

ÉCOLE DOCTORALE des Sciences de la Vie et de la Santé
IPHC, Département Ecologie Physiologie et Ethologie

En co-tutelle avec l'Université libre de Bruxelles

Service d'Ecologie Sociale

THÈSE présentée par :

Céline BRET

soutenue le : **29 septembre 2014**

pour obtenir le grade de : **Docteur de l'Université de Strasbourg**

&

Docteur de l'Université libre de Bruxelles

Discipline/ Spécialité : Sciences du Vivant / Ecologie - Ethologie

**Déterminants individuels de la position sociale
et du rôle dans la cohésion de groupe chez trois
espèces de Cercopithecinae**

THÈSE dirigée par :

Dr. PETIT Odile

Directrice de Recherche, IPHC/Université de Strasbourg

Pr. DENEUBOURG Jean-Louis

Professeur, Université libre de Bruxelles

RAPPORTEURS :

Dr. LUSSEAU David

Senior Lecturer, Université d'Aberdeen

Pr. REALE Denis

Professeur, Université du Québec à Montréal

AUTRES MEMBRES DU JURY :

Dr. THIERRY Bernard

Directeur de Recherche, IPHC/Université de Strasbourg

Pr. VERCAUTEREN Martine

Professeur, Université libre de Bruxelles

A ma maman,

Remerciements

Les remerciements sont probablement la seule partie de ce travail que la majorité d'entre vous liront. Pas d'inquiétudes, je ne vous forcerais pas à engloutir les x pages de ce manuscrit ! Mais tenez bon jusqu'à la fin de cette partie, car une thèse est un travail de longue haleine et je souhaiterais vous remercier pour vos encouragements tout au long de ces quatre années. Car, comme toute thèse, ce travail n'aurait été possible sans l'aide de nombreuses personnes.

Tout d'abord, un grand merci aux membres du jury, Pr. Denis Réale, Dr. David Lusseau, Dr. Bernard Thierry et Pr. Martine Vercauteren, d'avoir accepté de prendre de votre temps pour lire et évaluer ce travail.

Evidemment, une thèse ne serait rien sans un directeur de thèse, et j'ai eu l'immense honneur d'être encadrée par deux personnes remarquables : Odile Petit & Jean-Louis Deneubourg. Tout d'abord, un immense merci à toi Odile pour ta confiance et ton soutien durant toutes les étapes de cette thèse. Ce travail ne serait rien sans tes précieux conseils et nos discussions enflammées. Et plus généralement, cette thèse n'aurait pas eu la même saveur sans ta bonne humeur, ta disponibilité, les apéros, la palme de la boulette et bien sûr les fantasques aventures d'Antonin ! Merci d'avoir cru en moi depuis ce stage épique en master, et de m'avoir guidée à travers toutes les embûches que nous avons croisées au cours de ces quatre années. Et sur un plan plus personnel, je ne te remercierai jamais assez de ta patience et ton soutien lors des moments difficiles. Merci également à toi Jean-Louis pour m'avoir réconciliée avec les mathématiques et avoir apporté ta vision et tes idées à ce travail. Merci pour ton chaleureux accueil à Bruxelles et tes blagues inoubliables. J'espère pouvoir prolonger longtemps la collaboration avec vous deux.

Un grand merci également à François Criscuolo, responsable du DEPE, pour son accueil au sein du département. J'adresse un remerciement tout particulier à Stéphane Blanc pour m'avoir permis de faire mes premiers pas dans le monde de la recherche et pour m'avoir accueillie au sein du DEPE à mes débuts.

Comme pour toute thèse, ce travail a été rendu possible grâce à l'aide précieuse de nombreux collaborateurs. Tout d'abord, un grand merci à Barthélémy Ngoubangoye,

Delphine Verrier et Anaïs Herbert pour leur accueil au Centre de Primatologie du CIRMF au Gabon. Merci également à Jean-Paul Gonzales, directeur du CIRMF, et Aristide Guibingba pour leur aide logistique durant toute la période de terrain. Une pensée toute particulière va à Ismaël Lawabi, mon assistant de terrain au CIRMF, dont l'intérêt pour les mandrills et ses connaissances de l'espèce ont été précieuses pour la collecte de données. Un grand merci à Eloïse Chailleux et Jade Burgunder pour avoir pris part à l'aventure durant leur thèse vétérinaire et stage de master, et ainsi constitué une aide inestimable pour la collecte de données. Bien que ces parties ne figurent pas dans ce travail, je souhaiterais également remercier Eric Willaume, directeur de la Sodepal, pour m'avoir permis de suivre le groupe de mandrills de Bakoumba, ainsi que Ulrich et Imbolo pour leur aide sur le terrain dans la réserve. Je remercie également chaleureusement toute l'équipe du zoo d'Edimbourg qui m'a permis d'effectuer des manipulations avec le groupe de babouins de Guinée, et un remerciement tout particulier va à Nicolas Claidière pour son accueil à Living Links et son aide durant tout mon séjour. Merci à toi pour toutes les conversations passionnantes que nous avons eu et pour ce formidable match de rugby ! Un grand merci également à toute l'équipe du Service d'Ecologie Sociale à l'Université libre de Bruxelles pour leur accueil, leurs conseils et les discussions scientifiques que nous avons partagées. Enfin, merci à Joanna Lignot pour ses corrections d'articles parsemées de petites notes humoristiques.

Bien évidemment, la vie du laboratoire représente une part importante dans le bon déroulement d'une thèse, et pour cela, un immense merci à tous les membres du DEPE. En particulier, merci à vous Yan, Akiko, Thierry, François, Sylvie, Yves et Nico pour les pauses déjeuner au soleil. Merci pour vos anecdotes (parfois scientifiques, mais souvent décalées) et vos blagues qui ont égayé les repas ! Merci également à Martine, Claudine, Brigitte, Jacqueline et Yannick pour leur aide précieuse avec tous les petits (et gros !) tracas administratifs et informatiques. Et enfin, mrc ` t Joyeux Pétrel pr ts blgs nmrqs, t bnn hmr, l msq d mtn n mstr, t ts slts d sr Herr Robin ! A toi de déchiffrer le code ^^

Parce qu'un doctorant ne vient jamais tout seul, un immense merci à tous les bébés thésards (anciens et nouveaux) du DEPE pour avoir partagé un bout de cette formidable aventure avec vous. Emilio, Mathieu, Mathilde, Xavier, Fanny, et Quentin, merci pour votre bonne humeur de tous les instants. Bon courage à vous tous pour la suite et fin de vos aventures à vous ! Un grand merci également à Anne-Mat et Laure pour ces moments inoubliables

passés avec vous, avec entre autres un colloque fantastique et une semaine au ski épique ! Et enfin, un immense merci à Flo, mon morse, pour toutes nos discussions potins, nos supers soirées et ta bonne humeur à toute épreuve. You're the best my friend !

Un immense merci vient ensuite à toute l'équipe d'étho, pour votre accueil chaleureux il y a bientôt 4 ans et demi, vos conseils et encouragements, et surtout pour votre bonne humeur ! Merci Val pour les potins, Bernard pour tes anecdotes passionnantes, Pierre pour ta bonne humeur quotidienne, Christophe pour ton imitation incomparable du porte-feuille \o /, Mathilde pour ta bonne humeur et ton soutien en cette fin de rédaction, Amandine pour ta gentillesse et ton humour, Palmyre pour ta folie, et tous les autres qui ont été là de quelques semaines à quelques mois pour votre bonne humeur. Une mention spéciale va à Cristian pour la machinette et les « virgoulettes » mais aussi pour tes précieux conseils, les vacances en Italie, le chapeau d'anguria, et nos futurs anniversaires communs ! Un immense merci à toi Cédric pour tes conseils, ta bonne humeur et ta petite clochette de porte, mais aussi pour ta grande contribution à ce travail et ta réactivité pour les relectures. Merci à Minimoy pour son amitié et nos supers week-ends : Bruxelles et Disney n'auront plus jamais le même visage. Et enfin, un merci tout particulier revient à Léa, ma co-bureau : merci pour cette cohabitation qui fût pleine de fou-rires, de blagues, de conversations passionnantes, de déco complètement folles, mais aussi de collaborations et d'énigmes mathématiques. Et un grand merci pour ton soutien indéfectible dans cette dernière ligne droite.

Je souhaite également adresser un grand merci à tous les amis extra-labos pour avoir rendue la vie plus fun au quotidien ! En particulier, merci aux amis gabonais pour les escapades en pleine nature et les bons moments, et en particulier Peggy, Carole, Guillaume et Sarah, mais aussi mes extraordinaires colocs, mes Brendas, sans oublier les Brandons. Merci à Hélène, Lucie, Denis, Martin et Pierre pour les alertes apéros, et à Carole, Guillaume et Babeth pour les soirées incroyables. Un grand merci à Sophie, Elsit, Carli, Nono, Mathieu et Carlos pour m'avoir accueillie parmi les haut-rhinois et pour toutes les soirées fantastiques à la Scud' et ailleurs. Une mention toute particulière pour Mey, mon géranium d'amour, pour tous les fou-rires, les vacances inoubliables et les références cinématographiques improbables. Enfin, un immense merci à Roxy, mon amie de toujours, qui malgré la distance et les années est toujours d'un soutien inestimable.

Un grand merci également à David pour son soutien durant les premières années et son aide sur le terrain. Et je ne te remercierai jamais assez d'avoir rendu les choses plus légères dans les moments difficiles.

