différentes espèces de macaques sur une échelle à 4 degrés correspondant à 4 niveaux de tolérance croissante :

- Degré 1 : *M. mulatta*, *M. fuscata*, *M. cyclopis*
- Degré 2 : *M. fascicularis*, *N. nemestrina*
- Degré 3 : *M. sylvanus*, *M. silenus*, *M. arctoides*, *M. radiata*, *M. thibetana*, *M. sinica*
- Degré 4 : *M. tonkeana*, *M. maurus*, *M. nigra*, *M. nigrescens*, *M. hecki*, *M. ochreata*, *M. brunnescens*

Ces différents degrés présentent une inertie phylogénétique très importante avec les vagues de radiation décrites pour ce genre. Les macaques japonais appartiennent aux espèces de degré 1 (soit les espèces les plus intolérantes) et présentent donc des règles sociales très strictes et un gradient de dominance marqué contraignant les possibilités d'interactions entre individus (Thierry, 2004). Ils sont également caractérisés par un népotisme très important avec un système de matriline au sein desquelles les relations sont plus fréquentes et de meilleure qualité qu'avec les femelles d'autres matriline. Ainsi, une conséquence directe de cette structuration en matriline est le faible nombre d'interactions entre femelles non-apparentées (Nakagawa *et al.*, 2010). La transmission du rang hiérarchique chez les femelles se fait au sein des matriline, les filles atteignant à l'âge adulte un rang juste inférieur à celui de leur mère et qu'elles dépassent rarement (Kawamura, 1958 ; Sade, 1972 ; Chapais, 2004 ; Chapais & Berman, 2004). Ainsi, au-delà de la différence de rang hiérarchique entre individus, on aboutit également à un système au sein duquel certaines matriline en dominant d'autres par le jeu des coalitions. Les femelles soutenant préférentiellement leurs apparentés les plus jeunes lors des conflits, les rangs hiérarchiques pour les filles d'une même femelle sont corrélés négativement à leur âge et par conséquent les filles les plus jeunes dominant leurs sœurs plus âgées (Kawamura, 1958).

La très faible tolérance interindividuelle qui caractérise l'espèce entraîne paradoxalement des conflits moins fréquents que chez les espèces de degré trois ou quatre, mais cela s'explique par une ritualisation très prononcée des relations de dominance, notamment avec l'apparition de comportements de soumission (Thierry, 1990, 2004 ; Chaffin *et al.*, 1995). Les conflits débouchant sur une agression sont donc certes plus rares que chez les espèces tolérantes mais ils sont également nettement unidirectionnels et débouchent sur des risques de blessure plus importants que chez les espèces tolérantes. Les comportements de réconciliation sont peu

fréquents après ces conflits et se font quasi-exclusivement entre individus apparentés (Thierry, 1990 ; Petit *et al.*, 1997).

1.2.3. *Composition du groupe d'étude*

Le groupe de macaques étudié au cours de cette thèse appartient à la sous-espèce *M. f. yakui*. Sa composition durant la période d'étude (d'Août 2008 à Septembre 2009) a sensiblement évolué notamment avec un changement dans la hiérarchie des mâles centraux survenu en Octobre 2008, lorsque le mâle n°3 a supplanté le mâle n°1 qui est devenu le numéro deux par la suite. Par conséquent, deux périodes d'échantillonnage ont été distinguées, avant et après ce renversement de hiérarchie :

- Août 2008 – Octobre 2008

Le groupe comprenait alors 59 individus : 30 adultes (4 mâles centraux, 18 femelles centrales et 8 mâles périphériques), 7 subadultes (âge estimé entre 4 et 5 ans) et 22 juvéniles et bébés (âge estimé inférieur à 4 ans). Voir le Tableau 02 pour les détails individuels des adultes et subadultes du groupe durant cette période

- Octobre 2008 – Septembre 2009

Le groupe comprenait alors de 59 à 66 individus. 31 Adultes (4 mâles centraux, 18 femelles centrales et 9 mâles périphériques) 7 subadultes et 22-28 juvéniles et bébés. 1 mâle périphérique a rejoint le groupe fin Octobre 2008 et 6 naissances ont eu lieu au printemps 2009. Voir le Tableau 03 pour les détails individuels des adultes et subadultes du groupe durant cette période.

Code	Individu	Sexe	Rang	Age	Matriline
M01	Umio	♂	1	10-15	-
M02	Pinky	♂	2	> 15	-
M03	Putty	♂	3	< 10	-
M04	Yakuza	♂	4	< 10	-
F01	Redline	♀	1	10-15	1
F02	Cicatrice	♀	2	10-15	1
F03	Lefty	♀	3	<10	1
S01	Redline_SA	♀	-	SA (< 5)	1
S02	Cicatrice_SA	♀	-	SA (< 5)	1
F04	Parchemin	♀	4	10-15	2
F05	Geru	♀	5	< 10	2
F06	Tear	♀	6	< 10	2
S03	Parchemin_SA	♂	-	SA (< 5)	-
F07	Pecas	♀	7	10-15	3
F08	Rodeo	♀	8	<10	3
S04	S04	♀	-	SA (< 5)	3
F09	Notoes	♀	9	10-15	4
F10	Pags	♀	10	< 10	4
F11	Two Tear	♀	11	< 10	4
S05	Notoes_SA	♂	-	SA (< 5)	-
F12	Nomizu	♀	12	10-15	5
F13	Sadeyes	♀	13	< 10	5
F14	Whiteface	♀	14	>15	6
F15	Chimps	♀	15	< 10	6
F16	Mizu	♀	16	> 15	6
F17	Stem	♀	17	10-15	7
F18	Dot	♀	18	< 10	7
S06	Stem_SA	♀	-	SA (< 5)	7
P01	Dracula	♂	5	< 10	-
P02	Jeunot	♂	6	< 10	-
P03	Maverick	♂	7	< 10	-
P04	The Kid	♂	8	< 10	-
P05	Clone	♂	9	< 10	-
P06	Brat	♂	10	< 10	-
P07	Mizuo	♂	Inconnu	< 10	-
P08	Cleft	♂	Inconnu	10-15	-
S07	Gipper	♂	Inconnu	SA (< 5)	-

Tableau 02 : Composition du groupe de macaques japonais d'Août 2008 à Octobre 2008. Les individus dont le code commence par la lettre « P » sont des mâles périphériques ; « F » des femelles adultes ; « M » des mâles centraux et « S » des subadultes.

Code	Individu	Sexe	Rang	Age	Matriline
M01	Umio	♂	2	10-15	-
M02	Pinky	♂	3	> 15	-
M03	Putty	♂	1	< 10	-
M04	Yakuza	♂	4	< 10	-
F01	Redline	♀	1	10-15	1
F02	Cicatrice	♀	2	10-15	1
F03	Lefty	♀	3	<10	1
S01	Redline_SA	♀	-	SA (< 5)	1
S02	Cicatrice_SA	♀	-	SA (< 5)	1
F04	Parchemin	♀	4	10-15	2
F05	Geru	♀	5	< 10	2
F06	Tear	♀	6	< 10	2
S03	Parchemin_SA	♂	-	SA (< 5)	-
F07	Pecas	♀	7	10-15	3
F08	Rodeo	♀	8	<10	3
S04	S04	♀	-	SA (< 5)	3
F09	Notoes	♀	9	10-15	4
F10	Pags	♀	10	< 10	4
F11	Two Tear	♀	11	< 10	4
S05	Notoes_SA	♂	-	SA (< 5)	-
F12	Nomizu	♀	12	10-15	5
F13	Sadeyes	♀	13	< 10	5
F14	Whiteface	♀	14	>15	6
F15	Chimps	♀	15	< 10	6
F16	Mizu	♀	16	> 15	6
F17	Stem	♀	17	10-15	7
F18	Dot	♀	18	< 10	7
S06	Stem_SA	♀	-	SA (< 5)	7
P01	Dracula	♂	5	< 10	-
P02	Jeunot	♂	6	< 10	-
P03	Maverick	♂	7	< 10	-
P04	The Kid	♂	9	< 10	-
P05	Clone	♂	10	< 10	-
P06	Brat	♂	11	< 10	-
P07	Mizuo	♂	Inconnu	< 10	-
P08	Cleft	♂	Inconnu	10-15	-
P09	Redface	♂	8	10-15	-
S07	Gipper	♂	Inconnu	SA (< 5)	-

Tableau 03 : Composition du groupe de macaques japonais d'Octobre 2008 à Septembre 2009. Les individus dont le code commence par la lettre « P » sont des mâles périphériques ; « F » des femelles adultes ; « M » des mâles centraux et « S » des subadultes. Les changements sont signalés en gras.

1.2.4. Pressions écologiques

Les macaques japonais dans leur ensemble sont soumis à des pressions écologiques très différentes selon la latitude à laquelle la population considérée se trouve. Ces différences concernent majoritairement le climat et l'habitat, les macaques du Nord du Japon évoluant dans un climat tempéré froid au sein de forêts déciduales, tandis que les macaques du Sud du Japon évoluent généralement dans un climat tempéré chaud, voire subtropical, dans des forêts persistantes. La plupart des îles japonaises étant montagneuses, de nombreux groupes doivent également faire face aux variations parfois importantes induites par l'altitude. Ainsi à Yakushima, l'altitude varie entre 0 et 1935 m et entraîne l'apparition de plusieurs étages au sein desquels les températures et les espèces végétales dont se nourrissent les macaques vont être différentes. Ces variations régionales vont avoir un impact important pour les groupes de macaques dans leur écologie alimentaire. Ainsi de grosses différences existent dans les types d'items alimentaires et dans les espèces consommées entre le Nord et le Sud du Japon et des variations marquées existent également à Yakushima entre les groupes évoluant dans la zone côtière (entre 0 et 500 m d'altitude) et la zone montagneuse (entre 500 et 1500 m ; Tsuji, 2010). Ces différents patterns de prise alimentaire vont eux-même être soumis à des variations saisonnières (Agestuma, 1995a,b ; Agestuma & Nakagawa, 1998 ; Hanya, 2004a ; Tsuji *et al.*, 2006). D'une façon générale, ces variations saisonnières sont censées être moins prononcées dans les régions tropicales que dans les régions tempérées (Townsend *et al.* 2002) mais elles restent néanmoins importantes dans les forêts côtières de Yakushima (Tsuji, 2010).

Aucune des populations de macaques japonais n'est soumise à une pression de prédation consistante et seuls quelques cas de prédation occasionnelle sur des bébés par de grands rapaces ont été rapportés (Nakagawa *et al.*, 2010).

Mon groupe d'étude évoluait dans la forêt subtropicale côtière bordant l'Ouest de Yakushima (entre 0 et 250 m d'altitude ; voir Figure 02), dans une zone classée au patrimoine mondial de l'humanité depuis 1993. Ce statut de protection leur assurait une grande tranquillité vis-à-vis de l'Homme dans la mesure où l'accès aux forêts est strictement réglementé et où une petite route forestière constitue la seule présence d'origine anthropique sur leur domaine vital

dont la surface moyenne durant la période d'observation était de 75 ha (calculé par méthode des kernels fixes à 95% ; Boyle *et al.*, 2009).

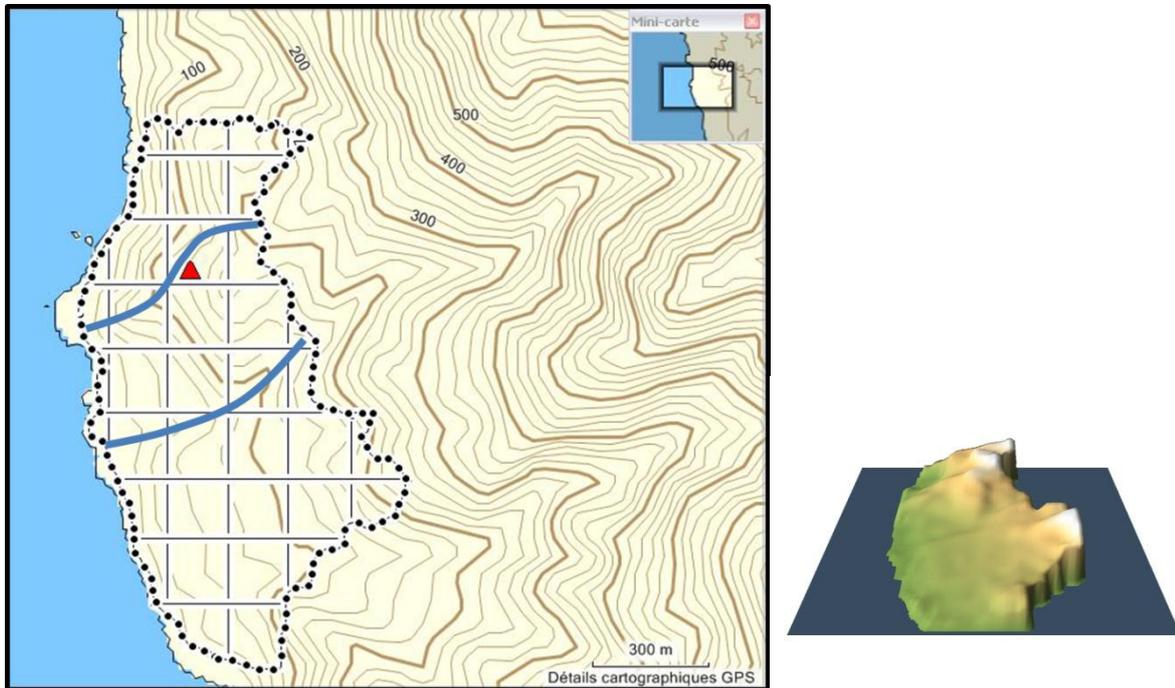


Figure 02 : A gauche : Carte du domaine vital du groupe de macaques japonais avec quadrats de 150 m sur 150 m. A droite : modèle en 3 dimensions établi à partir des données GPS de l'ensemble des observations. Les 2 courbes bleues de la carte symbolisent le passage de 2 rivières.

2. Protocoles d'observation

2.1. Etude des déplacements collectifs de lémurs bruns en semi-liberté

2.1.1. Généralités

Les observations ont été effectuées de Juin à Septembre 2006 pour un total de 179 heures à raison de quatre heures par jour (deux sessions de 2h : de 8h à 10h puis de 14h à 16h) et ce, à chaque fois que les conditions météorologiques le permettaient. Ces horaires ont été décidés suite à plusieurs journées d'observations préliminaires visant à déterminer les créneaux pendant lesquels les animaux étaient les plus actifs. Durant chaque session, deux observateurs munis de

caméras numériques ainsi qu'une troisième caméra fixée sur un trépied enregistreraient tous les membres du groupe ainsi que les commentaires audio des observateurs sur les comportements en cours et l'identité des individus. Sur l'ensemble des déplacements observés, seuls ceux qui n'étaient pas liés à une motivation sexuelle ou agonistique ont été traités.

2.1.2. *Collecte des données liées aux déplacements*

Durant les 5 minutes précédant chaque déplacement, l'identité, la localisation et l'activité de chaque individu étaient relevées. Les individus étaient localisés dans le parc au sein de quadrats de 5 x 5 m.

L'état de dispersion et l'activité du groupe ont été déterminés selon les critères suivants :

- le groupe était qualifié de groupé si au moins 8 individus sur 11 ne se trouvaient pas à plus de 5 mètres d'un congénère. Dans cette conformation, un seul cluster devait être formé à partir des proximités entre individus (*i.e.* absence de sous-groupes).
- le groupe était considéré en sous-groupes si au moins 8 individus sur 11 ne se trouvaient pas à plus de 5 mètres d'un congénère mais qu'il ne soit pas possible de former un unique cluster à partir des proximités entre individus (*i.e.* existence d'au moins 2 sous-groupes).
- le groupe était considéré dispersé si plus de 3 individus se situaient à au moins 5 mètres de tous les autres.
- enfin, le groupe était considéré actif si plus de 5 individus n'étaient pas au repos, et inactif dans le cas contraire.

Un échantillonnage par comportement a été effectué pour relever toute tentative de déplacement (Altmann, 1974). Le critère retenu pour qualifier une tentative de départ était le déplacement d'un individu d'au moins 10 mètres en moins de 40 secondes en s'éloignant de la périphérie du groupe. Ce critère a été utilisé par plusieurs auteurs dans l'étude de déplacements collectifs d'autres espèces de primates en condition de semi-liberté (*Cebus capucinus* : Leca *et al.*, 2003 ; Meunier *et al.*, 2006 ; *Macaca tonkeana* et *M. mulatta* : Sueur & Petit, 2008a) Le premier

individu dont un déplacement remplissait ce critère était alors qualifié d'initiateur. Si aucun autre individu ne se déplaçait pour le suivre dans les 15 minutes, la tentative était alors considérée comme échouée. Mais si l'initiateur était suivi par un individu ou plus sur une distance d'au moins 5 mètres, et dans une direction faisant un angle d'au maximum 90° avec celle de l'initiateur, un échantillonnage par individu était alors effectué (Altmann, 1974). La position, l'activité, les comportements de l'initiateur et des suiveurs étaient ensuite relevés tout au long du déplacement. Pour chaque suiveur, la latence d'adhésion au déplacement (à savoir la durée s'écoulant entre le départ de l'initiateur et le départ d'un individu) a également été relevée.

2.1.3. *Collecte des données sur la hiérarchie de dominance et le réseau social*

Afin d'établir les relations de dominance des individus du groupe, j'ai procédé à 6 sessions de tests de compétition pour une source de boisson (jus d'orange dilué très appétant pour les individus). Les comportements agonistiques et les conflits observés m'ont permis d'ordonner tous les membres du groupe du plus dominant au plus dominé (cf. Tableau 01).

De plus, durant les observations, des scans de proximité et de contact étaient effectués toutes les 10 minutes en dehors des phases de déplacement (Altmann, 1974). Ces relevés nous ont permis d'établir par la suite le réseau affiliatif du groupe sur une base indépendante des données obtenues lors des déplacements.

2.2. Etude des déplacements collectifs de macaques japonais en milieu naturel

2.2.1. *Généralités*

L'étude des déplacements collectifs chez le macaque japonais se déroulant en milieu naturel, une période d'observations préliminaires a été effectuée en Août 2008 afin de déterminer les critères d'initiation et d'ajuster le protocole. La collecte de données a eu lieu de Septembre 2008 à Septembre 2009 (avec une interruption de Mai à Juillet 2009) pour un total de 1115

heures d'observation. Le groupe était également suivi par un autre chercheur pendant ma période d'observation (à raison de 2 mois sur 3). Les données de positionnement enregistrées toutes les 30 secondes par les GPS (Garmin Cs60x) dont nous étions tous deux équipés nous ont permis d'obtenir des données sur la position des individus au sein du territoire, la dispersion du groupe et les distances interindividuelles moyennes. La position de l'observateur pouvait être considérée comme une bonne estimation de celle de son individu focal dans la mesure où la distance entre ce dernier et l'observateur était du même ordre de grandeur que la marge d'erreur du calcul de la position par le GPS (à savoir ± 6 m) et près de 10 fois plus petite que la distance interindividuelle moyenne (54,77 m). Le groupe étant habitué depuis 1994, il était très facile de s'approcher des individus et ces derniers étaient identifiables d'après des caractéristiques anatomomorphologiques qui leur étaient propres, à l'exception des juvéniles pour lesquelles il n'existait pas de différence interindividuelle suffisamment marquée pour assurer une identification fiable. L'identité de ces derniers n'a donc pas été prise en compte dans l'étude. La collecte de données a été effectuée directement au format informatique grâce à un logiciel que j'ai spécialement développé pour cette étude et à un portable à écran tactile durci résistant à l'eau, aux chocs et à la poussière (Panasonic CF-19 'Toughbook'). Ainsi les données étaient collectées par l'activation de boutons virtuels sur l'écran tactile et les entrées étaient directement stockées dans une base de données avec un « timestamp » correspondant à l'heure (à la seconde près) d'entrée du comportement (cf. Figure 03). La marge d'erreur du logiciel était de ± 1 ms.

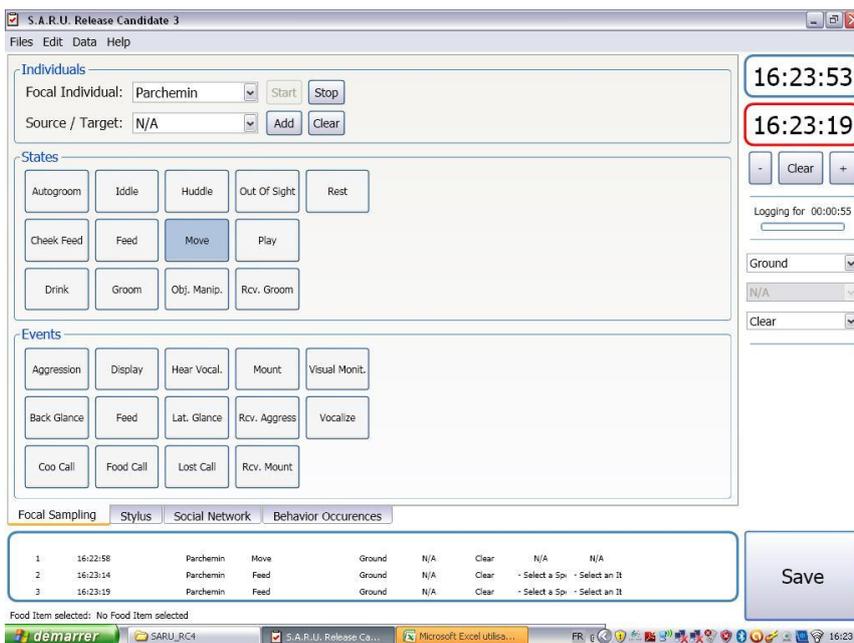


Figure 03 : Capture d'écran du logiciel développé pour la collecte de données.

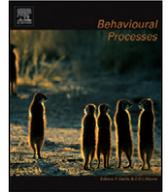
L'activation des boutons de commande se faisait via l'écran tactile du Toughbook.

2.2.2. *La cohésion du groupe en milieu naturel*

2.2.2.1. Préambule à l'article 1

Au cours de cette thèse, la différence méthodologique majeure entre l'étude des déplacements collectifs chez les lémurs bruns et chez les macaques japonais a essentiellement résidé dans le passage de conditions de semi-liberté contrôlées à un environnement naturel et ouvert. En dehors des contraintes méthodologiques et logistiques prévisibles qu'une étude en milieu naturel pouvait impliquer, c'est surtout la très faible cohésion du groupe qui a posé le plus de problèmes. En effet, contre toute attente, les distances séparant deux individus du groupe pouvaient atteindre jusqu'à 500 m dans certains cas et bien que ces distances restent inférieures à celles observées entre deux individus appartenant à deux groupes voisins, la cohésion spatiale du groupe était beaucoup moins évidente que sa cohésion temporelle. Ainsi, là où tous les individus du groupe de lémurs bruns pouvaient être observés et positionnés avec précision dans leur parc avant un déplacement collectif, ce n'était pas le cas du groupe de macaques japonais pour lequel il était très rare de pouvoir observer l'ensemble des membres du groupe à un même instant. Cela m'a donc amené à étudier la notion de cohésion de groupe lors des déplacements collectifs, la littérature considérant en effet comme acquis la nécessité pour un groupe de rester cohésif en toute occasion (exception faite des espèces de type fission-fusion) et basant les quelques définitions opérationnelles existantes pour les déplacements collectifs sur cette cohésion sans en définir toutefois les modalités.

2.2.2.2. Article 1 : Group cohesiveness during collective movements: Travelling apart together



Group cohesiveness during collective movements: Travelling apart together

Armand Jacobs^{a,b,c}

^a Université de Strasbourg, IPHC, 23 rue Becquerel 67087 Strasbourg, France

^b CNRS, UMR7178, 67037 Strasbourg, France

^c Primate Research Institute, Department of Ecology and Social Behavior, Kyoto University, Japan

ARTICLE INFO

Article history:

Received 22 February 2010

Received in revised form 15 March 2010

Accepted 22 March 2010

Living in a group is a common trait of many animals in a wide variety of taxa. Among the possible reasons underlying this phenomenon, a decreased predation threat and increased foraging efficiency are the most commonly accepted and depend strongly on the party-size (Chapman and Chapman, 2000). Indeed, as far as predation threat is concerned: the more individuals within a group, the higher the probability of predator detection (Rodman, 1973) and the higher the confusion of a predator trying to focus on one single prey (Morse, 1977). Moreover, a higher number of individuals means a decreased probability for a given individual of being chosen as a focus prey (Wolf, 1985). Therefore, to maximize these benefits a group has to remain cohesive and move collectively as a single unit, regardless of the differences in its individuals' motivations or even food preferences. When it comes to collective movements, one can find this theoretical background in almost every publication where authors assume that these benefits are such that it is always beneficial to maintain cohesion. But what if it were not that simple in some cases? What if, within a group, the advantages of temporarily splitting during collective movements would overcome the associated drawbacks? Even though this question has already been addressed from a more global perspective, little has been done regarding the implications of such an outcome in the field of collective movements and these works mostly focused on the extreme case of fission–fusion societies.

1. Fission–fusion vs. non-fission–fusion societies

In fission–fusion societies individuals modulate the size and composition of their group through the temporary fission and fusion of smaller and independent units (subgroups) according to their needs and the distribution of resources (Kummer, 1971). This kind of social system is often found in primates (Smuts et al., 1987)

and is present, though quite rare, in some other mammals (spotted hyenas: Holekamp et al., 1997; Berchstein's bats: Kerth and König, 1999; dolphins: Connor et al., 2000; elephants: Wittemyer et al., 2005).

However, in species that do not exhibit obvious fission–fusion mechanisms, differences in motivation between individuals still exist and are likely to lead to conflicts of interests when individuals have to make a decision about where to go and when to depart. Still, the classical literature states that members of a group should stay cohesive and it seldom considers a split of the group as an adaptive outcome (Boinski and Garber, 2000; Conradt and Roper, 2003, 2005). This is true in some species and/or for specific decisions where the group has no other choice than to stay cohesive (e.g., the choice of a new nest for eusocial insects having only one queen: the whole group eventually has to abide by the queen's decision). However, in other species and/or contexts, a temporary split of the group could be the best outcome. Indeed, even though individuals of a group would experience a decrease in the aforementioned benefits of group living if they split into two or more subgroups, the advantages they would gain regarding the composition of their subgroup (see below) and/or its destination and activity could overcome the drawbacks of a split.

2. Advantages of a temporary split of the group

First of all, for a given species and assuming that the initial group is close to an optimal size, if the group splits into two subgroups of equivalent sizes the benefits of group living for each subgroup will not be half of those for the initial configuration. Indeed, most of the benefits of group living, such as predator avoidance, foraging advantages, and social thermoregulation, are not linear functions of party size but rather approximate logarithmic functions (see Kerth, this issue). Thus, in the case of a split, the benefits shall remain at a non-negligible level for both subgroups as long as the number of individuals constituting them is not too small. Secondly, for a given

E-mail address: armand.jacobs@c-strasbourg.fr.

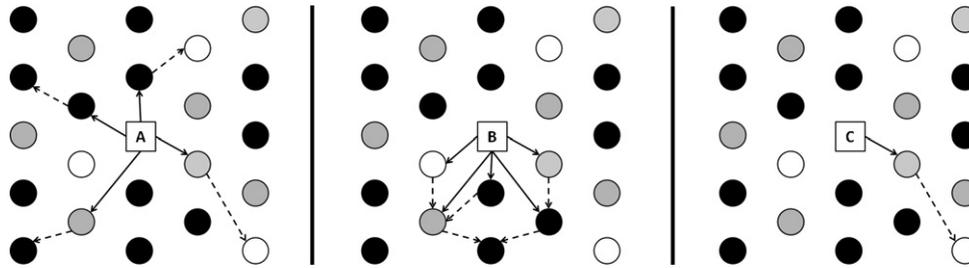


Fig. 1. Representation of the collective movements of three species along the fission–fusion dynamics continuum. (A) High fission–fusion dynamics (low cohesiveness). (B) Intermediate fission–fusion dynamics. (C) Low fission–fusion dynamics (high cohesiveness). Squares represent the starting position of the group. Discs of different colors represent different types of resources. Plain arrows stand for the first movement of the (sub)group. Dotted arrows stand for the second movement. In case A, the subgroups evolve independently from each other during the course of a fission event. In case B, the subgroups evolve independently from each other but head toward the same global area of their range by a higher scale global coordination (“travelling apart together”). In case C, the group stays cohesive and the individuals move together as a single unit.

individual and from a strict probabilistic point-of-view, the existence of additional subgroups increases the odds that some, if not all, of the subgroups would engage in different activities and thus, that one of these subgroups would engage in an activity better fitting this specific individual’s motivation. If we now consider the social environment, composition of subgroups could also be constrained by the preferred/avoided associations between individuals and thus, individuals could associate and form subgroups regarding their social preferences. Therefore, I argue that to a certain extent and for species that do not rely on the presence of a specific individual at all times, temporary splitting into smaller subgroups can be the best way to deal with socio-ecological constraints by the mean of temporarily reducing conflicts of interests between individuals and offering a wider array of alternatives. This can be true on the scale of a day for fission–fusion species, such as in chimpanzees’ groups, but the split could occur on a shorter scale as well (both temporally and spatially). For instance, I observed frequent temporary splits within a group of Japanese macaques (*Macaca fuscata yakui*). The resulting subgroups would head toward the same global area of their home range but would often engage in different activities and display some differences in their travel path and precise destination (Jacobs et al., in prep.) as shown in Fig. 1B. Moreover, the reason why such splits of groups are not permanent in these contexts is linked to the temporal dynamic of the phenomenon. Indeed, motivation or social preferences of the individuals are likely to evolve at different paces and into different new values for each individual. Thus, assuming that the subgroups composition reflects the optimal segregation regarding physiological needs, motivations or social preferences for the individuals at a given time, it might not be the case any longer at the next time step.

3. Collective movements on the group cohesiveness continuum

Aureli et al. (2008) suggested that the duality of very cohesive species and the ones displaying fission–fusion societies should be abandoned, and they introduced the notion of “fission–fusion dynamics.” Under this scheme, a clear distinction between these two cases would not exist anymore and every social species would express a certain degree of fission–fusion, degrees that would vary within and across taxa. With such a continuum in the fission–fusion dynamics of species, it is hard to believe that the outcomes of collective movements could be merely limited to the two extremes situations in which either the group stays fully cohesive or splits. If the literature focused on the case of fission–fusion species, little has been done yet concerning the cohesion scale of other species during collective movements and its implication. Indeed, if we consider an environment with high heterogeneity of food resources but at a short spatial scale, a relatively low cohesion of the group would very likely allow most of the individuals to feed on their preferred

food item despite the differences in these preferences between individuals. In this scheme and as Petit and Bon suggested in their review, a rather local communication would occur at the subgroup scale and a rather global communication at the group level, even though these two modalities of communication do not necessarily imply different underlying mechanisms. The overall patterns of collective movements of the whole group, especially regarding inter-individual distances and choices of specific resources spots, would then roughly be the sum of the collective movements of all the subgroups (Fig. 1). Under this assumption, some species that have high fission–fusion dynamics but were not considered to be fission–fusion societies would have collective movements with a relatively non-cohesive pattern (Fig. 1B). In such a case, each subgroup evolves rather independently from the others and obeys the same decision-making process as it would as a whole group but at a smaller scale and with less freedom about the places they would go (as the subgroups would remain in the same global area). At an upper scale, an ongoing global coordination of all these subgroups would still exist, accounting for the main difference from the pattern of a society with high fission–fusion dynamics where the subgroups are most of the time fully independent from each other, allowing a higher degree of freedom (as in Fig. 1A).

The difference with an extreme case of fission–fusion would be that the subgroups would be almost totally independent from the others in a fission–fusion group and would not necessarily head toward the same location in their range (Fig. 1A). In the case of a group with an intermediate degree of fission–fusion, several decision-making processes would be at stake within each subgroup, but the need to stay within communication range of the rest of the group limits the possible outcomes (Fig. 1B).

4. Travelling apart together

The cohesion of the individuals within their group is of great concern when it comes to collective movement, especially when studying the mechanisms underlying the phenomenon. Boinski (2000) gave an operational definition of a cohesive group as “an aggregation of individuals that in most circumstances remain in visual or vocal contact with most other group members and travel together as a concerted unit.” My main concern with that definition is that a cohesive group would then always travel together (by definition) and that any variation in inter-individual distances – as long as they remain within vocalization range – would be considered as having no impact on group cohesion. However, assuming a heterogeneous environment, the individuals could be travelling toward the same destination but through different travelling paths and still remain within vocalization range. In such a case the group would have very little cohesion, if at all, and would definitely be on a different scale of cohesiveness to that of individuals travelling, in light of each others, to the same precise location (see Fig. 1B and C).

This would then prevent the need for reaching a global consensus decision at the group scale on several levels (travel path, activity, identities of the individuals involved in the collective movements).

“Living Apart Together” is a term for human couples who, whilst committed to each other, decide to have separate homes rather than one shared residence. I argue that in a similar fashion, we should consider that some animal groups could be “traveling apart together”; that is, even though committed to each other, the individuals of such a group might temporarily split into subgroups evolving relatively independently from each other and not necessarily in the same extreme pattern than those of high fission–fusion dynamics species.

References

- Aureli, F., Schaffner, C.M., Boesch, C., Bearder, S.K., Call, J., Chapman, C.A., et al., 2008. Fission–fusion dynamics: new research frameworks. *Current Anthropology* 49 (4), 627–654.
- Boinski, S., 2000. Social manipulation within and between troops mediates primate group movement. In: Boinski, S., Garber, P.A. (Eds.), *On the Move*. University of Chicago Press, Chicago, pp. 421–469.
- Boinski, S., Garber, P.A., 2000. *On the Move*. University of Chicago Press, Chicago.
- Chapman, C.A., Chapman, L.J., 2000. Determinants of group size in primates: the importance of travel costs. In: Boinski, S., Garber, P.A. (Eds.), *On the Move*. University of Chicago Press, Chicago.
- Connor, R.C., Wells, R.S., Mann, J., Read, A.J., 2000. *The Bottlenose Dolphin: Social Relationships in a Fission–Fusion Society*. University of Chicago Press.
- Conradt, L., Roper, T.J., 2003. Group decision-making in animals. *Nature* 421 (6919), 155–158.
- Conradt, L., Roper, T.J., 2005. Consensus decision making in animals. *Trends in Ecology & Evolution* 20 (8), 449–456.
- Holekamp, K.E., Cooper, S.M., Katona, C.I., Berry, N.A., Frank, L.G., Smale, L., 1997. Patterns of Association among Female Spotted Hyenas (*Crocuta crocuta*). *Journal of Mammalogy* 78 (1), 55–64.
- Kerth, G., König, B., 1999. Fission, fusion and nonrandom associations in female Bechstein's bats (*Myotis bechsteinii*). *Behaviour* 136 (9), 1187–1202.
- Kummer, H., 1971. *Primate Societies*. Aldine-Atherton Chicago, Chicago.
- Morse, D.H., 1977. Feeding behavior and predator avoidance in heterospecific groups. *BioScience* 27 (5), 332–339.
- Rodman, P.S., 1973. Population composition and adaptive organisation among orang-utans of the Kutai Reserve. In: Michael, R.P., Crook, J.H. (Eds.), *Comparative Ecology and Behaviour of Primates*. Academic Press, London, pp. 171–209.
- Smuts, B.B., Cheney, D.L., Seyfarth, R.M., Wrangham, R.W., Struhsaker, T.T., 1987. *Primate Societies*, illustrated edition. University of Chicago Press.
- Wittemyer, G., Douglas-Hamilton, I., Getz, W.M., 2005. The socioecology of elephants: analysis of the processes creating multitiered social structures. *Animal Behaviour* 69 (6), 1357–1371.
- Wolf, N.G., 1985. Odd fish abandon mixed-species groups when threatened. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 17 (1), 47–52.

2.2.3. *Protocole général de suivi par individu*

J'observais le groupe en moyenne huit heures par jour pendant lesquelles je suivais plusieurs individus adultes choisis de façon semi-aléatoire pour une durée d'une heure chacun (*focal animal sampling*, Altmann, 1974). Devant la grande dispersion du groupe, cette méthode me permettait d'harmoniser les probabilités d'assister à l'initiation d'un déplacement par l'un ou l'autre des individus. Les identités des individus focaux étaient tirés au sort préalablement mais en veillant à ce que trois suivis successifs ne se fassent pas sur la même classe sociodémographique (mâle central, femelle et mâle périphérique). Durant ces suivis, le comportement de chaque individu était relevé ainsi que l'identité des autres individus impliqués et les aliments consommés le cas échéant.

2.2.4. *Protocole général d'observation des déplacements*

En parallèle du suivi individuel, je relevais tout déplacement d'individus que je pouvais observer sur une distance supérieure à 5 m. Quand cela se produisait, je relevais alors l'identité et l'heure du départ de tout individu suivant ce premier individu parti dans une direction formant un angle inférieur à 90° avec la sienne. Si le premier individu parti parcourait une distance supérieure à 50 m en moins de 200 s, le suivi de l'individu focal cessait et l'événement était alors qualifié de tentative de départ, le premier individu parti étant alors qualifié d'initiateur. Ces critères ont été choisis après l'étude préliminaire réalisée en Août 2008. La tentative était considérée comme échouée si aucun des individus adultes présents ne suivait l'initiateur (non valable si aucun autre adulte n'était présent au moment de l'initiation) et j'ai écarté les cas où un seul autre adulte suivait l'initiateur afin d'exclure les déplacements à motivation sexuelle. Les déplacements initiés à la suite d'une agression ont également été écartés. Par conséquent, une tentative était retenue si au moins 2 individus adultes suivaient l'initiateur sur une distance supérieure ou égale à 5 m et en dehors de tout contexte agonistique.

Des scans de proximité des individus étaient effectués toutes les 15 min en dehors des déplacements collectifs. Lors de ces scans, le nombre d'individus visibles, leur identité, leurs positions relatives ainsi que l'activité pratiquée par le plus grand nombre étaient relevés.

Ainsi pour chaque déplacement étaient considérés :

- la date, l'heure et la durée du déplacement
- la zone de départ, d'arrivée et la distance du déplacement
- le nombre et l'identité des individus présents avant le départ
- l'identité des individus participant au déplacement et leur ordre d'adhésion
- les latences d'adhésion correspondantes
- l'activité de départ et d'arrivée du groupe

2.2.5. *Protocole général de collecte des données sur les relations sociales*

Deux types de données ont été utilisés pour la construction des réseaux sociaux du groupe. Tout d'abord les durées de toilettage prodigué et reçu par l'individu focal (ainsi que l'identité de l'individu recevant ou prodiguant ce toilettage) étaient relevées pendant l'échantillonnage par individu. Dans un second temps, les contacts interindividuels servant à la construction des indices d'associations étaient relevés durant les scans de proximité effectués toutes les 15 min. La règle du '*gambit of the group*' (Franks *et al.*, 2010) a été utilisée et par conséquent : si A était en contact avec B qui était lui-même en contact avec C, alors A et C étaient considérés associés qu'ils soient en contact ou non.

Toutes les données utilisées pour établir le réseau social du groupe ont été recueillies en dehors des épisodes de déplacements collectifs.

3. Modélisation informatique

3.1. Modélisation des réseaux sociaux

3.1.1. *Préambule à l'article 2*

L'étude des systèmes complexes est un domaine qui requiert souvent de faire appel à des techniques de modélisation informatique afin d'en comprendre les mécanismes et d'évaluer efficacement l'impact des facteurs impliqués. Un modèle, par définition, se doit d'être une représentation simplifiée d'un système n'en reproduisant que les paramètres d'intérêts qui seront pris en compte dans les calculs. Toutefois, certains modèles pèchent par excès de simplification et omettent certains paramètres qui pourraient pourtant avoir un effet significatif sur le mécanisme étudié. Dans cet article j'aborde la façon dont l'implémentation dans des modèles informatiques des relations sociales de façon quantitative grâce aux analyses de réseaux sociaux (voir la section 4.1) peut s'avérer un outil précieux dans l'étude des phénomènes collectifs et des sociétés de primates.

3.1.2. *Article 2 : Social Network Modeling: A Powerful Tool for the Study of Group Scale Phenomena in Primates*

COMMENTARY

Social Network Modeling: A Powerful Tool for the Study of Group Scale Phenomena in Primates

ARMAND JACOBS^{1–3*} AND ODILE PETIT^{1,2,4}¹Université de Strasbourg, IPHC, Strasbourg, France²CNRS, Strasbourg, France³Primate Research Institute, Department of Ecology and Social Behavior, Kyoto University, Japan⁴Service d'Ecologie Sociale, Université libre de Bruxelles, Bruxelles, Belgium

Social Network Analysis is now a valuable tool to study social complexity in many animal species, including primates. However, this framework has rarely been used to implement quantitative data on the social structure of a group within computer models. Such approaches allow the investigation of how social organization constrains other traits and also how these traits can impact the social organization in return. In this commentary, we discuss the powerful potential of social network modeling as a way to study group scale phenomena in primates. We describe the advantages of using such a method and we focus on the specificity of this approach in primates, given the particularities of their social networks compared with those of other taxa. We also give practical considerations and a list of examples as for the choice of parameters that can be used to implement the social layer within the models. *Am. J. Primatol.* 73:1–7, 2011. © 2011 Wiley-Liss, Inc.

Key words: computer modeling; social networks

INTRODUCTION

Over the last 10 years, Social Network Analysis (SNA) has proven to be a valuable tool in the study of the complexity of social relationships in a wide array of species [Galápagos sealion, *Zalophus wollebaeki*: Wolf et al., 2007; bottlenose dolphin, *Tursiops truncatus*: Lusseau, 2003; Guppy, *Poecilia reticulata*: Croft et al., 2004]. Preferred and avoided relationships can have an important impact on the life of social animals. This is particularly true when it comes to primates, as most of them have developed very strong social skills that greatly impact—directly or indirectly—most of their behaviors [Kasper & Voelkl, 2009]. Indeed, the daily lives of many primate species often involve complex polyadic interactions that are difficult to account for. Numerous studies have used a traditional approach to try—most of the time unsuccessfully—to explain the potentially important role of indirect actors, focusing their research purely on these dyadic interactions between emitters and recipients. The SNA framework offers the opportunity to view and explore the relationships bonding members of a group. This can either be carried out in detail or dealt with more globally as a network of the whole group, using simple sampling of spatial proximities or behavioral interactions between group members [Sueur et al., 2011]. Moreover, one of the key features of the SNA is to focus primarily on interactions between individuals, rather than on the individuals themselves [Sueur et al., 2011].

The use of modeling approaches for their predictive and explanatory potential boomed over the past decade along with progress in computing power. These models are very useful when it comes to explaining complex interactions of factors, collective phenomena, and/or their emergent properties [Camazine et al., 2001]. Among the wide variety of models, Multi Agents Systems are very useful for the creation of “virtual groups or populations” and to assess the properties emerging from them. In such models, a certain amount of virtual individuals—called agents—can be generated along with their specific attributes (such as age, sex, hierarchical rank, etc.) and a set of local rules can be defined which the agents will follow according to their attributes. For instance, one can design a model in which agents are either wolves or sheep. Both categories of agents evolve in the space and wolf-agents will prey on sheep-agents when they encounter them. Through a very simple model, it is easy to investigate the

Contract grant sponsor: French Ministry for Higher Education and Research.

*Correspondence to: Armand Jacobs, Evolutionary Ethology Team, Department of Ecology, Physiology and Ethology, Institut Pluri-disciplinaire Hubert Curien, 23, rue Becquerel, 67087 Strasbourg Cedex 2, France. E-mail: armand.jacobs@c.strasbourg.fr

Received 15 August 2010; revised 27 December 2010; revision accepted 11 January 2011

DOI 10.1002/ajp.20932

Published online in Wiley Online Library (wileyonlinelibrary.com).

dynamic of the two populations given their initial state (number of sheep and wolves for instance) and other parameters of the model (such as reproduction rate or locomotion speed of the populations concerned). Another example would be a model in which agents have an attribute defining whether or not they are infected with a specific disease. In this model, all agents would be moving around randomly and infected agents would transmit the disease to healthy agents that are close enough to them. Here, one can see how the transmission of this specific disease can be dependent on both the initial number of infected agents and the rate at which agents encounter each other. Other parameters could also be taken into account, for example, by implementing a level of contagiousness. In such a case, only a certain amount—according to the contagiousness—of the encounters between healthy and infected agents would lead to an infection of the healthy agents.

However, even when many different parameters are taken into account, these models remain a simplification of reality. Indeed, the model described above would not really describe the evolution of a real disease at a local scale, simply because it assumes that individuals would run randomly into each other, which is not at all the case in real life situation. In social species, such as human and most nonhuman primates, individuals in fact develop preferred relationships and avoided relationships with other individuals during their lifetime. Therefore, even within a social group, one individual is more likely to interact with his affiliates than with other individuals. In the example of a transmissible disease in a human population, it would be more likely for an individual to catch a viral disease, such as influenza, from his/her infected friend than from an infected but nonrelated individual. More often than not, social preferences constrain spatial proximities and the aforementioned model should, therefore, take into account the fact that interactions in a social species do not occur randomly, and thus that an individual is more likely to interact with its friends than with a stranger. Moreover, this is true not only in primates but also in nonprimate species, where some cases have already been reported [Corner et al., 2003].

The advantages of using the SNA framework over a more traditional dyadic approach will not be discussed in this contribution, as this particular subject is explored in detail elsewhere [Sueur et al., 2011]. We will, however, discuss how this framework can be used as a powerful tool to implement inter-individual relationships within computer models. This type of combination allows the investigation of (1) how social organization may constrain many other traits and (2) how these traits can impact the social organization in return. We will especially focus on the specificity of this approach in primates, given the particularities of their social networks compared with those of other taxa.

ADVANTAGES OF SOCIAL NETWORK MODELING

The SNA framework offers a new and powerful perspective to the study of phenomena that are often overlooked using a more traditional approach [Sueur et al., 2011]. If the quantitative parameters that the SNA framework brings into the study of animal sociality are extremely useful for both descriptive and analytic purposes, they also open the way to a better implementation of sociality in computer models. Indeed, this quantitative data can easily be implemented within computer models, and this social network layer can, therefore, be used to understand its impact on other parameters or even consider the social network as the studied parameter. Such modeling approaches are almost compulsory when it comes to situations involving a lot of interconnected calculations and more generally when chain reactions are involved, especially in stochastic models [Jacobs et al., 2011; Sueur et al., 2009]. Moreover, the mere use of a descriptive approach is often too limited to obtain a good insight into the global effects of a mechanism when it involves iterative variables (i.e. evaluating the effects of A on B, when the value of A is also constrained by B).

Social Networks as Functional Parameters of the Model

As previously stated, the social layer can be a parameter of the model without being the studied factor itself. Sueur et al. [2009] used several stochastic models to study the order and joining latencies of individuals during collective movements of Tonkean macaques (*Macaca tonkeana*). They found that only one model would fit all the patterns of collective movements observed in the data collected for their study group. This model was a mimetic model with a social layer underlay (implying thus a selective mimetism). In this stochastic model, the departure probability for an individual i was defined as

$$\psi_i = \lambda + \gamma \sum_{j=0}^k [S_{(i,j)}]$$

where λ is the intrinsic departure probability, different for each individual and calculated from the collected data [see Sueur et al., 2009, for further details of this calculation]; γ is the mimetic coefficient (it modulates the strength of the social constraints), and $S_{(i,j)}$ is the association index between individuals i and j (j being one of the k individuals already departed).

Therefore, in this model the higher the number of individuals that had already departed, the higher the probability was that other individuals would join the collective movement. However, an individual's decision to join the collective movement or not was

more strongly influenced by the decision that its preferred social partners took.

Social Networks Measures as Investigated Parameters of the Model

Another possibility when creating a virtual group of individuals and using a modeling approach is to investigate the output of the model on the social network of the group. In the case of the disease transmission model that we discussed earlier, we stated that the social network would be an important parameter in such a model because the transmissions do not occur randomly among individuals. Actually, the social network can also be a studied parameter through a sort of “feedback” effect. Not only did Corner et al. [2003] find that the social networks of brushtail possums (*Trichosurus vulpecula*) had an effect on tuberculosis transmission, but they also found that the disease would have an impact on the social network in return: they found that the possums that became infected had greater closeness and flow-betweenness scores than those remaining free of infection.

In primates, where social ties are especially important and where these relationships almost always result in close spatial proximity, the outbreak of a contagious and potentially fatal disease can have disastrous consequences on the demography and social structure of a group. In this respect, modeling approaches offer a unique opportunity to assess the consequences of disease propagation for the social structure of a group.

PRACTICAL CONSIDERATIONS WHEN MODELING SOCIAL NETWORKS

With modern programming languages, it is relatively easy to create virtual individuals and give them an age, sex, hierarchical rank, or indeed any variable that the model will take into account. However, we do not yet have a virtual group and the reason for this is simple: our virtual individuals are alone and have no connection with each other. Moreover, in computer modeling, dealing with social relationships can be much more complicated than dealing with individual parameters, such as age and sex, for example. In this respect, there are several ways to model social networks that fall into at least two broad categories: (1) Modeling an existing group of individuals and trying to make a virtual group whose characteristics are as close as possible to those of the real group. (2) Creating theoretical groups whose characteristics and sociodemography are only constrained by the range within which the experimenter wants to assess the model. The first category is mainly used in explanatory modeling approaches, when trying to identify a mechanism and fit the outputs of the model with a data set. The second category of models is used more frequently in theoretical modeling, and

usually does not aim to fit collected data but rather to perform relatively complex and interdependent calculations. In the latter case, the model is then based on several assumptions and the experimenter aims to observe the patterns that will emerge from it given its initial state and the assumptions made [see for instance, Conradt & Roper, 2007].

The conceptual difference between these two categories of models is important when considering the implementation of a social layer. With models of the first category, the experimenter will have to collect data and evaluate with precision the social networks of real groups that he wants to “virtualize,” whereas proper networks will have to be built for theoretical groups with models of the second category.

How to Implement the Social Layer

If collecting data on age and sex of individuals is relatively easy most of the time (at least in captive or semi-free ranging conditions), the qualitative and quantitative evaluating or building of the relationships existing between all the different members of a group can be much longer and more complicated. The SNA framework offers different tools that can be used to efficiently implement the social layer in a model, but it can be tricky to find the right choice of parameters. Some of them are easy to handle from a computer coding point-of-view and others will offer a good view and/or better resolution of the network. Globally, the experimenter faces a dichotomic choice if he wants to work on an individual scale. On the one hand, he can choose a parameter that will focus on the association existing between a pair of individuals, or on the other hand, he can choose an individual-based parameter that will represent the position of this individual within the network. Given the type of model one is trying to build and the resolution at which the social layer should be represented, working with individual attributes (e.g. eigenvector centrality) can be much more convenient than implementing interindividual relational attributes (e.g. one of the association indexes). However, this latest type of attribute offers a more precise representation of a network than individual-based attributes, which basically just give an indication about the position of the individuals within the network, but not about their ties with each other. For instance, the model we described earlier for joining probabilities in the collective movements of macaques used interindividual association indexes. Another possibility of implementing the social layer would have been to use a centrality coefficient, changing the model to:

$$\psi_i = \lambda + \gamma \sum_{j=0}^k [C_j]$$

where C_j is the centrality coefficient for individual j . Thus, in that particular model, the joining probabilities

are driven by selective mimetism underlain by the centrality of already departed individuals. The postulate is quite different from the previous model, as the departure of an individual would impact all the remaining individuals in exactly the same way (i.e. the order of individuals when joining the movement would only eventually vary through the intrinsic departure probabilities, and only the joining latencies would be affected by the centrality of departed individuals). In the published model, the authors chose to use the association indexes, because this parameter has the best resolution in terms of individual preferences and is well suited when working on sequences and chain reactions, such as the order of joining in a group movement. It is essential to make the right choice of parameters for the implementation of the social layer in a model for the model's significance may strongly vary from the use of one social parameter to another.

From a more practical point-of-view, computer coding is generally much easier when using individual-based attributes as they can be set as an attribute of each individual, whereas coefficients characterizing an association between two individuals need to be associated with at least these two individuals and sometimes even oriented between these two individuals (i.e. the relation from i to j is not the same as the relation from j to i). Moreover, in a group of n individuals, an asymmetric association-based parameter (such as a rate of interaction) would lead to $[n*(n-1)]$ values to implement (i.e. $[n-1]$ values per agent, and each of these values has to be specifically directed toward another agent), whereas an individual-based attribute would require the handling of only n values (one for each agent). To summarize these points: the higher the number of individuals in a group, the higher the gain from choosing individual-based parameters over relational ones.

So far, we have focused on the parameters on the individual scale. However, the experimenter might prefer to use parameters from a more global perspective by working at a community, group, population, or even species level. Parameters, such as the diameter of the group or its modularity, are very easy to implement and are especially useful to gain feedback on the global structure of a group as an output of the model run.

Choosing the Parameters

Table I lists some social indexes that can be potentially used in models as well as example of application.

MODELING SOCIAL NETWORKS IN PRIMATES

It is important to be aware of the possible pitfalls when modeling social networks in primates. Indeed, most studies using the SNA framework, whatever

the type of animal, involve large groups with a very high variability in the way individuals are connected to each other [Whitehead, 2009]. However, most groups of primates are often composed of a relatively low number of individuals, which are almost all connected one to another. This means that even if the values of these relationships are different, cases in which two individuals wouldn't be connected at all remain limited in number. Although relatively small-sized groups mean a greater ease of computer coding, working with such groups also mean that weighted networks should be used [Sueur et al., 2011], whilst unweighted networks should be avoided, as the variation in the relationship intensity is no longer taken into account as long as two individuals have a non-null relationship. In the same way, certain social metrics, although used efficiently as parameters in large groups where a lot of interindividual associations are null, prove to be inadequate for use on a small or medium-sized group. The reason for this is simple: In small or medium-sized groups, very few associations are null and these parameters become, therefore, irrelevant in the study. For instance, the geodesic path length (i.e. the shortest path to connect two specific individuals one to another) often proves to be the wrong parameter for use in most primates groups, where two individuals can almost always be connected through only one or two other individuals.

It is also of primordial importance to make the right choice of data when building the network. Given the highly complex social repertoire of most of the primates, available data ranges from spatial proximity (interindividual distances) to occurrences of grooming or aggression. This important choice has to be made wisely in order to answer the issue in question. Progress is currently underway in this field to allow the pooling of several of these levels into a single multilayered network. This will be a great improvement, considering that networks built upon a single type of behavior are not always relevant and do not always suffice to explain the entire social structure of any given group of individuals.

DISCUSSION AND PERSPECTIVES

Among other very interesting features, the SNA framework offers a new perspective for dealing with complex polyadic interactions and the quantitative evaluation of relationships that were accounted for from a qualitative point of view until recently. The usefulness of this system goes much further. For instance, Corner et al. [2003] could demonstrate with the SNA not only that the social networks of groups of brushtail possums affect the transmission of tuberculosis, but also that the infection by this mycobacteria had a return effect on the social network features. However, despite broad application possibilities [Wey et al., 2008], SNA use is still underrepresented in species, such as primates, which have commonly

TABLE I. Non-Exhaustive List of Parameters to be Used for Social Network Modeling

Parameter	Short description	Class of variable	Ease of implementation	Ease of manipulation of the parameter	Resolution of the parameter	Example of application
Association indexes or rates of interaction	Most commonly used parameters to describe the content of a relationship between two individuals	Relational	-	+	+++	Can be used for any purpose, at an individual/relational level. They have the highest resolution
Eigenvector centrality	How well connected an individual is (number and strength of connections) and to whom	Individual	+	-	++	Any study taking into account the "sociality" of an individual without the need to clearly identify its affiliates
Degree/strength	Number of other individuals connected (degree)/the sum of the corresponding association indexes (strength)	Individual	+	+++	-	Rough social layer in disease transmission models
Diameter	Maximum geodesic path length in a network	Group	+++	++	-	Rough information of transmission possibilities within a group
Geodesic path length	The shortest path from one individual to another in a network (not defined or infinite if two individuals are not linked)	Relational	-	++	+	Probabilities of transmission of a disease or innovative behavior from one specific individual to another
Modularity	Difference between the proportion of the total association within clusters and the expected proportion when individuals associate randomly	Group	++	-	+	Investigation of the fission-fusion dynamic of a group
Clustering coefficient	The degree to which the associates of an individual are associated amongst themselves	Individual	+	+	-	Useful measure of the subgrouping state of an individual's affiliates
Reach	Overall strength of neighbors (indirect connectedness)	Individual	+	+	-	Rough information about an individual's potential coalition partners
Betweenness centrality	The number of shortest paths between other nodes that pass through the considered node	Individual	+	-	+	Impact of this individual in the transmission paths linking the other individuals

accepted high social skills [Kasper & Voelkl, 2009]. Moreover, SNA should not be perceived as a set of tools designed solely for the investigation of complicated social behaviors. Its field of application can be much broader, including disease transmission or even transmission of innovative behaviors where weak social ties can be a limiting factor and strong social ties can facilitate transmission [see Krause et al., 2007; Wey et al., 2008, as well as Sueur et al., 2011]. Moreover, when working on the social propagation of a new behavior, one would expect the network to show high gregariousness and a small diameter, as it would be more suitable for the efficient transfer of this behavior. However, these characteristics would also allow a disease to be transmitted more efficiently. Therefore, one needs to keep in mind that network characteristics which at first appear to be beneficial for a given behavior might turn out to be drawbacks when considering another behavior, and that the actual social structure of a real group is somehow a mean and a trade-off between all these different configurations.

The benefits that one can gain from using SNA become even more obvious when it comes to computer modeling. Indeed, simplification is often considered to be one of the main features of a model, yet if we implement an extra layer within it, it becomes relatively more complicated, and thus can sometimes provide a great improvement in the patterns produced by the models. For instance, the aforementioned model describing the initiation of group movements in Tonkean macaques was tested among other models. A model using a simple mimetic mechanism depending solely on the number of individuals having already departed, whatever their identities, was not able to fit the data [Sueur et al., 2009]. Other models were tested and included a model relying on kinship associations, for which the authors also used the SNA framework. So, this framework can be used in many contexts other than social relationships, as long as the associations between individuals are chosen with care.

Social relationships between individuals have often been thought to be potentially involved in a lot of mechanisms, even when they are not social mechanisms per se. One such case is the transmission of innovating behaviors, as observed several times in Japanese macaques (*Macaca fuscata*) on the islet of Kôshima [Fragaszy & Perry, 2003; Kawamura, 1959]. Previous studies suggested that, in the case of the sweet potato, washing behavior and the fish-eating behavior, mechanisms of social learning through vertical and horizontal transmissions could explain both the propagation pattern observed and the fact that it did not spread to the whole group [see Fragaszy & Perry, 2003; Lefebvre, 1995]. Lefebvre, 1995, used curve fitting of data to a positively accelerating function to conclude that social learning was involved in the sweet potato washing behavior.

However, it has since been shown that asocial learning could produce the same kind of propagation functions, raising the question of how we can efficiently distinguish between social and asocial learning [Galef, 2004]. To our knowledge, social relationships themselves were never directly assessed in the models developed for the sweet potato washing behavior, probably because no data on the social relationships bonding the members of the Kôshima group at that time were available. Even though it is widely accepted that social relationships bonding the individuals of a group have a great impact on their daily lives (especially in primates) and that they constitute potential pathways for information, disease, or behavioral transmissions, a quick overview of the available literature shows that very little has been done as yet to efficiently implement these hypotheses in computer models of transmission mechanisms. However, it remains certain that modeling approaches used with a social layer, whether they are theoretical or explanatory, would be a very interesting and promising tool for the investigation of such mechanisms and patterns of propagation of innovative behaviors. On a more general scale, these approaches can be considered an ideal tool for studying the dynamic of many group-scale phenomena.

ACKNOWLEDGMENTS

This research adhered to the American Society of Primatologists principles for the ethical treatment of primates. Armand Jacobs was funded by a grant from the French Ministry for Higher Education and Research.

REFERENCES

- Camazine S, Deneubourg JL, Franks NR, Sneyd J, Theraulaz G, Bonabeau E. 2001. Self-organization in biological systems. Woodstock, UK: Princeton University Press.
- Conradt L, Roper TJ. 2007. Democracy in animals: the evolution of shared group decisions. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 274:2317–2326.
- Corner LAL, Pfeiffer DU, Morris RS. 2003. Social-network analysis of *Mycobacterium bovis* transmission among captive brushtail possums (*Trichosurus vulpecula*). *Preventive Veterinary Medicine* 59:147–167.
- Croft DP, Krause J, James R. 2004. Social networks in the guppy (*Poecilia reticulata*). *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 271:S516–S519.
- Fragaszy D, Perry S. 2003. The biology of traditions: models and evidence. Cambridge: Cambridge University Press.
- Galef BG. 2004. Approaches to the study of traditional behaviors of free-living animals. *Learning and Behavior* 32:53–61.
- Jacobs A, Sueur C, Deneubourg JL, Petit O. 2011. Social network influences decision making during collective movements in brown lemurs. *International Journal of Primatology*. DOI: 10.1007/s10764-011-9497-8.
- Kasper C, Voelkl B. 2009. A social network analysis of primate groups. *Primates* 50:343–356.
- Kawamura S. 1959. The process of sub-culture propagation among Japanese macaques. *Primates* 2:43–60.

- Krause J, Croft D, James R. 2007. Social network theory in the behavioural sciences: potential applications. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 62:15–27.
- Lefebvre L. 1995. Culturally-transmitted feeding behaviour in primates: evidence for accelerating learning rates. *Primates* 36:227–239.
- Lusseau D. 2003. The emergent properties of a dolphin social network. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 270:S186–S188.
- Sueur C, Petit O, Deneubourg JL. 2009. Selective mimetism at departure in collective movements of *Macaca tonkeana*: an experimental and theoretical approach. *Animal Behaviour* 78:1087–1095.
- Sueur C, Jacobs A, Amblard F, Petit O, King A. 2011. How can social network analysis improve the study of primate behavior? *American Journal of Primatology*. DOI: 10.1002/ajp.20915.
- Wey T, Blumstein DT, Shen W, Jordan F. 2008. Social network analysis of animal behaviour: a promising tool for the study of sociality. *Animal Behaviour* 75:333–344.
- Whitehead H. 2009. SOCPROG programs: analysing animal social structures. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 63:765–778.
- Wolf JBW, Mawdsley D, Trillmich F, James R. 2007. Social structure in a colonial mammal: unravelling hidden structural layers and their foundations by network analysis. *Animal Behaviour* 74:1293–1302.

3.2. Les systèmes multi-agents

Tout modèle reposant sur un système multi-agents peut être caractérisé par une structure de base correspondant à la formule suivante (Amblard, 2003) :

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

M étant le modèle construit sur la base

- d'une population **A** d'individus ou agents. 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* ; Cohen et Levesque, 1988 ; Rao et Georgeff, 1991)
- d'un graphe d'interactions ou réseau social **G**, ensemble des relations sociales, qui contraint les interactions entre les entités du modèle
- 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

3.3. Principes généraux

Les objectifs principaux des modèles développés dans cette thèse étaient d'expliquer les latences de départ, le nombre et l'ordre d'adhésion des suiveurs observés lors des déplacements collectifs du groupe de lémur brun. L'étude des déplacements collectifs de ce groupe en conditions de semi-liberté offraient en effet un environnement contrôlé qui se prêtait particulièrement bien à une approche modélisatrice. La trop grande variabilité dans les conditions initiales des déplacements du groupe de macaque japonais ne m'ont pas permis d'utiliser cette même approche avec ce groupe.

Les modèles ont été développés sous Netlogo 3.1.4, un environnement de programmation pour la modélisation et la simulation en système multi-agents (Wilensky, 1999 ; Bryson *et al.*, 2007 ; Jovani & Grimm, 2008). Dans ces modèles, chaque individu du groupe de lémurs bruns est représenté par un agent caractérisé par plusieurs paramètres visant à en faire un « double virtuel » représentant au mieux l'individu original pour les caractéristiques d'intérêt. Ainsi chaque agent possède des variables représentant son âge, son sexe et son rang hiérarchique ainsi que les relations le liant aux autres agents, la nature de ces relations dépendant du modèle considéré. Ainsi, dans le modèle basé sur l'apparement, les relations implémentées évoluent entre 0 et 1 en fonction de leur similarité génétique (calculée d'après le pédigrée du groupe). Alors que dans le modèle prenant en compte l'affiliation, les valeurs implémentées correspondent aux indices d'associations observés pour chaque dyade dans le groupe d'étude. Cet indice est une variable continue allant de 0 (les individus n'ont jamais été vus en contact ensemble) à 1 (les individus ont toujours été vus en contact ensemble).

Les agents possèdent également une variable binomiale renseignant sur leur statut quant au déplacement en cours. Cette variable prend la valeur 1 (Vrai) si l'individu considéré a déjà rejoint le déplacement en cours et la valeur 0 (Faux) si l'individu n'a pas encore rejoint le déplacement en cours.

Une fois le modèle lancé, chaque cycle (ou pas de temps) correspond à un intervalle d'une seconde. Le moment où chaque individu va partir dépend en partie de sa probabilité intrinsèque de départ qui est implémentée dans le modèle, mais également de l'identité des individus déjà partis (en fonction du modèle). Au cours de chaque cycle, un nombre compris entre 0 et 1 est généré aléatoirement pour chaque agent qui n'est pas encore parti. Si ce nombre est plus grand que la probabilité de départ calculée pour cet agent, celui-ci va alors rejoindre le déplacement. Si ce nombre aléatoire est inférieur à la probabilité de départ de l'agent, alors celui-ci ne part pas encore. Le nombre de cycles (secondes) nécessaire au départ d'un agent est enregistré et constitue sa latence de départ. Chaque hypothèse et donc chaque modèle (indépendance des individus, mimétisme anonyme, mimétisme selon l'affiliation, mimétisme selon l'apparement et leadership) a été testée à l'issue de 1000 itérations.

3.4. Règles concernant l'agent initiateur

A l'exception du modèle d'indépendance des individus, l'agent initiateur est le seul dont la probabilité de départ ne va pas être influencée par les individus déjà partis. La probabilité de départ de l'initiateur ne va en effet dépendre que de sa probabilité de départ intrinsèque λ (Sueur *et al.*, 2009). Cette constance implique qu'au temps t la fraction des déplacements collectifs pour lesquels aucun individu n'est parti en premier (P_0) décroît de façon exponentielle. Ainsi quand aucun initiateur n'est encore parti à $t = 0$, $P_0 = 1$. P_0 décroît ensuite en fonction du temps et de la probabilité de départ de l'initiateur (Ψ_{01}).

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

avec

$$\Psi_{01} = \sum_{i=1}^N \lambda_i$$

Les latences moyennes de chaque individu i (ΔT_i) vont être égales bien que leurs probabilités individuelles respectives puissent être différentes :

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

Ainsi un individu avec une faible probabilité d'être le premier à partir va avoir une latence de départ plus faible quand il est ce premier individu à partir qu'un individu ayant une forte probabilité d'être le premier individu à partir. Les latences de départ moyennes de chaque individu ne sont donc pas différentes.

La fraction des déplacements collectifs pour lesquels un individu i est le premier à partir est obtenue par :

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

où M_i représente le nombre de déplacements collectifs initiés par l'individu i et M_T représente le nombre total de déplacements collectifs.

Dans le cas où l'on attribue aux agents des probabilités intrinsèques de départ identiques ($\lambda_i = \dots = \lambda_N = \lambda$), la probabilité individuelle d'être le premier individu à partir est alors de $1/N$. Sachant que $\Psi = N\lambda$, la latence devient alors :

$$\Delta T_{01} = \frac{1}{N\lambda}$$

3.5. Règles concernant les agents suiveurs

La probabilité de départ des agents suiveurs va quant à elle dépendre des individus déjà partis (à l'exception du modèle d'indépendance des individus) et elle va varier différemment en fonction de l'hypothèse testée.

3.5.1. *Modèle d'indépendance des individus*

Sous cette hypothèse, les individus sont considérés indépendants les uns des autres et ne s'influencent donc pas mutuellement. Par conséquent la probabilité de départ de chaque individu i demeure à chaque instant égale à sa probabilité intrinsèque λ_i .

Le nombre d'agents n'étant pas encore parti étant représenté par n et considérant le départ de l'individu j on a donc $n = N - (j - 1)$.

$\Delta T_{j-1,j}$ représente la latence inter-rang entre le suiveur $j-1$ et le suiveur j et il est égal à l'inverse de la somme des probabilités de départ des individus n'ayant pas encore bougé :

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

Ainsi, en considérant des probabilités de départ intrinsèques identiques entre les individus ($\lambda_i = \dots = \lambda_n = \lambda$) on obtient :

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

3.5.2. *Modèle du mimétisme anonyme*

Dans ce modèle comme dans les modèles de mimétisme suivants, l'hypothèse testée est celle d'une influence des individus déjà partis sur la probabilité de départ des individus restants. Cet effet mimétique va se traduire par l'apparition d'un coefficient de mimétisme C dans le calcul de la probabilité de départ des agents. L'utilisation de ce coefficient de mimétisme implique que la distribution des latences de départ des initiateurs et celle des suiveurs restent des exponentielles.

Dans le cas du mimétisme anonyme, la probabilité de départ d'un individu va être influencée par tous les individus déjà partis quelles que soient leur identité et les relations les liant à l'individu dont on considère la probabilité de départ. Sous cette hypothèse, l'équation de la probabilité de départ des n lémurs non encore partis de devenir le $j^{\text{ème}}$ individu à participer au déplacement est alors :

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

où C représente le coefficient de mimétisme et α exprime la synergie entre les individus. Dans les modèles mimétiques utilisés pour cette étude, je me limiterai au cas où l'impact du mimétisme évolue linéairement avec le nombre d'individus déjà partis ($\alpha = 1$).

On a donc :

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

et par conséquent :

$$\frac{1}{\Delta T_{j-1,j}} = (\lambda - C)(n + 1) + (2C + Cn - \lambda)j - Cj^2$$

Cette équation indique donc que l'inverse de la latence de départ (soit la probabilité de départ) est une fonction parabolique de j . Ainsi, avec des valeurs observées pour notre groupe d'étude donnant $\lambda = 9 \times 10^{-5} \text{ s}^{-1}$ et $n = N = 11$ on peut alors déterminer un ordre de grandeur pour le coefficient de mimétisme allant de 0,001 à 0,004. Différents coefficients de mimétisme ont donc

été testés dans cette plage ($C = 0,001 ; 0,002 ; 0,003$ et $0,004$) et des analyses sur la distribution des latences de départ observées au sein du groupe ont permis de montrer que le coefficient de mimétisme expliquant le mieux ces distributions était $C = 0,004$ (Voir l'article 4 pour plus de détails sur ces calculs).

3.5.3. *Modèle du mimétisme sous-tendu par la parenté*

Dans ce modèle, il y a toujours un effet mimétique et donc une influence des individus déjà partis sur la probabilité de départ des individus restants, mais cette influence dépend également du lien de parenté liant les individus partis à l'individu dont on considère la probabilité de départ (coefficient de similarité génétique). Par conséquent la probabilité de devenir le $j^{\text{ème}}$ participant varie en fonction de l'identité de l'individu i et des relations qui le lient aux individus déjà partis :

$$\Psi_i = \lambda + C \sum_{k=1}^{j-1} P_{(k,i)}$$

où $P_{(k,i)}$ représente le lien de parenté existant entre chaque individu k qui est déjà parti et l'individu i .

Ainsi, plus un agent est apparenté aux agents déjà partis et plus sa probabilité de départ est élevée.

3.5.4. *Modèle du mimétisme sous-tendu par l'affiliation*

Dans ce modèle, le calcul de la probabilité de départ des individus est identique à celui du mimétisme sous-tendu par la parenté à la différence que la relation considérée entre les individus n'est plus celle de l'apparentement mais la relation affiliative qui les lie. La probabilité de devenir le $j^{\text{ème}}$ participant varie donc à nouveau en fonction de l'individu i .

L'équation de probabilité de devenir le $j^{\text{ème}}$ participant pour un individu i est donc :

$$\Psi_i = \lambda + C \sum_{k=1}^{j-1} A_{(k,i)}$$

où $A_{(k,i)}$ représente le lien affiliatif existant entre chaque individu k qui est déjà parti et l'individu i .

Ainsi, plus un agent est affilié aux agents déjà partis et plus sa probabilité de départ est élevée.

3.5.5. *Modèle du leadership*

Avec ce modèle, j'ai voulu tester l'hypothèse selon laquelle le suivi des individus lors d'un déplacement collectif ne dépendrait que de l'identité de l'initiateur de ce déplacement.

Dans le modèle de mimétisme anonyme, tous les individus partis étaient pris en considération et la probabilité de devenir le $j^{\text{ème}}$ participant était donc donnée par :

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

Dans ce modèle du leadership, seul l'initiateur est pris en considération dans la probabilité de départ des individus restants. On obtient par conséquent :

$$\Psi_j = (\lambda + C(j_1 \times 1 + j_{2 \rightarrow n} \times 0)^\alpha)n$$

soit, avec $\alpha = 1$ dans cette étude :

$$\Psi_j = (\lambda + C(j_1))n$$

4. Analyse des données

4.1. Analyses des réseaux sociaux

Les relations préférentielles que certains individus entretiennent au sein d'un groupe, qu'elles soient motivées par la dominance, l'apparement ou l'affiliation influent fortement les comportements des individus et la structure du groupe comme je l'ai évoqué précédemment. De nombreuses études se sont cantonnées à étudier ces relations dans une dimension dyadique sans chercher à en avoir une vue d'ensemble à l'échelle du groupe. Il existe pourtant un cadre de travail particulièrement adapté à l'étude de l'ensemble de ces relations à l'échelle du groupe : les SNA (pour *Social Network Analyses*).

Issues de la théorie des graphes et utilisées tout d'abord dans le domaine des sciences humaines, avant d'être reprises par la physique et en chimie afin d'étudier les associations de particules, les SNA ont mis un certain temps avant d'être utilisées en biologie et dans l'étude des sociétés animales. Depuis lors, elles ont pu montrer leur potentiel avec de nombreuses études tirant parti de leurs avantages par rapport à une approche dyadique classique, notamment au cours de la dernière décennie (Whitehead, 1997, 1999 ; Croft *et al.*, 2004, 2005 ; Lusseau *et al.*, 2006 ; Krause *et al.*, 2007 ; Wey *et al.*, 2008 ; James *et al.*, 2009). Leurs atouts majeurs sont l'utilisation d'une approche intégrative des relations à l'échelle du groupe, sans isoler chaque paire d'individus, et surtout l'apport d'une dimension quantitative à des relations qui n'étaient trop souvent abordées que qualitativement. Les SNA constituent donc un outil de choix pour l'étude d'espèces particulièrement sociales, comme les primates, chez lesquelles les relations ne se limitent pas à un état de tout-ou-rien (Kappeler & Van Schaik, 2002 ; Mitani & Amstler, 2003 ; Flack *et al.*, 2006 ; Kasper & Voelkl, 2009 ; Sueur *et al.*, 2011).

L'estimation des relations interindividuelles au sein du groupe peut se faire sur la base d'indices d'associations (calculés à partir de données de proximité spatiales, une distance D étant établie en-deçà de laquelle deux individus sont considérés comme associés.) ou de données comportementales (toiletage, agression, etc.). Les données comportementales sont souvent considérées comme plus précises que celles relevant d'associations spatiales mais elles nécessitent cependant un très grand nombre d'événements observés pour que le réseau social

construit représente fidèlement la structure réelle du groupe. De plus, les associations spatiales constituent une très bonne alternative chez les espèces pour lesquelles des facteurs comme l'âge, le sexe ou encore le rang hiérarchique vont conditionner la structure spatiale des groupes. Ainsi chez de nombreuses espèces de primates, les associations spatiales entre individus ne se font pas aléatoirement mais de manière spécifique et reflètent la qualité des relations interindividuelles (Hemelrijk, 1990 ; 2002a,b,c).

Durant cette thèse j'ai choisi d'utiliser principalement les indices d'association. En effet, les données de proximités spatiales ne dépendant pas de l'occurrence active d'un comportement comme pour le toilettage, le grand nombre de données récoltées permet d'obtenir des réseaux plus robustes que par les données de toilettage. En effet, ces dernières sont particulièrement sensibles aux fluctuations d'échantillonnage pour les dyades les moins fréquemment formées, aboutissant à des matrices pour lesquelles certaines valeurs nulles peuvent alors être purement artéfactuelles. Chez les primates le contact étant la 'distance' la plus appropriée pour discriminer efficacement les relations individuelles (*i.e.* tous les individus affiliés passent un minimum de temps en contact là où des individus non affiliés peuvent ne jamais être observés en contact), j'ai choisi d'utiliser des indices d'associations basés sur ces contacts corporels.

A partir de scans de contact (*i.e.* relevés des identités des individus en contact corporels) effectués toutes les 15 minutes en dehors des épisodes de déplacements collectifs, j'ai donc calculé pour chaque dyade l'indice d'association *Half-Weight Index* (HWI ; Cairns & Schwager, 1987). La formule de cet indice pour deux individus *i* et *j* est la suivante :

$$A_{i,j} = \frac{x}{x + y_{ij} + \frac{y_i + y_j}{2}}$$

où *x* représente le nombre de scans pour lesquels les individus *i* et *j* ont été vus associés (deux individus étant considérés associés quand ils étaient en contact corporel) ; *y_{ij}* est le nombre de scans pour lesquels les individus *i* et *j* ont été vus non associés (*i.e.* à distance l'un de l'autre) ; *y_i* et *y_j* sont les nombres de scans pour lesquels seul l'individu *i* et l'individu *j* (respectivement) ont été observés.

Dans la mesure où je disposais également des données comportementales pour le toilettage (comportement affiliatif) chez le groupe de macaques japonais, j'ai pu corrélérer cette

matrice comportementale à la matrice d'associations spatiales (Dietz R-test ; $\rho = 0.712$; $p < 0.0001$) montrant ainsi la validité de cette dernière pour rendre compte fidèlement des relations affiliatives.

Dans le groupe de macaques japonais, j'ai également calculé la centralité de chaque individu au sein du réseau en utilisant l'*eigenvector centrality*. Ce coefficient prend en compte non seulement le nombre et l'intensité des relations d'un individu i avec tous les individus j auxquels il est relié (relations directes), mais également le nombre et l'intensité des relations impliquant ces individus j (relations indirectes). Ce coefficient est donc calculé de façon itérative dans la mesure où il faut connaître la centralité de j pour estimer celle de i et que cette dernière est également nécessaire à l'estimation de celle de j (Bonacich, 2007 ; Whitehead, 1997, 2007). Cet indice, parmi les plus utiles dans les analyses de réseaux sociaux, permet d'évaluer efficacement ce qu'on pourrait qualifier « d'importance » et de « position sociale » d'un individu dans un réseau en prenant en compte l'ensemble des relations qui le constituent (Whitehead, 2008, 2009).

Tous les calculs d'indices et de coefficients dans le cadre des SNA ont été réalisés à l'aide de SOCPROG 2.4 (Whitehead, 1997 ; 2007 ; 2009). Les sociogrammes utilisés pour représenter les réseaux sociaux ont tous été construits à l'aide de Ucinet/Netdraw 6.0 (Borgatti *et al.*, 2002).

4.2. Analyses statistiques

Les analyses sur le nombre d'individus participant aux déplacements ont été réalisées via des modèles linéaires généralisés (GLM) pour lesquels la variable dépendante suivait une distribution de Poisson (comptage d'individus) afin de tester les effets de l'âge et du rang hiérarchique. L'effet du sexe sur le nombre d'individus participant a quant-à-lui été testé via des tests de Mann-Whitney-Wilcoxon. Les analyses sur les latences de départ des individus font appel à des régressions linéaires (LM) et à des tests de Mann-Whitney-Wilcoxon.

Pour tester d'éventuelles corrélations entre facteurs (principalement entre les variables indépendantes) j'ai effectué des corrélations de Pearson à chaque fois que cela était possible et des corrélations par rang de Spearman quand cela n'était pas le cas. Pour les corrélations de

matrices, j'ai effectué des tests R de Dietz qui sont moins sensibles aux « données extrêmes » (*outliers*) que les tests de Mantel. Les données obtenues par simulation informatiques ont quant à elles été comparées aux données observées sur le groupe grâce à des tests de Kolmogorov-Smirnov.

Le chapitre V fait également appel à des modèles mixtes (LMM & GLMM) afin d'intégrer les facteurs sociaux et écologiques sans multiplier les tests statistiques et tout en implémentant les individus comme facteur aléatoire. Ces modèles ont été testés contre l'hypothèse nulle (modèle incluant uniquement la constante et les individus en facteur aléatoire ; Faraway, 2006) à l'aide d'un test de vraisemblance maximum G (*maximum likelihood ratio G-test*). Le logiciel R ne donnant pas de P-value pour les différents facteurs à effet fixe des LMM, j'ai utilisé des chaînes de Markov avec la méthode Monte-Carlo (MCMC) afin d'obtenir les P-values pour ces facteurs (Bates & Sarkar, 2007).

Tous ces tests ont été effectués sous R 2.13.0 (R Development Core Team, 2011) avec une significativité des résultats fixée pour une P-value inférieure à $\alpha = 0,05$. Les modèles mixtes ont été réalisés à l'aide de la librairie `lme4` pour R (Bates & Maechler, 2010)

CHAPITRE III

GENERALISATION DE L'INFLUENCE

DU SYSTEME SOCIAL SUR LES

DECISIONS COLLECTIVES

«Il faut toujours accepter les décisions de l'autorité, parce que c'est l'autorité qui doit prendre en dernier ressort les décisions.»

Gérard Bessette, 1961
Les pédagogues

« Should I Stay or Should I Go ? »

The Clash

1. Etude de l'influence du système social sur les prises de décision chez les Strepsirrhiniens

1.1. Préambule à l'article 3

L'étude des déplacements collectifs de plusieurs espèces de lémuriformes a conduit Kappeler (2000) à s'interroger sur la nature des facteurs pris en compte lors de ces processus décisionnels. Il a formulé deux classes d'hypothèses pouvant expliquer le rôle prépondérant des femelles, phénomène observé chez toutes les espèces étudiées jusqu'alors (Petter, 1962 ; Wilson *et al.*, 1989 ; Sauther & Sussman, 1993 ; Kubzdela *et al.*, 1992 ; Erhart & Overdorff, 1999 ; Overdorff *et al.*, 2005). Tout d'abord une hypothèse « sociale » selon laquelle les femelles conduiraient les déplacements collectifs grâce à leur statut de dominance, toutes les espèces étudiées présentant en effet une dominance des femelles sur les mâles. L'autre hypothèse est qualifiée d' « écologique » et voit en ce rôle prépondérant des femelles une conséquence de leurs besoins physiologiques plus importants et/ou d'une éventuelle meilleure connaissance du territoire, les femelles restant dans le groupe qui les a vues naître, contrairement aux mâles qui dispersent (i.e. qui migrent dans d'autres groupes) quand ils atteignent la maturité sexuelle.

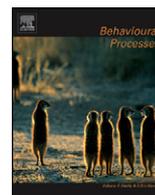
Dans cet article, je teste l'existence de différences interindividuelles dans le succès à initier des déplacements collectifs chez le lémur brun, une espèce qui se différencie des autres lémuriformes par une absence de dominance des femelles sur les mâles. Le fait de mettre en évidence un rôle prépondérant des femelles viendrait invalider l'hypothèse sociale et conforter l'hypothèse écologique. À l'inverse, une absence de différence interindividuelle serait cohérente avec le style social très tolérant de cette espèce, quand bien même elle ne pourrait pas totalement invalider l'hypothèse écologique. En effet, dans la mesure où cette étude a été menée dans des conditions semi-naturelles, l'hypothèse écologique pourrait éventuellement conduire à ce résultat dans un environnement où les ressources ne seraient pas limitées et l'environnement connu de tous.