Un merci tout particulier à toi ma Choupi pour ton amitié et ton soutien durant toutes ces années, nos interminables coups de téléphone, nos fou-rires, nos week-ends extras et pour toujours ramener Juju vivant ☺

Il est à présent temps de remercier deux personnes extraordinaires qui m'ont toujours apporté un soutien inestimable, Antoine et Sophie. Merci à vous deux pour votre précieuse amitié, et tous les moments sensationnels que nous avons partagé, mais également pour votre bonne humeur de tous les instants.

Un grand merci également aux grandes familles Bret et Weiler pour leur soutien et leurs encouragements durant toutes ces années.

Un immense merci à Juju, pour sa présence au quotidien. Merci pour m'avoir soutenue et motivée dans les moments de relâchements mais aussi pour m'avoir supportée pendant cette dernière ligne droite. J'ai hâte de découvrir quelles aventures nous attendent !

Enfin, je finirais par remercier mes parents, sans qui tout ceci aurait été impossible. Merci d'avoir cru en moi, de m'avoir encouragée durant toutes ces années et d'avoir toujours répondu présents quand j'avais besoin d'un coup de main (malgré les décalages horaires ☺). Vos conseils et encouragements ont toujours été et seront toujours une source d'inspiration. Papa, les mots me manquent pour exprimer mon admiration face à ton courage depuis tant d'années. Merci à toi pour ton soutien sans failles, et promis, l'année prochaine on part au Luna Lodge !

et maman, j'espère continuer à te faire voyager de là où tu es...

Publications

Publiées ou soumises

Bret C, Sueur C, Ngoubangoye B, Verrier D, Deneubourg J-L & Petit O (2013) Social structure of a semi-free ranging group of mandrills (*Mandrillus sphinx*): a social network analysis. *Plos One*, 8(12): e83015.

Bret C, Sueur C, Deneubourg J-L & Petit O. Social status is related to personality in two *Macaca* species: Tonkean macaque (*M. tonkeana*) and rhesus macaque (*M. mulatta*). Submitted – *International Journal of Primatology*.

Bret C, Sueur C, Deneubourg J-L & Petit O. Social credibility as a new concept to reveal what makes a good leader. Submitted – *Biology Letters*.

En préparation

Bret C, Sueur C, Deneubourg J-L & Petit O. Influence of individual and social characteristics on the propensity to initiate a movement in two macaque species. (*Ready for submission*)

Bret C, Chailleux E, Burgunder J, Ngoubangoye B, Verrier D, Deneubourg J-L & Petit O. Role in group cohesion of central individuals in three semi-free ranging groups of mandrills (*Mandrillus sphinx*). (*In prep*)

Bret C, Ngoubangoye B, Verrier D, Deneubourg J-L & Petit O. Personality in mandrills: how does individual differences impact social position? (*In prep*)

Chailleux E, **Bret C**, Ngoubangoye B, Verrier D & Petit O. Association between social organization and parasite infestation in mandrills (*Mandrillus sphinx*). (*In prep*)

Chapitre de livre

Dubosq J, **Bret C** & Sosa S. Primates non-humains. In: Les réseaux dans les sociétés animales. (*In prep*)

Communications des travaux de thèse

Communications orales

Bret C., Deneubourg J.-L. & Petit O. Déterminants de la position sociale et du rôle dans la cohésion de groupe chez les mandrills (*Mandrillus sphinx*). GDR d'Ethologie, Tours, France, Octobre 2014.

Bret C., Sueur C., Deneubourg, J.-L. & Petit O. Do we need to reconsider social status in male mandrills? 25th International Primatological Congress, Hanoi, Vietnam, Août 2014.

Petit O., **Bret C.**, Deneubourg J.-L. & Sueur C. Social Credibility Index: a new approach to explaining leadership processes. 25th International Primatological Congress, Hanoi, Vietnam, Août 2014.

Bret C., Sueur C., Deneubourg J.-L. & Petit O. Social Credibility Index: a new approach to explaining leadership processes. VII European Conference on Behavioural Biology, Prague, République Tchèque, Juillet 2014.

Petit O., **Bret C.**, Sueur C., Verrier D. & Deneubourg J.-L. Faut-il reconsidérer le rôle du mâle dominant chez le mandrill ? Colloque 2013 de la Société Française pour l'Etude du Comportement Animal, Dijon, France, Novembre 2013.

Petit O., **Bret C.**, Sueur C., Verrier D. & Deneubourg J.-L. Social structure of a semi-free ranging group of mandrills (*Mandrillus sphinx*): what role for central individuals? 5th Congress of the European Federation for Primatology, Antwerp, Belgique, Septembre 2013.

Bret C., Sueur C., Verrier D., Deneubourg J.-L. & Petit O. Social structure of a semi-free ranging group of mandrills (*Mandrillus sphinx*): which role for central individuals? Behaviour 2013 (joint meeting of the 33rd international ethological conference & the Associations for the Study of Animal Behaviour), Newcastle, UK, Août 2013.

Bret C., Sueur C., Verrier D., Deneubourg J.-L. & Petit O. 2013. Réseaux sociaux chez les mandrills. Workshop « Social Network Analysis in Animal Societies », Strasbourg, France, Juillet 2013.

Posters

Bret C., Sueur C., Deneubourg J.-L. & Petit O. 2013. La personnalité influence-t-elle les prises de décision collectives chez les macaques ? Colloque 2013 de la Société Française pour l'Etude du Comportement Animal, Dijon, France, Novembre 2013.

Bret C., Sueur C., Deneubourg J.-L. & Petit O. 2013. Does personality influence collective decision-making in macaques ? International Conference on Individual Differences (20th Benelux Congress of Zoology), Gröningen, Netherlands, Novembre 2013.

Bret C., Sueur C., Verrier D., Deneubourg J.-L. & Petit O. 2013. Social structure of a semi-free ranging group of mandrills (*Mandrillus sphinx*): which role for central individuals? 9th Ecology & Behaviour international meeting, Strasbourg, France, Avril 2013.

Autres communications

Boucherie P., **Bret C.** & Dufour V. Key players in the social network establishment of a captive group of rooks. VII European Conference on Behavioural Biology, Prague, République Tchèque, Juillet 2014.

Bret C., Pelletier L., Reichert S., Rudwill F., Stier A. & Thierry, A.-M. 2013. Let's fish krill, or how to present ecological concepts to young students in a playful way? Journée de l'école doctorale, Strasbourg, France, Décembre 2012.

Bret C., Zimmer C., Robin J.-P., Deneubourg J.-L. & Petit O. 2012. Attention parentale et leadership chez le canard colvert. Colloque 2012 de la Société Française pour l'Etude du Comportement Animal, Saint-Etienne, France, Mai 2012.

Bret C. & Petit O. 2010. Etude des processus décisionnels lors des déplacements collectifs chez les primates. Meeting of the Rotary Club de Forbach (57), Forbach, France, Septembre 2010.

Sommaire

Remerciements	i
Publications	v
Communications des travaux de thèse	vi
Sommaire	ix

Chapitre 1 Introduction générale	1
1. La vie en groupe : causes, structure et implications.....	4
1.1. Valeur adaptative de la vie en groupe.....	4
1.2. Les différents niveaux de socialité.....	5
1.3. Organisation et structure sociale.....	7
1.3.1. De l'interaction à la structure : représentation d'un groupe.....	7
1.3.2. Les différents types de relations.....	8
1.3.3. La parenté : un paramètre sous-tendant la structure des relations ?.....	11
1.3.4. Paramètres démographiques.....	12
1.3.5. Diversité des organisations sociales : le cas des primates.....	13
1.4. Et l'individu dans tout ça ?.....	15
1.4.1. L'hétérogénéité des relations à la base du statut social.....	15
1.4.2. Quelle réalité biologique pour la centralité sociale ?.....	16
1.4.3. Influence des facteurs intrinsèques sur le statut social.....	18
2. La personnalité : un déterminant du statut social ?.....	19
2.1. Qu'est-ce que la personnalité?.....	19
2.1.1. Un peu de terminologie.....	19
2.1.2. Structure d'un modèle de personnalité.....	20
2.2. La personnalité chez l'animal.....	21
2.2.1. Historique et champs d'application.....	21
2.2.2. Principales dimensions étudiées chez l'animal : le cas des primates.....	23
2.3. Lien entre personnalité et statut social.....	26
3. Les déplacements collectifs : expression du rôle social dans le maintien de la cohésion de groupe.....	27

3.1.	La vie en groupe: compromis entre besoins individuels et cohésion.....	27
3.2.	Différences interindividuelles et processus décisionnels.....	28
3.2.1.	Différences interindividuelles faibles et mécanismes auto-organisés.....	29
3.2.2.	Différences interindividuelles fortes et mécanismes individualisés	31
3.2.3.	Initiation d'un déplacement et auto-organisation	34
3.2.4.	Deux mécanismes mutuellement exclusifs ou combinés ?.....	35
3.3.	Qu'est-ce qui fait le succès d'un initiateur ?	36
3.3.1.	Impact des caractéristiques individuelles	37
3.3.2.	Impact du statut social	37
3.4.	Et la personnalité dans tout ça ?.....	38
4.	But de l'étude	38

Chapitre 2 Méthodes générales 43

1.	Modèles et groupes d'étude	45
1.1.	Le mandrill (<i>Mandrillus sphinx</i>)	45
1.1.1.	Quelques éléments de biologie	45
1.1.2.	Organisation sociale	46
1.1.3.	Groupes d'étude	47
1.1.4.	Conditions d'observation	52
1.2.	Les macaques	53
1.2.1.	Le genre <i>Macaca</i> : éléments de biologie & organisation sociale	53
1.2.2.	Le macaque rhésus (<i>Macaca mulatta</i>) : une espèce intolérante	54
1.2.3.	Le macaque de Tonkean (<i>Macaca tonkeana</i>) : une espèce tolérante	55
1.2.4.	Groupes d'étude	56
1.2.5.	Conditions d'observation	58
2.	Protocoles d'observation	59
2.1.	Généralités.....	59
2.2.	Collecte des données pour la hiérarchie de dominance	59
2.2.1.	Les mandrills	59
2.2.2.	Les macaques.....	61
2.3.	Collecte des données pour les relations affiliatives	62
2.3.1.	Les mandrills	62