1.2. Article 3 : The influence of social organisation on leadership in brown lemurs (*Eulemur fulvus fulvus*) in a controlled environment



Contents lists available at ScienceDirect

Behavioural Processes

journal homepage: www.elsevier.com/locate/behavproc

Rapid reports

The influence of social organisation on leadership in brown lemurs (*Eulemur fulvus fulvus*) in a controlled environment

A. Jacobs^a, M. Maumy^b, O. Petit^{a,*}

^a IPHC-DEPE, Equipe d'éthologie des primates, UMR 7178, Centre National de la Recherche Scientifique-Université Louis Pasteur and Centre de Primatologie, Strasbourg, France
^b IRMA, Laboratoire de Statistique, UMR 7501, Centre National de la Recherche Scientifique-Université Louis Pasteur, Strasbourg, France

ARTICLE INFO

Article history:

Received 22 October 2007

Received in revised form 12 May 2008

Accepted 16 May 2008

Keywords:

Leadership
 Group movements
 Decision-making
 Lemuriformes

ABSTRACT

Studies on leadership during group movements in several lemur species showed that females were responsible for the travelling choices concerning time and direction. Interestingly, in these species females are dominant over males. We investigated the influence of social organisation upon leadership processes by studying a lemur species in which social organisation is characterized by the absence of female dominance: the brown lemur (*Eulemur fulvus fulvus*). The study was conducted on a semi-free ranging group of 11 individuals and the analysis performed on 69 group movements showed that all the individuals could initiate a group movement. In 34 cases, the whole group moved. There was no significant difference in the number of start attempts or in the number of group members involved from one initiator to another. Moreover, there was no effect of sex or age of the initiator on the number of individuals following it or on the speed of the joining process. Therefore, the leadership observed is widely distributed to all group members. These results support the hypothesis of an influence of social organisation upon the decision-making processes but still remain to be studied in a more relevant ecological context.

© 2008 Elsevier B.V. All rights reserved.

1. Introduction

The main and most widespread hypothesis concerning the existence of social groups is based on the existence of benefits such as a decrease in predation risks and improved foraging efficiency (Chapman and Chapman, 2000). However, several drawbacks are inherent in this way of life. Indeed, individuals belonging to a group almost always belong to different classes of age, sex and reproductive state. Consequently, they are likely to present divergent needs at different times. Yet, the group has to stay cohesive so as to continue to benefit from the aforementioned advantages (Conradt and Roper, 2000). Therefore, group members have to reach a communal decision concerning where and when to travel to, decision that may be crucial to their fitness (Conradt and Roper, 2005). Two processes have been described to achieve this goal in groups of non-human primates depending on the number of individuals involved in the decision-making process. This number may vary from one individual ('individual leadership') to the whole group ('distributed leadership'). Individual leadership has been described in mountain gorillas (*Gorilla gorilla beringei*) where the dominant male is the only one to make travel decisions, on behalf of all group members (Schaller, 1963). In contrast, in white-faced capuchins (*Cebus*

capucinus) almost every individual is involved in the decision-making process which is consequently referred to as a distributed leadership (Leca et al., 2003; Meunier et al., 2006). Leadership observed during collective movements has been notably studied in mammals and especially in primates. Among those species investigated, several were lemurs of Madagascar (Lemuriformes) and the results highlighted that in all these lemur species, females were primarily responsible for the time and direction of departures (*Propithecus diadema*: Erhart and Overdorff, 1999; *Lemur catta*: Sauther and Sussman, 1993; *Eulemur macaco*: Petter, 1962). Moreover, all of these species are characterized by the fact that females are dominant over males. Therefore, one of the hypotheses put forward to explain the predominant role of females in group movements is that females would initiate and lead group movements because they are the dominant sex. We have studied group movements of a semi-free ranging group of brown lemurs (*E. fulvus fulvus*), a species characterized by an absence of female dominance (Roeder et al., 2002). Thus, should initiation of group movements be based upon social system, females would have a much more moderated role to play in this species and the leadership would be extended to both sexes.

2. Materials and methods

2.1. Subjects

The studied group of brown lemurs (*E. fulvus fulvus*) was raised at the Primatology Centre of the Louis Pasteur University, Strasbourg,

* Corresponding author. Tel.: +33 388107457; fax: +33 388107456.
 E-mail address: odile.petit@c-strasbourg.fr (O. Petit).

France. Group size was of 11 individuals, including five adult males (13, 10, 4, 3 and 3 years), four adult females (16, 11, 6 and 3 years) and two juveniles (2 and 1 year; both were males). The group lived in semi-free ranging conditions in a 0.2 ha enclosure where individuals could forage in trees. They also had access to an inner enclosure where they could eat commercial pellets *ad libitum* and had access to water. Once a week, their diet was enhanced with fruits and vegetables, but not during the observation bouts.

2.2. Observations

Observations were conducted between June 2006 and September 2006 for a total of 179 h. They were performed twice a day, from 8:30 to 10:00 and from 14:30 to 16:00. Three digital video cameras were used to record every movement made by each individual. The criterion used to characterize a 'start attempt' was an individual moving away from the periphery of the group for at least 10 m in less than 40 s. These behaviours were recorded using 'all-occurrence sampling' (Altmann, 1974) and the individual responsible for it was called the 'initiator'. The attempt was considered 'failed' if no individual had followed the initiator at least 5 m during the subsequent 15 min. Otherwise, the number of followers was collected as well as their identity and time of departure (for more details, see Leca et al., 2003).

2.3. Statistical analyses

The dependant variables used to characterize group movement were the number of individuals involved in it and the latency of the first individual joining. The independent variables used here were the age and sex of the initiators. The hierarchical ranks of individuals were assessed using competition to access a valuable food resource (orange juice). As the age and hierarchical rank of the lemurs of this group were correlated (Pearson's correlation; $\rho = -0.798$, $P < 0.0001$), data analyses were performed using only their age, for which the reliability was better. The number of individuals involved in group movements is a continuous as well as a discrete variable, thus it was assessed with a generalized linear model (GLM) using a Poisson law. Non-parametric tests (χ^2 , binomial tests and Mann–Whitney–Wilcoxon tests) were also used along with simple linear regression. All these analyses have been performed using the statistical software R (release 2.6.2; R Development Core Team, 2007). The significance level was set at 0.05.

3. Results

A total of 69 start attempts were recorded during the study, in 67 of which at least one follower has followed the initiator and 34 of them involved the whole group (Fig. 1). The mean distance covered by the initiator during a collective movement was 28 ± 11 m. All of the 11 group members performed at least four start attempts (range: 4–8, Fig. 2). There was no significant difference in the number of start attempts between individuals ($N = 69$; $\chi^2 = 2.45$; d.f. = 10; $P = 0.990$). The two failed start attempts were performed by the two oldest females. The number of group movements initiated by females was 24 (35.8%) compared to 43 (64.18%) initiated by males, which is not statistically different from the sex ratio of the group: 36.4% females and 63.6% males (binomial test; $P = 1$). Moreover, a Mann–Whitney–Wilcoxon test revealed no significant difference between the number of individuals involved in movements led by females and by males ($W = 578$; $N_{\text{female}} = 26$; $N_{\text{male}} = 43$; $P = 0.806$) nor for the joining latencies during joined attempts ($W = 454$; $N_{\text{female}} = 24$; $N_{\text{male}} = 43$; $P = 0.420$). The influence of the initiator's age upon the number of followers was then

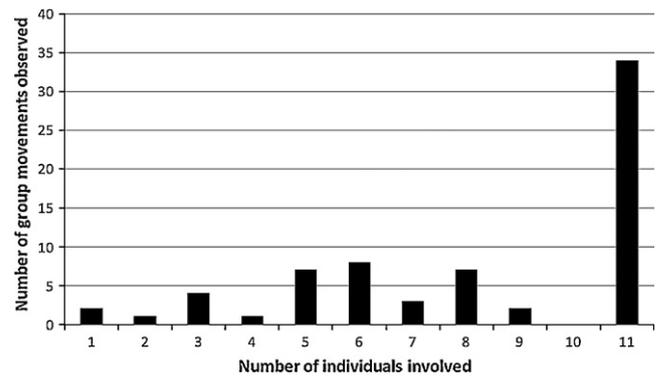


Fig. 1. Number of group movements observed as a function of the number of individuals involved.

assessed using a GLM (AIC = 331.78; d.f. = 67; $z = 1.412$; $P = 0.16$), which showed no statistically significant effect. A simple linear regression showed no statistically significant effect of initiator's age upon joining latencies ($F = 0.58$; $P = 0.450$; adjusted $R^2 = -0.006$).

4. Discussion

The mean path length for the study group, 28 m, was within the range recorded for wild groups of another brown lemur subspecies, the red-fronted brown lemur (*E. fulvus rufus*) (daily path length: 961 m, Overdoff, 1993; 138 m, Sussman, 1974). For these two wild groups, the daily path length of one of the group was nearly sevenfold longer than the other. Indeed, use of space by brown lemur groups is known to be highly flexible with up to 100-fold difference in home range sizes among populations (Kappeler, 2000). Any individual of this group of semi-free ranging brown lemurs was able to initiate group movements with no significant difference either in the number of start attempts made or in the relative success of these attempts from one individual to another. Moreover, the number of followers and the joining latency of the first follower involved in the group movement were not dependant on the identity of its initiator, either for its sex or for its age. Therefore, consensus decision-making seems to be based upon a fully distributed leadership in this species, unlike the ones observed in the other lemur species previously studied, and where the leadership seems to be concentrated only upon females. This result may be explained by the difference of social organisation observed between these species. The dominance relationships with no systematic effect of gender along with mild agonistic behaviours and presence of recon-

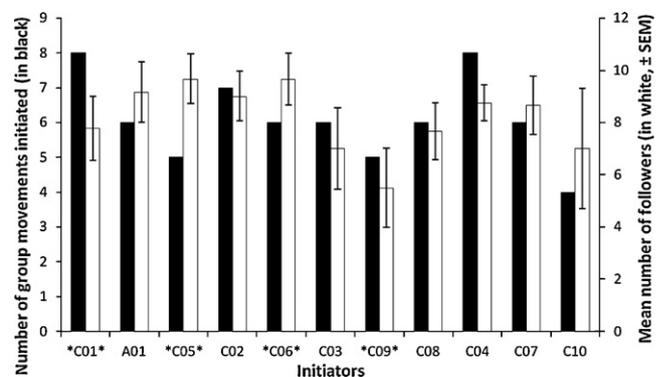


Fig. 2. Number of start attempts (in black) and mean number of followers (in white, \pm S.E.M.) given the identity of the initiator of a group movement. Individuals are organised by decreasing age from left to right. Individuals whose names are between * (C01, C05, C06 and C09) are females.

ciliation processes (Kaufman, 1996) characterizing brown lemurs, may explain the widely distributed leadership observed in this study. Another interesting point is that brown lemurs and black lemurs (*E. macaco*) experience the same eco-ethologic pressures and are genetically very closely related (Sussman, 1974; Fornasieri, 1991). Despite these convergences, black lemurs exhibit a type of leadership that is concentrated upon females (Petter, 1962). Thus, the main difference between these two species that could account for the variation in leadership might have its roots in social organisation, black lemurs being characterized by female dominance. Therefore the hypothesis of an influence of social organisation upon the leadership type is likely to be valid in this case, as has also been found in macaque species (Sueur and Petit, 2008). This hypothesis can also explain the differences found between the patterns of initiation of two groups of black-and-white ruffed lemurs (*Varecia variegata*) studied by Overdorff et al. (2005). In that study the authors observed that group movements were initiated preferentially by a female in a group of which she was the most dominant individual, whereas they were preferentially led by a male in a group where the alpha female had died recently and that did not display female dominance because other females were immature at that time. However, the group in the present study was raised in semi-free ranging condition without any ecological pressure (such as predation or diet depletion). Consequently, an influence of the raising conditions on distributed leadership remains plausible even if the very high cohesion displayed by group members does not support this hypothesis. Indeed, more than half of the successful group movements (34 out of 67) involved the whole group. Moreover, it never occurred that 10 individuals would have got involved and that a single one would have stayed behind. These facts highlight a very high level of cohesiveness that lead us to think that the results observed in the 0.2 ha enclosure are still relevant of the ones that would have been found in the wild. Nevertheless, studies of wild groups of brown lemurs in a more relevant ecological context remain to be performed to highlight any possible difference with the leadership observed in semi-free ranging conditions. And eventually, one should assess a possible effect of environmental factors. Indeed, groups of a given species might exhibit significantly different group movement decision-making patterns depending on the intensity of ecological pressure they are exposed to. In such a case, it would be interesting to focus on the impact and relative proportions of ecological and social factors underlying group movement decision-making.

Acknowledgements

The authors would like to acknowledge Pierre Ulrich, Marion Gaurivaud and Laetitia Marechal for their help during this study,

as well as the trainees: Mathieu Laparie, Antoine Wystrach and Capucine Gallet. We also thank Lewis Halsey from the University of Roehampton for English editing as well as two anonymous reviewers for their helpful comments on an earlier version of this manuscript.

References

- Altmann, J., 1974. Observational study of behaviour: sampling methods. *Behaviour* 49, 227–267.
- Chapman, C.A., Chapman, L.J., 2000. Determinants of group size in primates: the importance of travel costs. In: Boinski, S., Garber, P.A. (Eds.), *On the Move*. University of Chicago Press, Chicago, pp. 24–42.
- Conradt, L., Roper, T.J., 2000. Activity synchrony and social cohesion: a fission–fusion model. *Proc. R. Soc. B* 267, 2213–2218.
- Conradt, L., Roper, T.J., 2005. Consensus decision-making in animals. *Trends Ecol. Evol.* 20, 449–456.
- Erhart, E.M., Overdorff, D.J., 1999. Female coordination of group travel in wild *Propithecus* and *Eulemur*. *Int. J. Primatol.* 20, 927–940.
- Fornasieri, I., 1991. Communications olfactives et relations sociales chez deux espèces de lémuriens (*Lemur fulvus* et *Lemur macaco*): Contribution à l'étude des fonctions du marquage olfactif. Thèse de Doctorat. Université Louis Pasteur, Strasbourg.
- Kappeler, P.M., 2000. Grouping and movement patterns in Malagasy primates. In: Boinski, S., Garber, P.A. (Eds.), *On the Move*. University of Chicago Press, Chicago, pp. 470–490.
- Kaufman, R., 1996. The nature and frequency of agonism in free-ranging and semi-free-ranging brown lemurs *Eulemur fulvus*. *Primates* 37, 335–350.
- Leca, J.B., et al., 2003. Distributed leadership in semifree-ranging white-faced capuchin monkeys. *Anim. Behav.* 66, 1045–1052.
- Meunier, H., et al., 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.
- Overdorff, D.J., 1993. Ecological and reproductive correlates to range use in red-bellied lemurs (*Eulemur rubriventer*) and rufous lemurs (*Eulemur fulvus rufus*). In: Kappeler, P.M., Ganzhorn, J.U. (Eds.), *Lemur Social Systems and Their Ecological Basis*. Plenum Press, New York, pp. 167–178.
- Overdorff, D.J., et al., 2005. Does female dominance facilitate feeding priority in black-and-white ruffed lemurs (*Varecia variegata*) in southeastern Madagascar? *Am. J. Primatol.* 66 (1), 7–22.
- Petter, J.J., 1962. Ecological and behavioral studies of Madagascar lemurs in the field. *Ann. N.Y. Acad. Sci.* 102, 267–281.
- R Development Core Team, 2007. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0. URL <http://www.R-project.org>.
- Roeder, J.J., et al., 2002. Conflict and postconflict behaviour in two lemur species with different social organizations (*Eulemur fulvus* and *Eulemur macaco*): a study on captive groups. *Aggress. Behav.* 28, 62–74.
- Sauther, M.L., Sussman, R.W., 1993. A new interpretation of the social organization and mating system of the ringtailed lemur (*Lemur catta*). In: Kappeler, P.M., Ganzhorn, J.U. (Eds.), *Lemur Social Systems and Their Ecological Basis*. Plenum Press, New York, pp. 111–121.
- Schaller, G.B., 1963. *The Mountain Gorilla: Ecology and Behavior*. University of Chicago Press, Chicago, p. 431.
- Sueur, C., Petit, O., 2008. Shared or unshared consensus decision in macaques? *Behav. Proc.* 78, 84–92.
- Sussman, R.W., 1974. Ecological distinctions in sympatric species of Lemur. In: Martin, R.D., Doyle, G.A., Walker, A.C. (Eds.), *Prosimian Biology*. Duckworth, London, pp. 75–108.

2. Généralisation de l'influence du système social sur la prise de décision collective dans le genre *Macaca*

2.1. Préambule à l'article 4

L'hypothèse sociale que je viens de traiter chez les lémurs a également été émise chez les Haplorrhiniens, et tout particulièrement pour le genre *Macaca* qui se caractérise par une grande diversité des sociétés et des styles sociaux que ses espèces présentent (Thierry, 2004). Sueur et Petit (2008a,b) ont montré des différences dans le succès des initiations des déplacements collectifs entre le macaque rhésus et le macaque de Tonkean. En effet, les déplacements collectifs du macaque de Tonkean, une espèce présentant une tolérance sociale très développée, reposent sur un consensus partagé tandis que ceux du macaque rhésus, une espèce intolérante socialement, reposent sur un consensus partiellement partagé où les individus les plus dominants et les plus âgés jouent un rôle plus important que les autres. Toutefois, cette influence du style social sur les processus décisionnels a été mise en évidence chez seulement deux espèces de macaques parmi les quelques 20 qui constituent ce genre. De plus, ces études ont été réalisées dans un environnement semi-naturel, ce qui amène les auteurs à s'interroger sur la robustesse de ce phénomène dans des conditions plus naturelles.

Dans cet article je teste si cette influence du style social sur les processus décisionnels est généralisable à une autre espèce de macaque et surtout, si cette règle reste applicable en milieu naturel. Pour ce faire, le macaque japonais constitue un modèle tout à fait adéquat dans la mesure où son style social est très similaire à celui du macaque rhésus avec une faible tolérance sociale et un népotisme élevé. Dans un environnement où les seules pressions écologiques notables sont les variations saisonnières en ressources alimentaires, l'étude des déplacements collectifs d'un groupe sauvage pendant la saison où les ressources sont les plus abondantes me permettra de comparer l'influence du style social chez cette espèce à celle observée chez le macaque rhésus.

2.2. Article 4 : Social structure affects initiations of group movements in wild Japanese macaques but not recruitment success

Article submitted to the International Journal of Primatology.

**Social structure affects initiations of group movements in Japanese macaques
but not recruitment success**

Armand Jacobs^{1,2,3}, Kunio Watanabe³ & Odile Petit^{1,2,4}

1: Université de Strasbourg, IPHC, 23 rue Becquerel, 67087 Strasbourg, France.

2: CNRS, UMR7178, 67037 Strasbourg, France.

3: Primate Research Institute, Department of Ecology and Social Behavior, Kyoto University, Japan.

4: Social Ecology Unit, Free University of Brussels, Belgium.

Corresponding Author: O. Petit, Evolutionary Ethology Team, Department of Ecology, Physiology and Ethology, Institut Pluridisciplinaire Hubert Curien, 23, rue Becquerel, 67087 Strasbourg Cedex 2, France. E-mail address: odile.petit@iphc.cnrs.fr

Word count: 4985 words

ABSTRACT

Research on collective movements has often focused on the identities of individuals having prominent roles in decision-making about where and when to go. These studies have searched for

socio-demographic parameters that could explain the success of these individuals as leaders of the group or initiators of group movements. Previous studies on macaques have shown that the organization of collective movements in semi-free-ranging conditions was driven by group social structure. We investigated the group movements of a socially intolerant macaque species, the Japanese macaque, in the wild. In line with previous studies of macaques, we found that the process underlying collective movements was driven by social structure. Here, we show that more dominant individuals initiated more collective movements. However, dominance did not affect the success of an initiation (i.e. the number of individuals joining). Additionally, we show that kinship strongly constrained the associations observed in females during collective movements. These results reflect the social structure of Japanese macaques, where strong power asymmetry and kinship relationships constrain the majority of interactions between individuals within the group.

Keywords: collective decision-making, social structure, kinship, *Macaca fuscata*

1 INTRODUCTION

2 Collective movements are amongst the most fascinating phenomena to be observed in the
3 wild. In some species, these movements can involve up to thousands of individuals displaying an
4 amazing level of coordination and synchronization. This is explained by the fact that collective
5 movements require maintaining the spatial and temporal cohesion of the group. Even though this
6 cohesion is relative and can vary enormously from one species to another, one of the mainstays of
7 studies on collective movements is that a social group needs to remain cohesive for its members
8 to benefit from group-living (principle benefits include reduced predation threat and increased
9 foraging advantages; Alexander, 1974; Chapman & Chapman, 2000; Krause & Ruxton, 2002;
10 Majolo et al., 2008). However, despite these advantages, there are certain costs, as cohesion
11 induces a significant increase in social pressures experienced by the group members. Indeed, in
12 many groups, individuals are likely to have different ages, sex, dominance ranks, reproductive
13 statuses, motivations, etc. and therefore they do not necessarily have the same needs at the same
14 time (Conradt et al., 2009; Conradt & Roper, 2009). Moving together towards a single destination
15 is therefore difficult when individuals have such varied requirements. Who in the group chooses
16 when to depart and where to go next? And more importantly: through which mechanisms are
17 these decisions achieved?

18 Studies on the topic have typically identified two kinds of mechanisms (Petit & Bon,
19 2010; King & Sueur, this issue). First there is self-organization, in which individual decisions
20 only take into account the action of each local neighbor, and where individuals are not aware of
21 the global structure of the group when moving (Deneubourg & Goss, 1989; Camazine et al.,
22 2001). This type of mechanism with simple local rules is especially expected in species with
23 large group sizes where global communication (i.e. information transmission among all group

24 members) is therefore more difficult to achieve (Detrain & Deneubourg, 2006). The second type
25 of mechanism is called consensus decision-making and relies on the existence of one or several
26 key individuals (potentially all the individuals) that will lead the group through their socio-
27 demographic status and/or use specific behaviors to recruit joiners (Boinski & Garber, 2000;
28 Conradt & Roper, 2003; 2005; Meunier et al., 2008; Sueur & Petit, 2010). More generally, the
29 mechanisms on which collective movements rely can vary along several axes: 1 – Degree of
30 complexity (from simple mimetic rules to display of motivations and intentional recruiting); 2 –
31 Range of perception and communication (from local mechanisms to global mechanisms) and 3 –
32 The intensity of the conflict of interests existing between the individuals (from low to high)
33 (Conradt & Roper 2005).

34 When considering consensus decision mechanisms, another relevant question arises: If
35 specific individuals take decisions and lead the group, who are they? Does a sole individual lead
36 the group, with the other group members abiding by its decision (unshared consensus)? Does a
37 small set of individuals with specific socio-demographic parameters decide (partially shared
38 consensus)? Or are all the individuals involved in the decisions (equally shared consensus)?
39 Moreover, the identities of the individuals involved can vary from one collective movement to
40 another or remain consistent (consistent leadership). In King and Sueur's summary of studies to
41 date (this issue) on decision-making processes in primates, it becomes evident that all these
42 different types of consensus decision-making have been found -more or less frequently- in
43 different species. For species displaying unshared or partially shared consensus decision-making,
44 it seems that socio-demographic parameters (e.g. age, sex or hierarchical rank) of the leader (i.e.
45 individual responsible for the joining of an important number of individuals; Pyritz et al., in
46 press) and/or the initiator (i.e. first individual to depart) are involved in the success of collective

47 movements (Erhart & Overdorff, 1999; Leca et al., 2003; Couzin et al., 2005; Overdorff et al.,
48 2005; Fischhoff et al., 2007; Sueur & Petit, 2008a; King & Cowlishaw, 2009; King, 2010). Sueur
49 & Petit (2008b) investigated the social factors that could be involved in the initiations of
50 collective movements in semi-free-ranging groups of Tonkean macaques (*Macaca tonkeana*) and
51 rhesus macaques (*M. mulatta*). They found that the social structure of these two species could
52 account for the differences observed in patterns of both initiation and joining of individuals.
53 Indeed, the relatively tolerant social style of Tonkean macaques resulted in an equally shared
54 consensus whereas the much more intolerant rhesus macaque displayed a partially shared
55 consensus, with juveniles and sub-adults never initiating collective movements and dominant
56 individuals having more followers. However, of the 21 extant species of macaques, these are the
57 only two that have been studied in relation to this topic so far, and like many other studies on
58 collective movements, these observations were carried out within a controlled environment with
59 non-natural ecological pressures (i.e. with ad libitum food and without the natural ecological
60 pressures that individuals would face in the wild). Even though the groups remained cohesive and
61 kept moving collectively, it is reasonable to ask whether the identities of the successful initiators
62 would have been the same in a context where a mistake in the time and destination of the
63 collective movements could have implied an actual cost for the group members, as one would
64 have observed in the wild.

65 The *Macaca* genus is an interesting model for studying the impact of social structure, as
66 its species show very strong variations in their social behavior and styles (see Thierry et al.,
67 2004). This is why Thierry (2000) proposed to arrange the social styles of macaque species along
68 a 4-grade scale based upon 14 behavioral traits. The scale ranges from grade 1 (the most
69 intolerant macaque species, including rhesus macaques) to grade 4 (the most tolerant species,

70 including Tonkean macaques). Along with rhesus macaques, only two other species belong to
71 grade 1, Japanese macaques (*Macaca fuscata*) and Taiwanese macaques (*M. cyclopis*). These
72 species are characterized by a very steep dominance gradient and a social life governed by strict
73 rules (Thierry, 2004). This is important as power asymmetry determines who may interact with
74 whom, and distribution of choices regarding interactions is then skewed in favor of high-ranking
75 individuals (Thierry, 2000; Thierry et al., 2004). This would explain the prominent role that
76 dominant individuals would have in decision-making in rhesus macaques compared to Tonkean
77 macaques. Japanese and rhesus macaques are also well known for their “classical nepotistic
78 hierarchy” or “classical matrilineal dominance structure” (Chapais & Berman, 2004; Thierry et
79 al., 2004). Indeed, a female’s hierarchical rank in these species can be predicted from her kinship
80 bonds with other females. Therefore, kinship is strongly linked to dominance hierarchy and there
81 are strong alliance-based power asymmetries in which kin-support by mothers, grandmothers and
82 sisters is essential (Chapais et al., 1991; Chapais & Berman, 2004).

83 In this study we investigated the collective movements of Japanese macaques in the wild
84 and assessed whether their social structure had an impact on these movements. We especially
85 assessed whether their decision-making patterns were similar to that observed during collective
86 movements of semi free-ranging rhesus. If the effect of social structures upon decision-making
87 patterns remains valid under natural conditions, we expect the initiations and joining patterns of
88 wild Japanese macaques to be similar to those observed in semi-free-ranging rhesus macaques, as
89 the social structures of these two species are very similar. We therefore expect to observe
90 dominant individuals taking a prominent role in the initiation of collective movements. We also
91 expect to see an effect of kinship on the order of joining, given the strong influence it has on
92 social interactions in Japanese macaques.

93 **METHODS**

94 *Subjects and environment*

95 Our study group belonged to the endemic subspecies of Japanese macaques living on
96 Yakushima Island (*Macaca fuscata yakui*; Kagoshima prefecture, southern Japan) and ranged
97 within an 80 ha forest area on the western coast of the island. This subspecies faces no consistent
98 predation pressure. However, food availability remains quantitatively and qualitatively dependent
99 on seasonal changes even though the coastal forest in which our group was ranging consists of a
100 secondary ever-green forest with a sub-tropical climate (Tsuji, 2010; Jacobs, unpublished data).
101 The high density of Japanese macaques on the island (80 individuals / km² and 4.2 groups / km²;
102 see Saito et al., 1998 and Sugiura et al., 2000) results in relatively strong inter-individual food
103 competition (Agetsuma, 1995). The forest is also host to a large population of endemic sika deer
104 (*Cervus nippon yakushimae*) that forages intensively on forest undergrowth, resulting in good
105 visibility for macaques on the ground. The group was already habituated and consisted of 30
106 adult individuals (5 yr old or more) that could be identified on the basis of anatomo-
107 morphological differences: 4 fully integrated ‘central’ males, 8 ‘peripheral’ males, less well
108 integrated than the central males (segregation made from Social network analysis, unpublished
109 data), 18 females, 7 sub-adult individuals (four years old) and 23 juveniles and infants
110 (individuals less than four years old). Details about the adult and sub-adult individuals can be
111 found in Table 1. The group composition did not change during the course of the study and its
112 size and sex ratio were within the range observed for this species in other studies (see Nakagawa
113 et al., 2010). Observations for this study were conducted in the autumn from September to
114 October 2008, when food availability is best for the Japanese macaques of the coastal forests in
115 Yakushima due to abundant fruit supplies (Tsuji, 2010; Jacobs, unpublished data). We chose to

116 restrict our studies to this period in order to avoid seasonal variations in the ecological
117 environment. Data on 156 collective movements were recorded during this period.

118 The dominance ranks of individuals were established by recording submissive behavior
119 (*avoidance* and *silent bared-teeth*) and unidirectional conflicts during spontaneous agonistic
120 events (recorded through all occurrences sampling). We then carried out an analysis of
121 hierarchical rank order via Matman (de Vries et al., 1993) and checked the hierarchy linearity for
122 both males ($h' = 0.85$, $p < 0.0001$) and females ($h' = 0.91$, $p < 0.0001$). Kinship data were obtained
123 from researchers having followed the group before our study (Tarnaud, Hernandez & MacIntosh,
124 personal communication) and were found to be as expected in Japanese macaques: ranks of
125 matriline were strongly correlated to hierarchical ranks of females (Kawamura, 1958; Chapais,
126 2004; Spearman's rank correlation, $S = 9.55$, $P = 4.33 * 10^{-15}$, $r_s = 0.99$).

127 *Preliminary study and group cohesion*

128 In August 2008, the first author (A. J.) conducted a preliminary study in order to choose
129 the proper criteria to define a collective movement in wild Japanese macaques. During this
130 preliminary study, we saw that the group had relatively low cohesion with inter-individual
131 distances that could reach up to 500m (mean inter-individual distances for all the adult
132 individuals: 46 ± 22 m : see Sugiura et al., this issue). Therefore, the individuals were rarely seen
133 all together at the same location at the same time and the majority of collective movements
134 involved only a fraction of the group members (see Jacobs, 2010). As a consequence, the initial
135 conditions for each of these collective movements could vary, particularly as regards the number
136 and identity of individuals within visual contact of the initiator of the collective movement at
137 departure time. We therefore had to correct the data accordingly (See the *Analysis* section).

138 During this preliminary study, A.J. also observed that only adult individuals initiated collective
139 movements as observed in rhesus macaques (Sueur & Petit, 2008b). Younger individuals were
140 therefore discarded as potential initiators for the analysis. Moreover, collective movements
141 initiated by ‘peripheral’ males systematically led to the joining of other peripheral males alone.
142 Consequently we decided to discard these movements (N=23), as too much discrepancy could
143 occur with collective movements initiated by ‘central’ males. However, ‘peripheral’ males could
144 also join collective movements initiated by ‘central’ individuals. Juveniles and infants were not
145 taken into account for the analysis as they always followed their mother or more occasionally one
146 of the central males and never initiated a group movement independently (Jacobs, unpublished
147 data).

148 *Observation procedure and definitions*

149 By studying the proportion of individuals moving according to the distance traveled
150 during the preliminary study, we could establish a threshold at 50 m to qualify a collective
151 movement start attempt (see Pyritz et al., 2010). We completed this criterion with a time limit of
152 200 s in order to differentiate initiations from a mere sum of consecutive foraging movements.
153 We therefore defined a collective movement as an event when an individual that walked for at
154 least 50 meters in less than 200 seconds was followed by at least 2 other adult individuals (we
155 kept a minimum number of 3 individuals in order to exclude movements linked to sexual consorts
156 or aggressions). This type of criteria is similar to that used by Sueur & Petit (2008b) for other
157 macaques species, but with values which are better adapted to studies in the wild and to the
158 spatial dispersion observed in our group (see Jacobs, 2010).

159 As all the individuals were rarely seen together at the same time, A. J. followed semi-
160 randomly chosen adult individuals (i.e. individuals that were randomly selected before the
161 observation bouts but that could be replaced by others belonging to the same ‘category’ –central
162 males, central females, peripheral males– if the chosen individual could not be found) for 1-hour
163 bouts of focal animal sampling in order to follow each of them for the same amount of time.
164 When an individual (not necessarily the focal individual) first moved further than 5 m without
165 switching activity, the all-occurrences sampling method was then used to record its identity and
166 time of departure as well as those of other individuals that moved further than 5 m, without
167 switching activity, in a direction that formed an angle $< 45^\circ$ with the first departed individual’s
168 orientation. This second set of criteria was necessary in order to collect departure data for any
169 individuals that could follow before the 50 m criterion was reached by the first departed
170 individual. If this first departed individual later met the criteria (moving at least 50 m within 200
171 s; both criteria were established empirically after the preliminary study), it was then qualified as
172 *initiator* and its movement was considered as a *start attempt*. If at least two other adult
173 individuals followed this initiator, the start attempt was then qualified as *joined* and the event was
174 considered as a *collective movement*, otherwise the start attempt was considered as *non-joined*
175 (time limit for the joining of other individuals: 5 min). The joining orders of females were also
176 used to build a matrix of associations during group movements using the Half-Weight Index
177 (HWI; Whitehead, 1999). This matrix was then turned into a binary matrix of preferred and
178 avoided associations (i.e. adult females traveling together respectively more or less often than the
179 mean association observed for any possible couple of adult females in the group) in order to be
180 compared to the matrix of kinship relationships for adult females.

181 We conducted instantaneous scan sampling to collect data on individuals that were in
182 contact with one another and the identities of all the individuals that were visible to the observer
183 at the time of the scan. These instantaneous scans were conducted every 15 min, except when
184 collective movements occurred (i.e. scans stopped when a start attempt was performed, in order
185 to avoid auto-correlation of data). A mean of 15 ± 9 individuals were sampled during these scans.

186 *Material*

187 Data were collected in the field by A.J. using a fully ruggedized laptop computer
188 (Panasonic CF19 ‘Toughbook’) and software designed especially for this study by A.J. The
189 identities and behavior of individuals were recorded with automatic time-stamps through the
190 tactile screen of the Toughbook. Distances were measured with visual cues and a Garmin 60 CSx
191 GPS (mean error calculated by the GPS during the study period: ± 6 m). A second observer
192 equipped with the same material was present in the field and followed randomly-chosen adult
193 individuals for another study, allowing us to calculate inter-individual distances by comparing
194 GPS logs.

195 *Analysis*

196 Data on the number of individuals that took part in a collective movement were divided by the
197 number of individuals that were visible to the initiator at departure time so as to correct the skew
198 on the number of potential joiners. The success of collective movements was therefore assessed
199 using the proportion of available individuals that actually joined the movement (hereafter called
200 *proportion of followers*). In the same way, data on the number of initiations made by each
201 individual were corrected by the number of times that this individual was identified during the
202 instantaneous scans. Indeed, even though the same amount of focal animal sampling was

203 performed for each adult individual, we recorded start attempts made by any individual that was
204 present while following our focal animal since the focus was on collective movements. Some
205 individuals were therefore in the observer's field of view more often and thus had higher
206 probabilities of being observed making a start attempt. The result, hereafter referred to as the
207 *standardized number of initiations*, was calculated using the following formula:

$$X_i' = \frac{X_i}{T_i} * 1000$$

208 with X_i' being the standardized number of initiations for individual i calculated from T: the time
209 that individual i was visible for the observer and X: the number of initiations recorded for
210 individual i . The coefficient of 1000 allowed us to retain the number of initiations as an integer
211 value.

212 The 133 collective movements that were kept for analysis were analyzed with the
213 following non-parametric statistics: Chi-square tests for homogeneity, Mann-Whitney-Wilcoxon
214 tests, Dietz's R-tests and Spearman rank correlations. We also used Poisson regressions
215 (generalized linear models or quasi-GLM-models following a Poisson distribution) with robust
216 standard errors (estimated with the sandwich estimator) for tests on the standardized number of
217 initiations. All the analyses were performed in R statistical software (version 2.12.1) with $\alpha=0.05$.
218 Means are \pm SD.

219

220 **RESULTS**

221 Individuals spent 22% of their time budget moving (but not necessarily with other
222 individuals) and the mean distance covered during a collective movement was 118 ± 42.5 m.

223 Over the 133 analyzed collective movements, 32 were initiated by a central male and 101 by a
224 female. We did not observe any start attempts by central individuals which failed to attract
225 joiners (i.e. *non-joined start attempts*) whereas 39% of start attempts by peripheral males did so.
226 On average, 12 ± 8 individuals participated in the collective movements and only nine collective
227 movements involved all the group members.

228 *Individual propensity to initiate*

229 Figure 1 shows the standardized number of initiations for each central and adult
230 individual. They were all able to initiate at least one collective movement, with the exception of
231 the youngest and most subordinate adult female (F18). We found that the identity of the initiator
232 had a significant effect on the standardized number of initiations (Chi-square test for
233 homogeneity, $\chi^2 = 629.86$, $df = 21$, $P < 2.2 * 10^{-16}$). This difference was found in both males
234 (Chi-square test for homogeneity, $\chi^2 = 34.23$, $df = 3$, $P < 1.77 * 10^{-7}$) and females (Chi-square test
235 for homogeneity, $\chi^2 = 574.56$, $df = 17$, $P < 2.2 * 10^{-16}$). We then assessed which factors were
236 responsible for this difference in the initiation rate. We found that the sex of the initiator had no
237 significant effect on the standardized number of initiations performed (Mann-Whitney-Wilcoxon,
238 $W = 54.5$, $n_{\text{males}} = 4$, $n_{\text{females}} = 18$, $\text{mean}_{\text{males}} = 0.12$, $\text{mean}_{\text{females}} = 0.08$, $P = 0.125$). We then
239 considered the hierarchical rank and found that it had a significant effect on the number of
240 initiations attempted by central males (Poisson regression, $df = 3$, $z = -2.81$, $P = 0.005$, $\beta = -0.18$)
241 and by females (Poisson regression, $df = 17$, $z = -2.43$, $P = 0.015$, $\beta = -0.07$). Thus, the more
242 dominant an individual was, the more initiations it attempted.

243 *Success of initiators*

244 Figure 2 shows the proportion of individuals participating in group movements according
245 to the identity of the initiator. Sex of the initiator did not affect recruitment success (Mann-
246 Whitney-Wilcoxon, $W = 1866.5$, $n_{\text{males}} = 32$, $n_{\text{females}} = 101$, $\text{mean}_{\text{males}} = 85.86$, $\text{mean}_{\text{females}} = 79.74$,
247 $P = 0.161$). The hierarchical rank of the initiator did not explain the difference in the proportion
248 of individuals joining the group movement for either male initiators (Spearman's rank correlation,
249 $S = 5989.28$, $P = 0.60$) or female initiators (Spearman's rank correlation, $S = 191093.1$, $P = 0.26$).

250 *Influence of kinship*

251 We assessed the influence of kinship on the joining process by testing the correlation
252 between the matrix of kinship relationships for females and the matrix of their associations
253 during group movements (Half-weight Association Index, see methods). A Dietz's R-test showed
254 a strongly significant effect ($P = 1 * 10^{-14}$, $\rho = 0.86$) showing that females belonging to the same
255 matriline moved together.

256

257 **DISCUSSION**

258 Our results show a strong effect of dominance on the individual propensity to initiate
259 collective movements, with both male and female higher-ranking individuals initiating collective
260 movements more often than their conspecifics. However, results do not show that dominance
261 rank of initiators has an effect on recruitment success (i.e. it does not affect the number of
262 individuals joining the collective movements started by these initiators). We also found that the

263 associations observed during the collective movements were strongly dependent on kinship
264 relationships.

265 Considering the high social intolerance (Thierry, 2004) and the importance of the kinship
266 and matriline (Chapais, 2004) in Japanese macaques, these results are consistent with the
267 hypothesis that social structure drives collective decision making in macaques (Sueur & Petit,
268 2008b). One could have predicted that the influence of the social structure on collective decision-
269 making observed in semi-free ranging groups of macaques would diminish in natural conditions
270 where ecological pressures are thought to be one of the main limiting factors. In such a case it is
271 often theorized that the oldest individuals from the philopatric sex should be leading the group
272 because they are thought to have a better knowledge of their environment, or that females would
273 lead because of their high energy requirements when gestating or lactating (Erhart & Overdorff,
274 1999; Kappeler, 2000; Overdorff et al., 2005; Barelli et al., 2008; Pyritz et al., this issue).
275 However, in our case, sex was not found to influence either the number of initiations or the
276 success of the initiators. It is also important to note that even if only adult individuals initiated
277 collective movements, dominance is not correlated to age in Japanese macaques in which
278 hierarchical ranks are inherited within a matriline with a ‘youngest ascendancy’ mechanism
279 (Chapais & Berman, 2004). Therefore the effects of dominance we observed are not a
280 consequence of the age or experience of individuals.

281 Our results display the same trend as those obtained by Sueur & Petit (2008b) in rhesus
282 macaques. In rhesus macaques (a socially intolerant species), dominant individuals were more
283 often seen to be located at the front of progressions, and group members preferred to join high-
284 ranking or related individuals. In Tonkean macaques however (a relatively socially tolerant
285 species), the number of initiations were equally distributed amongst the group members, as was

286 the success of initiators (Sueur & Petit, 2008b; Sueur et al., 2009). Japanese macaques being very
287 close to rhesus macaques from a social structure perspective, we expected dominance and kinship
288 to be a relevant factor in Japanese macaques as well. However, even though the results we
289 obtained follow this trend and are much more similar to those of rhesus macaques than those of
290 Tonkean macaques, the way in which dominance shapes the organization of collective
291 movements at departure time seems to differ slightly between Japanese and rhesus macaques.
292 Indeed, in Japanese macaques, dominance affected the individual propensity to initiate collective
293 movements but not the success of the initiators, whereas both of these parameters were impacted
294 by dominance in rhesus macaques.