2.3.2. Les macaques.....	64
2.4. Collecte des données pour la personnalité	64
2.5. Collecte des données liées aux déplacements collectifs	67
3. Analyse des données.....	67
3.1. Détermination de la hiérarchie de dominance.....	68
3.2. Caractérisation des relations affiliatives.....	68
3.2.1. Procédure générale	68
3.2.2. Seuils utilisés.....	69
3.2.3. Structure du réseau social	70
3.2.4. Mesures individuelles	71
3.2.5. Visualisation des réseaux sociaux.....	72
Chapitre 3 Structure sociale chez les mandrills	73
Etude 1 : Structure sociale d'un groupe de mandrills.	75
Etude 2 : Rôle social des différents individus centraux.....	96
Chapitre 4 Les déterminants du statut social.....	113
Etude 3: Lien entre statut social et personnalité chez deux espèces de macaques	115
Chapitre 5 Impact du statut social sur les processus décisionnels	137
Etude 4: Propension à initier un déplacement chez deux espèces de macaques	139
Etude 5: L'Indice de Crédit Social comme prédicteur du succès d'un leader	158
Chapitre 6 Discussion générale et perspectives	175
1. Résumé des résultats	177
2. Structure sociale chez les Cercopithecinae : l'importance de la parenté dans la distribution des relations.....	178
2.1. Relations sociales entre femelles adultes.....	178
2.2. Relations sociales des males adultes	180
2.3. La familiarité, vecteur de la parenté génétique	181
2.4. Et la paternité dans tout ça ?	182

3.	Les déterminants du statut social chez les Cercopithecinae	183
3.1.	Relation entre rang de dominance et centralité sociale	183
3.2.	La personnalité : cause ou conséquence du statut social ?.....	184
3.3.	Pour aller plus loin	187
4.	Quel rôle dans la cohésion de groupe pour les individus centraux ?	187
4.1.	Une cohésion de groupe à plusieurs niveaux	187
4.2.	Quels avantages à être au centre des relations affiliatives ?	190
5.	Les déterminants du succès d'un déplacement collectif	191
5.1.	La nécessité de définir les termes.....	191
5.2.	L'initiation : un pré-requis au leadership.....	192
5.3.	L'indice de crédit social comme prédicteur du succès du leader	193
5.4.	Est-ce le leader qui prend la décision ?	195
6.	Conclusion	196
Chapitre 7 Références bibliographiques		199

Chapitre 1

Introduction générale

« Les espèces qui survivent ne sont pas les espèces les plus fortes, ni les plus intelligentes, mais celles qui s'adaptent le mieux aux changements » C. Darwin

Bien que le concept d'évolution des organismes vivants ait été formulé pour la première fois par le Chevalier de Lamarck (1744-1829) avec sa théorie du transformisme, qui plaçait l'évolution des caractères à l'échelle de l'individu, c'est Darwin (1809-1882) qui a permis à l'évolution des espèces d'acquiescer ses lettres de noblesse. Ainsi, en plus de l'idée déjà existante d'une évolution sélectionnant des organismes adaptés à leur environnement, Darwin ajouta la dimension de sélection naturelle, impliquant que des variations aléatoires d'un trait au sein d'une espèce permettent l'émergence d'individus avantagés dans la lutte pour l'existence, aboutissant ainsi à la dispersion de la forme la plus adaptée aux pressions environnementales dans la descendance et à l'évolution du trait en question. Bien que nous sachions à présent que la sélection naturelle ne représente pas le moteur unique de l'évolution des espèces (Gould & Lewontin 1979), la théorie de l'évolution que Darwin présenta dans son livre *The Origins of Species* (Darwin 1872) constitue encore aujourd'hui un cadre de pensée dont il est impossible de s'extraire en biologie.

L'évolution a ainsi permis au monde vivant les innovations les plus folles, aboutissant à l'adaptation de certaines espèces à des environnements *à priori* hostiles à toute forme de vie. Toutes ces innovations proviendraient pourtant d'un prototype ancestral qui aurait évolué dans plusieurs directions. Cette idée de plan d'organisation commun a été émise pour la première fois par Geoffroy de Saint-Hilaire (1772-1844), et un exemple typique d'évolution des caractères dans le règne animal est celui de l'organisation anatomique du membre chirodien des tétrapodes, qui présente une structure incroyablement conservée au fil de l'évolution. Les différents taxons ne présentent alors que des variations autour d'un thème commun, permettant la différenciation d'appendices locomoteurs adaptés au sol, à l'air et à l'eau. Longtemps limitée à l'anatomie et à la physiologie des organismes, la sélection naturelle impacte également les comportements des animaux, et c'est probablement à ce niveau qu'a eu lieu une des avancées majeures dans le plan d'organisation du vivant, avec l'apparition de la vie en groupes sociaux. Un groupe est défini comme un ensemble d'individus appartenant à la même espèce, présentant une proximité spatiale temporaire ou permanente, et interagissant les uns avec les autres plus

fréquemment qu'avec d'autres conspécifiques (Wilson 1975). Cette étape de l'évolution peut sembler sans conséquence pour l'organisme d'un point de vue cellulaire ou moléculaire, et pourtant elle apporte des solutions à certaines contraintes que l'environnement applique sur l'individu dans sa quête de survie. La compréhension des processus à l'œuvre pour permettre le maintien de ces groupes sociaux devient alors une question passionnante qui attise la curiosité des scientifiques depuis longtemps.

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

1.1. Valeur adaptative de la vie en groupe

Dans le règne animal, de nombreuses espèces vivent en groupe, et ce trait polyphylétique se retrouve des invertébrés jusqu'aux mammifères (Krause & Ruxton 2002). Indépendamment du degré de socialité des espèces considérées, on prête à la formation de groupes des avantages adaptatifs face aux pressions environnementales pour les membres les constituants (Krause & Ruxton 2002). Il existe de nombreuses hypothèses qui tentent d'expliquer l'avantage évolutif que représente la grégarité, et trois catégories principales se dégagent : la protection face aux prédateurs, la recherche alimentaire, et la recherche de partenaires sexuels. Les bénéfices en termes de protection vis-à-vis de la prédation s'expriment à deux niveaux. Dans un premier temps, les membres d'un groupe sont plus efficaces dans la détection des prédateurs car plus nombreux à surveiller l'environnement (Alexander 1974, Struhsaker 1981, van Schaik *et al.* 1983, Chapman & Chapman 2000, Krause & Ruxton 2002, Dehn 1990, Lima 1990). De plus, une fois le prédateur détecté par un membre du groupe, celui-ci est capable d'émettre des comportements et/ou des vocalisations afin de transmettre l'information sur la présence du prédateur au reste du groupe (Davis 1975, Lima 1995, Zuberbühler 2001). Dans un deuxième temps, le nombre représente également un avantage en termes de protection contre les prédateurs, et ceci à travers plusieurs effets. L'effet de dilution est défini par le fait qu'un individu au milieu d'autres a une probabilité plus faible d'être soumis à la prédation que lorsqu'il est seul (Hamilton 1971, Pays *et al.* 2007, Marino & Baldi 2008, Dias 2006). L'effet de confusion se caractérise par la difficulté accrue pour un prédateur de choisir une proie dans un groupe d'animaux en fuite (Neill & Cullen 1974, Morse 1977, Schradin 2000). Enfin, lorsque l'on vit à

plusieurs, il est possible de mettre en place des stratégies de défense collective afin de faire fuir le prédateur (van Schaik & van Noordwijk 1985, Chapman & Chapman 2000). En ce qui concerne les avantages conférés en termes de recherche alimentaire, il a été montré qu'un groupe est plus efficace qu'un individu seul dans l'exploitation de son milieu, permettant ainsi une exploration plus optimale et un transfert d'informations entre les membres de ce groupe (Struhsaker 1981, Wrangham 1980, Ducoing & Thierry 2003). De plus, un groupe de prédateurs est plus efficace qu'un individu isolé pour chasser des proies volumineuses (Creel & Creel 1995, Fanshawe & FitzGibbon 1993, Gese *et al.* 1988). Le temps consacré à la recherche alimentaire est également plus important pour des individus évoluant en groupe, car le temps de vigilance est d'autant plus diminué que la taille du groupe est élevée (Brown 1999, Lima *et al.* 1999, Klein & Klein 1973, Chapman & Chapman 2000). Enfin, la vie en groupe permet une recherche plus efficace de partenaires sexuels, en augmentant la probabilité de rencontre (Nordell & Valone 1998).

Tous ces avantages dépendent quasi-exclusivement du nombre d'individus présents dans les groupes, et non de la nature et de l'intensité des relations qui lient les individus entre eux. Pourtant, ces relations peuvent fortement varier dans leur stabilité et leur intensité, menant ainsi à différents degrés de socialité. On voit alors l'émergence de systèmes plus ou moins complexes selon les espèces considérées, accompagnée d'un raffinement des comportements sociaux.

1.2. Les différents niveaux de socialité

La socialité est basée sur l'interattraction des individus qui n'est pas seulement sexuelle ou parentale. Le niveau de socialité le plus simple est le grégarisme, qui est caractérisé par un regroupement d'individus de la même espèce synchronisant leurs activités, parfois même se déplaçant dans leur environnement collectivement, mais qui ne possèdent pas ou peu de relations préférentielles entre les individus. Le grégarisme se retrouve chez des espèces d'insectes, comme les blattes (Bell *et al.* 2007) ou les criquets (Buhl *et al.* 2006), les poissons, les individus formant d'immenses bancs (Parrish & Hammer 1997, Reeb 2000, Hoane *et al.* 2004), ou les oiseaux (Reynolds 1987, Ballerini *et al.* 2008). Ces regroupements permettent ainsi aux individus de bénéficier des avantages conférés par

la vie en groupe en termes de protection vis-à-vis de la prédation. Selon les espèces, le gréganisme peut être permanent ou temporaire. Chez les gnous (*Connochaetes taurinus*) par exemple, des regroupements de plusieurs milliers d'individus sont observés lors des grandes migrations (Gueron *et al.* 1996), permettant de faire face aux prédateurs plus efficacement lors de la traversée de territoires moins connus par les animaux, ou d'obstacles dangereux comme les rivières. Un autre exemple est celui des wombats communs (*Vombatus ursinus*) qui s'agrègent uniquement en période de reproduction (Taylor 1993).

On distingue ensuite les espèces grégaires des espèces sociales, qui vont présenter des relations sociales développées entre les membres des groupes, permettant ainsi l'apparition de comportements sociaux complexes (Mitani *et al.* 2012). On observe alors dans ces groupes des comportements affiliatifs comme une tolérance élevée autour d'une même ressource alimentaire, de la chasse coopérative, du partage de nourriture, ou encore des alliances lors des conflits (Cords 1997, van Schaik & Aureli 2000). Le développement de ces relations sociales élaborées va alors conférer aux individus des avantages en termes de survie et de reproduction (Silk *et al.* 2003, 2009, Silk 2012, Aureli *et al.* 2012). D'abord largement étudié chez les primates (Smuts *et al.* 1987), ce caractère social a été mis en évidence chez de nombreuses espèces comme les hyènes (*Crocuta crocuta*, Holekamp *et al.* 2007), les éléphants (*Loxodonta africana*, Moss *et al.* 2011), les coatis (*Nasua nasua*, Romera & Aureli 2008), les dauphins (*Tursiops sp.*, Connor 2007, Lusseau 2007), les chèvres (Schino 1998) ou encore les corvidés (Emery *et al.* 2007, Heinrich & Bugnyar 2007). Ces espèces sociales vont alors varier dans le degré de sophistication des comportements sociaux.

A l'autre extrémité de l'échelle des niveaux de socialité, on trouve les espèces eusociales, se définissant par trois critères principaux : les soins collectifs aux jeunes, le chevauchement d'au moins deux générations dans un même groupe, et la spécialisation des individus dans les tâches à effectuer (Crespi & Yanega 1995). Ce dernier critère implique la formation de castes avec une division extrême des tâches : ainsi on voit l'apparition de un ou quelques individus reproducteurs uniquement, alors que les autres individus ont un rôle de recherche alimentaire ou de défense du groupe. Cette définition très restrictive permet de distinguer seulement quelques espèces réellement eusociales, comme les fourmis, les termites, les guêpes ou les abeilles. Seules deux espèces de mammifères font partie de cette catégorie, le rat taupe nu (*Heterocephalus glaber*) et le rat taupe de Damar (*Cryptomys*

damarensis), qui présentent une seule femelle reproductrice, les autres femelles étant castrées socialement (Jarvis *et al.* 1994). Cependant, certains auteurs remettent en cause l'importance de cette formation de castes, rendant la définition de l'eusocialité trop restrictive, et élargissent l'eusocialité, ou « socialité vraie », à des espèces présentant une reproduction biaisée à certains individus et des comportements sociaux complexes, comme certains carnivores ou primates (Gadagkar 1994, Crespi & Chloé 1997). Chez les loups (*Canis lupus*) par exemple, seul le couple dominant se reproduit dans la majorité des cas, les autres membres du clan participant alors aux soins aux jeunes (Peterson *et al.* 2002). De plus, chez ces espèces sociales, les relations existant entre les individus vont être plus développées que chez les espèces grégaires, et l'on voit alors l'apparition de structures sociales plus complexes.

1.3. Organisation et structure sociale

1.3.1. *De l'interaction à la structure : représentation d'un groupe*

De tous temps, les relations sociales existant entre les membres d'un groupe ont suscité l'intérêt des scientifiques, et l'on s'interroge alors sur la structure que peut présenter un groupe d'animaux sociaux. Cependant, il est important de définir à quoi correspond cette structure, et Hinde (1976) a proposé un modèle hiérarchique mettant en évidence les différents niveaux la sous-tendant. Il décrit ainsi les interactions entre individus comme étant la base de ce modèle, et les définit comme les comportements émis par deux ou plusieurs individus les uns envers les autres à un instant donné. Ces interactions ont ainsi une réalité concrète pour l'animal, puisqu'étant l'expression de son comportement dans le présent, et elles sont observables directement par un observateur. Le niveau supérieur caractérise les relations sociales entre les individus, qui correspondent à la somme des interactions répétées dans le temps observées entre ces mêmes individus. La structure sociale quant à elle rassemble toutes les relations existant entre les membres d'un groupe et forme ainsi un réseau de relations sociales. Ces deux derniers niveaux ne sont pas observables directement mais sont inférés à partir du relevé répété des interactions sociales (Hinde 1976, Kummer 1968). Ils sont ainsi souvent considérés comme une représentation

abstraite, fruit de l'analyse de la distribution des interactions, et l'on peut alors se poser la question de la capacité des animaux à se représenter ces niveaux de structure (Barrett & Henzi 2002). En effet, pour permettre la compréhension et l'assimilation des relations sociales, il faut que les animaux soient capables de reconnaître les individus avec lesquels ils interagissent et de mémoriser leurs interactions passées, qu'elles les impliquent directement ou non (Cords 1997). Toutefois, des expériences menées chez certaines espèces de primates ont permis de mettre en évidence une connaissance des relations pouvant exister entre des membres d'un groupe (Aureli *et al.* 2012, Seyfarth & Cheney 2012 pour une synthèse, Tomasello & Call 1997). Chez les macaques crabiers (*Macaca fascicularis*) par exemple, les individus sont capables de discriminer des paires d'individus apparentés de paires non-apparentées (Dasser 1988a, b). Une autre expérience menée chez les babouins chacma (*Papio cynocephalus ursinus*) a également montré que les femelles connaissent les liens de dominance existant entre deux individus, et réagissent de manière plus prononcée à des situations incohérente avec la hiérarchie du groupe (Cheney *et al.* 1995). Ainsi, la connaissance de ces relations existant entre les membres du groupe, nécessitant des capacités cognitives complexes, permet aux individus de prédire l'issue d'une rencontre ou d'une interaction avec d'autres individus (Kummer 1978). Cette mémoire confère alors aux animaux la capacité de développer des stratégies sociales basées sur ces relations, leur permettant ainsi d'acquérir des avantages en termes de survie et/ou de reproduction (Kummer 1978, Cords 1997, Cheney & Seyfarth 2007). Chez les babouins hamadryas (*Papio hamadryas*) par exemple, les mâles adultes prennent en compte la qualité des relations existant entre les femelles convoitées et les mâles auxquels celles-ci sont affiliées dans leur choix des femelles à rallier à leur harem (Bachmann & Kummer 1980). Enfin, les patterns de coalition lors de conflits sont sous-tendus par les relations de dominance, les liens de parenté, mais également les relations affiliatives chez les macaques bonnet (*Macaca radiata*, Silk 1992, 1999).

1.3.2. Les différents types de relations

Il existe deux types principaux de relations pouvant lier les individus entre eux : les relations affiliatives et les relations hiérarchiques. Ces relations vont dépendre de l'individu

lui-même mais aussi des caractéristiques des autres membres du groupe. Le premier type de relations est basé sur les interactions positives pouvant exister entre les individus, comme le contact, le toilettage social, ou encore le soutien mutuel lors des conflits (Cords 1997). Le toilettage social par exemple permet l'établissement et le maintien de relations affiliatives fortes entre deux individus (Dunbar 2010). Toutes ces interactions vont alors définir différentes relations affiliatives entre les individus, et la distribution de ces relations va dépendre des comportements considérés (Croft *et al.* 2008, Whitehead 2008). Ainsi, tous les comportements affiliatifs peuvent ne pas conduire à la même structure de relations entre les membres d'un groupe, et des individus fortement affiliés dans le contexte du toilettage social ne seront pas forcément préférentiellement affiliés si l'on considère les entrées en contact par exemple (Petit, communication personnelle). Les relations affiliatives sont donc constituées d'un ensemble de réseaux d'interactions dessinés à partir des différents comportements positifs (Dunbar & Schultz 2010, Fraser *et al.* 2008a). La connaissance de ces relations permet alors aux individus de mieux prédire l'issue des interactions futures et d'établir des stratégies d'alliances avec leurs individus affiliés (Kummer 1968, Smuts 2007, Cheney & Seyfarth 2007). Il est important de noter qu'au sein d'un groupe, les relations affiliatives sont rarement distribuées de manière homogène, et l'on voit alors l'apparition de relations privilégiées entre certaines paires d'individus. Les babouins cynocéphales (*Papio cynocephalus*) et les babouins chacma par exemple interagissent préférentiellement avec un nombre limité de partenaires privilégiés (Silk *et al.* 2006a, 2010a), et ces relations privilégiées sont durables dans le temps (Seyfarth & Cheney 2012). La qualité de la relation est en effet évaluée à partir des interactions passées entre les individus (Aureli & Schaffner 2002), et une relation privilégiée sera donc renforcée au fur et à mesure des interactions. Ces relations affiliatives ont également une réalité pour l'animal, puisque chez les babouins chacma par exemple, la perte d'un individu affilié suite à un évènement de prédation va provoquer une augmentation drastique du niveau général de stress en comparaison avec les individus n'ayant pas subi de perte (Engh *et al.* 2006).