295 This difference in the success of initiators could possibly be imputable to the existence of
296 different mechanisms for collective movements in these two species, but is much more likely to
297 be linked to differences in the environmental conditions (conditions involved in the same
298 mechanisms for these two species) in which both studies were performed. Indeed, the group of
299 rhesus macaques studied by Sueur & Petit (2008b) was bred in semi-free ranging conditions,
300 whereas our study involved a wild group of Japanese macaques ranging in an 80 ha area. The
301 biggest difference found between the two groups was that only very few collective movements
302 (nine) involved the whole group of Japanese macaques. As stated in the results section, the
303 overall cohesion of the group was weak and individuals very often formed subgroups that could
304 sometimes be physically distant from each other (i.e. out of visual communication range and
305 sometime even out of vocal communication range). Whereas Sueur & Petit (2008b) assessed
306 differences in the percentage of the whole group that would join the collective movement
307 according to the initiator's identity, in Japanese macaques we had to assess the differences in the
308 percentage of joining individuals within the initiator's field of vision in order to take this

309 dispersion into account. As a consequence, only a subset of the group members was considered as
310 potential joiners. Finally, in a case of spontaneous spatial segregation of individuals, those
311 located in the spatial proximity of the initiator are likely to be affiliated with him/her. Therefore,
312 the percentage of joining individuals was calculated on a basis of both preferred and avoided
313 individuals for the initiator in rhesus macaques, while it was calculated on a basis of almost only
314 preferred individuals in Japanese macaques. This would explain the high percentage of potential
315 joiners that would eventually join collective movements, and could also explain the lack of non-
316 joined attempts in ‘central’ individuals, whereas we observed such non-joined attempts in
317 ‘peripheral’ individuals. Indeed, central individuals with more affiliated individuals than
318 peripheral males (by definition) would thus have greater probabilities of being followed by at
319 least two individuals compared to peripheral males.

320 Even though our free-ranging group was in a natural environment, it faced relatively mild
321 ecological pressures (i.e. no predation threat, a warm-temperate/subtropical climate and abundant
322 food available during the study period; see Tsuji, 2010). This allowed us to be closer to the
323 pressures at work in semi-free-ranging conditions than we would have been with species facing
324 heavy predation threat and low food availability. Thus, although we did not investigate the
325 impact of ecological pressures in the present study, only the available space and within-group
326 scramble competition for resources of interest seemed to be major differences between our study
327 and that previously conducted on rhesus and Tonkean macaques (Sueur & Petit, 2008a,b). These
328 two factors are most probably the cause of the weak overall cohesion observed in our group
329 (Jacobs, 2010), and we are now proceeding to analyses on the impact of the seasonal variations
330 on decision-making and patterns of collective movements of this group.

331 In this study we showed that dominance and kinship were factors determining the
332 organization of collective movements at departure time in Japanese macaques. We expected this
333 result given the known intolerance of this species, its high power asymmetry and the fact that
334 both dominance and kinship constrain most interactions between individuals in this species.
335 Moreover, these results are concordant with the results obtained in rhesus macaques, whose
336 social structure is very similar to that of Japanese macaques. The strong influence of social
337 relationships found in Japanese macaques is similar to that observed during group movements of
338 semi free-ranging brown lemurs (*Eulemur fulvus*: Jacobs et al., 2011). However, in this tolerant
339 species in which the dominance relationships are much weaker than those of Japanese macaques,
340 the dominance status of the initiators did not affect the propensity to initiate or the recruitment of
341 other individuals (Jacobs et al., 2008). Co-feeding networks of wild desert baboons (*Papio*
342 *ursinus*) could also be correlated to the affiliative relationships bonding the individuals but not to
343 their genetic relatedness. The situation is different in Japanese macaques as affiliative and kinship
344 relations are strongly intricated in this species.

345 The results of this study allow us to make a step further into the generalization of the hypothesis
346 of social structure underlying mechanisms of collective movements to groups living in a natural
347 environment. Further studies should be conducted on the influence of ecological factors,
348 especially to assess if social factors remain involved in groups facing stronger ecological
349 pressures.

350 **Acknowledgments:**

351 We would like to thank the Wildlife Research Center of Kyoto University and the
352 Yakushima Forest Office for their permission to conduct the fieldwork and for their help during
353 this study. We are very grateful to Andrew MacIntosh, Alexander Hernandez and Michael
354 Huffman for the extensive support they provided, and also thank the two anonymous reviewers
355 for their comments on an earlier version of this manuscript. Armand Jacobs was funded by a
356 grant from the French Ministry of Research and Education as well as a grant from the French
357 Ministry of Foreign Affairs. We also greatly appreciate the financial contribution made by the
358 International Journal of Primatology for A.J.travel costs to the XXIII Congress of the
359 International Primatological Society in Kyoto, Japan.

360 **REFERENCES**

- 361 Agetsuma, N. (1995). Foraging synchrony in a group of Yakushima macaques (*Macaca fuscata*
362 *yakui*). *Folia Primatologica*, 64(4), p.167-179.
- 363
- 364 Alexander, R.D. (1974). The evolution of social behavior. *Annual Review of Ecology and*
365 *Systematics*, 5, 326-383.
- 366
- 367 Barelli, C., Boesch, C., Heistermann, M. & Reichard, U.H. (2008). Female white-handed gibbons
368 (*Hylobates lar*) lead group movements and have priority of access to food resources.
369 *Behaviour*, 145, 965-981.
- 370
- 371 Boinski, S. & Garber, P.A. (2000). *On the move*, Chicago: University of Chicago Press.
- 372
- 373 Camazine, S., Deneubourg, J.L., Franks, N.R., Sneyd, J., Theraulaz, G. & Bonabeau, E. (2001).
374 *Self-organization in biological systems*, Woodstock, UK: Princeton University Press.
- 375
- 376 Chapais, B. (2004). How kinship generates dominance structures: a comparative perspective. In
377 B. Thierry, M. Singh, & W. Kaumanns, (eds). *Macaque societies: A model for the study of*
378 *social organization*. Cambridge University Press, Cambridge, 186–208.
- 379
- 380 Chapais, B. & Berman, C.M. (2004). *Kinship and behavior in primates*, New York: Oxford
381 University Press US.
- 382
- 383 Chapais, B., Girard, M. & Primi, G. (1991). Nonkin alliances, and the stability of matrilineal
384 dominance relations in Japanese macaques. *Animal Behaviour*, 41(3), 481-491.
- 385
- 386 Chapman, C.A. & Chapman, L.J. (2000). Determinants of group size in primates: the importance
387 of travel costs. In S. Boinski & P. A. Garber, (eds). *On the move*. Chicago: University of
388 Chicago Press.
- 389
- 390 Conradt, L., Krause, J., Couzin, I.D. & Roper, T.J. (2009). "Leading According to Need" in Self-
391 Organizing Groups. *American Naturalist*, 173(3), 304-312.
- 392
- 393 Conradt, L. & Roper, T.J. (2003). Group decision-making in animals. *Nature*, 421(6919), 155-8.
- 394
- 395 Conradt, L. & Roper, T.J. (2005). Consensus decision making in animals. *Trends in Ecology &*
396 *Evolution*, 20(8), 449-456.
- 397
- 398 Conradt, L. & Roper, T.J. (2009). Conflicts of interest and the evolution of decision sharing.
399 *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 364(1518), 807-
400 819.
- 401
- 402 Couzin, I.D., Krause, J., Franks, N.R. & Levin, S.A. (2005). Effective leadership and decision-
403 making in animal groups on the move. *Nature*, 433(7025), 513-516.
- 404

- 405 Deneubourg, J.L. & Goss, S. (1989). Collective patterns and decision-making. *Ethology Ecology*
406 *& Evolution*, 1(4), 295-311.
407
- 408 Detrain, C. & Deneubourg, J.L. (2006). Self-organized structures in a superorganism: do ants
409 "behave" like molecules? *Physics of Life Reviews*, 3(3), 162-187.
410
- 411 Erhart, E. & Overdorff, D.J. (1999). Female Coordination of Group Travel in Wild Propithecus
412 and Eulemur. *International Journal of Primatology*, 20(6), 927-940.
413
- 414 Fischhoff, I.R., Sundaresan, S.R., Cordingley, J., Larkin, H.M., Sellier, M.-. & Rubenstein, D.I.
415 (2007). Social relationships and reproductive state influence leadership roles in
416 movements of plains zebra, *Equus burchellii*. *Animal Behaviour*, 73(5), 825-831.
417
- 418 Jacobs, A. Maumy M., Petit O. (2008). The influence of social organisation on leadership in
419 brown lemurs (*Eulemur fulvus fulvus*) in a controlled environment. *Behavioural Processes*,
420 79(2), 111-113.
421
- 422 Jacobs, A. (2010). Group cohesiveness during collective movements: travelling apart together.
423 *Behavioural Processes*, 84(3), 678-680.
424
- 425 Jacobs, A., Sueur C., Deneubourg J.-L. & Petit O. (2011). Social Network Influences Decision
426 Making During Collective Movements in Brown Lemurs (*Eulemur fulvus fulvus*).
427 *International Journal of Primatology*, 32(3), 721-736.
428
- 429 Kappeler, P.M. (2000). Grouping and movement patterns in Malagasy primates. In S. Boinski &
430 P. A. Garber, (eds). *On the Move*. Chicago, 470–490.
431
- 432 Kawamura, S. (1958). The matriarchal social order in the minoo-B Group. *Primates*, 1(2), p.149-
433 156.
434
- 435 King, A.J. (2010). Follow me! I'm a leader if you do; I'm a failed initiator if you don't?
436 *Behavioural Processes*, 84(3), 671-674.
437
- 438 King, A.J. & Cowlshaw, G. (2009). All together now: behavioural synchrony in baboons.
439 *Animal Behaviour*, 78(6), 1381-1387.
440
- 441 King, A.J. & Sueur C. (this issue). Where next? Group coordination and collective decision-
442 making by primates. *International Journal of Primatology*, *this issue*.
443
- 444 Krause, J. & Ruxton, G.D. (2002). *Living in Groups*, Cambridge, UK: Oxford University Press.
445
- 446 Leca, J.-., Gunst, N., Thierry, B. & Petit, O. (2003). Distributed leadership in semifree-ranging
447 white-faced capuchin monkeys. *Animal Behaviour*, 66(6), 1045-1052.
448
- 449 Majolo, B., de Bortoli Vizioli, A. & Schino, G. (2008). Costs and benefits of group living in
450 primates: group size effects on behaviour and demography. *Animal Behaviour*, 76(4),
451 1235-1247.

452
453 Meunier, H., Deneubourg, J.L. & Petit, O. (2008). How many for dinner? Recruitment and
454 monitoring by glances in capuchins. *Primates*, 49(1), 26-31.
455
456 Nakagawa, N., Nakamichi, M. & Sugiura, H. (2010). *The Japanese Macaques*, Springer.
457
458 Overdorff, D.J., Erhart, E.M. & Mutschler, T. (2005). Does female dominance facilitate feeding
459 priority in black-and-white ruffed lemurs (*Varecia variegata*) in southeastern Madagascar?
460 *American Journal of Primatology*, 66(1), 7-22.
461
462 Petit, O. & Bon, R. (2010). Decision-making processes: the case of collective movements.
463 *Behavioural Processes*, 84(3), 635-647.
464
465 Pyritz, L., Fichtel, C. & Kappeler, P. (2010). Conceptual and methodological issues in the
466 comparative study of collective group movements. *Behavioural Processes*, 84(3), p.681-
467 684.
468
469 Pyritz, L., Kappeler, P. & Fichtel, C. (this issue). Coordination of group movements in wild red-
470 fronted lemurs: Processes and influence of ecological and reproductive seasonality.
471 *International Journal of Primatology*, this issue.
472
473 Pyritz, L., King, A., Sueur, C., Fichtel, C. (in press). Reaching a Consensus: Terminology and
474 Concepts Used in Coordination and Decision-Making Research. *International Journal of*
475 *Primatology*, in press.
476
477 Saito, C., Sato, S., Suzuki, S., Sugiura, H., Agetsuma, N., Takahata, Y., et al. (1998). Aggressive
478 intergroup encounters in two populations of Japanese macaques (*Macaca fuscata*).
479 *Primates*, 39(3), p.303-312.
480
481 Sueur, C. & Petit, O. (2008a). Shared or unshared consensus decision in macaques? *Behavioural*
482 *Processes*, 78(1), 84-92.
483
484 Sueur, C. & Petit, O. (2008b). Organization of group members at departure is driven by social
485 structure in *Macaca*. *International Journal of Primatology*, 29(4), 1085-1098.
486
487 Sueur, C. & Petit, O. (2010). Signals use by leaders in *Macaca tonkeana* and *Macaca mulatta*:
488 group-mate recruitment and behaviour monitoring. *Animal Cognition*, 13(2), 239-248.
489
490 Sueur, C., Petit, O. & Deneubourg, J.L. (2009). Selective mimetism at departure in collective
491 movements of *Macaca tonkeana*: an experimental and theoretical approach. *Animal*
492 *Behaviour*, 78(5), 1087-1095.
493
494 Sugiura, H., Saito, C., Sato, S., Agetsuma, N., Takahashi, H., Tanaka, T., et al. (2000). Variation
495 in Intergroup Encounters in Two Populations of Japanese Macaques. *International*
496 *Journal of Primatology*, 21(3), p.519-535.
497

- 498 Sugiura, H., Shimooka, Y., Tsuji, Y. (this issue) Variation in spatial cohesiveness in a group of
499 Japanese macaques (*Macaca fuscata*). *International Journal of Primatology*, this issue.
500
- 501 Thierry, B. (2000). Covariation of Conflict Management Patterns across Macaque Species. In F.
502 Aureli & F. B. M. de Waal, (eds). *Natural Conflict Resolution*. Berkeley, CA: University
503 of California Press, 106-128.
504
- 505 Thierry, B., Singh, M. & Kaumanns, W. (2004). *Macaque societies: a model for the study of*
506 *social organization*, Cambridge University Press.
507
- 508 Tsuji, Y. (2010). Feeding Ecology of Japanese Macaques. In N. Nakagawa, M. Nakamichi, & H.
509 Sugiura, (eds). *The Japanese Macaques*. 99-127. Tsuji, Y. (2010). Feeding Ecology of
510 Japanese Macaques. In N. Nakagawa, M. Nakamichi, & H. Sugiura, (eds). *The Japanese*
511 *Macaques*. 99-127.
512
- 513 de Vries, H., Netto, W.J. & Hanegraaf, P.L.H. (1993). Matman: a program for the analysis of
514 sociometric matrices and behavioural transition matrices. *Behaviour*, 125(3), 157–175.
515
- 516 Whitehead, H. (1999). Testing association patterns of social animals. *Animal Behaviour*, 57(6),
517 F26-F29.
518

TABLE

ID	Sex	Rank	Age	Matriline
M01	♂	1	10-15	-
M02	♂	2	> 15	-
M03	♂	3	< 10	-
M04	♂	4	< 10	-
F01	♀	1	10-15	1
F02	♀	2	10-15	1
F03	♀	3	<10	1
S01	♀	-	SA (< 5)	1
S02	♀	-	SA (< 5)	1
F04	♀	4	10-15	2
F05	♀	5	< 10	2
F06	♀	6	< 10	2
S03	♂	-	SA (< 5)	-
F07	♀	7	10-15	3
F08	♀	8	<10	3
S04	♀	-	SA (< 5)	3
F09	♀	9	10-15	4
F10	♀	10	< 10	4
F11	♀	11	< 10	4
S05	♂	-	SA (< 5)	-
F12	♀	12	10-15	5
F13	♀	13	< 10	5
F14	♀	14	>15	6
F15	♀	15	< 10	6
F16	♀	16	> 15	6
F17	♀	17	10-15	7
F18	♀	18	< 10	7
S06	♀	-	SA (< 5)	7
P01	♂	5	< 10	-
P02	♂	6	< 10	-
P03	♂	7	< 10	-
P04	♂	8	< 10	-
P05	♂	9	< 10	-
P06	♂	10	< 10	-
P07	♂	Unknown	< 10	-
P08	♂	Unknown	10-15	-
S07	♂	Unknown	SA (< 5)	-

Table 1: Composition of the study group

Individuals whose ID starts with “P” are peripheral males. Ages were not reliably known for all the individuals and were estimated on the base of morphological traits and known ascendency within the matriline when available.

FIGURES

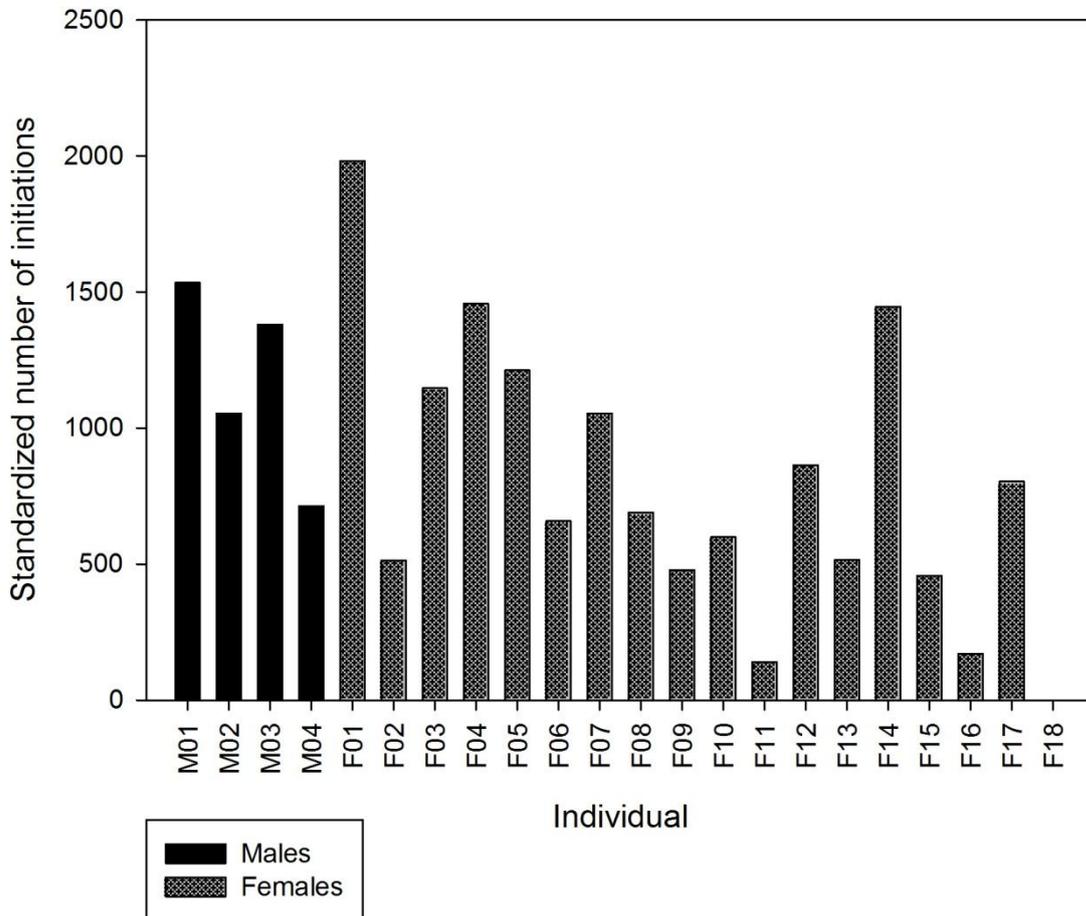


Figure 1: Standardized number of initiations by individual

Individuals are in order of decreasing dominance from left to right for both males and females. No difference was found between males and females (Mann-Whitney-Wilcoxon, $W = 54.5$, $n_{\text{males}} = 4$, $n_{\text{females}} = 18$, $\text{mean}_{\text{males}} = 0.12$, $\text{mean}_{\text{females}} = 0.08$, $P = 0.125$). A significant correlation between dominance and number of initiations was found for males (Poisson regression, $\text{AIC} = 46.71$, $\text{df} = 3$, $z = -2.81$, $P = 0.005$, $\beta = -0.18$) and females (Poisson regression, $\text{AIC} = 540.45$, $\text{df} = 17$, $z = -2.43$, $P = 0.015$, $\beta = -0.07$).

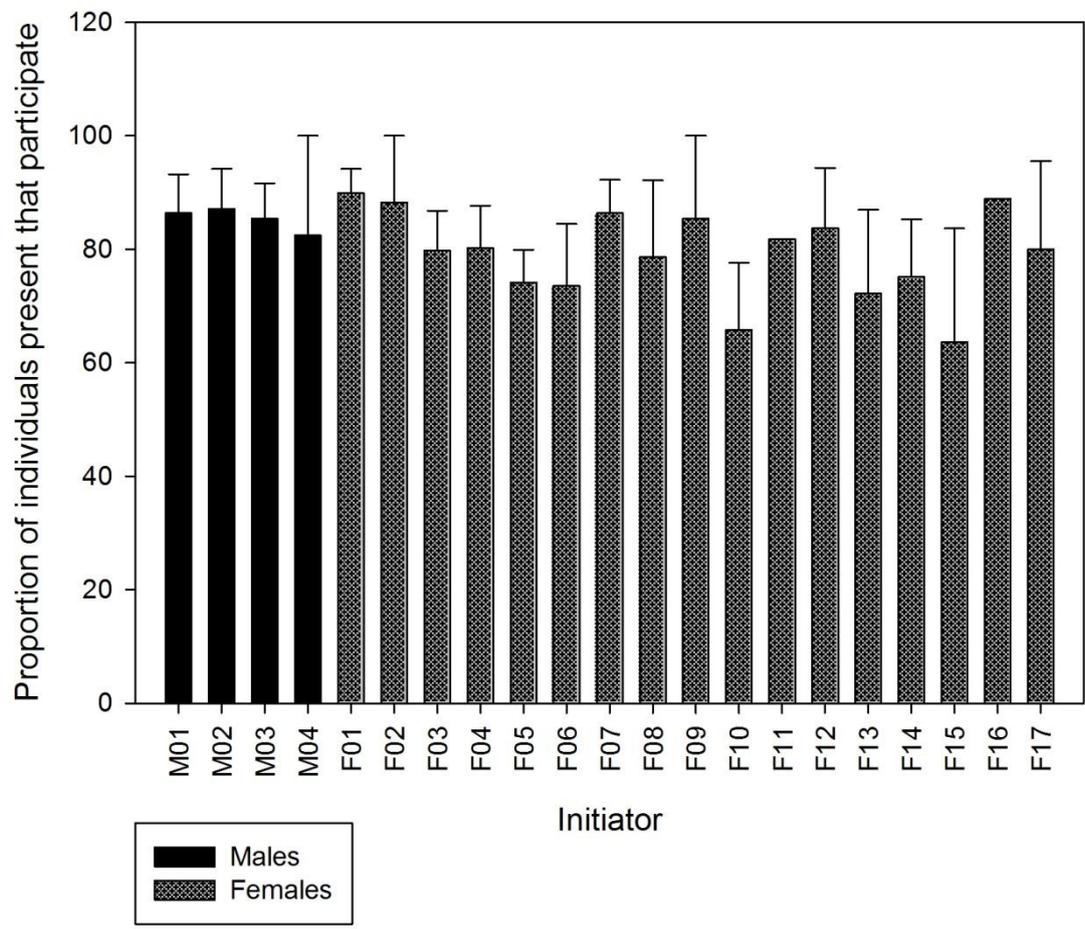


Figure 2: Proportion of individuals present that participate in a collective movement according to the initiator's identity

Individuals are in order of decreasing dominance from left to right for both males and females. We found no significant effect of dominance nor sex across initiators.

CHAPITRE IV

MECANISMES SOUS-TENDANT

L'ADHESION AUX DEPLACEMENTS

COLLECTIFS

« Il arrive que les grandes décisions ne se prennent pas, mais se forment d'elles-mêmes »

Henri Bosco, 1948
Malicroix

1. Etude de l'organisation des individus au départ des déplacements collectifs chez le lémur brun

1.1. Préambule à l'article 5

Si l'identité des individus impliqués dans les processus décisionnels a été beaucoup étudiée chez les Strepsirrhiniens (voir Kappeler, 2000 pour une revue), rien n'a en revanche été fait sur la nature des mécanismes sous-tendant les processus décisionnels chez ce sous-ordre des primates. Or les Strepsirrhiniens sont souvent considérés par les primatologistes comme ayant des traits adaptatifs dont l'origine est plus ancestrale que ceux des Haplorrhiniens (Tomasello & Call, 1997).

Dans cet article, j'ai voulu tester la nature des mécanismes sous-jacents aux déplacements collectifs du lémur brun et plus particulièrement, l'existence de mécanismes auto-organisés. J'ai utilisé des modèles stochastiques pour confronter les patterns d'adhésion des individus aux déplacements observés dans le groupe d'étude à ceux produits par les cinq hypothèses suivantes :

- L'indépendance totale des individus.
- L'existence d'un phénomène de mimétisme anonyme par lequel chaque individu considèrerait le nombre d'individus se déplaçant afin de décider de partir ou non.
- L'existence d'un phénomène mimétique sélectif qui serait sous-tendu par les relations d'apparement. Dans ce modèle non seulement le nombre d'individus déjà partis est pris en compte dans la décision de partir ou non, mais il est pondéré par l'apparement entre l'individu dont on considère le départ et chacun des individus partis.
- L'existence d'un phénomène mimétique sélectif qui serait sous-tendu non plus par les relations d'apparement mais par les relations affiliatives en suivant le même raisonnement que ci-dessus.
- Le rôle prépondérant de l'initiateur comme seul individu responsable de la décision de partir ou non de tous les autres individus. Sous cette hypothèse, le choix de partir ou non de chaque individu est uniquement influencé par le départ du premier individu.

1.2. Article 5 : Social Network Influences Decision Making During Collective Movements in Brown Lemurs (*Eulemur fulvus fulvus*)

Social Network Influences Decision Making During Collective Movements in Brown Lemurs (*Eulemur fulvus fulvus*)

Armand Jacobs · Cédric Sueur ·
Jean Louis Deneubourg · Odile Petit

Received: 26 May 2010 / Accepted: 1 October 2010
© Springer Science+Business Media, LLC 2011

Abstract Many animal species live as a group and must therefore move as such. Several authors have suggested that the mechanisms underlying collective movements in primate species appear to rely on complex cognitive skills, given their high level of cognitive abilities. However, recent studies have highlighted the fact that complex patterns do not necessarily imply complex mechanisms. We used a modeling approach to investigate the patterns of collective movement in a semi-free-ranging group of brown lemurs. We recorded via digital video cameras the order and joining latencies of the 11 individuals of the group during the departure time of spontaneous group movements. We then assessed whether mimetic mechanisms or the existence of a leader were underlying conditions for the joining process by testing 5 computer models relying respectively on 5 hypotheses: the independence of individuals, an anonymous mimetism, a mimetism according to kinship, a mimetism according to affiliation, and eventually the existence of a leader. We found that departure latencies, associations, and the order of individuals at departure time could all be explained by the mimetism according to affiliation model. Thus, an individual's decision to join the collective movement or not depended on the decision taken by its preferred social partners. These results show the importance of social parameters in primate decision making and that the high cohesion displayed

Electronic supplementary material The online version of this article (doi:10.1007/s10764-011-9497-8) contains supplementary material, which is available to authorized users.

A. Jacobs · C. Sueur · O. Petit
Université de Strasbourg, IPHC, Strasbourg 67087, France

A. Jacobs · C. Sueur · O. Petit
CNRS, UMR7178, Strasbourg 67037, France

C. Sueur · J. L. Deneubourg · O. Petit (✉)
Service d'Ecologie Sociale, Université Libre de Bruxelles, Brussels, Belgium
e-mail: odile.petit@c-strasbourg.fr

C. Sueur
Department of Ecology and Evolutionary Biology, Princeton University, Princeton, NJ, USA

Published online: 01 March 2011

 Springer

by the group members might not be constrained merely by ecological factors such as predation or foraging consideration.

Keywords Affiliation · Agent-based model · Decision making · *Eulemur fulvus* · Self-organization · Social network

Introduction

Group living is often discussed as a way to decrease predation threats or to increase foraging efficiency (Chapman and Chapman 2000). However, these advantages are gained at the cost of several drawbacks, as they are directly linked to group size and are thus highly dependent on group cohesiveness (Krause and Ruxton 2002). Individuals of different ages, sexes, and status have diverging physiological needs and motivations that can potentially generate conflicts of interests: the resources necessary for many species, e.g., specific foods, water, are seldom all found at the same location. Thus, individuals must find a compromise between satisfying their own physiological needs, preferences, and motivations and maintaining group cohesion by moving as a group (Conradt and Roper 2005).

In terms of the mechanisms underlying such collective movements, individuals may occupy a specific position in the progression of group movement (Rhine and Westlund 1981), either to decrease predation risk (Boinski *et al.* 2000) or to be among the first to have access to food or water (Overdorff *et al.* 2005). For instance, dominant male(s) may occupy the first position during group progression and initiate collective movements that all other group members follow (Boinski and Garber 2000; King *et al.* 2008; Watanabe and Brotoisworo 1982; Watts 2000). Moreover, primates are known for their high cognitive skills (Tomasello and Call 1997), which has led to the assumption that their collective movements rely upon complex cognitive processes such as negotiations between individuals and intentional recruiting behaviors with the aim of reaching a consensus decision (Conradt and Roper 2005). However, a set of simple local rules can account for the emergence of complex patterns in other taxa, including shoals of fish, flocks of birds, or swarms of locusts (Biro *et al.* 2006; Buhl *et al.* 2006; Camazine *et al.* 2001; Couzin and Krause 2003; Reynolds 1987). Self-organization is a far more parsimonious way to explain the observed patterns than more complex processes (Deneubourg and Goss 1989; Detrain and Deneubourg 2006; Hemelrijk 2002; Sueur *et al.* 2009), and Hemelrijk (2002) has suggested that such self-organized mechanisms may also explain social behavior patterns in nonhuman primates.

Although the literature often places self-organization and complex cognitive mechanisms in opposition (Conradt and Roper 2005; Stueckle and Zinner 2008), recent studies have shown that self-organization can be found in groups of animals where one might expect more complex decision-making processes (Petit and Bon 2010; *Ovis aries*: Gautrais *et al.* 2007; *Macaca tonkeana*: Sueur *et al.* 2009). For example, choice of direction in a group of semi-free-ranging white-faced capuchins (*Cebus capucinus*) depended on self-organization via an anonymous mimetism

mechanism, i.e., the probability that a remaining individual joined a group movement increased with the number of individuals already departed (Camazine *et al.* 2001; Meunier *et al.* 2006), despite the fact that these capuchins use recruitment behaviors to initiate a movement (Leca *et al.* 2003). It is therefore important to assess the possibility that self-organized mechanisms could underlie the organization of collective movements in highly cognitive species more systematically, and to evaluate whether or not these processes coexist with the use of intentional recruitment behaviors.

It is well known that individuals living in stable groups sustain complex interactions with their congeners that depend on several factors (Byrne and Whiten 1988). For example, affiliation influences collective movements in rhesus macaques (*Macaca mulatta*: Sueur and Petit 2008b) and Tonkean macaques (*M. tonkeana*: Sueur and Petit 2008b; Sueur *et al.* 2009) as well as ewe lambs (*Ovis aries*: Ramseyer *et al.* 2009). Kinship also influences social behavior (Chapais and Berman 2004; Mateo 2003), and in a study of house sparrows (*Passer domesticus*), Tóth *et al.* (2009) showed that kinship constrains partner preferences during flocking. However, despite the existence of such influences, anonymous mimetism (individuals joining a movement according to the number of individuals already involved, whatever their identities) underlies collective movements in both white-faced capuchins (Meunier *et al.* 2006) and merino sheep (Gautrais *et al.* 2007). Finally, few researchers have tested the hypothesis that individuals join the movement only according to the identity of the first departed individual, although showing that a mimetic mechanism underlies the joining process automatically implies that the first departed individual is not the only one influencing the joining process.

We used a modeling approach to investigate how individuals join a collective movement by comparing the observed collective movements of a semi-free-ranging group of brown lemurs (*Eulemur fulvus fulvus*) with 5 theoretical models (based on 5 different rules depending on different types of interindividual interactions), as follows:

- 1) Individuals are independent during joining (independent/null hypothesis).
- 2) Individuals join a collective movement according to the number of individuals already involved, whatever their identities (anonymous mimetism).
- 3) Individuals join a movement when their relatives have already joined (mimetism according to kinship).
- 4) Individuals join a movement depending on their affiliative relationships with the individuals already involved (mimetism according to affiliation).
- 5) Individuals take into account only the first departed individual when deciding whether to move or not (leadership hypothesis).

Social relationships have a strong impact on behavior in lemurs (Kappeler 1993; Overdorff 1998), and a previous study has demonstrated an influence of social organization on collective movements in brown lemurs and that every individual in the group was able to initiate a collective movement and was successfully followed (Jacobs *et al.* 2008). Given the high cohesion of this group of brown lemurs as well as the strong and preferential affiliative relationships displayed by its group members, we predicted that mimetism according to affiliation would underlie the collective movement process.

Methods

Subjects and Environment

Our focal group was bred in semi-free-ranging conditions at the Strasbourg University Primatology Centre. At the time of study (June 2006–September 2006), the group was composed of 11 individuals born in captivity (see Table SI in electronic supplementary material for details of the individuals) and lived in a 0.2-ha enclosure including trees, bushes, and grassy areas. The lemurs also had access to an inner shelter where they were provided with food *ad libitum* (commercial pellets) and water. Fruit and vegetables were distributed once a week as a complement, outside of observation bouts. The lemurs used the enclosure in a heterogeneous way and moved together between areas corresponding to specific activities. The mean distance of the collective movements was 28 ± 11 m, which is within the range recorded for wild groups of another brown lemur subspecies, red-fronted brown lemurs (*Eulemur fulvus rufus*; Overdorff 1993; Sussman 1974). The daily path length of one of these wild groups was nearly 7 times longer than the other, reflecting the highly flexible use of space by brown lemur groups, in which home range sizes differ by a factor of up to 100 among different populations (Kappeler 2000). Based on these observations and on previous studies in identical conditions, we can reasonably assume that the enclosure was large enough to study collective movements (Gautrais *et al.* 2007; Jacobs *et al.* 2008; Leca *et al.* 2003; Meunier *et al.* 2006; Sueur and Petit 2008a,b). Moreover, even in the absence of a relevant ecological pressure such as predation threat or low food availability, our focal group remained cohesive, and >50% of the group movements recorded involved all the group members (Jacobs *et al.* 2008).

Observation Procedure and Definitions

We observed the group 4 h/d, from 08:00 to 10:00 h and 14:00 to 16:00 h. We recorded all collective movements via digital video cameras. We defined the initiation of a collective movement as an individual—the initiator—walking for a distance of >10 m in <40 s (departing). This criterion is identical to that used by Leca *et al.* (2003), Jacobs *et al.* (2008), and Sueur and Petit (2008a,b) and allowed us to discriminate between initiations and foraging movements. We defined a joiner as any individual walking for a distance of >5 m in the same direction as the first individual to depart (within a 45° angle centered on its direction). We considered a collective movement successful if ≥ 2 individuals participated within 5 min, and as finished when no further individuals had joined the movement for 5 min. We considered only movements not associated with conflict or sexual consort, and for which all group members were present at the starting zone. A total of 69 collective movements fitted our criteria.

Data Scoring and Calculation

We scored the number of joiners for each collective movement and calculated the frequency of collective movements for each number of joiners. We scored the

identity and the departure latency of the first individual to depart (ΔT_{01}) and of each joiner ($\Delta T_{j-1,j}$). We then established the rank of each individual during the joining process, regardless of its identity. The first individual to depart (initiator) was ranked 1, the first joiner was rank 2, and the j th joiner was rank $j+1$. We calculated the departure latency of the initiator ΔT_{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 time during which this individual was stationary, i.e., performing an activity other than moving, and we used it to establish the individual probability of departure. We then scored the departure latency of each joiner, i.e., of joiner j , $\Delta T_{j-1,j}$ as the time elapsed between the departure of joiner $j-1$, including the initiator, and that of joiner j . Because we never observed 2 individuals joining the movement at exactly the same time, no 2 individuals ever had the same rank. In this article, unless otherwise specified, the rank of a joiner refers to its position in the joining process, not to its hierarchical dominance rank.

Social Relationships and Kinship

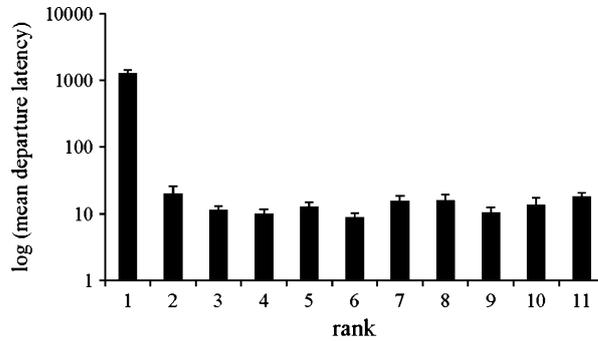
We used instantaneous sampling every 15 min (Altmann 1974), and quantified affiliative relationships as the number of scans in which individuals were in body contact, out of moving context. We retained only scans including observation of all group members, giving a total of 71 scans. The contact index for the pair of individual $i-j$ was the number of scans for which 2 individuals i and j were in contact per the mean number of scans in which individual i was observed. As every scan contained data on all individuals, the number of scans in which i was observed separated from j is equal to the number of scans for which j was observed separated from i . The kinship index for the pair of individuals $i-j$ was the genetic coefficient between individual i and individual j per mean genetic coefficient of individual i , i.e., the mean coefficient of individual i with all the other group members, calculated from their pedigree. (See Tables SII and SIII in electronic supplementary material for details of the kinship and affiliative relationship matrices.) Kinship and affiliative relationships did not correlate significantly (matrix correlation, Dietz R -test; $N=11$, $p=0.502$, $r=-0.012$).

Applying Conditions of the Model: Preliminary Analyses

Analysis of Observed Departure Latencies Departure latencies were not consistent across individuals (Kruskal-Wallis test, $df=10$, $H=95.8$, $p<0.00001$; Fig. 1). Mean departure latency for the initiator was 1288.1 ± 156.8 s, 100-fold higher than departure latencies for the other 10 joiners (13.62 ± 2.7 s, Dunn's multiple comparisons test, $p<0.00001$), suggesting a mimetic process (Camazine *et al.* 2001).

Departure of the First Individual There was no difference in departure latency between the different initiators ($df=10$, $H=7.605$, $p=0.616$). Moreover, Jacobs *et al.* (2008) reported that there was no difference in the rate of initiations between individuals in the same group. Nevertheless, we took into account the rate of initiations for each individual in our model (see Table SI in electronic supplementary material for further details on these individual rates). The departure latency

Fig. 1 Mean±SE departure latency (logarithmic scale) for each individual taking part in the movement. Rank 1 corresponds to the initiator; rank 2 to the first joiner, etc.



distribution for the initiator, whatever its identity, fitted a theoretical exponential distribution (curve estimation, $F_{1,28}=268.28$, $r^2=0.91$, $p<0.0001$). The log gradient of this exponential distribution is the inverse of mean departure latency for the first departed individual, and corresponds to the departure probability of the initiator ψ_{01} (Amé *et al.* 2006; Gautrais *et al.* 2007; Meunier *et al.* 2006):

$$\psi_{01} = \sum_{i=1}^n \lambda_i \tag{1a}$$

Given that $\psi_{01} = 0.001 \text{ s}^{-1}$ and $n=N=11$, the probability per individual to initiate departure was therefore $\lambda_1 = 0.00009 \text{ s}^{-1}$. Based on this value, the mean latencies to depart first (ΔT_{01}) are equal, regardless of the individual:

$$\Delta T_{01} = \frac{1}{\psi_{01}} \tag{1b}$$

Departure of Joiners and the Mimetic Process Observed departure latencies distributions for all ranks fitted an exponential distribution (curve estimations, $F_{1,[14-19]}>58.9$, $r^2>0.79$, $p<0.00001$; see Figs. S3–S12 in electronic supplementary material), meaning that the departure probabilities of joiners are constant per unit of time. In a mimetic process wherein the departure probability is proportional to the number of individuals already moving, the probability per unit of time that one of the n resting agents became the j th joiner is:

$$\psi_j = (\lambda + C(j - 1))n \tag{2a}$$

where C is the mimetic coefficient per individual.

The departure latency of joiner j is:

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

We compared the distribution of the inverse of departure latency $F_{\text{obs}}(x)$ to a theoretical parabolic curve $F_{\text{theo}}(x)$, where x is the rank of individuals. If $F_{\text{obs}}(x)$ is parabolic, then the relation between $F_{\text{obs}}(x)$ and $F_{\text{theo}}(x)$ should be linear. $F_{\text{obs}}(x)$ and $F_{\text{theo}}(x)$ correlate (Spearman rank correlation, $r=0.69$; $n=N=11$; $p=0.025$),

illustrating that the inverse of the departure latency (equal to the departure probability) is a parabolic function of j (Dussutour *et al.* 2008):

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

As a result, the equation of the departure probabilities is:

$$\frac{1}{\Delta T_{j-1-j}} = 0.056 + 0.023j - 0.0024j^2 \tag{2d}$$

with $\lambda=0.00009s^{-1}$ and $n=N=11$, C equals *ca.* 0.001–0.004.

Analyses of departure latency distribution according to these different mimetic coefficients ($C=0.001, 0.002, 0.003, \text{ and } 0.004$) showed that the best mimetic coefficient explaining the observed distribution was 0.004 (see electronic supplementary material for detailed analyses).

The Models

Parameters We included the number of individuals, individual identities, network of kinship, and affiliative relationships of the observed group in a multiagent model with the number of agents N fixed at 11. At the start of a simulation, all agents (N) were in a resting area and had to move to a foraging area. The individual departure probability of each agent was λ_i . The departure probability of the initiator, the only individual whose movement could not be influenced by the other group members, was the same for the 5 versions of the model. Because of the scale of the area covered by the observed group, we assumed that all agents were aware of the state—resting or moving—of all other agents at all times.