Toutefois, la vie en groupe n'implique pas uniquement des interactions positives entre les individus. En effet, la proximité d'individus possédant les mêmes besoins nutritionnels mais aussi de partenaires sexuels entraîne inexorablement l'apparition de conflits entre ces individus (Krause & Ruxton 2002, Randler 2005, Rieucau & Giraldeau 2009, Reboreda &

Fernandez 1997, Silk 2007). Ainsi, on observe le développement de relations agonistiques au sein de ces groupes, et la somme de ces interactions négatives permet de distinguer des relations asymétriques de dominance entre les individus : certains membres du groupe prennent l'ascendant plus régulièrement sur les autres lors des conflits et sont considérés comme dominants, les perdants étant eux qualifiés de dominés ou subordonnés (Datta 1988, de Waal & Luttrell 1989). On parle alors de dominance réelle car celle-ci est issue de l'observation de conflits avérés (de Waal 1982, 1986). Les relations hiérarchiques sont fréquemment étudiées chez les espèces sociales (Drews 1993, Watts 2010). Chez la plupart des espèces, les relations de dominance vont sous-tendre une hiérarchie généralement linéaire, déterminée à partir de l'asymétrie des interactions agonistiques (de Waal & Luttrell 1989), où l'on va pouvoir classer les individus les uns par rapport aux autres et ainsi leur assigner un rang de dominance (Appleby 1983). Dans ce type de hiérarchie, si A domine B et B domine C, alors A domine C. Dans certains cas particuliers il est possible d'observer une hiérarchie de dominance non linéaire, voir circulaire, et les relations de dominance revêtent alors une importance moindre dans la structuration du groupe que chez les espèces présentant une hiérarchie linéaire. Chez certaines espèces, des comportements de soumission ont émergé, permettant à l'individu les utilisant d'exprimer sa connaissance de la relation de dominance le liant à l'individu rencontré, réduisant ainsi les risques de conflits et donc de blessures (Drews 1993). On parle alors de dominance formelle (de Waal 1982, 1986). Ces comportements de soumission montrent ainsi que les individus connaissent leurs propres relations de dominance avec les autres membres du groupe. Par exemple, il a été montré que des macaques sont capable de différencier l'individu dominant de l'individu dominé dans une paire de congénères familiers (Dasser 1987, Silk 1999), constituant ainsi une preuve supplémentaire de la réalité de ces relations pour l'animal. Selon les espèces, on peut observer une hiérarchie de dominance plus ou moins stricte, et l'on définit alors des espèces tolérantes et des espèces intolérantes (Vehrencamp 1983, Matsumara 1999, Thierry *et al.* 2004). Ceci a un impact direct sur la fréquence d'occurrence de conflits bidirectionnels, de blessures, ou encore de comportements de soumission (Petit 1996). Ces relations de dominance sont très importantes pour la vie des individus car elles vont directement influencer certains comportements comme le toilettage social (Parr *et al.* 1997), l'accès et la monopolisation des ressources alimentaires (Wilson 1975, Petit *et al.* 1992), ou encore la disposition spatiale des individus (Janson 1990, Hemelrijk 2000).

1.3.3. La parenté : un paramètre sous-tendant la structure des relations ?

Il existe un troisième réseau de relations reliant les membres d'un groupe, qui contraint généralement certaines des relations positives et négatives présentées dans le paragraphe précédent : il s'agit du réseau de parenté (Gouzoules 1984, Gouzoules & Gouzoules 1987, Bernstein 1991, Silk 2001, Chapais & Berman 2004). Dans de nombreuses espèces sociales, plusieurs clans ou familles vont coexister à l'intérieur d'un même groupe, formant ainsi des groupes plurifamiliaux. Chez certaines espèces, ces liens de parenté vont accentuer les relations sociales entre ces individus qui vont exprimer un comportement plus favorable pour leurs apparentés, et l'on parle alors de népotisme. Le toilettage peut par exemple être plus fréquent entre individus apparentés chez certaines espèces, comme entre les mâles chez les chimpanzés (*Pan troglodytes*, Schino 2001, Langergraber *et al.* 2007). Chez d'autres espèces, on assiste également à la formation plus fréquente de coalitions et/ou d'alliances entre individus appartenant à une même lignée maternelle (Cheney 1977, Kaplan 1977, Watanabe 1979, Chapais *et al.* 1991, Silk 1999), et lors de conflits, on peut également observer plus de comportements d'apaisement et de réconciliation entre apparentés, comme chez les macaques rhésus (*Macaca mulatta*) par exemple (Thierry *et al.* 2008). Enfin, ce biais lié à la parenté peut également s'observer dans le cas de partage de nourriture chez certaines espèces (de Waal & Luttrell 1989). Concernant les relations de dominance, là encore la parenté peut jouer un rôle primordial puisque dans certaines espèces, des lignées maternelles entières en dominant d'autres, et le rang hiérarchique se transmet alors de mère en fille (Chaffin *et al.* 1995, Kutsukake 2000, Chapais 2004). Cependant, même si l'on utilise classiquement la parenté génétique pour établir les liens existant entre les individus, on ne peut dissocier cet effet de celui de la familiarité qu'un individu va développer avec ses apparentés. En effet, durant son développement un individu juvénile passe la majeure partie de son temps avec sa mère et ses affiliés, et dans le cas de groupes plurifamiliaux, il ne va développer des relations avec les autres membres du groupe que plus tard (Lonsdorf & Ross 2012). L'on peut alors se demander si les relations privilégiées entre apparentés génétiques ne sont pas un artefact du à cette familiarisation de l'individu avec les apparentés au cours de son développement, celle-ci étant contrainte par les besoins biologiques du jeune.

1.3.4. Paramètres démographiques

En plus du réseau de parenté, deux autres paramètres, dont la nature est indépendante des interactions existant entre les individus, sont connus pour influencer la structure d'un groupe. Ces deux paramètres, que sont l'âge et le sexe, sont d'ordre démographique et représentent des caractéristiques intrinsèques à l'animal. Dans la majorité des espèces, les groupes sociaux présentent un ensemble d'individus variant grandement selon ces deux paramètres, conférant ainsi à ces individus des besoins différents en termes d'alimentation, d'activité et d'expérience. Ces écarts peuvent alors plus ou moins impacter le temps que chaque individu va consacrer aux interactions avec le reste du groupe, et ainsi influencer la structure sociale qui découle de ces interactions. Ainsi, l'âge influe fortement sur certains comportements sociaux comme le jeu par exemple, où les jeunes individus présentent un réseau de relations plus développés entre eux qu'avec les adultes (Owens 1975, Fagen 1981). L'âge peut également impacter les relations agonistiques, les jeunes individus occupant généralement un rang de dominance moins élevé que les adultes (Kaplan 1977, Bernstein & Erhardt 1985, 1986). Le sexe de l'individu peut lui aussi influencer la distribution de ces relations envers les autres membres du groupe, puisque chez certaines espèces, les interactions sociales seront plus fréquentes entre individus du même sexe (Dunbar 1988, O'Brien 1991, Fedigan 1993). Cette ségrégation sexuelle peut être poussée à l'extrême chez certaines espèces où l'on observe alors des groupes unisexes en dehors des périodes de reproduction (Bon *et al.* 2005, Michelena *et al.* 2006). A l'inverse, chez d'autres espèces comme chez les babouins hamadryas, les femelles interagissent quasi-exclusivement avec les mâles, qui sont au centre de l'attention du harem, structure de base qui caractérise cette espèce (Kummer 1968, Kummer *et al.* 1981). Chez les lémurs et les babouins, on peut également observer des relations fortes entre mâles et femelles (Péreira & McGlynn 1997, Ostner & Kappeler 1999, Smuts 1985, Palombit 1999). Dans certaines espèces, comme chez les babouins chacma, ces liens forts entre mâles et femelles permettent aux femelles de réduire la probabilité d'infanticide de leur jeune à l'arrivée d'un mâle émigrant ou lors de modifications de la hiérarchie (Palombit *et al.* 1997, Engh *et al.* 2006b).

1.3.5. Diversité des organisations sociales : le cas des primates

Nous avons vu que certains paramètres démographiques comme l'âge ou le sexe, mais aussi le réseau de parenté peuvent fortement impacter la distribution des relations au sein de groupes d'animaux sociaux. Selon les espèces, tous ces paramètres s'expriment différemment (Smuts *et al.* 1987) et vont ainsi constituer un panel de combinaisons possibles, aboutissant à des organisations sociales très différentes (Kappeler & van Schaik 2002, Aureli *et al.* 2008). Les primates constituent alors un modèle de choix puisqu'on observe dans cet ordre une multitude d'organisations sociales selon les espèces considérées (Smuts *et al.* 1987, Schülke & Ostner 2012).