Independent/Null Hypothesis The first (null) hypothesis assumed that individuals would be independent: The departure probability of an individual would not be influenced by the departure of the other group members. As a consequence, the individual departure probability would remain constant per unit of time, independent of rank. Under this hypothesis, the probability that one of the n resting agents, e.g. individual i , became a joiner j per unit of time is λ_i . According to Eqs. (1a) and (1b), the departure latency of joiner j is the inverse of the sum of all λ_i values for the n resting agents:

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

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

Anonymous Mimeticism To test the second hypothesis, that individuals would be influenced by the departure of their conspecifics as a result of a mimetic process, we added a mimetic coefficient C to the independent hypothesis model. We obtained the probability per unit of time that one of the n resting agents would become joiner j

from Eq. (2a), and its departure latency from Eq. (2b). In this model and according to Eq. (2a), a resting agent had the same probability of joining those agents already moving, regardless of their identities. Thus, regardless of their identities, all moving agents had the same probability of being joined by the resting agents.

Mimetism According to Kinship The third model tested the influence of kinship relationships. In this case, only the number of relatives participating would influence the probability of an individual departing. This model included the identity and the kinship of each individual. Contrary to the previous models, the probability per unit of time that one of the n resting agents became the joiner j differed between agents, depending on their kin relationships with the already moving agents. The probability that an individual i became a joiner j under the kinship hypothesis is:

$$\psi_i = \lambda + C \sum_{k=1}^N K(k, i) \quad (4)$$

where $K(k, i)$ is the genetic similarity coefficient accounting for the kinship relationship between moving individual k and resting individual i .

In this model and according to Eq. (4), the more a resting agent had strongly kin-related moving agents, the more likely it was that an agent would join the movement. Thus, the more strongly kin-related resting agents a moving agent had, the greater the probability that it would be joined.

Mimetism According to Affiliation This model took into account the individual identities and the strength of affiliation of each dyad. The probability per unit of 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 is:

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

where $M(k, i)$ is the contact index between moving individual k and resting individual i .

In this model and according to Eq. (5), the more strongly affiliated moving agents a resting agent had, the greater its probability to join would be. Thus, the more strongly affiliated resting agents a moving agent had, the greater the probability that it would be joined.

Leadership Hypothesis In this last hypothesis, we tested only the influence of the initiator on the decision to join. The probability that an individual i became a joiner j is:

$$\psi_j = (\lambda + C(j_1 \times 1 + j_{2-11} \times 0))n \quad (6a)$$

where j_1 is the initiator (rank 1) and j_{2-11} represents the potential moving individuals of ranks 2–11 which were not influential under the leadership hypothesis. Thus:

$$\psi_j = (\lambda + C(j_1))n \quad (6b)$$

In this model and according to Eq. (6a), a resting agent has the same probability of joining the initiator, whatever its identity. Thus, whatever their identities, all initiators have the same probability of being joined by resting agents.

Simulation We implemented the 5 models in Netlogo 3.1.4 (Bryson *et al.* 2007; Jovani and Grimm 2008; Wilensky 1999). At each time step (1 s) in the model, we attributed a 2-decimal floating number between 0 and 1 randomly attributed to each resting agent, i.e., at the resting area; when this number was higher than the theoretical departure probability of each agent, the individual had left the resting area for the foraging area; if the number was lower than the theoretical departure probability, the agent had not moved. We scored the identity, rank, and departure latency of each agent taking part in a movement (first departed individual or joiner) for each simulated collective movement.

To be consistent with the experimental situation, we stopped a simulation when no agent joined the movement ≤ 900 s of the departure of the initiator or the last joiner (*cf.* Definitions). As with the observed collective movements, 0–10 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 parameters tested.

Statistical Analysis

We compared observed and simulated means and variances of departure latencies using Kolmogorov-Smirnov tests. We used Spearman rank correlation tests to compare the observed and simulated order of individuals at departure. We used exponential curve estimation tests and survival curves to evaluate how the number of observations evolves according to a certain variable (in this case, the index of direct joining). We used Dietz *R*-tests with 10,000 permutations to correlate matrices of observed and simulated frequencies of direct joining, i.e., when individual A was joiner j and B was joiner $j+1$ or when individual B was joiner j and A was joiner $j+1$. Permutations were automatically generated for the rows and columns of 1 of the 2 matrices and statistical values were calculated for each permutation. We compared observed distributions for the number of joiners and those obtained from simulations, under the 4 hypotheses, using Kolmogorov-Smirnov tests. We also used a test for reciprocity vs. unidirectionality (Hemelrijk 1990; Whitehead 2009) to assess whether relationships between individuals were symmetrical or not. We conducted tests via SPSS 10.0 (SPSS Inc., Chicago, IL) and SocProg 2.3 for matrix correlations (Sueur and Petit 2008b; Whitehead 1997, 2009).

Results

Comparison of Observed and Simulated Departure Latency Distributions

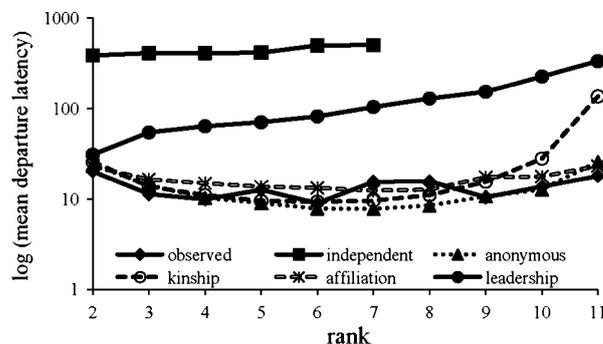
Because the initiator individual latency was the same for all versions of the model, we considered only the mean departure latencies of joiners in this comparison. The

simulated mean departure latency distributions observed for the independent hypothesis (Kolmogorov-Smirnov test, $Z=1.93$, $N=6$, $p=0.0002$; Fig. 2) and the leadership hypothesis ($Z=2.23$, $N=11$, $p<0.00001$, Fig. 2) differ from the observed distribution. Conversely, the mean departure latency distributions for the anonymous mimetic, kinship, and affiliation hypotheses do not differ from the observed distribution ($Z\leq 0.89$, $N=11$, $p\geq 0.417$; Fig. 2). We obtained similar results for the variance analyses: For the independent hypothesis, simulated distributions of departure latency variances differ from the observed distribution ($Z=1.69$, $N=6$, $p=0.002$), whereas in the case of departure latency variances of the anonymous mimetic, kinship, and affiliation hypotheses, distributions do not differ from the observed distribution ($Z\leq 0.89$, $N=11$, $p\geq 0.417$).

Comparison Between Observed and Simulated Organizations of Group Members

Figure 3 shows the associations between individuals, i.e., the indices of direct joining, during collective movements. Both Fig. 3a and survival curve analysis show that the observed distribution of associations between individuals is heterogeneous (curve estimation: logarithmic, $N=17$, $F_{1,15}=389$, $R^2=0.96$, $p<0.00001$; Fig. S2a in electronic supplementary material). A test for reciprocity vs. unidirectionality (Hemelrijk 1990; Whitehead 2009) showed that relationships between individuals are symmetrical (individual i joined j with the same frequency as j joining i ; Dietz R -test: $r=0.32$, $p=0.002$). However, the distributions of associations are homogeneous for the independent, anonymous mimetic, and leadership hypotheses; all individuals have the same relationships (Fig. 3b), i.e., in this context of collective movements, they have the same probability of joining each other directly (curve estimation: linear, $N=6$, $F_{1,4}=150$, $R^2=0.97$, $p<0.00001$; see Fig. S2b in electronic supplementary material for the independent hypothesis; $N=13$, $F_{1,12}=124$, $R^2=0.91$, $p<0.00001$; Fig. S2c for the anonymous hypothesis; $N=13$, $F_{1,12}=156$, $R^2=0.93$, $p<0.00001$; Fig. S2f for the anonymous hypothesis). The distribution of associations for the kinship hypothesis is heterogeneous, but the best-fitting equation is cubic (curve estimation: exponential, $N=37$, $F_{3,35}=98$, $R^2=0.94$, $p<0.00001$; Fig. S2d). This was due to the kinship relationships of 1 individual (A01, see Fig. 3c and Table SI for details of individuals and Table SII for details of kinship relationships). This individual was not related to any other group members and its probabilities to join or to be joined were quasi-null in the model. In contrast, the distribution of associations for the

Fig. 2 Mean departure latency of joiners (logarithmic scale) for the observed distribution and the simulated distributions of the model under the 5 hypotheses. The initiator (rank 1) is not indicated. No collective movement with >6 joiners occurred under the independent hypothesis because of the 900-s criterion.



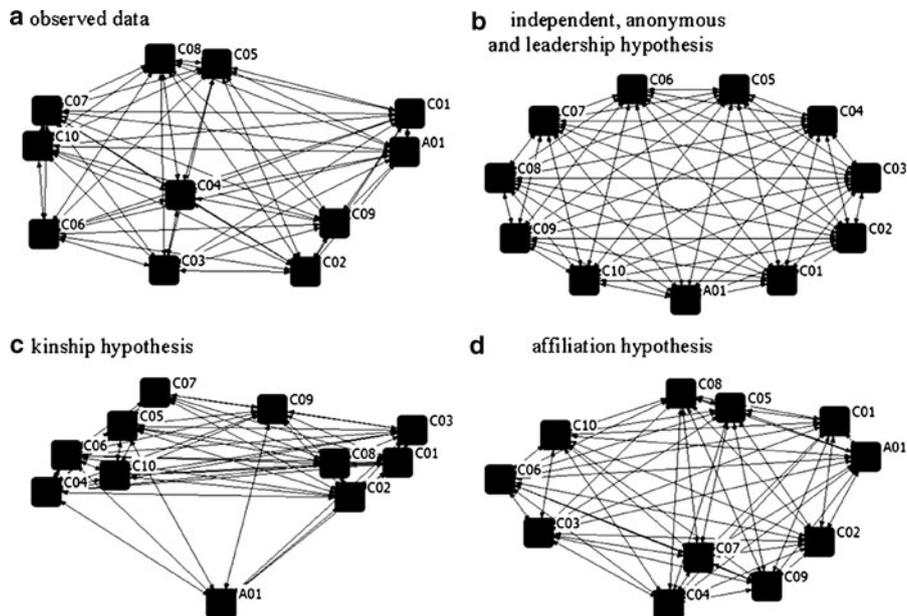


Fig. 3 Observed **a** and simulated **b–d** networks of direct joining indices for the brown lemur group. We built the networks via Netdraw in UCINET 6.0 (Borgatti *et al.* 2002). Nodes (squares) represent individuals (see Table SI in electronic supplementary material for details of individuals). Distance between individuals represents the direct joining index (see Statistical Analyses for details of how we calculated this index using multidimensional scaling (Sueur and Petit 2008b; Torgerson 1958): the more closely associated 2 individuals are, the more frequently they joined each other directly). We chose circle networks to represent equivalent relationships, i.e., indices of direct joining, between group members for the independent, anonymous, and leadership hypotheses **b**.

affiliation hypothesis is heterogeneous and logarithmic like the observed distribution (curve estimation: logarithmic, $N=47$, $F_{3,45}=1066$, $R^2=0.96$, $p<0.00001$; see Fig. S2e). Individuals seen to be more associated under the affiliation hypothesis are also more associated during observed collective movements (Figs. 3a and d). Matrix correlations for direct joining indices support these results. The probabilities that 2 individuals joined each other directly in the observed and simulated collective movements under the independent, anonymous mimetic, kinship, and leadership hypotheses do not correlate (Dietz *R*-test; $N=11$, $r\leq 0.11$, $p\geq 0.196$). However, these probabilities correlate significantly in the case of the affiliation hypothesis (Dietz *R*-test; $N=11$, $r=0.34$, $p=0.008$). These results suggest that affiliative relationships could be used to predict the associations between group members at the departure of a collective movement.

Discussion

Our results show that a self-organized mimetism process with an affiliative underlay—mimetism according to affiliation—can account for several aspects of the pattern observed during collective movements of brown lemurs. The affiliative model generated joining latencies and organizations of individuals at departure times that were similar to

those observed. Thus, the probability that an individual joined a collective movement depended not only upon the number of joiners already involved, but also on the social relationships tying this individual to those already involved in the collective movement. In other words, brown lemurs are actually following their friends when deciding to join a group movement.

Mimetism is one of the mechanisms underlying collective movements in several species (Camazine *et al.* 2001; Couzin and Krause 2003; Detrain *et al.* 1999; Gautrais *et al.* 2007; Jeanson *et al.* 2005; Sumpter 2006), including primate species that one might expect to rely on more complex mechanisms, given their highly developed cognitive skills (Meunier *et al.* 2006; Sueur *et al.* 2009). For example, an anonymous mimetic mechanism underlies the group movement of white-faced capuchins during experimentally triggered collective movements using a whistle as a departure signal (Meunier *et al.* 2006). The capuchins decided to join the movement or not based on the number of individuals already involved, regardless of their identities. However, recruitment processes were implied during spontaneous collective movements in the same group (Leca *et al.* 2003). Mimetism and the giving-up of the initiator explain the observed distribution of followers in the same group, showing, as in other recent studies, that these 2 types of mechanisms can occur at the same time (Petit *et al.* 2009; Sueur and Petit 2008a; Sueur *et al.* 2009).

Although the affiliative model was not the only model fitting the observed pattern, it did provide the best fit. It was also the only model that fit the observed pattern for group member organization at departure, making it the best explanation of the joining process in our study group. Even if the process of joining a movement is based on affiliative relationships in brown lemurs, as it is in Tonkean (Sueur *et al.* 2009) and rhesus macaques (Sueur and Petit 2008a; Sueur *et al.* 2010), the joining patterns observed in the brown lemur study group showed more similarities with patterns from the anonymous model than with those observed in macaques (Sueur *et al.* 2009). This similarity between the anonymous process and a process based on affiliative relationships may be explained by the social style (de Waal and Luttrell 1989) and cohesion of the study group (Jacobs 2010; Sueur *et al.* 2009, 2010). Although brown lemurs exhibit strong affiliative relationships within a group (Kappeler 1993; Overdorff 1998), their social structure is based on a combination of pairing and troop life (Jolly 1995). This combination may account for the differences in comparison to macaque species. The joining process in a cohesive group displaying weaker social affinities should appear to be a more anonymous process than the joining process observed in a species wherein dominance, kinship, or other factors strongly shape the social relationships (King *et al.* 2008; Sueur *et al.* 2010; Thierry 2007).

Although kinship has long been recognized as a central factor in primate interactions and behaviors (Chapais and Berman 2004; Gouzoules and Gouzoules 1987; Hamilton 1964), affiliative bonds are also important (Wey *et al.* 2008), for instance in maintaining dominance status in Japanese macaques (Chapais and St-Pierre 1997) or during collective movements (Sueur and Petit 2008a; Sueur *et al.* 2009). It is therefore not surprising that individuals of a highly social species take the decision of their preferred social partners into account when deciding whether or not to join a collective movement. Such a mechanism also leads us to reconsider the classical view of collective movements in nonhuman primates, which describes

complex cognitive processing and a single leader. A selective mimetic mechanism also implies the use of rather advanced cognitive skills such as facial recognition of conspecifics and a memory for affiliative relationships during the joining process, but no insight or intention about the organization of group members (Camazine *et al.* 2001; Deneubourg and Goss 1989; Sueur *et al.* 2009; Sumpter 2006).

Several authors have defined the leader of a group as the individual initiating the movement and leading all other group members (Erhart and Overdorff 1999; Lamprecht 1992; Peterson *et al.* 2002; Radford 2004; Tyler 1972). However, our results show that even if the initiator induced a movement, it is not the only factor responsible for conspecifics joining. Moreover, we assessed only the joining process, and did not model other patterns such as choice of direction; therefore, should a leader exist in the group it could still be responsible for such a choice. Joining a movement represents a combination of the influence of each individual already moving. In this condition, the first departed individual is only one link in the chain reaction, i.e., the amplification of the mimetic process, facilitating the joining of all group members, even if she or he has a special role as the initiator of the movement (Jacobs *et al.* 2008).

In conclusion, we have shown that a mechanism involving a mimetic process with an affiliative underlay can explain the joining latencies and the order and organization of the individuals involved in collective movements of a group of brown lemurs. Future studies should assess these models in free-ranging groups, whose collective movement pattern may be different from that observed under semi-free-ranging conditions. It would also be interesting to implement ecological parameters, e.g., food availability or predation threat, within the models to study the relative contributions of the ecological and social layers in the decision-making process. Eventually, assessing these models on other species with different levels of affiliative bonds and group sizes could prove useful to study if the same mechanisms are implied and to look for potential differences in the overall pattern of group movement.

Acknowledgments We thank Pierre Ulrich, Marion Gaurivaud, and Laetitia Marechal for their help during this study, as well as the trainees: Mathieu Laparie, Antoine Wystrach, and Capucine Gallet. We also thank 2 anonymous reviewers for their comments on an earlier version of this manuscript. Armand Jacobs was funded by a grant from French Ministry for Higher Education and Research. Cédric Sueur was funded by the Wallonia Brussels International, the Franco-American Commission, and the Fyssen Foundation. Jean Louis Deneubourg is a research associate from the Belgian National Funds for Scientific Research.

References

- Altmann, J. (1974). Observational study of behavior: sampling methods. *Behaviour*, 49(3/4), 227–267.
- Amé, J., Halloy, J., Rivault, C., Detrain, C., & Deneubourg, J. L. (2006). Collegial decision making based on social amplification leads to optimal group formation. *Proceedings of the National Academy of Science of the USA*, 103(15), 5835–5840.
- Biro, D., Sumpter, D. J. T., Meade, J., & Guilford, T. (2006). From compromise to leadership in pigeon homing. *Current Biology*, 16(21), 2123–2128.
- Boinski, S., & Garber, P. A. (2000). *On the move*. Chicago: University of Chicago Press.
- Boinski, S., Treves, A., & Chapman, C. A. (2000). A critical evaluation of the influence of predators on primates: Effects on group travel. In S. Boinski & P. A. Garber (Eds.), *On the move* (pp. 43–72). Chicago: University of Chicago Press.

- Borgatti, S. P., Everett, M., & Freeman, L. (2002). *UCINET 6 for Windows*. Harvard, Cambridge, MA: Analytic Technologies.
- Bryson, J. J., Ando, Y., & Lehmann, H. (2007). Agent-based modelling as scientific method: a case study analysing primate social behaviour. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 362(1485), 1685–1698.
- Buhl, J., Sumpter, D. J. T., Couzin, I. D., Hale, J. J., Despland, E., Miller, E. R., et al. (2006). From disorder to order in marching locusts. *Science*, 312(5778), 1402–1406.
- Byrne, R. W., & Whiten, A. (1988). *Machiavellian intelligence*. Oxford: Oxford University Press.
- Camazine, S., Deneubourg, J. L., Franks, N. R., Sneyd, J., Theraulaz, G., & Bonabeau, E. (2001). *Self-organization in biological systems*. Woodstock, UK: Princeton University Press.
- Chapais, B., & Berman, C. M. (2004). *Kinship and behavior in primates*. New York: Oxford University Press.
- Chapais, B., & St-Pierre, C. E. G. (1997). Kinship bonds are not necessary for maintaining matrilineal rank in captive Japanese macaques. *International Journal of Primatology*, 18(3), 375–385.
- Chapman, C. A. & Chapman, L. J. (2000). Determinants of group size in primates: the importance of travel costs. In S. Boinski & P. A. Garber, (eds). *On the move*. Chicago: University of Chicago Press.
- Conradt, L., & Roper, T. J. (2005). Consensus decision making in animals. *Trends in Ecology & Evolution*, 20(8), 449–456.
- Couzin, I. D., & Krause, J. (2003). Self-organization and collective behavior in vertebrates. In J. B. Slater, C. T. Rosenblatt, C. T. Snowdon, & T. J. Roper (Eds). *Advances in the Study of Behavior*, 1–75.
- Deneubourg, J. L., & Goss, S. (1989). Collective patterns and decision-making. *Ethology Ecology & Evolution*, 1(4), 295–311.
- Detrain, C., & Deneubourg, J. L. (2006). Self-organized structures in a superorganism: do ants “behave” like molecules? *Physics of Life Reviews*, 3(3), 162–187.
- Detrain, C., Deneubourg, J. L., & Pasteels, J. M. (1999). *Information processing in social insects*. Basel: Birkhäuser Verlag.
- De Waal, F. B. M., & Luttrell, L. M. (1989). Toward a comparative socioecology of the genus *Macaca*: different dominance styles in rhesus and stump-tail monkeys. *American Journal of Primatology*, 19(2), 83–109.
- Dussutour, A., Nicolis, S. C., Despland, E., & Simpson, S. J. (2008). Individual differences influence collective behaviour in social caterpillars. *Animal Behaviour*, 76(1), 5–16.
- Erhart, E., & Overdorff, D. J. (1999). Female coordination of group travel in wild *Propithecus* and *Eulemur*. *International Journal of Primatology*, 20(6), 927–940.
- Gautrais, J., Michelena, P., Sibbald, A., Bon, R., & Deneubourg, J. L. (2007). Allelomimetic synchronization in Merino sheep. *Animal Behaviour*, 74(5), 1443–1454.
- Gouzoules, S., & Gouzoules, H. (1987). Kinship. In B. B. Smuts, D. L. Cheney, R. M. Seyfarth, R. W. Wrangham, & T. T. Struhsaker (Eds.), *Primate societies* (pp. 229–305). Chicago: University of Chicago Press.
- Hamilton, W. D. (1964). Genetical evolution of social behavior I. *Journal of Theoretical Biology*, 7(1), 1–16.
- Hemelrijk, C. K. (1990). Models of, and tests for, reciprocity, unidirectionality and other social interaction patterns at a group level. *Animal Behaviour*, 39(6), 1013–1029.
- Hemelrijk, C. K. (2002). Understanding social behaviour with the help of complexity science. *Ethology*, 108(8), 655–671.
- Jacobs, A. (2010). Group cohesiveness during collective movements: travelling apart together. *Behavioural Processes*, 84(3), 678–680.
- 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*, 79(2), 111–113.
- Jeanson, R., Rivault, C., Deneubourg, J. L., Blanco, S., Fournier, R., Jost, C., et al. (2005). Self-organized aggregation in cockroaches. *Animal Behaviour*, 69(1), 169–180.
- Jolly, A. (1995). The evolution of primate behavior. In M. Slatkin (Ed.), *Exploring evolutionary biology: Readings from American Scientist* (pp. 288–297). Sunderland, MA: Sinauer Associates.
- Jovani, R., & Grimm, V. (2008). Breeding synchrony in colonial birds: from local stress to global harmony. *Proceedings of the Royal Society of London Series B: Biological Sciences*, 275(1642), 1557–1564.
- Kappeler, P. M. (1993). Variation in social structure: the effects of sex and kinship on social interactions in three lemur species. *Ethology*, 93(2), 125–145.
- Kappeler, P. M. (2000). Grouping and movement patterns in Malagasy primates. In S. Boinski & P. A. Garber (Eds.), *On the move* (pp. 470–490). Chicago: University of Chicago Press.

- King, A. J., Douglas, C. M. S., Huchard, E., Isaac, N. J. B., & Cowlshaw, G. (2008). Dominance and affiliation mediate despotism in a social primate. *Current Biology*, *18*(23), 1833–1838.
- Krause, J., & Ruxton, G. D. (2002). *Living in groups*. Oxford: Oxford University Press.
- Lamprecht, J. (1992). Variable leadership in bar-headed geese (*Anser indicus*): an analysis of pair and family departures. *Behaviour*, *122*(1/2), 105–120.
- Leca, J.-B., Gunst, N., Thierry, B., & Petit, O. (2003). Distributed leadership in semifree-ranging white-faced capuchin monkeys. *Animal Behaviour*, *66*(6), 1045–1052.
- Mateo, J. M. (2003). Kin recognition in ground squirrels and other rodents. *Journal of Mammalogy*, *84*(4), 1163–1181.
- Meunier, H., Leca, J.-B., Deneubourg, J. L., & 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*(12), 1511–1527.
- Overdorff, D. J. (1993). Similarities, differences, and seasonal patterns in the diets of *Eulemur rubriventer* and *Eulemur fulvus rufus* in the Ranomafana National Park, Madagascar. *International Journal of Primatology*, *14*(5), 721–753.
- Overdorff, D. J. (1998). Are *Eulemur* species pair-bonded? Social organization and mating strategies in *Eulemur fulvus rufus* from 1988–1995 in southeast Madagascar. *American Journal of Physical Anthropology*, *105*(2), 153.
- Overdorff, D. J., Erhart, E. M., & Mutschler, T. (2005). Does female dominance facilitate feeding priority in black-and-white ruffed lemurs (*Varecia variegata*) in southeastern Madagascar? *American Journal of Primatology*, *66*(1), 7–22.
- Peterson, R. O., Jacobs, A. K., Drummer, T. D., Mech, L. D., & Smith, D. W. (2002). Leadership behavior in relation to dominance and reproductive status in gray wolves, *Canis lupus*. *Canadian Journal of Zoology*, *80*(8), 1405–1412.
- Petit, O., & Bon, R. (2010). Decision-making processes: the case of collective movements. Special section. *Behavioural Processes*, *84*, 635–647.
- Petit, O., Gautrais, J., Leca, J.-B., Theraulaz, G., & Deneubourg, J. L. (2009). Collective decision-making in white-faced capuchin monkeys. *Proceedings of the Royal Society of London Series B: Biological Sciences*, *276*(1672), 3495–3503.
- Radford, A. N. (2004). Vocal coordination of group movement by green woodhoopoes (*Phoeniculus purpureus*). *Ethology*, *110*(1), 11–20.
- Ramseyer, A., Boissy, A., Thierry, B., & Dumont, B. (2009). Individual and social determinants of spontaneous group movements in cattle and sheep. *Animal*, *3*(9), 1319–1326.
- Reynolds, C. W. (1987). Flocks, herds and schools: A distributed behavioral model. In *Proceedings of the 14th annual conference on computer graphics and interactive techniques*. ACM, pp. 25–34.
- Rhine, R. J., & Westlund, B. J. (1981). Adult male positioning in baboon progressions—order and chaos revisited. *Folia Primatologica*, *35*(2–3), 77–116.
- Stueckle, S., & Zinner, D. (2008). To follow or not to follow: decision making and leadership during the morning departure in chacma baboons. *Animal Behaviour*, *75*(6), 1995–2004.
- Sueur, C., & Petit, O. (2008a). Shared or unshared consensus decision in macaques? *Behavioural Processes*, *78*(1), 84–92.
- Sueur, C., & Petit, O. (2008b). Organization of group members at departure is driven by social structure in *Macaca*. *International Journal of Primatology*, *29*(4), 1085–1098.
- Sueur, C., Petit, O., & Deneubourg, J. L. (2009). Selective mimetism at departure in collective movements of *Macaca tonkeana*: an experimental and theoretical approach. *Animal Behaviour*, *78*(5), 1087–1095.
- Sueur, C., Petit, O., & Deneubourg, J. L. (2010). Short-term group fission processes in macaques: a social networking approach. *Journal of Experimental Biology*, *213*(8), 1338–1346.
- Sumpter, D. J. T. (2006). The principles of collective animal behaviour. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B: Biological Sciences*, *361*(1465), 5–22.
- Sussman, R. W. (1974). Ecological distinctions in sympatric species of Lemur. In R. D. Martin, G. A. Doyle, & A. C. Walker (Eds.), *Prosimian biology* (pp. 75–108). London: Duckworth.
- Thierry, B. (2007). The macaques: A double-layered social organization. In C. J. Campbell, A. Fuentes, K. C. MacKinnon, M. Panger, & S. K. Bearder (Eds.), *Primates in perspective* (pp. 224–239). New York: Oxford University Press.
- Tomasello, M., & Call, J. (1997). *Primate cognition*. New York: Oxford University Press.
- Torgerson, W. S. (1958). *Theory and methods of scaling*. Oxford, UK: John Wiley & Sons.
- Tóth, Z., Bókony, V., Lendvai, Á. Z., Szabó, K., Péntzes, Z., & Liker, A. (2009). Whom do the sparrows follow? The effect of kinship on social preference in house sparrow flocks. *Behavioural Processes*, *82*(2), 173–177.

- Tyler, S. J. (1972). The behaviour and social organisation of the New Forest ponies. *Animal Behaviour Monographs*, 5, 87–196.
- Watanabe, K., & Brotoisworo, E. (1982). Field observation of Sulawesi macaques. *Kyoto University Overseas Research Reports of Studies of Asian Non-Human Primates*, 2, 3–9.
- Watts, D. P. (2000). Mountain gorilla habitat use strategies and group movements. In S. Boinski & P. A. Garber (Eds.), *On the move* (pp. 351–374). Chicago: University of Chicago Press.
- Wey, T., Blumstein, D. T., Shen, W., & Jordan, F. (2008). Social network analysis of animal behaviour: a promising tool for the study of sociality. *Animal Behaviour*, 75(2), 333–344.
- Whitehead, H. (1997). Analysing animal social structure. *Animal Behaviour*, 53(5), 1053–1067.
- Whitehead, H. (2009). SOCPROG programs: analysing animal social structures. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 63(5), 765–778.
- Wilensky, U. (1999). *NetLogo: center for connected learning and computer-based modeling*. Evanston, IL: Northwestern University.

SUPPLEMENTARY MATERIAL

individual	sex	age	network identity	model identity	index of initiations
Alain	♂	13	A01	1	1.294
Cryo	♀	15	C01	2	1.294
Candide	♂	10	C02	3	1.294
Calimero	♂	4	C03	4	0.647
Clement	♂	3	C04	5	0.647
Cedille	♀	11	C05	6	1.618
Celia	♀	6	C06	7	1.294
Cid	♂	2	C07	8	0.971
Choline	♀	3	C08	9	0.324
Cyrano	♂	3	C09	10	0.971
Clopin	♂	1	C10	11	0.647

Table S1: characteristics of individuals (name, age, sex and index of initiations) and identity number in the model. Index of initiations of individual i was initiation rate for i (number of initiations of i per the total number of initiations) per the mean rate of initiations of the group. This correction allowed us to have a necessary weighted index in the model.

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
1	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
2	0.000	0.000	1.833	1.833	0.458	1.833	0.917	0.917	1.833	0.917	0.458
3	0.000	3.141	0.000	1.571	0.396	1.571	0.785	0.785	1.571	0.785	0.396
4	0.000	2.749	1.374	0.000	0.346	1.374	0.687	0.687	2.749	0.687	0.346
5	0.000	0.879	0.443	0.443	0.000	1.758	3.517	0.879	0.443	0.879	1.758
6	0.000	1.833	0.917	0.917	0.917	0.000	1.833	1.833	0.917	0.917	0.917
7	0.000	1.048	0.524	0.524	2.095	2.095	0.000	1.048	0.524	1.048	2.095
8	0.000	1.467	0.733	0.733	0.733	2.933	1.467	0.000	0.733	1.467	0.733
9	0.000	2.749	1.374	2.749	0.346	1.374	0.687	0.687	0.000	0.687	0.346
10	0.000	1.692	0.846	0.846	0.846	1.692	1.692	1.692	0.846	0.000	0.846
11	0.000	0.879	0.443	0.443	1.758	1.758	3.517	0.879	0.443	0.879	0.000

Table S2: kinship matrix. The ‘kinship index’ for individual i was the genetic coefficient between an individual i and an individual j per the mean genetic coefficient of individual i .

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
1	0.000	3.899	2.785	0.139	2.089	0.139	0.139	0.139	1.392	0.139	0.139
2	3.050	0.000	2.178	0.109	2.941	0.000	0.109	0.109	2.287	0.109	0.109
3	2.157	2.157	0.000	0.000	1.725	1.402	0.000	1.618	0.755	1.186	0.000
4	0.208	0.208	0.000	0.000	0.000	0.208	4.981	0.623	0.623	0.830	3.321
5	1.964	3.536	2.095	0.000	0.000	0.262	0.131	0.131	2.488	0.131	0.262
6	0.155	0.000	2.014	0.155	0.310	0.000	0.000	3.873	0.000	4.338	0.155
7	0.244	0.244	0.000	5.867	0.244	0.000	0.000	0.244	0.244	0.244	3.667
8	0.149	0.149	2.230	0.446	0.149	3.716	0.149	0.000	0.149	3.270	0.595
9	1.467	3.080	1.027	0.440	2.787	0.000	0.147	0.147	0.000	0.147	1.760
10	0.149	0.149	1.635	0.595	0.149	4.162	0.149	3.270	0.149	0.000	0.595
11	0.196	0.196	0.000	3.143	0.393	0.196	2.946	0.786	2.357	0.786	0.000

Table S3: matrix of affiliative relationships. The ‘contact index’ for the pair of individual i - j was the number of scans for which two individuals i and j were in contact per the mean number of scans in which individual i was observed

Analyses of departure latency distribution according to these different mimetic coefficients

The equation for departure probabilities (equation 2,d in the manuscript) allowed us to determine a range of mimetic coefficients from 0.001 to 0.004.

In these analyses, we determined which mimetic coefficient (from 0.001 to 0.004) fitted with the observed mimetic coefficient. We then calculated the departure latency $\Delta T_{j-1,j}$ of each joiner j for each mimetic coefficient as follows:

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

.

Results show that the best fitting mimetic coefficient was the one equalling 0.004 (fig.S1; table S4).

According to this result; we fixed C at a value of 0.004 in our model.

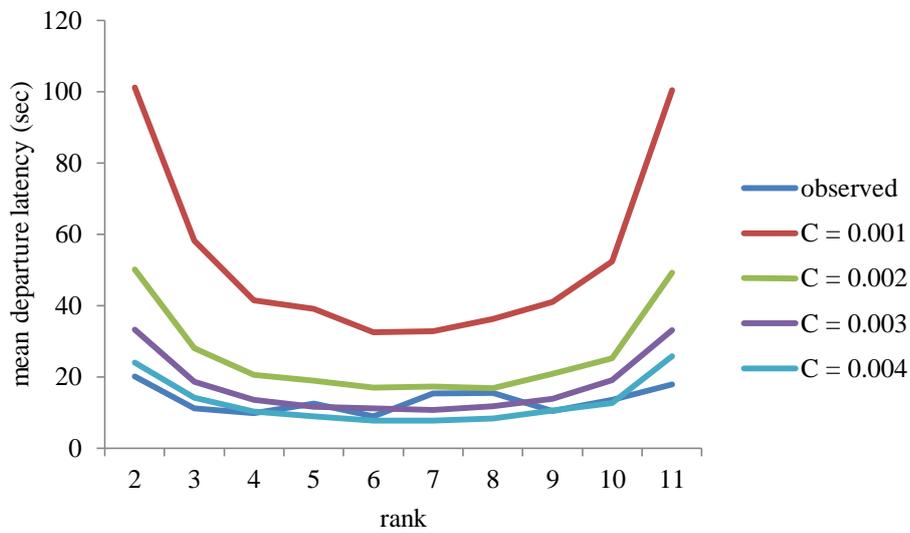


Figure S1: Observed and calculated distributions of departure latencies for joiners. Rank 2 indicated the first joiner, and rank n indicated the $n-1$ joiner.

	Z value	P value
C = 0.001	2,23	< 0.00001
C = 0.002	1,78	0,001
C = 0.003	0,671	0,602
C = 0.004	0,671	0,623

Table S4: function comparison test (Kolmogorov-Smirnov) between observed and simulated distributions of departure latencies for joiners. Tests show that distributions with $C = 0.001$ and $C = 0.002$ were different from observed distributions. Between distributions with $C = 0.003$ and $C = 0.004$, distribution with $C = 0.004$ fitted better with the observed distribution (see fig.S1). A P-value inferior to 0.05 showed that the two distributions were different.

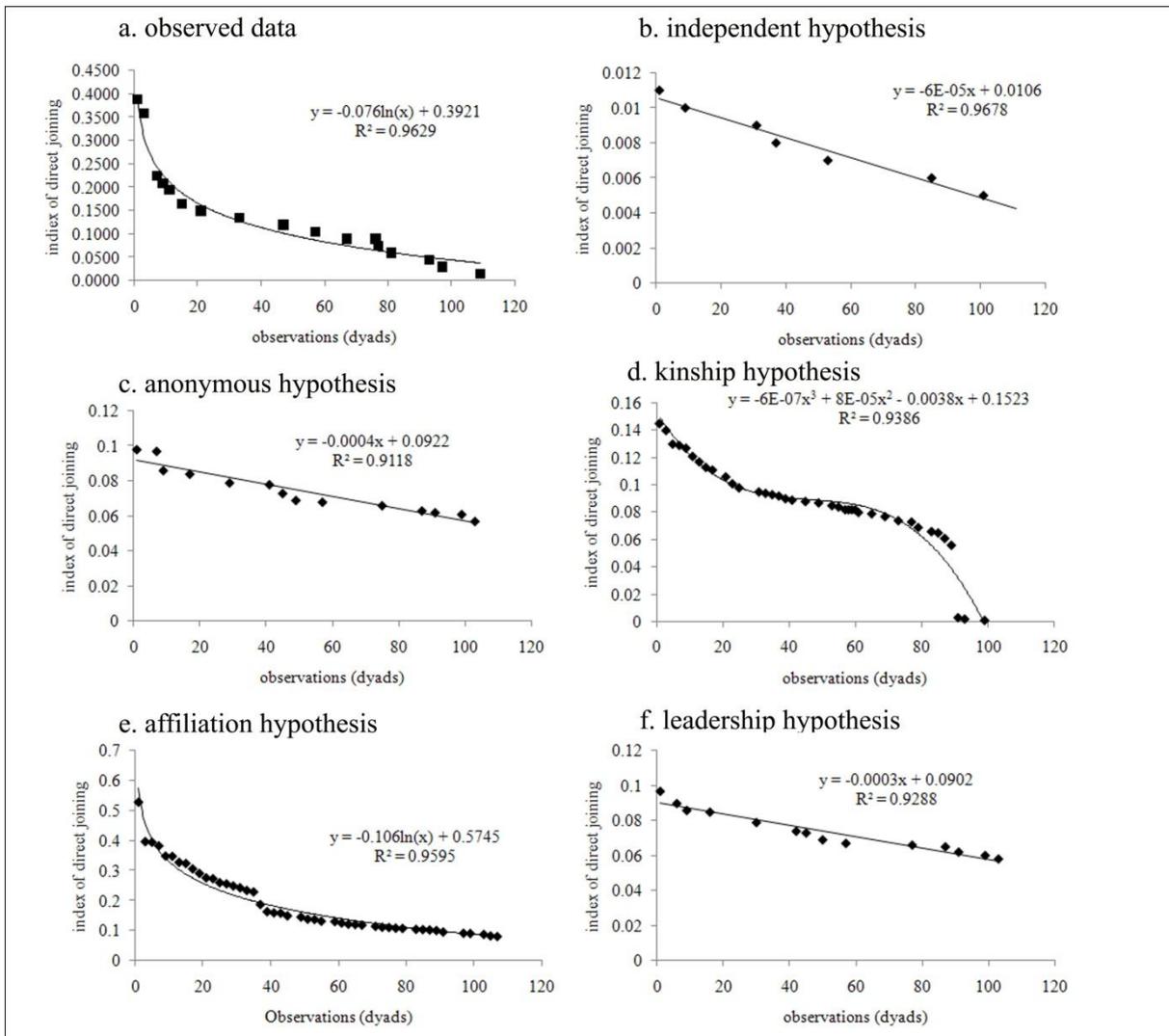


Figure S2: Distribution of direct joining indices for observed data (a) and for the five hypotheses (b-f). Only the data distribution for the *affiliation hypothesis* was exponential and similar to the distribution of observed data (see manuscript for details about results).

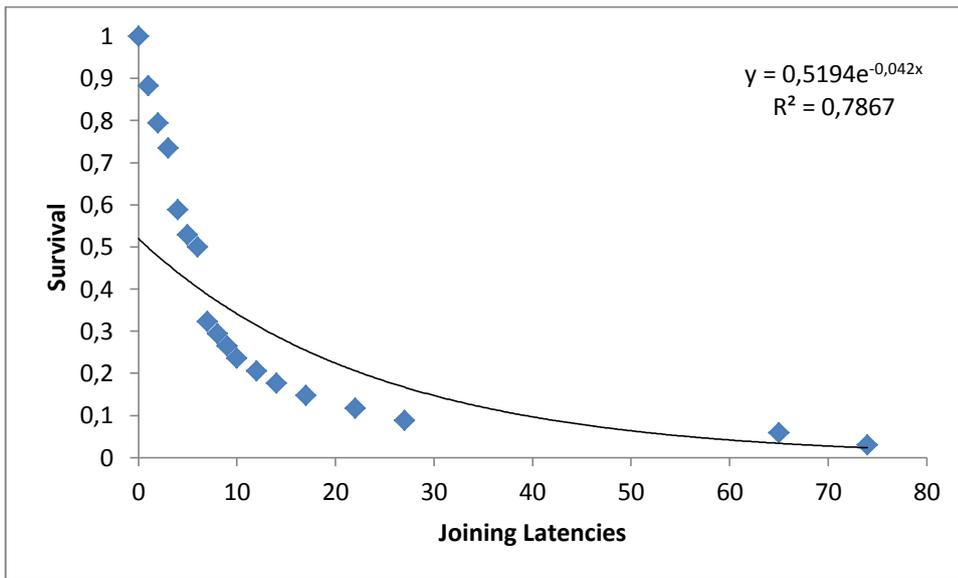


Figure S3: Survival analysis of joining latencies for the 1st joining individual (Rank = 2).