En effet, le réseau de parenté par exemple va différer d'une espèce à l'autre. Ainsi certaines espèces formeront des groupes comprenant plusieurs familles, comme chez les chimpanzés, les cercopithèques ou les macaques (Nishida & Hiraiwa-Hasegawa 1987, Cords 1987, Melnick & Pearl 1987), alors que d'autres constitueront des clans familiaux solitaires, comme les gorilles (*Gorilla sp.*, Stewart & Harcourt 1987). On observe également une différence dans les flux d'individus entre les groupes. En effet, chez certaines espèces, ce sont les mâles qui vont disperser et ainsi assurer le flux génétique entre les groupes, comme chez les macaques ou les gorilles (Nishida & Hiraiwa-Hasegawa 1987, Melnick & Pearl 1987), alors que dans d'autres espèces, seules les femelles pourront émigrer, comme chez les chimpanzés (Pusey & Packer 1987). Les relations ne vont alors pas se développer de la même manière entre des individus se côtoyant pour une durée limitée et d'autres qui seront ensemble toute leur vie. Enfin, les relations vont également dépendre du nombre d'individus présents dans le groupe : en effet, la communication et les interactions dans un groupe de quelques individus ne va pas s'organiser de la même manière que dans un groupe de plusieurs centaines d'individus. Ces organisations vont alors contraindre la structure des relations sociales pouvant exister au sein des groupes.

Ainsi, une grande partie des espèces de primates présentent des groupes sociaux stables dans le temps, comme chez les macaques ou les cercopithèques (Cords 1987, Melnick & Pearl 1987). A l'inverse, certaines espèces comme les babouins de Guinée (*Papio papio*) ou les chimpanzés, présentent une organisation de type fission-fusion, caractérisé par la formation de sous-groupes temporaires (Wrangham & Smuts 1980, Aureli *et al.* 2008,

Patzelt *et al.* 2011). Chez les primates, on trouve également des espèces présentant une structure sociale organisée sur plusieurs niveaux comme chez les hamadryas ou les babouins de Guinée. Ainsi, chez les babouins hamadryas par exemple, l'unité de base est le harem, formé d'un mâle, d'une dizaine de femelles et de leur jeunes (Kummer 1968, Kummer *et al.* 1981, Stambach 1987). On observe alors fréquemment l'association de deux ou trois harems, formant ainsi des clans (Abegglen 1984). Les mâles formant des clans sont généralement génétiquement apparentés (Abegglen 1984). Enfin, plusieurs harems, clans et mâles solitaires peuvent se regrouper et former des bandes de plusieurs dizaines d'individus, au sein desquels les relations sont fortes et stables dans le temps (Kummer 1968, Abegglen 1984, Sigg *et al.* 1982, Kummer *et al.* 1981). Ces sociétés présentant une structure complexe sont qualifiées de multi-niveaux (Matsuda *et al.* 2012, Grueter *et al.* 2012a, Grueter *et al.* 2012b).

Les primates permettent également l'étude de cas tout à fait particuliers, puisque certaines espèces présentent des groupes pouvant atteindre plusieurs centaines d'individus. Dans ces sociétés où la communication globale à l'échelle du groupe paraît impossible, il devient alors fascinant de comprendre comment s'organisent les relations interindividuelles et quels sont les paramètres essentiels les sous-tendant. Un exemple tout à fait remarquable est celui des geladas (*Theropithecus gelada*), qui forment des groupes de plusieurs centaines d'individus occupant les hauts plateaux éthiopiens (Kawai 1979, Dunbar 1984, Stambach 1987). Chez cette espèce, la structure sociale est également composée de plusieurs niveaux comme chez les babouins hamadryas, et l'unité de base est formée par un ou deux grands mâles adultes, quelques mâles sub-adultes ainsi qu'une dizaine de femelles accompagnées de leur progéniture. Le second niveau est caractérisé par de grands rassemblements appelés bandes comprenant plusieurs dizaines de sous-groupes et permettant ainsi l'interaction de plusieurs sous-réseaux de relations sociales (Dunbar & Dunbar 1975, Kawai *et al.* 1983). Ces rassemblements ne sont pas toujours stables dans le temps, puisque les sous-groupes peuvent se disperser dans la journée, voir rejoindre d'autres bandes voisines. Un niveau supérieur d'organisation est la horde, qui correspond à l'agrégation de plusieurs bandes. Ces hordes ne sont pas toujours considérées comme des groupes sociaux, puisque les individus ne vont pas y développer de relations particulières (Stambach 1987). Il devient alors évident que la compréhension de la structure des relations sociales chez ces espèces

remarquables va permettre de comprendre comment a évolué la structuration nos propres sociétés, qui s'étalent à des échelles dépassant fréquemment les milliers d'individus.

1.4. Et l'individu dans tout ça ?

1.4.1. *L'hétérogénéité des relations à la base du statut social*

Dans la section précédente, nous avons vu que la structure sociale d'un groupe d'animaux est sous-tendue par des réseaux de différents types de relations que sont les relations de dominance et les relations affiliatives. La question de la place de l'individu au sein de ces réseaux de relations s'impose alors d'elle-même. S'il est facile d'appréhender la position d'un individu au sein des relations de dominance de par son rang hiérarchique, la position qu'il occupe au sein des réseaux affiliatifs est elle moins triviale (Whitehead 2008, Croft *et al.* 2008). En effet, tous les réseaux d'affiliation ne présentent pas la même distribution des relations, et l'émergence de positions sociales particulières va donc dépendre du degré d'hétérogénéité des relations affiliatives existant au sein d'un groupe (Whitehead 2008, Croft *et al.* 2008). Ainsi, selon le nombre et l'intensité des relations d'un individu, on peut observer des groupes très homogènes, dans lesquels aucun individu en particulier ne va occuper de position sociale spécifique, alors qu'à l'inverse, dans des groupes très hétérogènes, on va voir l'émergence d'individus centraux au sein de ce réseau de relations (Figure I.1, Whitehead 2008, Croft *et al.* 2008, Wasserman & Faust 1994). Ainsi le rang de dominance et la centralité sociale vont déterminer le statut social de l'individu au sein de son groupe.

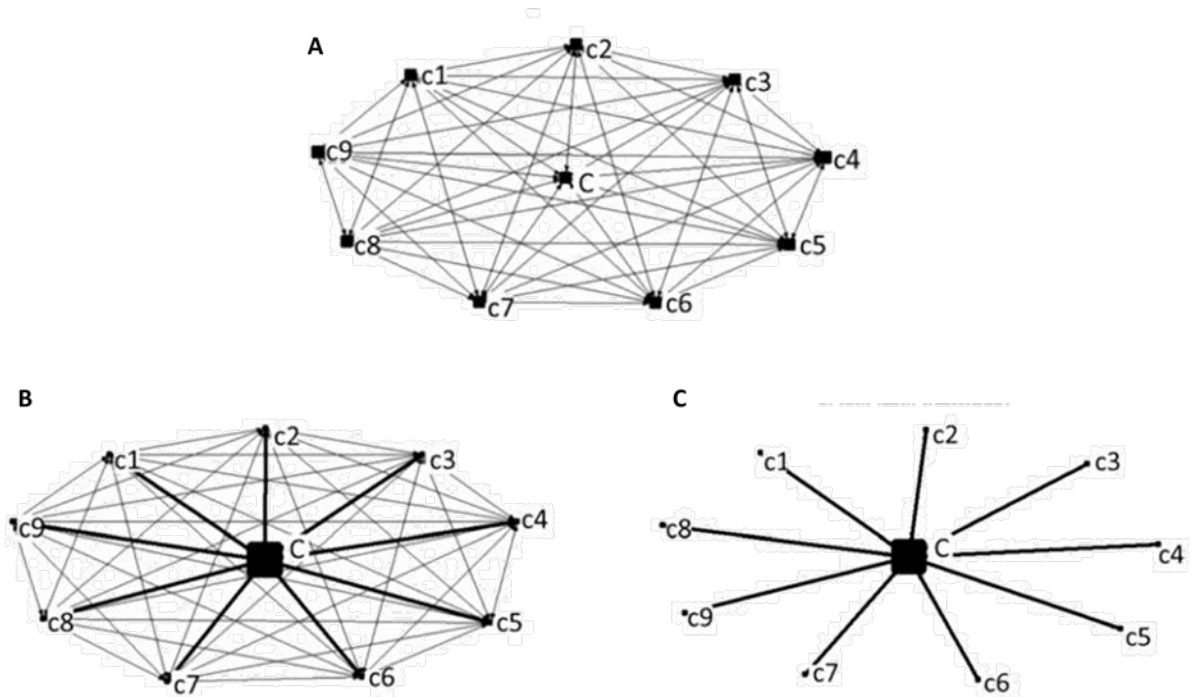


Figure 1.1 : Illustration théorique de l’impact de l’hétérogénéité de la distribution et de l’intensité des relations sur la position sociale dans un groupe d’animaux sociaux (Adaptée d’après Sueur *et al.* 2012). Dans cet exemple, chaque nœud représente un individu et chaque trait représente la relation reliant deux individus. On étudie alors les relations de l’individu C placé ici au centre de la représentation du réseau de relations avec 9 autres individus (C1 à C9). La taille du nœud est proportionnelle à l’importance de l’individu dans le réseau de relation, et l’épaisseur du trait est proportionnelle à l’intensité de la relation qu’il représente. On illustre ici trois cas extrêmes : A) tous les individus sont reliés entre eux par des relations de même intensité, il n’y a donc pas émergence d’individus centraux ; B) tous les individus sont reliés entre eux, mais l’individu C présente des relations de plus fortes intensités que les autres individus ; l’individu C occupe donc une place centrale dans le réseau de relations sociales ; C) Seul l’individu C possède des relations avec les autres individus, ce qui lui confère également une position centrale dans le réseau de relations sociales.

1.4.2. *Quelle réalité biologique pour la centralité sociale ?*

La centralité sociale étant la résultante de la distribution des relations au sein d’un groupe, relations elles-mêmes inférées à partir des interactions sociales observées, il est légitime de s’interroger sur la réalité biologique que peuvent avoir ces positions sociales. En d’autres termes, la position sociale a-t-elle une réalité pour l’animal ? Plusieurs études permettent d’apporter des éléments de réponse à cette question, puisque les individus

occupant une place centrale dans les réseaux d'interactions agonistiques et affiliatives ont également, selon les espèces, un rôle social primordial au sein du groupe. Chez les éléphants par exemple, la matriarche occupe une place centrale au sein des relations sociales de son groupe, et est également nécessaire pour que le groupe réponde de manière appropriée à de potentielles menaces (McComb *et al.* 2001). Elle permet ainsi la survie de son groupe face aux contraintes de l'environnement (Foley *et al.* 2008). Chez les dauphins, les individus au centre des relations apparaissent comme essentiels pour la cohésion entre les différentes communautés, et leur perte peut entraîner la séparation pure et simple des communautés concernées (Lusseau & Newman 2004). On retrouve ce même rôle de cohésion de groupe chez les chimpanzés, où la simulation théorique de la perte des individus centraux provoque la fragmentation du groupe (Kanngiesser *et al.* 2011). Enfin, chez les orques (*Orcinus orca*), les femelles juvéniles occupent une position centrale dans les réseaux d'association des membres du groupe, et semblent être le ciment des groupes. Ainsi, leur perte due à la pêche ou à des maladies peut provoquer une fission du groupe (Guimaraes *et al.* 2007, Williams & Lusseau 2006).

Les individus au centre des relations affiliatives peuvent également avoir un rôle prépondérant dans la régulation des conflits au sein des groupes, et ainsi prévenir une dégradation des relations interindividuelles (Aureli *et al.* 2012). Pour cela, ces individus peuvent intervenir durant les conflits, de manière agressive ou pacifique à l'aide de mimiques et comportements d'apaisement, permettant ainsi de réduire la probabilité de poursuite du conflit (Petit & Thierry 1994, Petit & Thierry 2000). L'on peut observer ce type d'interventions pacifiques chez les macaques de Tonkean (*Macaca tonkeana*) par exemple, où des individus au centre des relations affiliatives vont permettre l'apaisement des opposants (Petit & Thierry 1994, Petit *et al.* 1997). Chez les chimpanzés, ces interventions permettent de réduire le stress des opposants et a donc un effet calmant (Fraser *et al.* 2008b). Chez les babouins, l'intervention pacifique d'un individu tiers permet d'augmenter la tolérance entre les deux opposants, suggérant ainsi une réparation de la relation liant les deux individus (Wittig *et al.* 2007). Enfin, chez les macaques à queue de cochon (*Macaca nemestrina*), les individus centraux sont essentiels dans la régulation des conflits, et la perte de ces individus a pour conséquence une restructuration du groupe et une augmentation du niveau d'agressivité au sein du groupe (Flack *et al.* 2005, 2006). Dans certains cas, ce sont les

individus dominants qui peuvent intervenir afin de mettre fin au conflit ou d'apaiser les individus après le conflit. C'est le cas chez les chimpanzés par exemple où l'intervention du mâle dominant pendant les conflits, de manière agressive ou pacifique, va permettre de maintenir la stabilité du groupe (Boehm 1981, de Waal 1982, 1984, Ehardt & Bernstein 1992). On retrouve ces interventions du mâle dominant lors des conflits chez les gorilles (Watts 1997), les macaques japonais (*Macaca fuscata*, Jacobs, communication personnelle), ou encore les rhinopithèques de Roxellane (*Rhinopithecus roxellanae*, Ren *et al.* 1991).

Les individus occupant une position centrale au sein du réseau affiliatif peuvent également avoir un rôle très important lors des déplacements collectifs, qui représentent un moment crucial dans la vie des groupes sociaux puisque mettant à mal la cohésion indispensable à la survie des individus. Et là encore, chez les éléphants, la matriarche occupe la position de leader lors des déplacements, permettant au groupe de s'orienter efficacement dans leur environnement (McComb *et al.* 2001, Payne 2003). Chez les dauphins, des processus décisionnels biaisés vers les individus centraux ont également été suggérés (Lusseau 2007, Lusseau & Conradt 2009). Nous verrons dans la troisième partie de cette introduction les mécanismes sous-tendant les processus décisionnels lors des déplacements collectifs chez les espèces sociales et l'importance du statut social dans ces prises de décision chez différentes espèces.

1.4.3. *Influence des facteurs intrinsèques sur le statut social*

De nombreuses études se sont penchées sur le lien unissant les facteurs individuels et démographiques au statut social des individus étudiés. Chez les babouins par exemple, les mâles dominants sont également les individus les plus lourds, présentant ainsi les plus grands besoins énergétiques (Sueur 2012). Chez les lémuriniens, les individus dominants sont généralement des femelles, tout comme chez les hyènes, alors que chez beaucoup d'autres espèces comme les gorilles ou les lions (*Panthera leo*), ce sont les mâles qui occupent les positions les plus hautes dans la hiérarchie. On retrouve également un lien avec le réseau de parenté, puisque chez les macaques japonais par exemple, des lignées maternelles entières en dominant d'autres, le rang hiérarchique se transmettant alors de mère en fille (Kutsukake 2000, Chapais 2004). En ce qui concerne la centralité sociale, là encore on retrouve un lien

avec différents paramètres. Chez les éléphants, l'individu au centre des relations sociales est la matriarche, qui est la femelle la plus âgée et ainsi la plus expérimentée du groupe (McComb *et al.* 2001). Chez les singes araignées (*Ateles geoffroyi*), ce sont des femelles qui occupent les positions les plus centrales (Ramos-Fernández *et al.* 2009), alors que chez les babouins, ce sont des mâles qui se trouvent au centre des relations affiliatives (Smuts *et al.* 1987, Cheney & Seyfarth 2007, Sueur 2012). Chez les macaques rhésus, les individus centraux vont également être les individus présentant un nombre élevé de parents dans le groupe (Berman 1982). On retrouve ce même effet chez les orques, où des lignées maternelles seront plus centrales que d'autres au sein des groupes (Williams & Lusseau 2006). Toutefois, même si ce sont souvent des adultes qui occupent les places centrales dans le réseau des relations affiliatives, les juvéniles peuvent également être considérés comme centraux, notamment dans les réseaux de jeu (Paquette 1994). Enfin, chez les orques, ce sont des femelles juvéniles qui sont au centre des réseaux d'affiliation (Williams & Lusseau 2006).

Depuis quelques années, un dernier paramètre est utilisé pour tenter d'expliquer pourquoi tel ou tel individu occupe une position particulière dans les réseaux de relations affiliatives et agonistiques : la personnalité. La deuxième partie de cette introduction s'attachera donc à décrire ce paramètre controversé, et à exposer les liens qui ont déjà été mis en évidence entre personnalité et statut social chez certaines espèces.

2. La personnalité : un déterminant du statut social ?

2.1. Qu'est-ce que la personnalité?

2.1.1. Un peu de terminologie

Toute personne s'intéressant à la personnalité se retrouve inexorablement confrontée au manque de consensus existant autour de la terminologie utilisée. En fonction des domaines, les termes *personnalité* et *tempérament* sont employés, mais on ne retrouve généralement pas de distinction claire dans leur définition (Réale *et al.* 2007, Bell *et al.* 2009, Gartner & Weiss 2013). Selon le Larousse, le *tempérament* est défini comme étant la

disposition générale de l'humeur et de la sensibilité d'un sujet dans sa relation avec lui-même et le milieu extérieur. La *personnalité* y est elle définie comme l'individualité psychologique de la personne telle qu'elle se manifeste dans ses comportements. Chez l'être humain (*Homo sapiens*), on considère le tempérament comme étant la base génétique à partir de laquelle se développe la personnalité (Allport 1937). En effet, le terme *tempérament* est préférentiellement utilisé chez l'enfant, lorsque les différences de comportements sont principalement influencées par des facteurs génétiques (Clarke & Boinski 1995), alors que la *personnalité* est réservée aux adultes pour lesquels l'environnement social et culturel a influencé le développement (Strelau 1983). Chez l'animal, cette différence n'est pas prise en compte, mais l'on retrouve toutefois une distinction en fonction du domaine d'étude. En effet, certains utilisent plus fréquemment le terme de *personnalité*, notamment en éthologie, cette discipline s'étant majoritairement développée à partir des méthodes utilisées chez l'être humain alors que d'autres préfèrent le terme de *tempérament*, moins anthropomorphique (Réale *et al.* 2007, Gosling & John 1999). Dans les deux cas, personnalité et tempérament désignent les différences comportementales interindividuelles observées au sein d'une espèce, et qui sont stables au cours du temps et à travers les situations et les contextes (Goldsmith *et al.* 1987, Bates 1989, Gosling & John 1999, Réale *et al.* 2007, Sih & Bell 2008, Dall *et al.* 2004). Dans le cadre de ce travail, j'ai choisi d'utiliser le terme de personnalité, étant celui classiquement utilisé dans les études chez les primates (Gosling & John 1999, Gosling 2001, Freeman & Gosling 2010).

2.1.2. Structure d'un modèle de personnalité

La personnalité des individus est généralement décrite selon plusieurs grandes dimensions, obtenues à partir d'un modèle hiérarchique basé sur les comportements observés dans différentes situations (Eysenck 1967, Réale *et al.* 2007). On distingue généralement trois niveaux dans ce type de modèles hiérarchiques :

Le premier niveau correspond au *comportement* d'un individu observé de manière ponctuelle, en réponse à une situation et un contexte précis, à un moment donné. On peut donner en exemple la réaction d'un individu face à l'agression d'un congénère. Cet individu peut alors répondre par un comportement agressif par exemple.