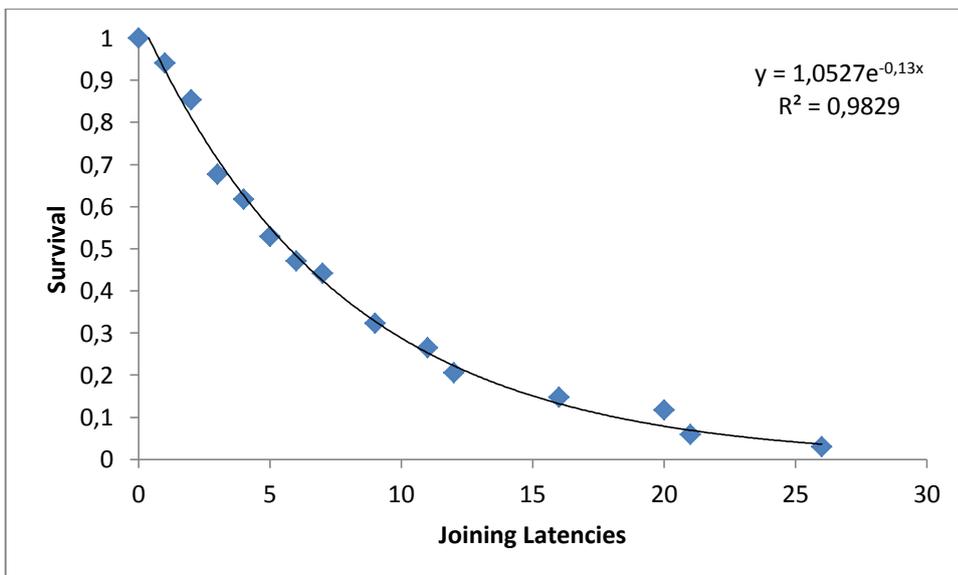


Figure S4: Survival analysis of joining latencies for the 2nd joining individual (Rank = 3).

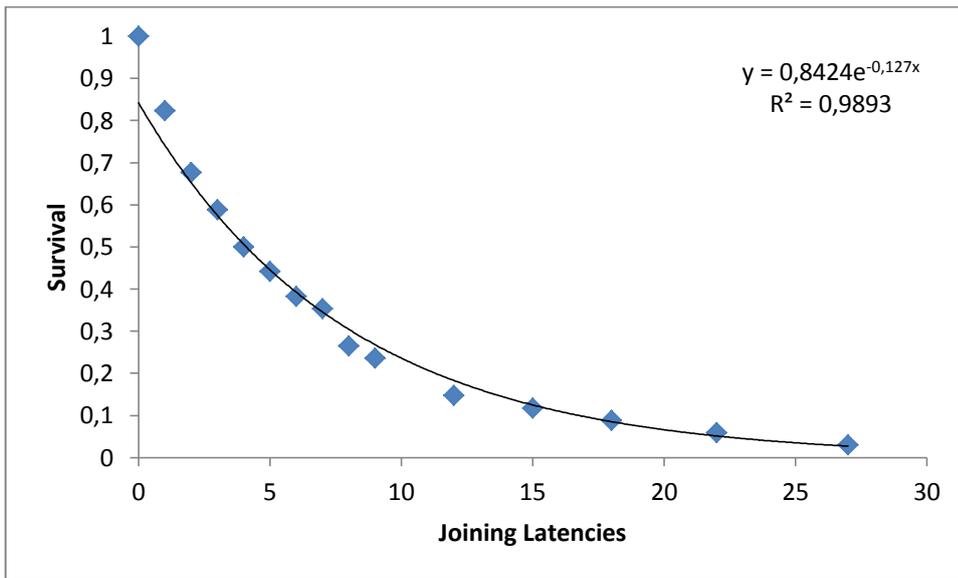


Figure S5: Survival analysis of joining latencies for the 3rd joining individual (Rank = 4).

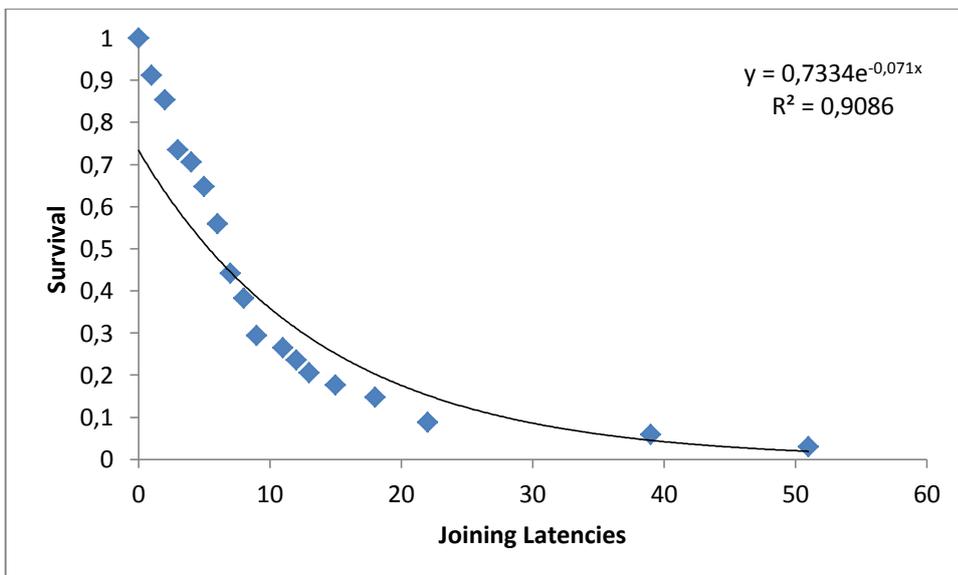


Figure S6: Survival analysis of joining latencies for the 4th joining individual (Rank = 5).

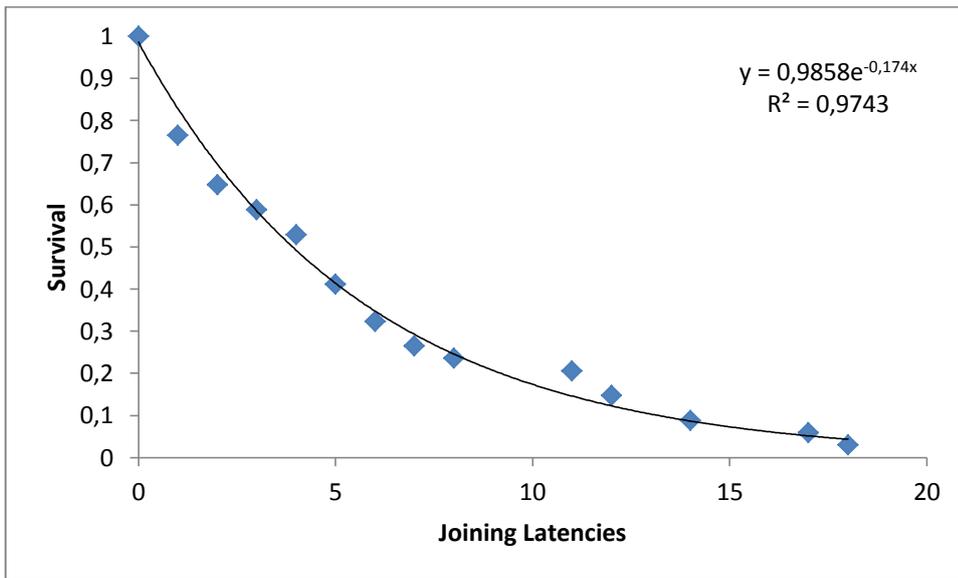


Figure S7: Survival analysis of joining latencies for the 5th joining individual (Rank = 6).

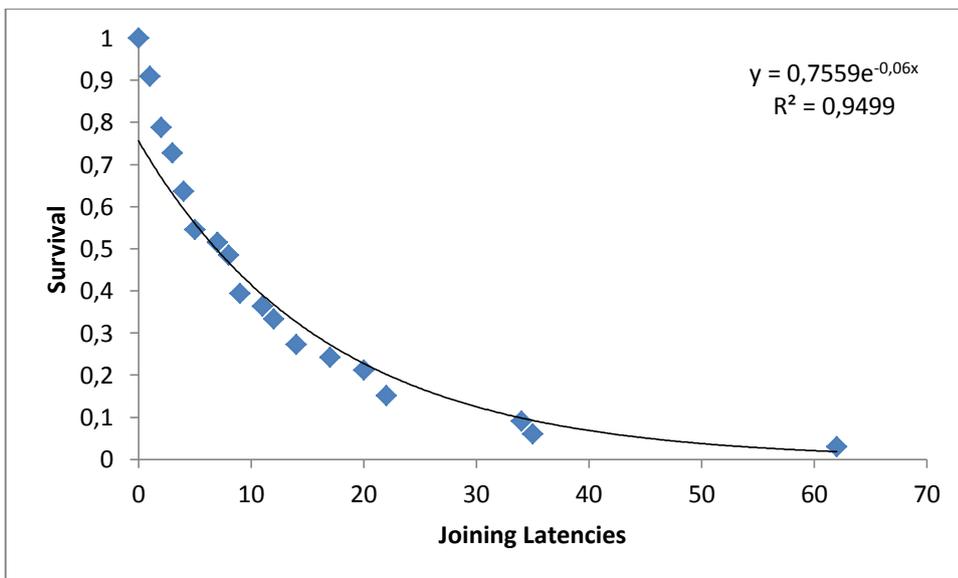


Figure S8: Survival analysis of joining latencies for the 6th joining individual (Rank = 7).

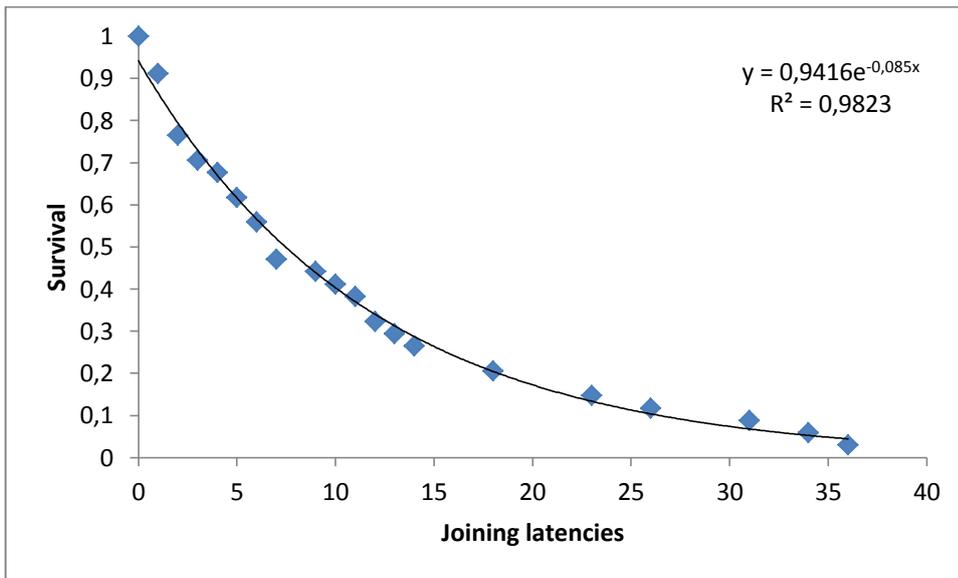


Figure S9: Survival analysis of joining latencies for the 7th joining individual (Rank = 8).

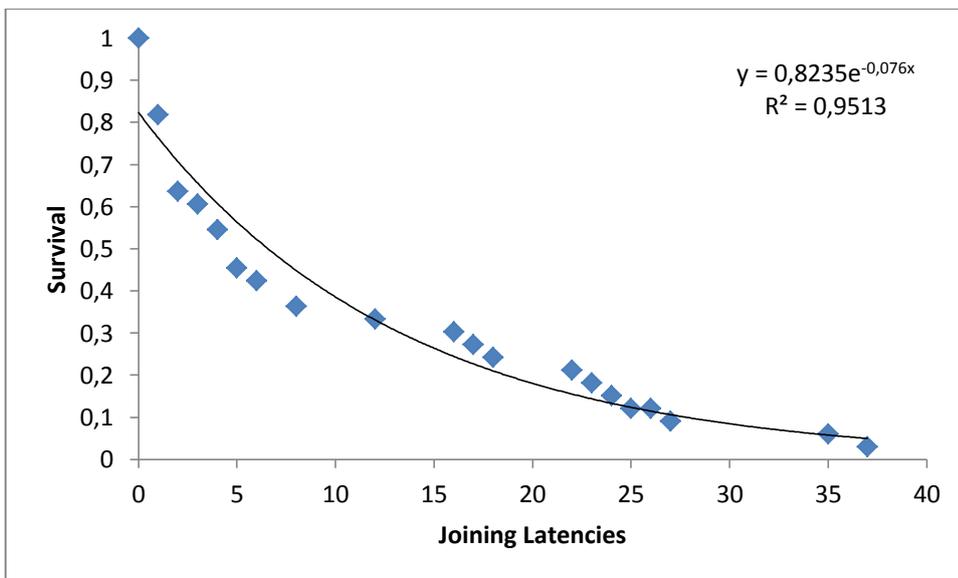


Figure S10: Survival analysis of joining latencies for the 8th joining individual (Rank = 9).

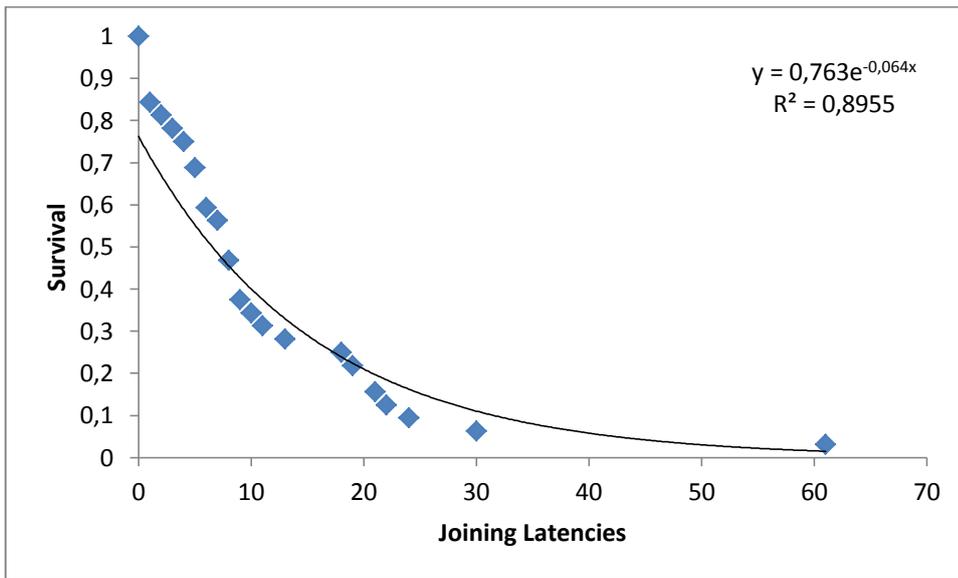


Figure S11: Survival analysis of joining latencies for the 9th joining individual (Rank = 10).

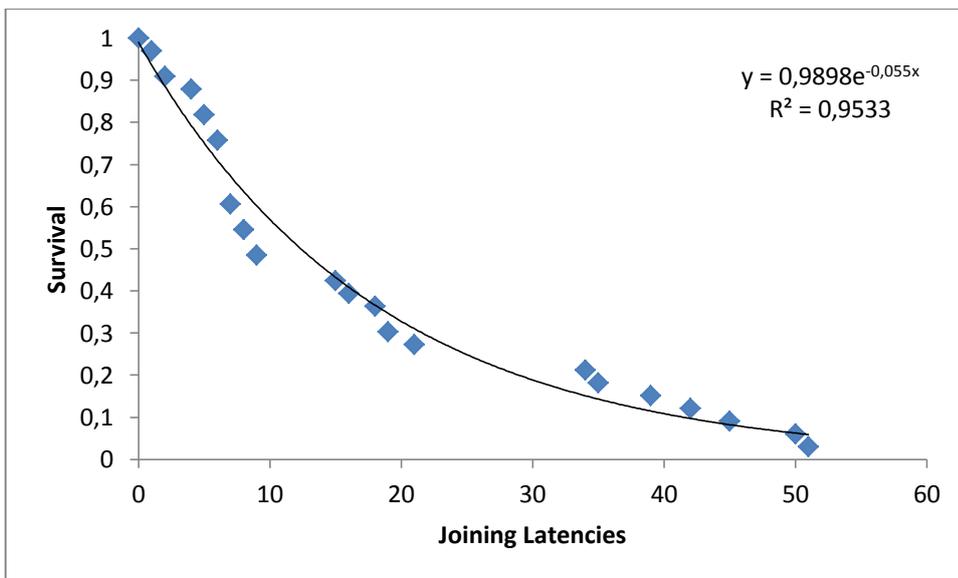


Figure S12: Survival analysis of joining latencies for the 10th joining individual (Rank = 11).

CHAPITRE V

APPROCHE INTEGRATIVE DES

PRESSIONS ENVIRONNEMENTALES

*«Pour prendre une décision, il faut
être un nombre impair de personnes,
et trois c'est déjà trop»*

Georges Clémenceau [1841 – 1929]

1. Préambule

La littérature sur les déplacements collectifs oppose classiquement deux types d'hypothèses pour expliquer les patterns d'initiation et d'adhésion des individus aux déplacements : les hypothèses dites « sociales » d'une part, et les hypothèses « écologiques » d'autre part (Boinski & Garber, 2000). En effet, l'apparition de leaders (*i.e.* individus qui, de par leur statut ou leur comportement, recrutent un grand nombre de suiveurs), ou encore d'initiateurs préférentiels (*i.e.* des individus qui initient plus fréquemment les déplacements que d'autres) a conduit les chercheurs à s'interroger sur les origines de ces différences interindividuelles. Les hypothèses sociales suggèrent que les facteurs sociodémographiques caractérisant les individus seraient à l'origine de cette différence en raison du statut social qu'ils confèrent. Les hypothèses écologiques, en revanche, voient les origines de ces différences interindividuelles dans les besoins physiologiques propres aux individus (Fischhoff *et al.*, 2007) et/ou dans une meilleure connaissance de l'environnement de certaines classes d'individus comme les individus les plus âgés ou encore ceux appartenant au sexe philopatrique (Erhart & Overdorff, 1999 ; Overdorff *et al.*, 2005).

Sueur & Petit (2008a,b) ont mis en évidence le rôle du style social dans les processus décisionnels du macaque de Tonkean et du macaque rhesus mais leurs études ont été conduites dans des conditions semi-naturelles qui amenaient à s'interroger sur la généralisation d'une telle règle à des groupes évoluant dans un environnement naturel où les pressions écologiques pouvaient devenir beaucoup plus contraignantes pour les individus et donc, à s'interroger sur sa robustesse vis-à-vis de contraintes externes. Lors d'une première phase de l'étude des déplacements collectifs chez le macaque japonais, j'ai pu mettre en évidence un rôle du style social dans les processus décisionnels de cette espèce de macaque, et montrer que cette influence persistait, même chez un groupe soumis à des pressions écologiques naturelles.

Dans ce chapitre, je présenterai et discuterai l'action combinée des déterminants sociaux et écologiques (via les variations saisonnières de la disponibilité alimentaire) sur les processus décisionnels lors des déplacements collectifs du macaque japonais. Je présenterai les résultats obtenus après analyse des observations effectuées sur le groupe de macaques japonais d'octobre 2008 à septembre 2009. Après une approche descriptive et exploratoire des pressions internes et

externes auxquelles le groupe était soumis durant cette session d'observation, j'utiliserai une approche intégrative pour tester conjointement la contribution s'il en est des variables sociales et écologiques sur le succès des déplacements collectifs. Enfin, je tâcherai de mettre en évidence la nature des paramètres impliqués dans l'organisation et les règles de suivi des individus au moment du départ.

Les méthodes du chapitre qui suit sont identiques à celles décrites dans l'article 5.

2. Généralités

2.1. Contraintes internes au groupe : la couche sociale

Les observations ont débuté trois jours après le renversement du mâle dominant par un autre mâle central du même groupe (mâle qui était alors numéro 3 dans la hiérarchie de dominance). Ce renversement n'a affecté la hiérarchie de dominance qu'au niveau des trois premiers mâles centraux. Les informations sur la composition du groupe et les paramètres sociodémographiques des individus durant cette période d'observation peuvent être trouvées dans la méthodologie générale (Chapitre II - Section 1.2.3 et Chapitre II - Tableau 03).

Des scans de contact effectués toutes les 15 minutes en dehors des épisodes de déplacements collectifs m'ont permis de calculer les indices d'association pour chaque dyade et d'établir le réseau social des individus adultes du groupe (cf. Figure 04). Le coefficient de centralité (*eigenvector centrality*) calculé à partir de ces indices pour chaque individu était fortement corrélé au rang hiérarchique tant pour les mâles (Corrélation par rang de Spearman, $n = 10$; $S = 310,22$; $P = 0 < 0,001$; $\rho = -0,88$), que pour les femelles (Corrélation par rang de Spearman, $n = 18$; $S = 1536,86$; $P = 0,01$; $\rho = -0,586$). Ayant déjà montré un effet du rang hiérarchique sur le processus décisionnel de cette espèce (voir article 4), j'ai utilisé ici l'indice de centralité des individus afin de m'affranchir de la dichotomie entre hiérarchie des femelles et hiérarchie des mâles.

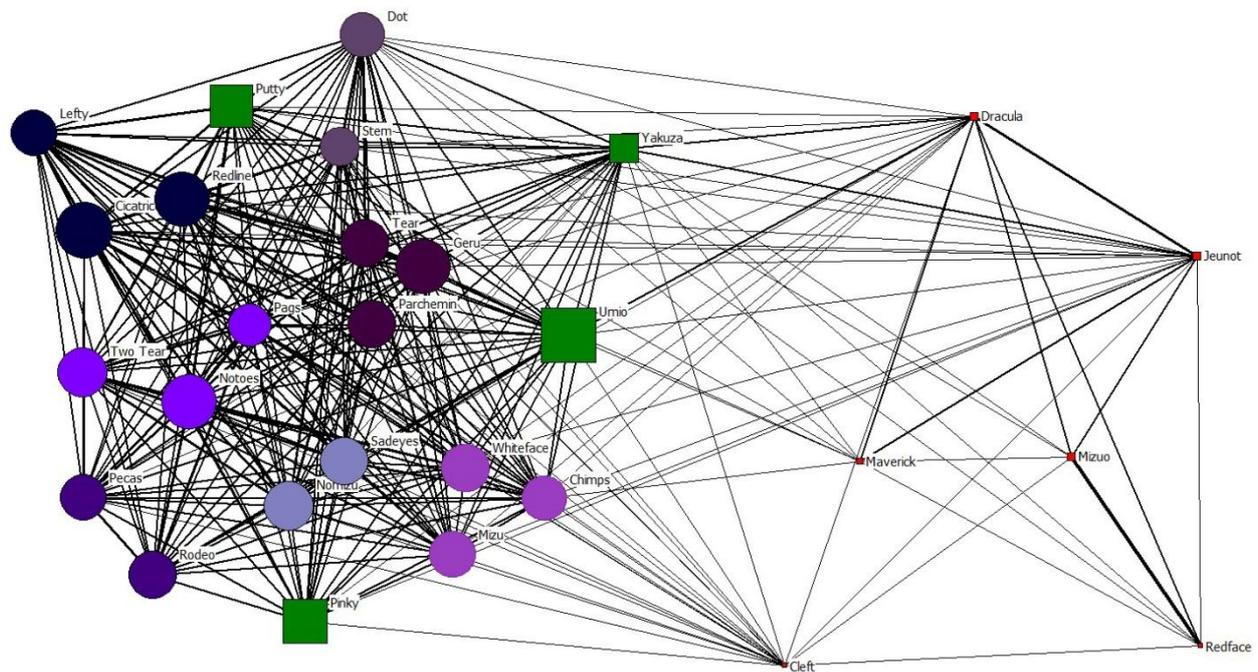


Figure 04 : *Sociogramme des relations entretenues par les individus adultes du groupe durant la période d’observation. Les cercles symbolisent les femelles et les carrés les mâles. La taille du nœud est proportionnelle à la centralité de l’individu et l’épaisseur des liens est proportionnelle à l’indice d’association correspondant à ce lien. La couleur indique l’appartenance à la matriline pour les femelles (en niveaux de violet) et le cluster de centralité déterminé par classification hiérarchique et analyse discriminante chez les mâles (vert = mâle central ; rouge = mâle périphérique).*

2.2. Contraintes externes au groupe : la couche écologique

Le domaine vital du groupe, calculé par méthode des kernels fixes de 95%, était de 75 ha et était séparé en 3 parties par le passage de deux rivières d’Est en Ouest (cf. Chapitre II - Figure 02). Une partie de ce domaine vital était également exploitée par deux groupes voisins mais les rencontres intergroupes sont restées exceptionnelles (seulement sept rencontres intergroupes ont pu être observées durant la totalité de l’étude et ont conduit à un conflit entre les deux groupes dans 86% des cas). Par manque de données sur la position de ces groupes voisins, ils n’ont pu être pris en compte dans les contraintes externes considérées dans cette étude. En omettant

l'éventuelle pression exercée par ces autres groupes, seule la variation dans la disponibilité alimentaire représentait une contrainte externe importante pour le groupe d'étude.

En effet, le régime alimentaire du groupe présentait de fortes variations saisonnières dans la nature des items alimentaires consommés (cf. Figure 05). La plus importante différence entre l'hiver et le printemps d'une part, et l'été et l'automne d'autre part, réside dans le passage d'une source alimentaire principale riche en énergie (fruits) pour ces deux dernières saisons à une source majoritaire riche en fibre mais pauvre en énergie durant l'hiver et le printemps (feuilles).

En raison des limites imposées par la capacité de son système digestif, le macaque japonais ne peut ingérer que 300 grammes de matière sèche par jour (Agetsuma, 1995a,b ; Tsuji *et al.*, 2006). Par conséquent, durant l'hiver et le début du printemps, le passage à une source alimentaire pauvre en énergie permet aux individus de ne subvenir qu'à 90% de leurs besoins énergétiques (Tsuji *et al.*, 2006 ; Tsuji, 2010), entraînant une perte de masse corporelle de l'ordre de 5% (Tsuji, 2010).

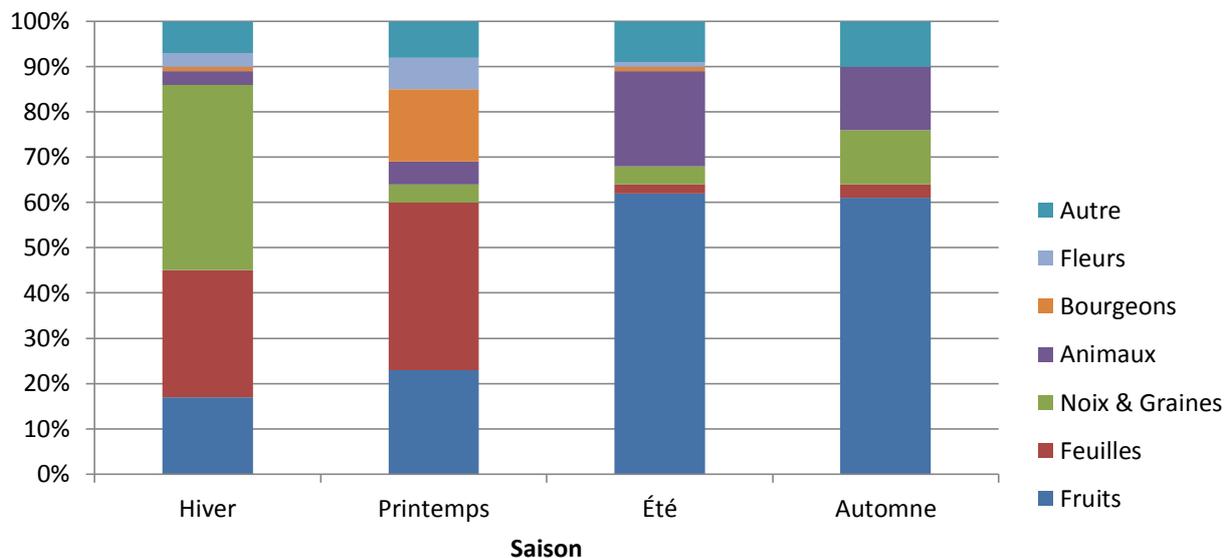


Figure 05 : *Pourcentage des différents items alimentaires consommés par les individus du groupe en fonction de la saison. Les animaux consommés sont essentiellement des insectes mais comprennent occasionnellement quelques petits vertébrés. On note l'importante différence entre le pourcentage de fruits consommé entre l'hiver et le printemps d'une part et l'été et l'automne d'autre part. NB : La quantité brute de nourriture ingérée quotidiennement variait fortement d'une saison à une autre. Ainsi les animaux consommaient plus de noix en Automne qu'en Hiver, ce qui explique leur difficulté à subvenir à leurs besoins énergétiques.*

Les macaques du groupe se nourrissaient de 33% des espèces végétales présentes sur le territoire, mais 10 % de ces espèces représentaient à elles seules 91% du temps total passé à fourrager. Deux de ces espèces sont surreprésentées sur le territoire : *Ardisia sieboldii* (*Myrsinaceae*) et *Myrica rubra* (*Myricaceae*). La présence importante et très homogène de ces deux espèces explique les faibles distances relevées entre deux patches de ressources alimentaires voisins (Maruhashi, 1980, 1981).

2.3. Données générales sur les déplacements collectifs

Sur les 966 heures d'observations effectuées durant la période d'étude, j'ai relevé 446 tentatives de déplacements collectifs. Huit de ces tentatives n'ont pas été suivies par l'adhésion d'un individu, les classant donc en tentatives « échouées ». Toutes ces tentatives échouées ont été initiées par des mâles (7 par des mâles périphériques et 1 par un mâle central : l'ancien mâle dominant). Les juvéniles et subadultes n'ont jamais initié de déplacement collectif. Lorsque les mâles périphériques initiaient des déplacements, ils étaient presque exclusivement suivis par d'autres mâles périphériques, tandis que les initiations par des individus centraux pouvaient entraîner l'adhésion d'individus centraux et périphériques.

Les individus passaient en moyenne 20% de leur temps à se déplacer (mais pas forcément en groupe) et la distance moyenne des déplacements collectifs était de 110 ± 25 m sur l'année bien qu'elle présentait une variation saisonnière sur laquelle nous allons revenir par la suite. Les distances parcourues journalièrement étaient de : $0,7 \pm 0,3$ km par jour en hiver ; $1,5 \pm 0,4$ km par jour au printemps ; $2 \pm 0,2$ km par jour en été et $1,3 \pm 0,9$ km par jour en automne. Ces valeurs sont sensiblement différentes de celles décrites par Maruhashi (1980, 1981) pour un autre groupe évoluant dans les mêmes conditions.

3. Analyses des effets des paramètres environnementaux

Afin d'étudier l'impact des pressions écologiques et sociales sur les processus décisionnels sans multiplier inutilement les tests statistiques, j'ai réalisé quatre modèles mixtes (LMM & GLMM) prenant en compte les individus comme facteur aléatoire. Chacun de ces modèles a été testé contre un modèle nul (*i.e.* incluant uniquement la constante et les individus en facteur aléatoire) à l'aide d'un test de vraisemblance maximum G (*maximum likelihood ratio G-test*).

Les quatre modèles testés correspondent aux quatre variables dépendantes suivantes :

- Qualité d'initiateur du déplacement (pour chaque déplacement chaque individu est initiateur ou non) ; également dénommé « propension à initier » (GLMM, loi binomiale)
- Nombre absolu de suiveurs participant au déplacement (GLMM, loi de poisson). Ce modèle peut sembler redondant avec celui traitant du pourcentage de suiveurs corrigé (voir ci-après), mais il permet de mettre en évidence des éventuels effets de taille de sous-groupe.
- Pourcentage de suiveurs corrigé par le nombre d'individus présents au moment du départ (LMM)
- Distance parcourue lors des déplacements collectifs (LMM)

Ces modèles prennent en considération les variables indépendantes suivantes :

- Le sexe de l'initiateur du déplacement
- L'âge de l'initiateur du déplacement (variable catégorielle)
- La centralité de l'initiateur du déplacement
- La saison durant laquelle le déplacement a eu lieu
- Le changement d'activité des individus à l'issue du déplacement (3 catégories d'activités étaient considérées : Repos, Social et Fourragement. La variable était nulle si l'activité du plus grand nombre d'individus enregistrée lors des scans précédant le déplacement était identique à celle du scan suivant directement ce dernier. Elle prenait la valeur 1 dans le cas contraire.)

La significativité globale de chaque modèle ainsi que la significativité et les estimateurs pour chacun des facteurs fixes sont indiqués dans le Tableau 04.

3.1. Impact des paramètres de l'environnement social sur les déplacements collectifs

3.1.1. *Effet des paramètres sociodémographiques de l'initiateur*

Les résultats du Tableau 04 montrent que l'âge et le sexe (voir la Figure 06 pour le pourcentage de suiveurs en fonction du sexe) ne permettent d'expliquer aucune des variables dépendantes testées dans les modèles.

La centralité (*eigenvector centrality*) présente quant-à-elle un effet important sur la propension à initier des individus (cf. Tableau 04 et Figure 07). Ainsi, plus un individu est central et plus sa propension à initier des déplacements collectifs est importante. Cependant, la centralité ne permet pas d'expliquer le nombre de suiveurs bruts ni le pourcentage de suiveurs corrigé (cf. Tableau 04 et Figure 08).

Variable dépendante	Facteurs fixes	Estimateur	SE	P-Value du facteur	P-Value du Modèle
Qualité d'initiateur (variable binomiale) n = 446	Constante	0,68	0,55	0,52	P < 0,001 ***
	Sexe ^a	1,31	0,64	0,09	
	Age ^b	-0,29	0,50	0,68	
	Centralité	0,25	0,08	< 0,01 **	
	Saison ^c	0,06	0,33	0,6	
	Interaction Sexe * Saison ^c	-0,12	0,23	0,71	
Nombre absolu de suiveurs (comptage) n = 438	Constante	12,08	0,68	< 0,001 ***	P = 0,17
	Sexe ^a	-0,09	0,12	0,81	
	Age ^b	0,21	0,2	0,77	
	Centralité	0,01	0,01	0,13	
	Saison ^c	0,41	0,15	0,06 ~	
	Interaction Sexe * Saison	-0,36	0,29	0,31	
Pourcentage de suiveurs corrigé (%) n = 438	Constante	77,23	3,85	< 0,001 ***	P = 0,31
	Sexe ^a	-8,3	9,87	0,72	
	Age ^b	26,12	21,52	0,56	
	Centralité	3,26	1,79	0,45	
	Saison ^c	-12,38	2,44	0,3	
	Interaction Sexe * Saison	21,17	12,65	0,22	
Distance parcourue lors du déplacement (m) n = 438	Constante	97,65	10,22	< 0,01 **	P < 0,001 ***
	Age ^b	-19,24	28,78	0,89	
	Saison ^c	14,83	2,75	< 0,01 **	
	Changement d'activité ^d	28,19	2,8	< 0,001 ***	

Tableau 04 : Récapitulatif des P-valeurs et estimateurs des paramètres pour les différents modèles mixtes utilisés. Aucun des facteurs fixes autre que la constante n'ayant d'effet sur le nombre absolu de suiveurs et le pourcentage de suiveurs corrigé, ces modèles ne sont pas significativement différents du modèle nul (prenant en compte uniquement la constante).
^a Femelles > Males. ^b 3 classes : 5-10 ans ; 10-15 ans ; plus de 15 ans.
^c Hiver < Printemps < Été < Automne. ^d Pas de changement d'activité < Changement d'activité.

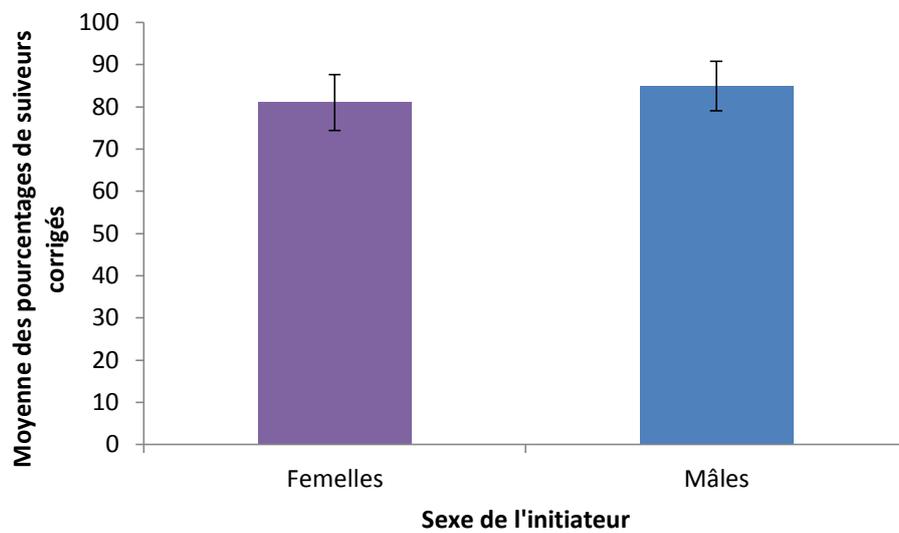


Figure 06 : Moyenne (\pm SE) des pourcentages de suiveurs corrigés en fonction du sexe de l'initiateur.

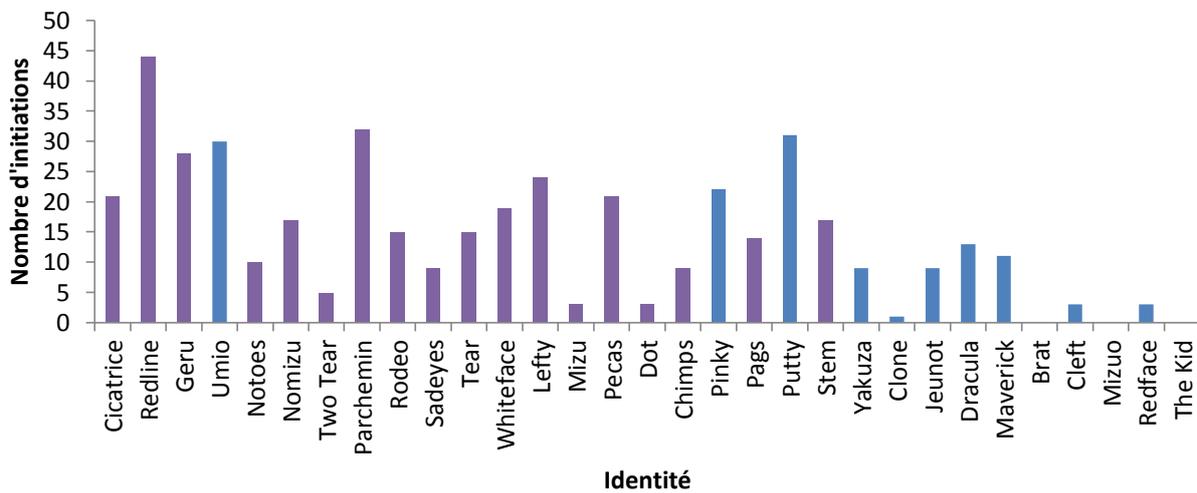


Figure 07 : Différences interindividuelles dans le nombre d'initiations corrigé de déplacements collectifs. Les individus sont classés par centralité décroissante de gauche à droite. Les mâles sont représentés en bleu, les femelles en violet.

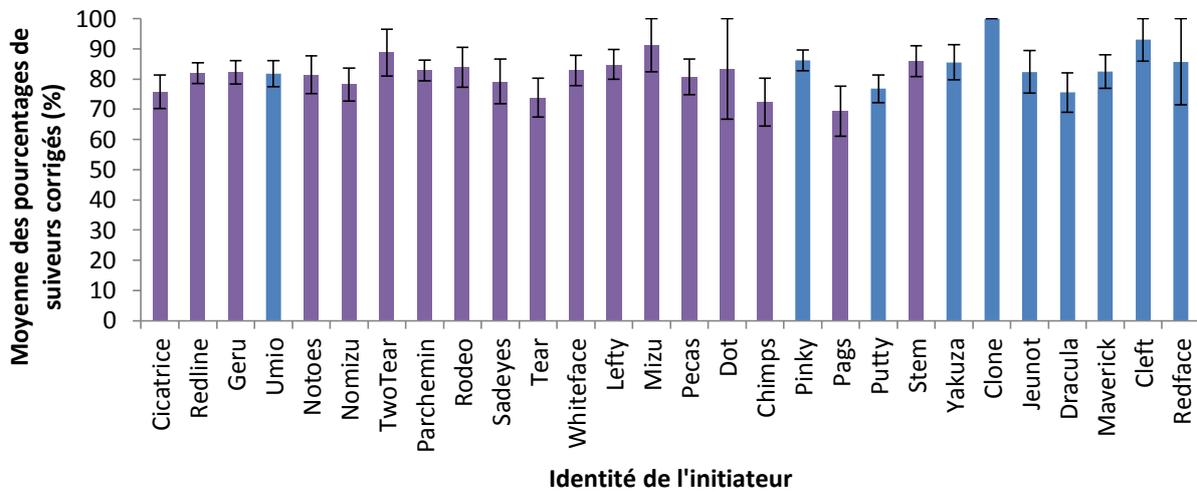


Figure 08 : Moyennes (\pm SE) des pourcentages de suiveurs corrigés en fonction de l'identité de l'initiateur. Les individus sont classés par centralité décroissante de gauche à droite. Les mâles sont représentés en bleu, les femelles en violet.

3.1.2. Organisation des individus au moment de l'adhésion

A défaut de pouvoir employer une approche basée sur des modèles stochastiques similaires à ceux que j'ai utilisés chez les lémurs bruns, j'ai effectué des corrélations de matrices pour tester un rôle des relations affiliatives et des liens d'apparentement sur l'organisation des individus au moment du départ chez ce groupe. Pour ce faire, j'ai calculé pour chaque dyade des indices d'association (*Half Weight Index*) basés sur le fait de suivre ou d'être suivi directement et ce, sur la totalité des 438 déplacements.

Pour l'ensemble des individus adultes, cette matrice se révèle fortement corrélée à la matrice d'affiliation (Test R de Dietz, $P = 9,99 * 10^{-13}$; $\rho = 0,66$). Pour les femelles, on obtient une corrélation encore plus élevée avec la matrice d'apparentement (Test R de Dietz, $P = 9,99 * 10^{-13}$; $\rho = 0,86$). Ces deux résultats sont cohérents dans la mesure où apparentement et affiliation des femelles sont eux même fortement corrélés chez cette espèce au népotisme élevé (Test R de Dietz, $P = 9,99 * 10^{-13}$; $\rho = 0,83$).

Ces résultats confirment ceux obtenus lors d'une première période d'observation (avant le renversement du mâle dominant), avec un effet important des relations d'apparentement entre femelles, et donc des matriline, sur l'organisation des individus au départ. De plus, dans la mesure où la matrice d'affiliation de tous les adultes du groupe (mâles compris) est fortement corrélée aux associations observées lors de l'adhésion aux déplacements, nous pouvons également conclure à un effet important des relations affiliatives des mâles dans le choix des individus qu'ils vont suivre ou qui les suivent. Le fort coefficient de corrélation entre ces matrices est d'autant plus important que les indices d'association utilisées pour rendre compte de l'organisation des déplacements sont des indices basés sur des individus se suivant directement l'un l'autre et non pas seulement sur la participation aux mêmes événements de déplacement. Il est à noter que dans toute population de primates non-humains, il est très difficile de distinguer l'apparentement de la familiarité puisque les jeunes interagissent plus souvent avec les proches parents de leur mère qu'avec les autres individus du groupe. Dans ce contexte, l'apparentement peut être assimilé à une affiliation renforcée.

3.2. Impact des paramètres écologiques sur les déplacements collectifs

Le Tableau 04 montre que les saisons n'ont aucun effet significatif sur la propension des individus à initier des déplacements ni sur leur succès (nombre brut de suiveurs et pourcentage de suiveurs corrigé). En revanche les saisons ont un effet significatif sur la distance parcourue lors des déplacements avec une augmentation de cette distance au cours des saisons, de l'hiver à l'automne (voir Tableau 04 et Figure 09).

Le modèle mixte utilisé pour rendre compte de la distance parcourue lors des déplacements collectifs montre un effet significatif des changements d'activités (voir Tableau 04). Ainsi la distance parcourue lors des déplacements était significativement plus importante en cas de changement d'activité (« Repos », « Social » ou « Fourragement ») entre avant et après le déplacement (voir Figure 10).

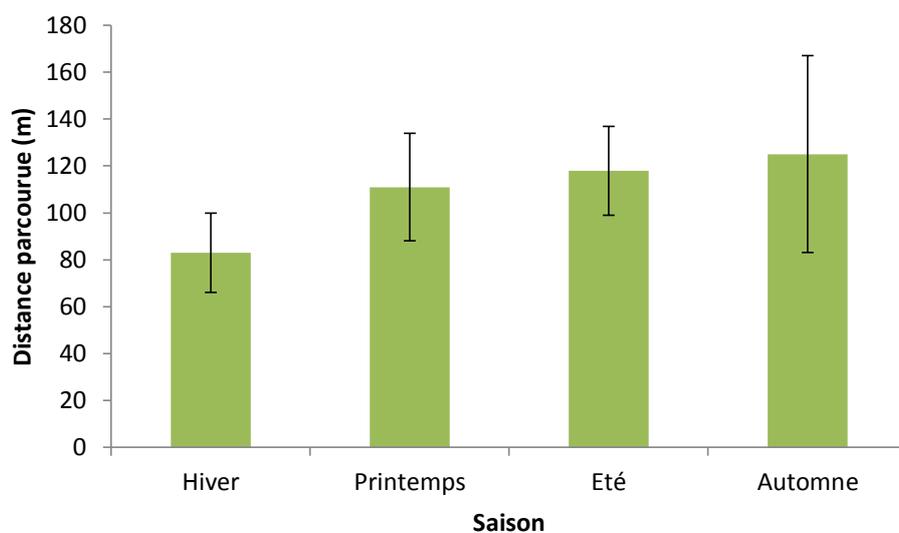


Figure 09 : Distances moyennes (\pm SE) parcourues lors des déplacements collectifs en fonction de la saison.

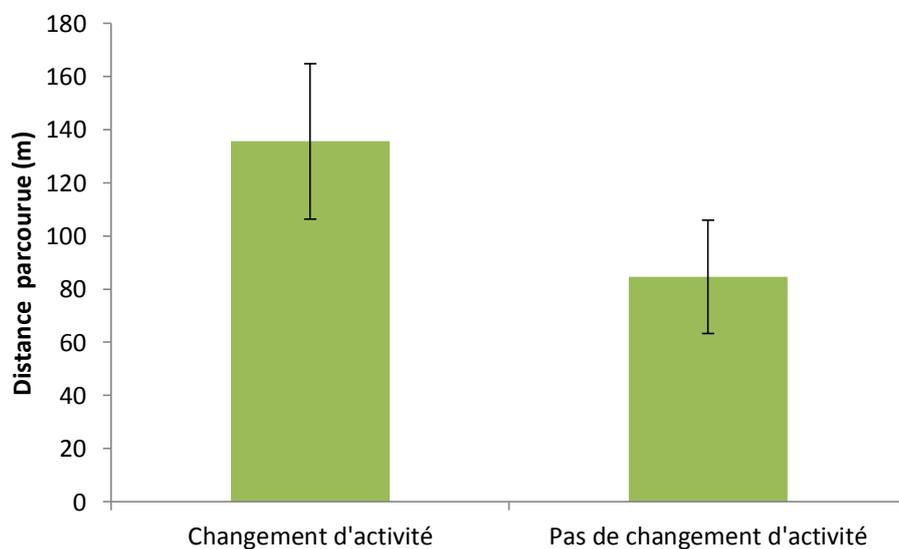


Figure 10 : Distances moyennes (\pm SE) parcourues lors des déplacements collectifs en fonction d'une variable binomiale rendant compte du changement d'activité qui pouvait se produire entre les scans précédant et suivant directement le déplacement.

4. Synthèse des résultats et discussion préliminaire

Dans ce chapitre, j'ai pu mettre en évidence l'effet de la centralité sociale des macaques japonais sur leur propension à initier des déplacements collectifs, mais pas sur le succès de ces déplacements. La dominance et la centralité étant corrélées, ces résultats concordent avec ceux obtenus dans l'article 4 où j'avais pu montrer que la dominance de l'initiateur parvenait à expliquer le nombre d'initiations mais pas le suivi des individus. Aucun des autres facteurs sociodémographiques testés ne parvient à expliquer la propension à initier ou le succès des déplacements collectifs. Toutefois, les relations affiliative et/ou l'apparementement auraient un effet prépondérant dans l'organisation des individus au moment du départ. Bien qu'il soit difficile d'identifier lesquelles des relations affiliatives ou d'apparementement sont responsables de cet effet (*i.e.* l'apparementement contraint fortement l'affiliation chez les femelles de cette espèce fortement népotique), cet effet n'est pas sans rappeler celui que j'ai pu mettre en évidence chez le lémur brun dans l'article 5 et celui que Sueur et collaborateurs (2009) ont mis en évidence chez le macaque de Tonkean. Ainsi, même si mes données ne me permettent pas d'étudier l'éventuelle dimension auto-organisée du processus d'adhésion chez le macaque japonais, la préférence pour les affiliés / apparementés observée dans ce chapitre pourrait tout à fait correspondre à un phénomène mimétique sous-tendu par les relations affiliatives / d'apparementement, mais cela reste à confirmer.

Concernant les pressions écologiques, je n'ai pu mettre en évidence aucun effet des variations saisonnières sur la propension des individus à initier des déplacements collectifs ni sur le succès de ces derniers. Dans le cas d'une influence des pressions écologiques sur les processus décisionnels on aurait en effet pu s'attendre à un changement dans le nombre et l'identité des individus prenant part aux processus décisionnels en fonction des saisons (*e.g.* les femelles, étant le sexe philopatrick, auraient pu avoir un rôle plus important dans les processus décisionnels en hiver quand les ressources de qualité se font plus rares). Il semblerait donc que ces contraintes environnementales ne modifient pas les règles sous-jacentes au processus décisionnel, règles qui seraient donc principalement basées sur les relations sociales. Ces résultats mettent en évidence la prépondérance des facteurs sociaux sur les facteurs écologiques dans les processus décisionnels, ce qui n'est pas surprenant considérant le fait que les différentes organisations sociales des espèces

de macaques ne peuvent s'expliquer à la lumière des conditions écologiques dans lesquels elles ont évolué (Ménard, 2004).

Il faut cependant rester prudent car ces variations saisonnières présentent une amplitude plutôt modérée à Yakushima (Agetsuma, 1995a,b ; Tsuji, 2010) et mes résultats devront être confirmés par des études sur des groupes de macaques japonais vivant dans des milieux aux changements saisonniers plus contrastés. Néanmoins, la distance parcourue lors du déplacement est significativement influencée par les saisons : elle augmente sensiblement en été et en automne quand les animaux consomment des fruits auquel l'accès est concentré spatialement. On peut formuler l'hypothèse que la saison modifierait la disponibilité spatiale et temporelle (*i.e.* limitée dans le temps) des ressources alimentaires préférées et entraînerait alors des déplacements vers ces zones spécifiques plus éloignées. Cette hypothèse est cohérente avec le fait qu'un changement d'activité augmente également la distance parcourue lors du déplacement. Une autre hypothèse pour expliquer cette différence saisonnière dans les distances parcourues lors des déplacements est celle de Nakagawa (1989). Celui-ci proposait qu'une réduction des distances de déplacement puisse être un moyen pour les individus de compenser à la fois la baisse de la qualité énergétique des ressources disponibles en hiver mais aussi leur capacité intestinale limitée qui ne leur permet pas d'augmenter les quantités ingérées à l'infini.

Enfin, il ne faut pas négliger le fait qu'aucune information relative à la position des groupes voisins n'est disponible. Ces groupes constituent très certainement une source de contraintes que les individus prennent en compte lors de leurs déplacements collectifs, principalement s'ils souhaitent éviter les rencontres inter-groupes (ce qui semble le cas au vu de la faible fréquence de rencontres observées au cours de cette étude). Le groupe d'étude pourrait parcourir de plus longues distances afin d'éviter ces groupes voisins, et ce plus particulièrement en période où la nourriture est monopolisable en raison de sa distribution plus concentrée.

CHAPITRE VI

DISCUSSION GENERALE

*« La volonté de renoncer à son
indépendance, de troquer le témoignage de
ses sens contre le sentiment confortable
mais déformant la réalité, d'être en
harmonie avec un groupe, est l'aliment dont
se nourrissent les démagogues »*

Paul Watzlawick, 1978
La réalité de la réalité

Durant ce travail de thèse, j'ai pu étudier les facteurs impliqués et les mécanismes sous-jacents aux déplacements collectifs chez deux espèces de primates. Dans un premier temps, l'étude des déplacements collectifs de lémurs bruns dans un environnement semi-naturel contrôlé m'a permis d'étudier dans le détail les mécanismes sous-jacents aux prises de décision ainsi que les facteurs sociodémographiques impliqués. Puis l'étude des macaques japonais m'a permis dans un second temps de tester si le style social des macaques jouait un rôle prépondérant en milieu naturel où les facteurs écologiques peuvent devenir limitants. L'étude des déplacements de ce groupe, au cours des différentes saisons qui s'accompagnaient de variations de la disponibilité alimentaire et de la qualité des ressources, m'a également permis d'étudier l'impact relatif des facteurs sociodémographiques et environnementaux grâce à une approche intégrative.

1. Rôle de l'initiateur

La décision de se déplacer collectivement peut, théoriquement, se faire (ou être modifiée) avant le départ, au moment du départ et/ou durant la progression du groupe jusqu'à l'arrêt du déplacement (Bourjade & Sueur, 2010). Bien que plusieurs études aient récemment entrepris d'étudier le phénomène sur l'ensemble de ces phases (Sueur & Petit, 2008a ; Ramseyer *et al.*, 2009 ; Conradt & List, 2009 ; Rands, 2010 ; voir Petit & Bon, 2010), le moment du départ reste la phase la plus étudiée dans la littérature.

La raison de cette attention toute particulière portée au départ en lui-même vient probablement du fait que les déplacements collectifs sont souvent considérés comme le résultat du départ d'un individu, l'initiateur ou leader, qui est ensuite suivi par tous les autres membres du groupe. La plupart des études se sont donc focalisées sur le rôle particulier de cet individu qui est fréquemment supposé avoir un statut particulier (voir Petit & Bon, 2010 pour une revue et King, 2010). Plusieurs études ont ainsi pu mettre en évidence que les premiers individus à partir étaient plus souvent, voire exclusivement, les individus les plus dominants pour un certain nombre d'espèces (Gorille des montagnes, *Gorilla beringei*: Schaller, 1963 ; Loup, *Canis lupus* : Mech, 1970 ; Cheval, *Equus caballus* : Feist & McCullough, 1976 ; Mangouste, *Helogale parvula* : Holekamp *et al.*, 2000 ; Moqueur vert, *Phoeniculus purpureus* : Radford, 2004 ; Vache,

Bos taurus : Sárová *et al.*, 2010). Toutefois, bon nombre d'études se sont limitées à une approche descriptive et, si le terme d'initiateur est explicite, celui de leader prête beaucoup plus à confusion dans la mesure où il a longtemps été utilisé pour qualifier indifféremment les individus qui initiaient les déplacements, ceux qui progressaient en tête, qui orientaient le groupe dans une certaine direction ou encore ceux qui entraînaient l'adhésion d'un grand nombre de suiveurs (Boinski & Garber, 2000 ; King *et al.*, 2009 ; King, 2010). Cette confusion sur le terme a conduit à une assimilation abusive entre initiateurs et leaders des déplacements. S'il est vrai que l'initiateur peut se trouver être également le leader du déplacement, Kummer (1968) a rapidement souligné le fait qu'il n'était pas nécessaire d'initier un déplacement ou de progresser en tête de ce dernier pour orienter le groupe.

1.1. L'initiateur comme leader du déplacement ?

Chez le lémur brun, les résultats obtenus sur le succès des déplacements (*i.e.* le nombre d'individus participant et leurs latences de départ) ainsi que ceux obtenus avec le « modèle de leadership » montrent que l'identité de l'initiateur (et par extension son statut sociodémographique) ne peut expliquer à elle seule le pattern d'adhésion des individus. Chez le macaque japonais, on observe en revanche des différences interindividuelles au moment du départ, différences qui peuvent s'expliquer par la centralité et le rang hiérarchique des initiateurs, mâles comme femelles. Toutefois, ces différences ne concernent pas le succès du déplacement mais le nombre d'initiations effectuées par les individus. En effet, les individus dominants et centraux initient significativement plus que les autres. Dès lors, les initiateurs chez ces deux espèces ne sont pas des leaders au sens aujourd'hui admis de ce terme (*i.e.* des individus qui de par leur statut ou leur comportement vont entraîner l'adhésion d'un grand nombre de suiveurs aux déplacements ; King, 2010).

On peut alors s'interroger sur l'importance du rôle des initiateurs chez ces deux espèces dans la mesure où ils n'affectent pas significativement le pattern d'adhésion des autres individus du groupe. En effet, la décision collective doit être considérée comme la résultante des décisions individuelles de participer ou non au déplacement. A cet égard, les résultats obtenus durant cette thèse et dans d'autres travaux (Sueur & Petit, 2008a,b ; Petit *et al.*, 2009) montrent que bien

qu'étant les premiers individus à partir, les initiateurs ne semblent pas conditionner la réponse individuelle de tous les autres membres du groupe. En d'autres termes, le processus d'adhésion ne doit pas être vu comme dépendant uniquement de l'initiateur ni comme une chaîne séquentielle dans laquelle chaque nouvelle adhésion dépendrait de l'adhésion précédente, mais bien comme un chaîne réactionnelle plus globale où la décision de partir d'un individu dépendrait des décisions prises par tous les autres individus avant lui, sans se limiter au seul événement précédent. Des processus mimétiques semblables à celui-ci ont pu être mis en évidence dans des taxons très différents du règne animal et pour une très grande variété de phénomènes (Camazine *et al.*, 2001 ; Strogatz, 2003). Ils constituent donc une hypothèse parcimonieuse pour rendre compte de systèmes complexes (Sueur & Deneubourg, sous presse).

1.2. L'initiateur comme catalyseur du déplacement ?

L'initiateur ne serait-il alors qu'un maillon comme un autre dans le processus décisionnel global qui aboutira, ou non, à un déplacement collectif ? La réponse est très clairement non. L'initiateur garde un statut très particulier du fait qu'il est le premier événement de cette réaction en chaîne. Il agit comme une étincelle et joue ainsi le rôle de catalyseur. Que la décision quant au lieu et au moment du départ soit impactée ou non par la période précédant le départ, l'initiateur demeure le premier individu à faire activement le choix de se déplacer.

Chez le macaque japonais, le fait que les individus les plus centraux et les plus dominants soient ceux qui initient le plus souvent les déplacements collectifs, quand bien même ils n'ont pas un succès plus important, illustre l'importance que revêt tout-de-même ce rôle d'initiateur. Ainsi, même si la différence ne se fait pas au niveau du succès de l'initiateur à recruter des individus pour se déplacer, ces individus dominants arrivent tout de même à avoir un poids plus important dans les processus décisionnels en suggérant plus souvent le départ.

2. Impact des pressions internes au groupe sur les processus décisionnels

Le groupe social apporte des réponses à un certain nombre de contraintes écologiques pour les individus (Chapman & Chapman, 2000 ; Krause & Ruxton, 2002). Toutefois, il génère également des contraintes en retour. Par exemple, les groupes vont développer un système social qui va différer selon les espèces et contraindre la nature et la qualité des relations interindividuelles. La première de ces contraintes est la mise en place d'une hiérarchie de dominance entre les individus (Bernstein, 1981). Plusieurs études ont démontré un lien entre le rang hiérarchique des individus et leur capacité à initier des déplacements ou encore à recruter un grand nombre de suiveurs (voir la liste citée dans le premier paragraphe ainsi que Petit & Bon, 2010 pour une revue).

2.1. Influence du style social

Lors de l'étude des déplacements du groupe de lémurs bruns, j'ai testé l'effet du rang de dominance des initiateurs des déplacements sur les différents paramètres permettant d'en caractériser le succès (*i.e.* nombre d'individus participant et latences d'adhésion). Les résultats montrent que la dominance de l'initiateur n'explique ni le succès du déplacement ni la propension à initier chez cette espèce. Ce résultat est d'autant plus intéressant que les déplacements collectifs de toutes les autres espèces de lémuriformes étudiées jusqu'alors, espèces présentant une dominance des femelles sur les mâles, ont été décrits comme dirigés quasi-exclusivement par les femelles (Petter, 1962 ; Sauther & Sussman, 1993). Ainsi, chez le propitèque à diadème, les femelles initient et dirigent 90% des déplacements collectifs (Erhart & Overdorff, 1999). Le lémur brun qui au contraire des autres espèces ne présente pas de dominance des femelles sur les mâles ne présente pas non plus de leadership spécifique des femelles. Ce résultat conforte l'hypothèse selon laquelle le leadership assuré par les femelles chez les différentes espèces de lémuriformes serait une conséquence de leur style social. J'ai par ailleurs pu mettre en évidence que l'organisation des individus au moment du départ chez le lémur brun était expliquée principalement par les relations affiliatives que les individus

entretiennent entre eux, ce qui est tout à fait cohérent avec le style social tolérant que montre cette espèce.

Chez les macaques, Sueur et Petit (2008a,b) ont pu mettre en évidence que le style social pouvait expliquer les différences observées dans les processus décisionnels lors des déplacements collectifs du macaque de Tonkean et du macaque rhésus. Ainsi, le macaque de Tonkean qui est caractérisé par une forte tolérance interindividuelle (Thierry, 2004), et des relations affiliatives ne se limitant pas aux seuls individus apparentés, présente un « consensus équitablement partagé ». En effet, la décision est partagée de manière équivalente entre tous les individus du groupe et les relations de parenté ne contraignent que faiblement l'organisation des individus au départ, organisation qui est sous-tendue par les relations affiliatives. Chez le macaque rhésus, caractérisé quant-à-lui par une forte intolérance interindividuelle et un népotisme élevé (Thierry, 2004), on trouve au contraire un « consensus partiellement partagé » où les individus les plus dominants et les plus âgés ont un rôle plus important dans les processus décisionnels. Cette prépondérance n'est cependant pas exclusive et les individus plus jeunes et dominés peuvent également mais dans une moindre mesure, participer au processus décisionnel. Ces auteurs s'interrogeaient toutefois sur l'impact des conditions de semi-liberté sur ces résultats, évoquant la possibilité d'un impact plus relatif des facteurs sociaux en conditions naturelles.

Mon étude des déplacements collectifs chez le macaque japonais a permis, dans un premier temps, de généraliser cette hypothèse d'un impact du style social sur les processus décisionnels à un groupe évoluant en milieu naturel. En effet, j'ai pu mettre en évidence que la dominance influençait les patterns de déplacements collectifs chez cette espèce peu tolérante dont le style social est très proche de celui du macaque rhésus, et ce en milieu naturel. En effet, on note que plus un individu est dominant, plus sa propension à initier des déplacements collectifs est importante. Toutefois mes résultats diffèrent sensiblement de ceux obtenus chez le macaque rhésus. En effet, là où la dominance influençait le nombre d'individus participant aux déplacements chez le macaque rhésus (Sueur & Petit, 2008a,b), je n'ai observé aucune différence interindividuelle dans le succès chez le macaque japonais, liée à la dominance ou à tout autre facteur. Ceci peut sans doute s'expliquer par la faible cohésion qui caractérisait le groupe de macaques japonais comme je l'expliquerai par la suite. En revanche, l'effet de la dominance sur la propension à initier que j'ai pu mettre en évidence chez le macaque japonais n'a pas été

observée chez le macaque rhésus. Bien que ce résultat aille toujours dans le sens d'une influence du style social sur le type de processus décisionnel, il représente un fait nouveau et particulièrement intéressant car il s'inscrit dans un mécanisme différent de ceux supposés et observés jusqu'alors, qui privilégiaient l'hypothèse d'une monopolisation de la décision par les individus dominants. De plus, je n'ai pas pu mettre en évidence de variations liées à l'âge parmi les adultes mais seuls ces derniers initiaient des déplacements, comme cela a été montré chez le macaque rhésus (Sueur et Petit, 2008a). Cette prépondérance des individus plus âgés dans la décision peut être mise en parallèle avec le fait que chez ces deux espèces, une femelle âgée conservera son rang hiérarchique en dépit des faiblesses physiques liées au vieillissement, et ainsi son rôle social.

2.2. Influence des relations d'apparentement

Un autre facteur clé dans l'organisation des déplacements collectifs chez le macaque japonais est le népotisme important caractérisant cette espèce. En effet, chez cette espèce, les relations entre femelles non-apparentées sont de moindre fréquence et de moindre qualité que les relations entre femelles apparentées qui constituent une unité appelée matriliné (Gouzoules & Gouzoules, 1987 ; Chapais *et al.*, 1991 ; Chapais, 2004 ; Chapais & Berman, 2004). Cette ségrégation dans les relations entre femelles se ressent fortement chez le macaque japonais et contraint de nombreux comportements (toiletage, jeu, agression, etc.) jusqu'à la hiérarchie de dominance. Ce népotisme est à l'origine d'un système où des matriline entières en dominant d'autres chez l'ensemble des espèces de macaques. Cependant, mes résultats montrent que ces matriline contraignent également l'organisation des déplacements collectifs chez le macaque japonais, les femelles voyageant préférentiellement avec d'autres femelles qui leur sont apparentées. Dans cette espèce où le rang hiérarchique ne peut être maintenu qu'au travers du jeu des coalitions entre individus apparentés (Chapais *et al.*, 1991), il semble crucial de ne pas se séparer et donc de se déplacer entre apparentés.

Cette cohésion très marquée de sous-groupes de femelles apparentées contraste fortement avec la cohésion assez lâche du groupe dans son ensemble. Le rôle des relations entre individus

apparentés sur les prises de décision et l'organisation des individus lors des déplacements collectifs a déjà été décrit chez plusieurs espèces (Reinhardt, 1983 ; Prins, 1989 ; Smolker, 2000 ; Silk *et al.*, 2006 ; Sueur & Petit, 2008a ; Tóth *et al.*, 2009). Ces associations préférentielles entre apparentés peuvent s'expliquer aisément par la sélection de parentèle (Hamilton, 1964) mais elles sont d'autant plus importantes que le soutien entre individus apparentés est capital dans la formation d'alliance lors des conflits chez le macaque japonais. Dans ces conditions, rester autant que faire se peut avec des individus apparentés représente le compromis qui semble le plus adéquat entre les pressions internes et externes au groupe.

Chez le lémur brun en revanche, l'apparentement ne semble pas jouer de rôle particulier dans les déplacements collectifs. Bien que ce résultat soit cohérent avec le style social très permissif de l'espèce, il convient de le relativiser dans la mesure où plus de 90% des individus du groupe sont nés ou descendent d'une même femelle toujours présente dans le groupe au moment de l'étude. L'analyse des effets de l'apparentement s'en trouve par conséquent biaisée. Toutefois, on note que cette femelle n'occupait pas de rôle plus prépondérant que les autres individus du groupe dans les déplacements collectifs.

2.3. Les déplacements collectifs du macaque japonais : une organisation à plusieurs niveaux

La cohésion d'un groupe constitué de sous-groupes d'individus apparentés ne peut se maintenir qu'à travers l'existence de relations affiliatives entre individus non apparentés et ce, même chez des espèces présentant un népotisme très important (Clutton-Brock, 2009). Les relations affiliatives reliant les individus non apparentés pourraient alors représenter des éléments clés de la structure du groupe, liant entre eux des clusters plus compacts (Bonanni *et al.*, 2010). Les résultats que j'ai obtenus montrent que non seulement les matriline forment des sous-groupes cohésifs durant les déplacements mais que les relations sociales entretenues par les femelles (incluant donc leurs relations avec des femelles apparentées, des femelles non apparentées et des mâles) jouent le rôle d'un « ciment social », permettant l'articulation des différentes matriline entre elles. J'ai ainsi pu mettre en évidence qu'au-delà des associations très fortes au sein d'une matriline, des associations préférentielles entre femelles de différentes

matrilines existaient également lors des déplacements et qu'elles pouvaient s'étendre à un plus grand nombre de matrilines grâce à la participation des mâles à ces mêmes déplacements.

Ces résultats, couplés à la faible cohésion observée chez cette espèce et au nombre négligeable d'initiations échouées (*i.e.* les initiateurs étaient presque systématiquement suivis) suggèrent une organisation des déplacements structurée à plusieurs niveaux. Le premier de ces niveaux serait le niveau individuel. En effet, en dehors de toute considération de phénomène collectif, le choix de partir ou non reste fondamentalement du ressort de chaque individu. En effet, une décision collective n'est qu'un phénomène émergent de chacune des décisions individuelles. Toutefois, la matriline constitue un deuxième niveau qui semble revêtir une très grande importance comme nous venons de le voir, les femelles d'une même matriline étant plus cohésives que la moyenne, en dehors comme au cours des épisodes de déplacements collectifs. Enfin, le réseau social du groupe dans son ensemble est le dernier de ces niveaux, avec la prise en compte des relations entre matrilines et avec les mâles formant un réseau pouvant relier l'ensemble des individus du groupe. Ce scénario et l'importance du réseau social dans son ensemble semblent confirmés par la spécificité des déplacements initiés par les mâles périphériques qui peinent à rallier des individus centraux.

Les mâles centraux semblent également jouer un rôle particulier lors de déplacements assez singuliers, et non traités dans cette thèse, déplacement au cours desquels ils sont suivis par un grand nombre, voire la totalité, des juvéniles du groupe. Ce phénomène est d'autant plus étonnant que les macaques japonais sont réputés pour la faible permissivité des femelles à laisser leurs jeunes interagir avec des non-apparentés. Ces déplacements et la propension des juvéniles à suivre les mâles centraux pourraient ainsi contribuer au rôle de « ciment social » qui semble caractériser les mâles. Je reviendrai sur ce rôle par la suite afin d'expliquer pourquoi Itani (1963) avait attribué à ces mâles le rôle de leader des déplacements sur des bases purement descriptives.

3. Impact des pressions externes au groupe sur les processus décisionnels

Dans l'étude des déplacements collectifs, la littérature oppose souvent les hypothèses dites « sociales » aux hypothèses qualifiées d'« écologiques » (voir Boinski & Garber, 2000 ; Garber *et al.*, 2009). Dans ces dernières, l'identité des individus participant aux processus

décisionnels serait dépendante non pas de leur statut sociodémographique mais de leur besoins physiologiques et / ou de la connaissance de leur environnement (Fischhoff *et al.*, 2007 ; Bourjade *et al.*, 2009 ; Conradt *et al.*, 2009).

De nombreuses études mettant en évidence un rôle prépondérant des facteurs sociodémographiques, et du style social dans son ensemble, sur les déplacements collectifs des primates ont été menées en conditions semi-naturelles (Leca *et al.*, 2003 ; Meunier *et al.*, 2006, 2008a, 2008b ; Sueur & Petit, 2008a,b ; Sueur *et al.*, 2009). Ce type d'environnement contrôlé offre un confort méthodologique et expérimental précieux à l'observateur qui peut couvrir l'ensemble des possibilités en plaçant des caméras aux points stratégiques et qui peut ainsi s'affranchir de contraintes logistiques importantes pour recueillir des données détaillées et relativement homogènes. C'est grâce à ce faible bruit dans les données que j'ai pu étudier en détail les mécanismes sous-tendant les processus décisionnels chez le lémur brun avec une approche modélisatrice, approche qui n'a pas été fructueuse pour le moment chez le macaque japonais en raison de la grande variété de situations dans lesquelles les déplacements pouvaient être initiés en milieu naturel.

Si les conditions semi-naturelles présentent un gros avantage méthodologique et logistique par rapport aux études menées en milieu naturel, elles amènent toutefois l'observateur à s'interroger sur la validité externe de ses conclusions. En effet, les individus étudiés n'étant pas soumis à des conditions écologiques identiques à celles qu'ils rencontreraient en milieu naturel, il est difficile de savoir si cet effet des pressions internes au groupe persisterait dans une situation où les pressions écologiques pourraient devenir un facteur limitant. L'étude des déplacements collectifs chez le macaque japonais avait deux objectifs principaux. Le premier de ces objectifs était de vérifier si les pressions internes aux groupes avaient toujours un effet sur les déplacements d'un groupe évoluant en milieu naturel. Le deuxième objectif était de tester si les pressions écologiques jouaient également un rôle dans les processus décisionnels via des changements régionaux et saisonniers dans la disponibilité alimentaire. Mes prédictions sur ce dernier point étaient que des conditions écologiques plus rudes entraîneraient une diminution du nombre d'individus impliqués dans les processus décisionnels.

Les résultats que j'ai obtenus chez le macaque japonais montrent que les pressions sociales demeurent prépondérantes même en milieu naturel. De plus, je n'ai pas pu mettre en

évidence d'effet direct des pressions écologiques sur les processus décisionnels en eux-mêmes. Seuls certains patterns des déplacements collectifs comme la distance parcourue sont significativement affectés par les variations saisonnières. Toutefois, ces variations saisonnières ne relèvent pas vraiment d'un effet sur le processus décisionnel en lui-même mais plutôt de la structure spatiale du groupe. Ainsi les pressions écologiques n'agiraient pas directement sur les processus décisionnels mais entraîneraient une compétition plus forte entre les individus du groupe, compétition qui contraindrait ainsi les distances interindividuelles et la structure spatiale du groupe. Ces changements écologiques seraient donc indirectement responsables d'une variation dans le nombre de suiveurs en agissant sur la cohésion du groupe.

Cette cohésion relative des individus semble être la clé de voûte des mécanismes impliqués dans les déplacements collectifs. En effet, l'absence de pression de prédation et la faible distance entre les patchs de ressources permettent aux individus de ne pas avoir à choisir une seule et unique destination pour l'ensemble du groupe, celui-ci pouvant au contraire se séparer en différents sous-groupes, chacun évoluant relativement indépendamment des autres. La cohésion globale de l'ensemble des individus est, quant-à-elle, probablement assurée grâce aux vocalisations (Itani, 1963). Ainsi, l'immense majorité des déplacements impliquant tous les individus du groupe se produisait lors de la traversée d'une des deux rivières séparant le territoire du groupe en trois parties. La traversée de cette rivière en elle-même ne représentant aucun risque en soi, l'hypothèse la plus vraisemblable pour expliquer la cohésion plus forte lors de ces événements est celle de la barrière acoustique que ces rivières pourraient représenter. En effet, le fort encaissement (plus de 25 m par endroit) et le bruit généré par l'eau constituent une limitation à la propagation des vocalisations. On note ainsi que malgré les fortes distances interindividuelles relevées, il était très rare d'observer les membres du groupe évoluer de part et d'autre d'une de ces rivières à un même moment.

L'étude des déplacements collectifs du lémur brun s'étant déroulée en conditions semi-naturelles, je n'ai pas pu étudier directement l'impact des pressions écologiques sur cette espèce. Toutefois, il est intéressant de noter que les individus du groupe faisaient preuve d'une forte cohésion. Ainsi, plus de la moitié des déplacements collectifs observés impliquait l'ensemble des individus du groupe et aucun déplacement où un seul individu serait resté isolé dans la zone de départ n'a été observé. Ces résultats montrent que les mécanismes de cohésion du groupe étaient

toujours à l'œuvre malgré les conditions semi-naturelles. Comme je l'ai discuté précédemment, les résultats obtenus chez cette espèce sont cohérents avec « l'hypothèse sociale » là où « l'hypothèse écologique » aurait attendu un nombre d'initiations ou un succès plus important chez les femelles qui sont le sexe philopatric et qui sont donc supposées mieux connaître leur environnement que les mâles à l'âge adulte (Kappeler, 2000). Toutefois, si cette hypothèse était fondée, les conditions de semi-liberté du groupe entraînant des contraintes écologiques très faibles pour les individus (*i.e.* pas de prédation et nourriture *ad libitum*) pourraient avoir occulté cet effet. Seule l'étude d'un groupe de lémurs bruns évoluant en milieu naturel permettrait alors de trancher sur ce point.

4. Quels mécanismes sous-tendent les processus décisionnels ?

Là où la différence se fait sur le choix de suivre ou non l'initiateur chez le macaque rhésus, le macaque japonais se caractérise quant à lui par un succès quasi-constant des tentatives de déplacements collectifs, tentatives qui ne sont en revanche pas égales en fréquence entre les différents membres du groupe. Ainsi le processus décisionnel semble répondre à des mécanismes sensiblement différents de ceux décrits chez le macaque rhésus. On observe en effet que là où, chez le macaque rhésus, les individus dominants ont un rôle plus important dans les processus décisionnels en entraînant une plus grande participation des membres du groupe, chez le macaque japonais, le rôle plus important des individus dominants s'exprime par l'initiation d'un nombre plus important de déplacements. Ce mécanisme semble particulièrement adapté à la situation dans laquelle se trouvent les individus du groupe la plupart du temps : à savoir un groupe fortement dispersé avec des patches de ressources alimentaires proches les uns des autres et permettant aux individus de s'y rendre sans grand risque de réellement se séparer, et pour une trop grande durée, du reste du groupe. Ainsi les individus n'ont pas seulement à choisir une seule destination parmi plusieurs mutuellement exclusives, mais peuvent, dans une certaine mesure, choisir différentes activités au même moment.

Lors de l'étude des déplacements collectifs du groupe de macaque japonais, l'environnement difficilement contrôlable et la grande dispersion des individus ont entraîné une

grande variété de situations initiales différentes. Par conséquent je n'ai pas pu comparer la distribution des latences d'adhésion à des modèles informatiques visant à en déterminer les mécanismes sous-jacents. Ainsi, même en regroupant les déplacements pour lesquels les mêmes individus étaient présents au moment du départ, la visibilité de la zone concernée, son relief ou encore l'activité en cours impliquaient une trop grande variance dans les latences d'adhésion, variance qui était très difficilement implémentable dans un modèle stochastique basé sur une grande itération de simulations à partir d'un même jeu de conditions initiales.

Au contraire, les conditions contrôlées offertes par l'environnement semi-naturel du groupe de lémurs bruns en semi-liberté m'ont permis de tester efficacement les patterns observés face à des modèles informatiques représentant différentes hypothèses de mécanismes. En effet, exception faite de l'activité au moment du départ, les conditions initiales de chaque déplacement collectif variaient beaucoup moins chez le groupe de lémurs bruns que chez le groupe de macaque japonais et se prêtaient donc bien à la modélisation. J'ai ainsi pu mettre en évidence que les patterns de déplacements collectifs chez le lémur brun pouvaient s'expliquer par des règles locales simples correspondant à un mécanisme auto-organisé sous-tendu par les relations affiliatives. C'est donc par un phénomène qualifié de « mimétisme sélectif » que l'organisation des individus s'effectue au moment du départ. Les individus prennent donc en considération le nombre d'individus déjà partis ainsi que la nature des relations les liant à eux au moment de prendre leur propre décision de partir ou non. Ainsi, plus les individus déjà partis seront nombreux et plus la probabilité pour un individu de rejoindre le déplacement sera élevée, et cette probabilité sera d'autant plus forte que ses relations affiliatives avec les individus partis seront développées.

5. Perspectives

L'ensemble des résultats que j'ai obtenu durant cette thèse m'amène à considérer plusieurs axes de réflexions majeurs en termes de perspectives. Ainsi, on peut tout d'abord s'interroger sur la pertinence de continuer à parler de consensus dans une situation où les individus du groupe n'aboutissent pas à une décision unique sur le moment et la destination du

déplacement mais se séparent au contraire en plusieurs sous-groupes qui, bien que liés les uns aux autres, restent toutefois relativement autonomes. Mais cette séparation, si elle se révèle bénéfique pour tous les individus, ne peut-elle pas être également le fruit d'un consensus ? Ne peut-on pas considérer que la séparation puisse, dans certains cas, être la décision sur laquelle les membres du groupe se mettent d'accord et pour laquelle un consensus se produit ? Ainsi, plusieurs études reportent des déplacements collectifs pour lesquels seulement une fraction des membres d'un groupe participe. Ces déplacements devraient-ils être considérés comme des échecs dans la mesure où la cohésion du groupe dans son entier n'est pas maintenue ? La valeur adaptative d'un tel consensus partiel peut sembler contre-intuitive mais mérite qu'on s'y intéresse.

Seules quelques espèces présentent réellement des processus décisionnels pour lesquels une séparation du groupe est réellement impossible lors du choix entre deux modalités mutuellement exclusives. On peut par exemple citer les cas de sélection d'un nouveau site pour les ruches d'abeilles. Ces dernières étant toutes dépendantes de la reine, elles finiront toutes par se rallier à la décision que celle-ci prendra (Seeley & Visscher, 2004 ; Passino & Seeley, 2005). Il me paraît aujourd'hui important de ne plus considérer la cohésion du groupe comme une nécessité de tout instant à laquelle les déplacements collectifs ne peuvent déroger chez toutes les espèces. Il faut en effet prendre en compte les coûts d'une éventuelle séparation pour les groupes dont les déplacements collectifs sont étudiés, et considérer l'équilibre entre les avantages et les coûts d'une séparation temporaire. S'il est clair que les coûts pour un individu de se retrouver isolé de l'ensemble de son groupe sont importants, ils se réduisent considérablement s'il est amené à se trouver dans un sous-groupe de plus petite taille. Et le cas échéant, l'équilibre entre les coûts engendrés par la séparation en sous-groupes - et par là même les bénéfices à pouvoir se retrouver dans un groupe constitué d'individus apparentés ou affiliés et à pouvoir plus facilement choisir une activité correspondant à ses besoins et à ses motivations - pourrait favoriser la séparation temporaire. Ces phénomènes ont déjà été étudiés chez des espèces présentant un système social qualifié de « fission-fusion » (Kerth & Köning, 1999 ; Kerth, 2010). Mais à l'heure où l'on réalise que chaque espèce sociale présente un certain degré de « fission-fusion » et qu'il ne s'agit pas d'un phénomène de tout ou rien (Aureli *et al.*, 2008), il devient intéressant de se demander si un tel continuum n'existerait pas également dans les phénomènes de déplacements collectifs.

Toutefois, ce compromis, qui peut éventuellement conduire à une séparation des individus, est fortement dépendant des conditions environnementales (sociales comme écologiques) qui sont un autre des points très importants à considérer. Comme nous l'avons vu, bien que les mécanismes de déplacements collectifs aient évolué sous l'influence de certaines pressions environnementales, ces dernières peuvent être relativement différentes de l'environnement actuel pour la même espèce (comme c'est probablement le cas pour le lémur brun avec la disparition de plusieurs de ses prédateurs ; Goodman, 2003). Il serait donc intéressant de pouvoir étudier un même groupe soumis à différents niveaux de pressions environnementales, avec des pressions écologiques plus fortes et à une plus grande échelle que ce que j'ai pu tester dans cette thèse avec les variations saisonnières chez le macaque japonais. Cette étude impliquerait une approche expérimentale avec manipulation des contraintes environnementales pour un même groupe d'étude (Carere *et al.*, 2009) afin de s'affranchir des variations d'organisation sociale que présenteraient des groupes naturels vivant dans des milieux contrastés.

Qui plus est, si la validité externe des études menées en conditions semi-naturelles a souvent été mise en doute, les études en milieu naturel n'offrent pas le même niveau de détail et de précision dans les observations et les expériences qu'il est possible d'y conduire. De plus, l'échelle temporelle qui conduit à l'évolution des comportements et des sociétés est bien supérieure à la période passée en captivité des espèces concernées. Ceci est confirmé par la grande cohésion observée lors des déplacements spontanés en condition de semi-liberté chez plusieurs espèces de primates non-humains (Leca *et al.*, 2003 ; Sueur & Petit, 2008a) et ce, en dehors de toute pression écologique, pression invoquée pour expliquer la grande cohésion des groupes en conditions naturelles. Il s'avère que même avec un investissement logistique important en caméras vidéo et en récepteurs GPS miniaturisés pour en équiper tous les animaux, les données obtenues ne permettraient sans doute pas d'obtenir la même validité que celle procurée par un environnement physiquement limité au sein duquel les conditions sont relativement contrôlées. Je pense que les études prenant en compte à la fois la nature des mécanismes sous-tendant les processus décisionnels et l'étude exploratoire des facteurs sociaux et écologiques impliqués devraient tirer parti des avantages que proposent chacun de ces deux types d'environnement.

6. Conclusion générale

Au cours de cette thèse, j'ai pu mettre en évidence le rôle des pressions sociales sur les processus décisionnels à l'œuvre chez deux espèces de primates appartenant à des taxons très éloignés : le lémur brun et le macaque japonais. Grâce à une approche modélisatrice, j'ai pu démontrer, chez le lémur brun, qu'un mécanisme de mimétisme sélectif sous-tendu par les relations affiliatives entre les individus du groupe expliquait leur choix de partir et leur organisation au moment du départ. Puis, grâce à l'étude des déplacements collectifs du macaque japonais en milieu naturel, j'ai pu généraliser l'hypothèse d'une influence du système social sur l'organisation des déplacements collectifs des macaques à une autre espèce et à un groupe évoluant en milieu naturel. Enfin, j'ai montré que ces pressions sociales restaient prépondérantes en milieu naturel et ce, même quand les pressions écologiques devenaient limitantes pour les individus. Il est évident que les simulations numériques sont un outil précieux permettant de privilégier l'une ou l'autre hypothèse même en l'absence de répétitions sur plusieurs groupes de la même espèce. Il est évident qu'un modèle implémentant les contraintes écologiques afin d'expliquer l'organisation des déplacements collectifs nous permettrait d'explorer plus avant les mécanismes sous-jacents aux phénomènes observés en milieu naturel.

REFERENCES

- Abegg, C., & Thierry, B.** 2002. Macaque evolution and dispersal in insular south-east Asia. *Biological Journal of the Linnean Society*, **75**, 555-576.
- Agetssuma, N.** 1995a. Foraging synchrony in a group of Yakushima macaques (*Macaca fuscata yakui*). *Folia Primatologica*, **64**, 167-179.
- Agetssuma, N.** 1995b. Dietary selection by Yakushima Macaques (*Macaca fuscata yakui*): The influence of food availability and temperature. *International Journal of Primatology*, **16**, 611-627.
- Agetssuma, N., & Nakagawa, N.** 1998. Effects of habitat differences on feeding behaviors of Japanese monkeys: Comparison between Yakushima and Kinkazan. *Primates*, **39**, 275-289.
- Altmann, J.** 1974. Observational Study of Behavior: Sampling Methods. *Behaviour*, **49**, 227-267.
- Amblard, F.** 2003. Comprendre le fonctionnement de simulations sociales individus-centrées: Application à des modèles de dynamiques d'opinions. 127.
- Appleby, M. C.** 1983. The probability of linearity in hierarchies. *Animal Behaviour*, **31**, 600-608.
- Aureli, F., Schaffner, C. M., Boesch, C., Bearder, S. K., Call, J., Chapman, C. A., Connor, R., Di Fiore, A., Dunbar, R. I. M., Henzi, S. P., Holekamp, K., Korstjens, A. H., Layton, R., Lee, P., Lehmann, J., Manson, J. H., Ramos-Fernandez, G., Strier, K. B., & van Schaik, C. P.** 2008. Fission-Fusion Dynamics: New Research Frameworks. *Current Anthropology*, **49**, 627-654.
- Ballerini, M., Cabibbo, N., Candelier, R., Cavagna, A., Cisbani, E., Giardina, I., Orlandi, A., Parisi, G., Procaccini, A., Viale, M., & Zdravkovic, V.** 2008. Empirical investigation of starling flocks: a benchmark study in collective animal behaviour. *Animal Behaviour*, **76**, 201-215.
- Bates, D. M., & Sakar, D.** 2007. lme4: Linear mixed-effects models using Eigen and syntax. *R Package Version*, 6.
- Bates, D. M., & Maechler, M.** 2010. lme4: Linear mixed-effects models using Eigen and syntax. *R Package Version*, 0.999375-36.
- Beckers, R., Deneubourg, J. L., & Goss, S.** 1992. Trails and U-turns in the selection of the shortest path by the ant *Lasius Niger*. *Journal Of Theoretical Biology*, 397-415.

- Bell, W. J., Roth, L. M., & Nalepa, C. A.** 2007. *Cockroaches: ecology, behavior, and natural history*. Baltimore: Johns Hopkins University Press.
- Bercovitch, F. B., & Huffman, M. A.** 1999. The macaques. In: *The nonhuman group history*, pp. 77-85. Mayfield, Mountain View, CA.
- Bernstein, I. S.** 1981. Dominance: The Baby and the Bathwater. *Behavioral and Brain Sciences*, **4**, 419-429.
- Bernstein, I. S., & Ehardt, C. L.** 1985. Age-sex differences in the expression of agonistic behavior in rhesus monkey (*Macaca mulatta*) groups. *Journal of Comparative Psychology (Washington, D.C.: 1983)*, **99**, 115-132.
- Bernstein, I. S., & Ehardt, C. L.** 1986. Selective interference in rhesus monkey (*Macaca mulatta*) intragroup agonistic episodes by age-sex class. *Journal of Comparative Psychology (Washington, D.C.: 1983)*, **100**, 380-384.
- Bernstein, I. S.** 1991. Social housing of monkeys and apes: group formations. *Laboratory Animal Science*, **41**, 329-333.
- Boinski, S., & Campbell, A. F.** 1995. Use of Trill Vocalizations To Coordinate Troop Movement Among White-Faced Capuchins: a Second Field Test. *Behaviour*, **132**, 875-901.
- Boinski, S., & Garber, P. A.** 2000. *On the move*. Chicago: University of Chicago Press.
- Bonabeau, E., Theraulaz, G., Deneubourg, J. L., Aron, S., & Camazine, S.** 1997. Self-organization in social insects. *Trends in Ecology & Evolution*, **12**, 188-193.
- Bonacich, P.** 2007. Some unique properties of eigenvector centrality. *Social Networks*, **29**, 555-564.
- Bonanni, R., Cafazzo, S., Valsecchi, P., & Natoli, E.** 2010. Effect of affiliative and agonistic relationships on leadership behaviour in free-ranging dogs. *Animal Behaviour*, **79**, 981-991.
- Bon, R., Deneubourg, J. L., Gerard, J.-F., & Michelena, P.** 2005. sexual segregation in ungulates: from individual mechanisms to collective patterns. In: *Sexual segregation in Vertebrates*, pp. 180-199. Cambridge: Cambridge University Press.
- Borgatti, S. P., Everett, M., & Freeman, L.** 2002. *UCINET 6 for Windows*. Harvard: Analytic Technologies.

- Bourjade, M., Thierry, B., Maumy, M., & Petit, O.** 2009. Decision-Making in Przewalski Horses (*Equus ferus przewalskii*) is Driven by the Ecological Contexts of Collective Movements. *Ethology*, **115**, 321-330.
- Bourjade, M., & Sueur, C.** 2010. Shared or unshared consensus for collective movement? Towards methodological concerns. *Behavioural Processes*, **84**, 648-652.
- Bousquet, C. A. H., Sumpter, D. J. T., & Manser, M. B.** 2011. Moving calls: a vocal mechanism underlying quorum decisions in cohesive groups. *Proceedings. Biological Sciences / The Royal Society*, **278**, 1482-1488.
- Boyle, S. A., Lourenço, W. C., da Silva, L. R., & Smith, A. T.** 2009. Home Range Estimates Vary with Sample Size and Methods. *Folia Primatologica*, **80**, 33-42.
- Bryson, J. J., Ando, Y., & Lehmann, H.** 2007. Agent-based modelling as scientific method: a case study analysing primate social behaviour. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, **362**, 1685-1698.
- Buhl, J., Sumpter, D.J.T., Couzin, I.D., Hale, J.J., Despland, E., Miller, E.R., Simpson, S.J.** From disorder to order in marching locusts. *Science* **312**, 1402-1406 (2006).
- Cairns, S. J., & Schwager, S. J.** 1987. A comparison of association indices. *Animal Behaviour*, **35**, 1454-1469.
- Camazine, S., Deneubourg, J. L., Franks, N. R., Sneyd, J., Theraulaz, G., & Bonabeau, E.** 2001. *Self-organization in biological systems*. Woodstock, UK: Princeton University Press.
- Carere, C., Montanino, S., Moreschini, F., Zoratto, F., Chiarotti, F., Santucci, D., & Alleva, E.** 2009. Aerial flocking patterns of wintering starlings, *Sturnus vulgaris*, under different predation risk. *Animal Behaviour*, **77**, 101-107.
- Carpenter, C. R.** 1934. *A field study of the behavior and social relations of howling monkeys*. Baltimore: Johns Hopkins University Press.
- Chaffin, C. L., Friedlen, K., & De Waal, F. B. M.** 1995. Dominance Style Of Japanese Macaques Compared With Rhesus And Stumptail Macaques. *American Journal of Primatology*, **35**, 103-116.
- Chapais, B., Girard, M., & Primi, G.** 1991. Nonkin alliances, and the stability of matrilineal dominance relations in Japanese macaques. *Animal Behaviour*, **41**, 481-491.

- Chapais, B., & St-Pierre, C. E. G.** 1997. Kinship bonds are not necessary for maintaining matrilineal rank in captive Japanese macaques. *International Journal of Primatology*, **18**, 375-385.
- Chapais, B.** 2004. How kinship generates dominance structures: a comparative perspective. In: *Macaque societies: A model for the study of social organization*, (Ed. by B. Thierry, M. Singh, & W. Kaumanns), pp. 186–208. Cambridge University Press, Cambridge.
- Chapais, B., & Berman, C. M.** 2004. *Kinship and behavior in primates*. New York: Oxford University Press US.
- Chapman, C. A., & Chapman, L. J.** 2000. Determinants of group size in primates: the importance of travel costs. In: *On the move*, (Ed. by S. Boinski & P. A. Garber), Chicago: University of Chicago Press.
- Cheney, D. L.** 1977. The Acquisition of Rank and the Development of Reciprocal Alliances among Free-Ranging Immature Baboons. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **2**, 303-318.
- Cheney, D. L., & Seyfarth, R. M.** 1990. *How Monkeys See the World: Inside the Mind of Another Species*. University Of Chicago Press.
- Clutton-Brock, T.** 2009. Cooperation between non-kin in animal societies. *Nature*, **462**, 51-57.
- Cohen, P. R., & Levesque, H. J.** 1988. On acting together: Joint intentions for intelligent agents. *In Workshop on Distributed Artificial Intelligence*,
- Conradt, L., & Roper, T. J.** 2005. Consensus decision making in animals. *Trends in Ecology & Evolution*, **20**, 449-456.
- Conradt, L., & Roper, T. J.** 2007. Democracy in animals: the evolution of shared group decisions. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **274**, 2317-2326.
- Conradt, L., Krause, J., Couzin, I. D., & Roper, T. J.** 2009. “Leading According to Need” in Self-Organizing Groups. *American Naturalist*, **173**, 304-312.
- Conradt, L., & List, C.** 2009. Group decisions in humans and animals: a survey Introduction. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, **364**, 719-742.
- Conradt, L., & Roper, T. J.** 2009. Conflicts of interest and the evolution of decision sharing. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, **364**, 807-819.
- Cords, M.** 1997. Friendships, alliances, reciprocity and repair. In: *Machiavellian Intelligence II*, Cambridge University Press edn. pp. 24-49. Cambridge.

- Cords, M., & Aureli, F.** 1993. Patterns of reconciliation among juvenile long-tailed macaques. In: *Juvenile Primates Life History, Development and Behavior*, pp. 271-284. New York: Oxford University Press.
- Cords, M., & Aureli, F.** 2000. Reconciliation and relationship quality. In: *Natural Conflict Resolution*, pp. 177-198. Berkely, CA: University Of California Press.
- Couzin, I. D., & Franks, N. R.** 2003. Self-organized lane formation and optimized traffic flow in army ants. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **270**, 139-146.
- Couzin, I., & Krause, J.** 2003. Self-Organization and Collective Behavior in Vertebrates. *Advances in the Study of Behavior*, **32**, 1-75
- Crespi, B. J., & Yanega, D.** 1995. The definition of eusociality. *Behavioral Ecology*, **6**, 109 - 115.
- Crespi, B. J., & Choe, J. C.** 1997. Explanation and evolution of social systems. In: *The Evolution of Social Behaviour in Insects and Arachnids*, pp. 499-524. Cambridge: Cambridge University Press.
- Croft, D. P., Krause, J., & James, R.** 2004. Social networks in the guppy (*Poecilia reticulata*). *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **271**, S516-S519.
- Croft, D. P., James, R., Ward, A. J. W., Botham, M. S., Mawdsley, D., & Krause, J.** 2005. Assortative interactions and social networks in fish. *Oecologia*, **143**, 211-219.
- Danchin, E.** 1990. L'hypothèse du «Centre d'information»: enfin des résultats tangibles chez les oiseaux. *Alauda*, **58**, 81-84.
- Dasser, V.** 1987. Slides of Group Members as Representations of the Real Animals (*Macaca fascicularis*). *Ethology*, **76**, 65-73.
- Deneubourg, J. L., & Goss, S.** 1989. Collective patterns and decision-making. *Ethology Ecology & Evolution*, **1**, 295-311.
- Detrain, C., Deneubourg, J. L., & Pasteels, J. M.** 1999. *Information processing in social insects*. Basel: Birkhäuser Verlag.
- Detrain, C., & Deneubourg, J. L.** 2006. Self-organized structures in a superorganism: do ants “behave” like molecules? *Physics of Life Reviews*, **3**, 162-187.
- Drews, C.** 1993. The concept and definition of dominance in animal behavior. *Behaviour*, **125**, 283-313.
- Dunbar, R. I. M.** 1988. *Primate social systems*. Ithaca, NY: Cornell University Press.

- Dyer, J. R. G., Ioannou, C. C., Morrell, L. J., Croft, D. P., Couzin, I. D., Waters, D. A., & Krause, J.** 2008. Consensus decision making in human crowds. *Animal Behaviour*, **75**, 461-470.
- Erhart, E., & Overdorff, D. J.** 1999. Female Coordination of Group Travel in Wild Propithecus and Eulemur. *International Journal of Primatology*, **20**, 927-940.
- Fagen, R. M.** 1981. *Animal Play Behavior*. Oxford University Press, USA.
- Faraway, J. J.** 2006. *Extending the Linear Model with R: Generalized Linear, Mixed Effects and Nonparametric Regression Models*. 1st edn. Chapman and Hall/CRC.
- Fedigan, L.** 1993. Sex differences and intersexual relations in adult white-faced capuchins (*Cebus capucinus*). *International Journal of Primatology*, **14**, 853-877.
- Feist, J. D., & McCullough, D. R.** 1976. Behavior patterns and communication in feral horses. *Zeitschrift Für Tierpsychologie*, **41**, 337-371.
- Fischhoff, I. R., Sundaresan, S. R., Cordingley, J., Larkin, H. M., Sellier, M.-J., & Rubenstein, D. I.** 2007. Social relationships and reproductive state influence leadership roles in movements of plains zebra, *Equus burchellii*. *Animal Behaviour*, **73**, 825-831.
- Flack, J. C., Girvan, M., De Waal, F. B. M., & Krakauer, D. C.** 2006. Policing stabilizes construction of social niches in primates. *Nature*, **439**, 426-429.
- Franks, D., Ruxton, G. D., & James, R.** 2010. Sampling animal association networks with the gambit of the group. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **64**, 493-503.
- Gadagkar, R.** 1994. Why the Definition of Eusociality Is Not Helpful to Understand Its Evolution and What Should We Do about It. *Oikos*, **70**, 485-488.
- Garber, P. A., Bicca-Marques, J. C., & Azevedo-Lopes, M. A. de O.** 2009. Primate Cognition: Integrating Social and Ecological Information in Decision-Making. In: *South American Primates, Developments in Primatology: Progress and Prospects* (Ed. by P. A. Garber, A. Estrada, J. C. Bicca-Marques, E. W. Heymann, & K. B. Strier), pp. 365-385. New York: Springer.
- Gautrais, J., Michelena, P., Sibbald, A., Bon, R., & Deneubourg, J. L.** 2007. Allelomimetic synchronization in Merino sheep. *Animal Behaviour*, **74**, 1443-1454.
- Gompper, M. E.** 1996. Sociality and asociality in white-nosed coatis (*Nasua narica*): foraging costs and benefits. *Behavioral Ecology*, **7**, 254 -263.

- Goodman, S. M.** 2003. Mammals: predation on lemurs. In: *The natural history of Madagascar*, pp. 1159-1190. Chicago: Univ Chicago Pr.
- Gouzoules, S.** 1984. Primate mating systems, kin associations, and cooperative behavior: Evidence for kin recognition? *American Journal of Physical Anthropology*, **27**, 99-134.
- Gouzoules, S., & Gouzoules, H.** 1987. Kinship. In: *Primate Societies*, (Ed. by B. B. Smuts, D. L. Cheney, R. M. Seyfarth, R. W. Wrangham, & T. T. Struhsaker), pp. 229-305. Chicago: University of Chicago Press.
- Gueron, S., Levin, S. A., & Rubenstein, D. I.** 1996. The Dynamics of Herds: From Individuals to Aggregations. *Journal of Theoretical Biology*, **182**, 85-98.
- Hamilton, W. D.** 1971. Geometry for the selfish herd. *Journal of Theoretical Biology*, **31**, 295-311.
- Hanya, G.** 2004. Diet of a Japanese macaque troop in the coniferous forest of Yakushima. *International Journal of Primatology*, **25**, 55-71.
- Helbing, D., Keltsch, J., & Molnar, 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, C. K.** 1990. Models of, and tests for, reciprocity, unidirectionality and other social interaction patterns at a group level. *Animal Behaviour*, **39**, 1013-1029
- Hemelrijk, C. K.** 2002a. Self-organizing properties of primate social behavior: A hypothesis for intersexual rank overlap in chimpanzees and bonobos. *Evolutionary Anthropology*, **11**, 91-94.
- Hemelrijk, C. K.** 2002b. Self-organization and natural selection in the evolution of complex despotic societies. *Biological Bulletin*, **202**, 283-288.
- Hemelrijk, C. K.** 2002c. Understanding social behaviour with the help of complexity science (Invited article). *Ethology*, **108**, 655-671.
- Hinde, R. A.** 1976. Interactions, Relationships and Social Structure. *Man*, **11**, 1-17.
- Hoare, D. J., Couzin, I. D., Godin, J.-G. J., & Krause, J.** 2004. Context-dependent group size choice in fish. *Animal Behaviour*, **67**, 155-164.

- Holekamp, K. E., Cooper, S. M., Katona, C. I., Berry, N. A., Frank, L. G., & Smale, L.** 1997. Patterns of Association among Female Spotted Hyenas (*Crocuta crocuta*). *Journal of Mammalogy*, **78**, 55-64.
- Holekamp, K. E., Boydston, E. E., & Smale, L.** 2000. Group travel in social carnivores. In: *On the Move*, (Ed. by S. Boinski & P. A. Garber), pp. 587-627. Chicago: University Of Chicago Press.
- Isbell, L. A.** 1991. Contest and scramble competition: patterns of female aggression and ranging behavior among primates. *Behavioral Ecology*, **2**, 143 -155.
- Itani, J.** 1963. Vocal communication of the wild Japanese monkey. *Primates*, **4**, 11-66.
- James, R., Croft, D., & Krause, J.** 2009. Potential banana skins in animal social network analysis. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **63**, 989-997.
- Jarvis, J. U. M., O’Riain, M. J., Bennett, N. C., & Sherman, P. W.** 1994. Mammalian eusociality: a family affair. *Trends in Ecology & Evolution*, **9**, 47-51.
- Jeanson, R., Rivault, C., Deneubourg, J. L., Blanco, S., Fournier, R., Jost, C., & Theraulaz, G.** 2005. Self-organized aggregation in cockroaches. *Animal Behaviour*, **69**, 169-180.
- Jovani, R., & Grimm, V.** 2008. Breeding synchrony in colonial birds: from local stress to global harmony. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **275**, 1557-1564.
- Kaplan, J. R.** 1977. Patterns of fight interference in free-ranging rhesus monkeys. *American Journal of Physical Anthropology*, **47**, 279-287.
- Kappeler, P. M.** 1993. Variation in social structure: the effects of sex and kinship on social interactions in three lemur species. *Ethology*, **93**, 125–145.
- Kappeler, P. M.** 2000. Grouping and movement patterns in Malagasy primates. In: *On the Move* (Ed. by S. Boinski & P. A. Garber), pp. 470-490. Chicago: University of Chicago Press
- Kappeler, P. M., & van Schaik, C. P.** 2002. Evolution of Primate Social Systems. *International Journal*, **23**, 707-740.
- Kasper, C. & Voelkl, B.** 2009. A social network analysis of primate groups. *Primates*, **50**, 343-356
- Kaufman, R.** 1996. The nature and frequency of agonism in free-ranging and semi-free-ranging brown lemurs, *Eulemur fulvus*. *Primates*, **37**, 335-350.
- Kawamura, S.** 1958. The matriarchal social order in the minoo-B Group. *Primates*, **1**, 149-156.

- Kerth, G., & König, B.** 1999. Fission, Fusion and Nonrandom Associations in Female Bechstein's Bats (*Myotis bechsteinii*). *Behaviour*, **136**, 1187-1202.
- Kerth, G.** 2010. Group decision-making in fission-fusion societies. *Behavioural Processes*, **84**, 662-663.
- King, A. J., Johnson, D. D. P., & Van Vugt, M.** 2009. The Origins and Evolution of Leadership. *Current Biology*, **19**, R911-R916.
- King, A. J.** 2010. Follow me! I'm a leader if you do; I'm a failed initiator if you don't? *Behavioural Processes*, **84**, 671-674.
- Klein, L. L., & Klein, D. J.** 1973. Observations on two types of neotropical primate intertaxa associations. *American Journal of Physical Anthropology*, **38**, 649-653.
- Krause, J., Reeves, P., & Hoare, D. J.** 1998. Positioning Behaviour in Roach Shoals: The Role of Body Length and Nutritional State. *Behaviour*, **135**, 1031-1039.
- Krause, J., & Ruxton, G. D.** 2002. *Living in Groups*. Cambridge, UK: Oxford University Press.
- Krause, J., Croft, D., & James, R.** 2007. Social network theory in the behavioural sciences: potential applications. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **62**, 15-27.
- Kubzdela, K., Richard, A. F., & Pereira, M. E.** 1992. Social relations in semi-free-ranging sifakas (*Propithecus verreauxi coquereli*) and the question of female dominance. *American Journal of Primatology*, **28**, 139-145.
- Kummer, H.** 1968. *Social Organization of Hamadryas Baboons: Field Study*. 1st edn. University of Chicago Press.
- Kutsukake, N.** 2000. Matrilineal rank Inheritance varies with absolute rank in Japanese macaques. *Primates*, **41**, 321-335
- Lamprecht, J.** 1992. Variable Leadership in Bar-Headed Geese (*Anser indicus*): An Analysis of Pair and Family Departures. *Behaviour*, **122**, 105-120.
- Leblond, C., & Reeb, S. G.** 2006. Individual leadership and boldness in shoals of golden shiners (*Notemigonus crysoleucas*). *Behaviour*, **143**, 1263-1280.
- Leca, J.-B., Gunst, N., Thierry, B., & Petit, O.** 2003. Distributed leadership in semifree-ranging white-faced capuchin monkeys. *Animal Behaviour*, **66**, 1045-1052.
- Leighton, M., & Leighton, D. R.** 1982. The Relationship of Size of Feeding Aggregate to Size of Food Patch: Howler Monkeys (*Alouatta palliata*) Feeding in *Trichilia cipo* Fruit Trees on Barro Colorado Island. *Biotropica*, **14**, 81-90.

- List, C.** 2004. Democracy in animal groups: a political science perspective. *Trends in Ecology & Evolution*, **19**, 168-169.
- Lusseau, D., Wilson, B., Hammond, P. S., Grellier, K., Durban, J. W., Parsons, K. M., Barton, T. R., & Thompson, P. M.** 2006. Quantifying the influence of sociality on population structure in bottlenose dolphins. *Journal of Animal Ecology*, **75**, 14-24.
- Maruhashi, T.** 1980. Feeding behavior and diet of the Japanese monkey (*Macaca fuscata yakui*) on Yakushima Island, Japan. *Primates*, **21**, 141-160.
- Maruhashi, T.** 1981. Activity patterns of a troop of Japanese monkeys (*Macaca fuscata yakui*) on Yakushima Island, Japan. *Primates*, **22**, 1-14.
- Mech, L. D.** 1970. *The wolf*. Natural History Press New York.
- Ménard, N.** 2004. Do ecological factors explain variation in social organization? In: *Macaque societies: A model for the study of social organization*, (Ed. by B. Thierry, M. Singh, & W. Kaumanns), pp. 237–261. Cambridge University Press, Cambridge.
- Menzel, E. W.** 1991. Chimpanzees (*Pan troglodytes*): Problem seeking versus the bird-in-hand, least-effort strategy. *Primates*, **32**, 497-508.
- Meunier, H., Leca, J.-B., Deneubourg, J. L., & 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, J. L., & Petit, O.** 2008a. How many for dinner? Recruitment and monitoring by glances in capuchins. *Primates*, **49**, 26-31.
- Meunier, H., Petit, O., & Deneubourg, J. L.** 2008b. Resource influence on the form of fur rubbing behaviour in white-faced capuchins. *Behavioural Processes*, **77**, 320-326.
- Michelena, P., Noel, S., Gautrais, J., Gerard, J. F., Deneubourg, J. L., & Bon, R.** 2006. Sexual dimorphism, activity budget and synchrony in groups of sheep. *Oecologia*, **148**, 170-180.
- Millor, J., Amé, J. M., Halloy, J., & Deneubourg, J. L.** 2006. Individual discrimination capability and collective decision-making. *Journal of Theoretical Biology*, **239**, 313-323.
- Mitani, J. C., & Amsler, S. J.** 2003. Social and Spatial Aspects of Male Subgrouping in a Community of Wild Chimpanzees. *Behaviour*, **140**, 869-884.

- Morse, D. H.** 1977. Feeding Behavior and Predator Avoidance in Heterospecific Groups. *BioScience*, **27**, 332-339.
- Moussaïd, M., Perozo, N., Garnier, S., Helbing, D., & Theraulaz, G.** 2010. The Walking Behaviour of Pedestrian Social Groups and Its Impact on Crowd Dynamics. *PLoS ONE*, **5**, e10047.
- Nakagawa, N.** 1989. Bioenergetics of Japanese monkeys (*Macaca fuscata*) on Kinkazan Island during winter. *Primates*, **30**, 441-460.
- Nakagawa, N., Nakamichi, M., & Sugiura, H.** 2010. *The Japanese Macaques*. Springer.
- O'Brien, T. G.** 1991. Female-male social interactions in wedge-capped capuchin monkeys: benefits and costs of group living. *Animal Behaviour*, **41**, 555-567.
- Oster, G. F., & Wilson, E. O.** 1979. *Caste and Ecology in the Social Insects*. Princeton University Press.
- Overdorff, D. J., Erhart, E. M., & Mutschler, T.** 2005. Does female dominance facilitate feeding priority in black-and-white ruffed lemurs (*Varecia variegata*) in southeastern Madagascar? *American Journal of Primatology*, **66**, 7-22.
- Owens, N. W.** 1975. Social play behaviour in free-living baboons, *Papio anubis*. *Animal Behaviour*, **23**, 387-408.
- Passino, K. M., & Seeley, T. D.** 2005. Modeling and analysis of nest-site selection by honeybee swarms: the speed and accuracy trade-off. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **59**, 427-442.
- Pereira, M. E., & McGlynn, C. A.** 1997. Special relationships instead of female dominance for redfronted lemurs, *Eulemur fulvus rufus*. *American Journal of Primatology*, **43**, 239-258.
- 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., Gautrais, J., Leca, J.-B., Theraulaz, G., & Deneubourg, J. L.** 2009. Collective decision-making in white-faced capuchin monkeys. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **276**, 3495-3503.

- Petit, O., & Bon, R.** 2010. Decision-making processes: the case of collective movements. *Behavioural Processes*, **84**, 635-647.
- Petter, J. J.** 1962. Ecological and behavioral studies of Madagascar lemurs in the field. *Annals of the New York Academy of Sciences*, **102**, 267-281.
- Pillot, M. H., Gautrais, J., Gouello, J., Michelena, P., Sibbald, A., & Bon, R.** 2010. Moving together: Incidental leaders and naïve followers. *Behavioural Processes*, **83**, 235-241.
- Poole, J. H., Payne, K., Langbauer, W. R., & Moss, C. J.** 1988. The social contexts of some very low frequency calls of African elephants. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **22**, 385-392.
- Prins, H. H. T.** 1989. Buffalo Herd Structure and its Repercussions for Condition of Individual African Buffalo Cows. *Ethology*, **81**, 47-71.
- Prins, H. H. T.** 1996. *Ecology and behaviour of the African buffalo: social inequality and decision making*. Chapman & Hall, London.
- Pyritz, L., Fichtel, C., & Kappeler, P.** 2010. Conceptual and methodological issues in the comparative study of collective group movements. *Behavioural Processes*, **84**, 681-684.
- R Development Core Team.** 2011. R: A Language and Environment for Statistical Computing. **1**, ISBN 3-900051-07-0.
- Radford, A. N.** 2004. Vocal Coordination of Group Movement by Green Woodhoopoes (*Phoeniculus purpureus*). *Ethology*, **110**, 11-20.
- Ramseyer, A., Boissy, A., Dumont, B., & Thierry, B.** 2009. Decision making in group departures of sheep is a continuous process. *Animal Behaviour*, **78**, 71-78.
- Rands, S. A., Cowlshaw, G., Pettifor, R. A., Rowcliffe, J. M., & Johnstone, R. A.** 2003. Spontaneous emergence of leaders and followers in foraging pairs. *Nature*, **423**, 432-434.
- Rands, S. A.** 2010. Group-movement 'initiation' and state-dependent decision-making. *Behavioural Processes*, **84**, 668-670.
- Rao, A., & Georgeff, M.** 1991. Modeling Rational Agents within a BDI-Architecture. In: pp. 473-484. Morgan Kaufmann publishers Inc.: San Mateo, CA, USA.
- Rasa, O.** 1983. Dwarf mongoose and hornbill mutualism in the Taru desert, Kenya. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **12**, 181-190.
- Reebs, S. G.** 2000. Can a minority of informed leaders determine the foraging movements of a fish shoal? *Animal Behaviour*, **59**, 403-409.

- Reinhardt, V.** 1983. Movement Orders and Leadership in a Semi-Wild Cattle Herd. *Behaviour*, **83**, 251-264.
- Reinhardt, V., Reinhardt, A., & Houser, D.** 1987. Prompted progression order in a troop of captive rhesus monkeys. *Folia Primatologica; International Journal of Primatology*, **48**, 121-124.
- Reynolds, C. W.** 1987. Flocks, herds and schools: A distributed behavioral model. In: *Proceedings of the 14th annual conference on Computer graphics and interactive techniques*, pp. 25-34. ACM SIGGRAPH Computer Graphics.
- Richard, A. F.** 1986. Malagasy prosimians: Female dominance. In: *Primate Societies*, (Ed. by B. B. Smuts, D. L. Cheney, R. M. Seyfarth, R. W. Wrangham, & T. T. Struhsaker), pp. 25-33. Chicago: University of Chicago Press.
- Sade, D. S.** 1972a. A longitudinal study of social behavior in rhesus monkeys. In: *The functional and evolutionary biology of primates*, pp. 378-398. Chicago: Aldine.
- Sárová, R., Spinka, M., Panamá, J. L. R., & Simecek, P.** 2010. Graded leadership by dominant animals in a herd of female beef cattle on pasture. *Animal Behaviour*, **79**, 1037-1045.
- Sauther, M. L., & Sussman, R. W.** 1993. A new interpretation of the social organization and mating system of the ringtailed lemur (lemur catta). In: *Lemur social systems and their ecological basis*, pp. 111-121. New York: Plenum Pr.
- van Schaik, C. P., & van Noordwijk, M. A.** 1985. Evolutionary Effect of the Absence of Felids on the Social Organization of the Macaques on the Island of Simeulue (*Macaca fascicularis fusca*, Miller 1903). *Folia Primatologica*, **44**, 138-147.
- Schaller, G. B.** 1963. *The Mountain Gorilla: Ecology and Behavior*. 1st edn. Univ of Chicago Pr (T).
- Schaller, G. B.** 1966. *The Year of the Gorilla*. University of Chicago Press.
- Schino, G.** 2001. Grooming, competition and social rank among female primates: a meta-analysis. *Animal Behaviour*, **62**, 265-271.
- Seeley, T. D., & Visscher, P. K.** 2004. Quorum sensing during nest-site selection by honeybee swarms. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **56**, 594-601.
- Silk, J.** 1999. Male bonnet macaques use information about third-party rank relationships to recruit allies. *Animal Behaviour*, **1**, 45-51.

- Silk, J.** 2001. Bonnet macaques: evolutionary perspectives on females' lives. In: *Model Systems in Behavioral Ecology*, pp. 433-452. Princeton, N.J.: Princeton University Press.
- Silk, J., Altmann, J., & Alberts, S. C.** 2006. Social relationships among adult female baboons (*papio cynocephalus*) I. Variation in the strength of social bonds. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **61**, 183-195.
- Simons, A. M.** 2004. Many wrongs: the advantage of group navigation. *Trends in Ecology & Evolution*, **19**, 453-455.
- Smolker, R. A.** 2000. Keeping in touch at sea: group movement in dolphins and whales. In: *On the Move*, (Ed. by S. Boinski & P. A. Garber), pp. 559–586. Chicago: University Of Chicago Press.
- Stewart, K. J., & Harcourt, A. H.** 1994. Gorillas' Vocalizations during Rest Periods: Signals of Impending Departure? *Behaviour*, **130**, 29-40.
- Strier, K. B.** 1992. Atelinae adaptations: behavioral strategies and ecological constraints. *American Journal of Physical Anthropology*, **88**, 515-524.
- Strogatz, S. H.** 2003. *Sync : the emerging science of spontaneous order*. New York: Theia.
- Struhsaker, T. T.** 1981. Polyspecific Associations among Tropical Rain - forest Primates. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, **57**, 268-304.
- Stueckle, S., & Zinner, D.** 2008. To follow or not to follow: decision making and leadership during the morning departure in chacma baboons. *Animal Behaviour*, **75**, 1995-2004.
- Sueur, C., & Petit, O.** 2008a. Shared or unshared consensus decision in macaques? *Behavioural Processes*, **78**, 84-92.
- Sueur, C., & Petit, O.** 2008b. Organization of group members at departure is driven by social structure in *Macaca*. *International Journal of Primatology*, **29**, 1085-1098.
- Sueur, C., Petit, O., & Deneubourg, J. L.** 2009. Selective mimetism at departure in collective movements of *Macaca tonkeana*: an experimental and theoretical approach. *Animal Behaviour*, **78**, 1087-1095.
- Sueur, C., Deneubourg, J. L., Petit, O., & Couzin, I. D.** 2010. Differences in Nutrient Requirements Imply a Non-Linear Emergence of Leaders in Animal Groups. *PLoS Computational Biology*, **6**, e1000917.
- Sueur, C., & Petit, O.** 2010. Signals use by leaders in *Macaca tonkeana* and *Macaca mulatta*: group-mate recruitment and behaviour monitoring. *Animal Cognition*, **13**, 239-248.

- Sueur, C., Deneubourg, J.-L., Petit, O., & Couzin, I. D.** 2011. Group size, grooming and fission in primates: a modeling approach based on group structure. *Journal of Theoretical Biology*, **273**, 156-166.
- Sueur, C., & Deneubourg, J. L.** Sous presse (DOI: 10.1007/s10764-011-9520-0). Self-Organization in Primates: Understanding the Rules Underlying Collective Movements. *International Journal of Primatology*.
- Sussman, R. W.** 1974. Ecological distinctions in sympatric species of Lemur. In: *Prosimian biology*, (Ed. by R. D. Martin, G. A. Doyle, & A. C. Walker), pp. 75–108. London: Duckworth.
- Tattersall, I.** 1977a. *Ecology and behavior of Lemur fulvus mayottensis (Primates, lemuriformes)*. American Museum of Natural History.
- Tattersall, I.** 1977b. Distribution of the malagasy lemurs part 1: the lemurs of northern madagascar. *Annals of the New York Academy of Sciences*, **293**, 160-169.
- Tattersall, I.** 1987. Cathemeral Activity in Primates: A Definition. *Folia Primatologica*, **49**, 200-202.
- Thierry, B.** 1990. Feedback loop between kinship and dominance: the macaque model. *Journal of Theoretical Biology*, **145**, 511-522.
- Thierry, B., Theraulaz, G., Gautier, J. Y., & Stiegler, B.** 1995. Joint memory. *Behavioural Processes*, **35**, 127-140.
- Thierry, B.** 2000. Covariation of Conflict Management Patterns across Macaque Species. In: *Natural Conflict Resolution*, (Ed. by F. Aureli & F. B. M. de Waal), pp. 106-128. Berkeley, CA: University of California Press.
- Thierry, B.** 2004. Social epigenesis. In: *Macaque societies: a model for the study of social organization*, (Ed. by B. Thierry, M. Singh, & W. Kaumanns), pp. 267–289. Cambridge University Press, Cambridge.
- Thierry, B.** 2007. Unity in diversity: Lessons from macaque societies. *Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews*, **16**, 224–238.
- Thierry, B., Aureli, F., Nunn, C. L., Petit, O., Abegg, C., & de Waal, F. B. M.** 2008. A comparative study of conflict resolution in macaques: insights into the nature of trait covariation. *Animal Behaviour*, **75**, 847-860.

- Tomasello, M., & Call, J.** 1997. *Primate cognition*. New York: Oxford University Press, USA.
- Tóth, Z., Bókony, V., Lendvai, Á. Z., Szabó, K., Péntes, Z., & Liker, A.** 2009. Whom do the sparrows follow? The effect of kinship on social preference in house sparrow flocks. *Behavioural Processes*, **82**, 173-177.
- Townsend, C. R., Begon, M., & Harper, J. L.** 2002. *Essentials of Ecology*. 2nd edn. Wiley-Blackwell.
- Trivers, R. L.** 1972. Parental investment and sexual selection. In: *Sexual selection and the descent of man* (Ed. by B. Campbell), pp. 136-179. Chicago, IL: Aldine.
- Tsuji, Y., Fujita, S., Sugiura, H., Saito, C., & Takatsuki, S.** 2006. Long-term variation in fruiting and the food habits of wild Japanese macaques on Kinkazan Island, northern Japan. *American Journal of Primatology*, **68**, 1068-1080.
- Tsuji, Y.** 2010. Feeding Ecology of Japanese Macaques. In: *The Japanese Macaques* (Ed. by N. Nakagawa, M. Nakamichi, & H. Sugiura), pp. 99-127. Springer
- Valone, T. J.** 1989. Group Foraging, Public Information, and Patch Estimation. *Oikos*, **56**, 357-363.
- Vehrencamp, S. L.** 1983. A model for the evolution of despotic versus egalitarian societies. *Animal Behaviour*, **31**, 667-682.
- de Waal, F. B. M.** 1982. *Chimpanzee Politics: Power and Sex among Apes*. Revised edn. New York: Harper & Roper.
- de Waal, F. B.** 1986. The integration of dominance and social bonding in primates. *The Quarterly Review of Biology*, **61**, 459-479.
- de Waal, F. B. M., & Luttrell, L. M.** 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.
- Watanabe, K.** 1979. Alliance formation in a free-ranging troop of Japanese macaques. *Primates*, **20**, 459-474.
- Watanabe, K., & Brotoisworo, E.** 1982. Field observation of Sulawesi macaques. *Kyoto Univ Overseas Res Rep Stud Asian Non-Human Primates*, **2**, 3-9.
- Watts, D. P.** 2000. Mountain gorilla habitat use strategies and group movements. In: *On the move*, (Ed. by S. Boinski & P. A. Garber), pp. 351-374. Chicago: University of Chicago Press.

- Wey, T., Blumstein, D. T., Shen, W., & Jordan, F.** 2008. Social network analysis of animal behaviour: a promising tool for the study of sociality. *Animal Behaviour*, **75**, 333-344.
- Wheeler, W. M.** 1911. The ant-colony as an organism. *Journal of Morphology*, **22**, 307-325.
- White, F. J., & Wrangham, R. W.** 1988. Feeding Competition and Patch Size in the Chimpanzee Species *Pan paniscus* and *Pan troglodytes*. *Behaviour*, **105**, 148-164.
- Whitehead, H.** 1997. Analysing animal social structure. *Animal Behaviour*, **53**, 1053-1067.
- Whitehead, H.** 1999. Testing association patterns of social animals. *Animal Behaviour*, **57**, F26-F29.
- Whitehead, H.** 2007. Programs for analyzing social structure.
- Whitehead, H.** 2008. Precision and power in the analysis of social structure using associations. *Animal Behaviour*, **75**, 1093-1099.
- Whitehead, H.** 2009. SOCPROG programs: analysing animal social structures. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **63**, 765-778.
- Wilensky, U.** 1999. NetLogo: Center for connected learning and computer-based modeling. *Northwestern University, Evanston, IL*,
- Wilson, J. M., Stewart, P. D., Ramangason, G. S., Denning, A. M., & Hutchings, M. S.** 1989. Ecology and conservation of the crowned lemur, *Lemur coronatus*, at Ankarana, n. Madagascar. *Folia Primatologica; International Journal of Primatology*, **52**, 1-26.
- Wolf, N. G.** 1985. Odd fish abandon mixed-species groups when threatened. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **17**, 47-52.
- Wrangham, R. W.** 1980. An ecological model of female-bonded primate groups. *Behaviour*, **75**, 262-300.
- Yoder, A. D., Cartmill, M., Ruvolo, M., Smith, K., & Vilgalys, R.** 1996. Ancient single origin for Malagasy primates. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **93**, 5122-5126.