Le deuxième niveau est appelé le *trait*, et est défini comme la propension d'un individu à présenter un comportement similaire dans différentes situations et/ou contextes, et ce de manière stable au cours du temps. Par exemple, un individu peut présenter un comportement agressif en réponse à une menace d'un congénère, indépendamment de l'identité de l'agresseur, donc de manière systématique. On pourra alors parler du trait *d'agressivité face à la menace*. La condition de stabilité temporelle n'implique pas forcément que la personnalité d'un individu ne peut évoluer, mais plutôt que les différences de personnalité entre individus restent équivalentes au cours du temps (Réale *et al.* 2007).

Le dernier niveau est la *dimension*, qui regroupe plusieurs traits corrélés entre eux, décrivant ainsi un profil comportemental, encore appelé syndrome comportemental (Sih *et al.* 2004). Par exemple, nous pouvons regrouper les traits d'agressivité face à la menace, d'agression des congénères en dehors de situations de menace, et d'évitement des conflits sous la dimension *Agressivité*. Au sein d'une population ou d'une espèce, les différentes dimensions sont généralement indépendantes les unes des autres.

Un très grand nombre d'études portant sur la personnalité chez l'animal ont été réalisées et la distinction entre traits et dimensions de personnalité n'est pas toujours très claire. La structure des différents modèles exposés varie beaucoup d'une espèce à l'autre, et la section suivante s'intéresse aux principales dimensions généralement considérées chez l'animal.

2.2. La personnalité chez l'animal

2.2.1. *Historique et champs d'application*

Des études concernant la personnalité ont tout d'abord largement été menées chez l'être humain par des psychologues (Gosling 2001). Un modèle de personnalité aujourd'hui largement répandu est le modèle à cinq facteurs, encore appelé *FFM* (Five-Factor Model) ou *Big-Five*, décrit par John (1990). Ce modèle comprend cinq grandes dimensions intitulées : Névrose, Agréabilité, Extraversion, Ouverture d'esprit et Conscience (John 1990, Digman

1990, Costa & McCrae 1992, Gosling & John 1999). Des exemples de traits composant ces dimensions sont présentés dans le tableau I.1.

Tableau I.1 : La composition des dimensions du modèle à cinq facteurs (d'après Gosling & John 1999).

Dimensions	Exemples de traits
Névrosisme	Anxiété, dépression, vulnérabilité au stress, humeur maussade
Agréabilité	Confiance, coopération, manque d'agressivité,
Extraversion	Sociabilité, activité, émotions positives, assurance
Ouverture d'esprit	Intelligence, imagination, créativité, curiosité
Caractère consciencieux	Auto-discipline, respect, ordre,

Bien que largement décrite chez l'être humain, la personnalité n'est étudiée chez l'animal de manière approfondie que depuis le début des années 90. En effet, malgré les travaux pionniers de Stevenson-Hinde (Stevenson-Hinde *et al.* 1978, Stevenson-Hinde *et al.* 1980), les différences comportementales interindividuelles observées chez les animaux ont longtemps été considérées comme un bruit autour de la moyenne (Wilson 1998). Les scientifiques ont de plus été réticents à décrire la personnalité chez les animaux, domaine jugé comme étant très anthropomorphique (Gosling & John 1999). La discipline a cependant trouvé son essor dès 1990, et les publications relatives à la personnalité sont de plus en plus nombreuses. L'existence d'une personnalité a ainsi été démontrée dans des groupes phylogénétiques variés (Gosling 2001), incluant les mammifères (Gartner & Weiss 2013, Clarke & Boinski 1995, Freeman & Gosling 2010), les oiseaux (Groothuis & Carere 2005, Bokony *et al.* 2012, Evans *et al.* 2010), les poissons (Budaev & Zhuikov 1998, Dugatkin & Alfieri 2003), les arthropodes (Briffa *et al.* 2008, Watanabe *et al.* 2012) ou encore les céphalopodes (Mather & Anderson 1993).

Abordée à présent par un grand nombre de disciplines, l'étude de la personnalité trouve de nombreux champs d'application pratiques, allant de la compréhension de l'individualité permettant des améliorations en termes de bien-être, de relation homme-animal, d'apprentissage ou encore de production animale (Weiss *et al.* 2011, Morgan *et al.* 2000, Jones & Gosling 2005, Sutherland *et al.* 2012), à la biologie de la conservation, avec des méthodes de réintroduction plus adaptées (McDougall *et al.* 2006). D'un point de vue

fondamental, de nombreuses études s'attachent à comprendre le lien existant entre ces différences interindividuelles et les performances de reproduction, de croissance et de survie, permettant ainsi de mettre en lumière la valeur adaptative de la personnalité (Réale *et al.* 2010, Wolf & Weissing 2012). Enfin, des études effectuées chez les primates tentent de comprendre comment l'évolution de la personnalité a pu dessiner les différentes dimensions observées chez les espèces, et notamment chez l'être humain (Gosling & Graybeal 2007, Morton *et al.* 2013).

2.2.2. Principales dimensions étudiées chez l'animal : le cas des primates

La multiplication des études dans le domaine a entraîné l'émergence d'un très grand nombre de termes servant de titres aux dimensions de personnalité étudiées (Réale *et al.* 2007, Briffa & Weiss 2010, Gartner & Weiss 2013). Ainsi, selon les études, une même dimension peut avoir différents noms, et un même terme peut décrire des dimensions très différentes. De plus, certaines études mélangent traits et dimensions sans réelle distinction. Enfin, la présence de dimensions spécifiques à certaines espèces ajoute à la confusion. Dans la présente section, une synthèse des dimensions classiquement utilisées dans les études chez les primates est illustrée. La structure la plus communément utilisée dans cet ordre est celle du modèle FFM à cinq dimensions, développé chez l'être humain (John 1990, Gosling & John 1999, Freeman & Gosling 2010). A ces cinq dimensions de personnalité s'ajoute la dimension de dominance, fréquemment retrouvée chez les primates (Freeman & Gosling 2010). Ces catégories présentent de nombreuses similarités avec les cinq dimensions de personnalité proposée par Réale *et al.* (2007) employées habituellement dans de nombreux autres taxons.

La première dimension est l'*extraversion* qui regroupe cinq traits principaux : la sociabilité, qui discrimine les individus sociables, *i.e.* qui passent beaucoup de temps à interagir avec leurs congénères à travers le toilettage social ou encore le jeu, et les individus solitaires qui préfèrent rester éloignés des autres ou qui ne cherchent pas à interagir avec leurs congénères (Capitanio 1999, Mondragon-Ceballos & Santillan-Doherty 1994) ; l'excitabilité qui est définie comme la sur-réaction à des changements ou des stimuli de l'environnement social et/ou physique de l'individu (Stevenson-Hinde & Zunz 1978, Buirski

et al. 1978) ; l'indépendance qui est caractéristique d'individus décidant de leurs actions sans tenir compte des autres membres du groupe (King & Figueredo 1997) ; le jeu dans un contexte non-social, qui est souvent associé aux plus jeunes individus du groupe (Stevenson-Hinde & Zunz 1978) ; et enfin l'activité qui représente l'ensemble des activités locomotrices et des mouvements entraînant une dépense énergétique élevée (Gold & Maple 1994, Dutton *et al.* 1997). Chez certaines espèces, le jeu et l'activité sont considérés dans une dimension à part, appelée l'*activité*, qui ne covarie pas avec les autres traits relatifs à l'extraversion sociale (Bard & Gardner 1996, Gosling & John 1999). Cette dimension d'extraversion rassemble ainsi deux dimensions du modèle de Réale *et al.* (2007) que sont 1) l'activité hors situations risquées ou nouvelles, où l'on évalue un niveau général d'activité locomotrice de l'animal, qui peut être mesuré grâce à la distance journalière parcourue par l'animal, ou encore l'estimation de la dépense énergétique, et 2) la sociabilité qui se définit comme étant la propension d'un individu à entrer en interaction avec un ou des congénères, et/ou sa réaction face à la sollicitation d'un congénère, à l'exclusion des comportements agonistiques. L'activité est très importante pour la compréhension des stratégies d'adaptation, puisque les individus actifs sont par exemple plus efficaces dans la recherche de nourriture, de sites préférentiels ou de partenaires sexuels que les individus moins actifs, mais sont également plus exposés à la prédation et ont une dépense énergétique plus élevée. Cette balance entre coûts et bénéfices permet ainsi un équilibre en termes de survie et de reproduction entre les différents profils d'activité, et conduit à leur coexistence au sein d'un groupe ou d'une population (Wolf & Weissing 2012). La sociabilité se révèle également intéressante d'un point de vue écologique, car déterminante pour la capacité d'un individu à rester en cohésion avec son groupe, mais également pour évaluer sa dépendance vis-à-vis de ses congénères pour entamer une nouvelle activité (Wolf & Weissing 2012).

La deuxième dimension de personnalité étudiée est la *névrose*, définie par quatre principaux traits : la peur, définie comme des réactions de fuite ou d'évitement face à des situations stressantes et des menaces potentielles ou réelles (Buirski *et al.* 1978, Gold & Maple 1994) ; l'irritabilité qui se caractérise par une mauvaise humeur et des réactions négatives face à la provocation de congénères (Stevenson-Hinde *et al.* 1980, King & Figueredo 1997) ; l'impulsivité qui est définie par l'apparition de comportements spontanés et soudains, qui ne peuvent être anticipés (Buirski *et al.* 1973, Fairbanks 2001) ; et enfin

l'anxiété qui caractérise les individus hésitants, indécis et erratiques (McGuire *et al.* 1994). Cette dimension se rapproche de celle de la réaction des individus face à des situations risquées présentes dans d'autres taxons (Réale *et al.* 2007). Un concept largement étudié dans ce contexte est le continuum *timidité-témérité*, mis en évidence chez de nombreuses espèces (Wilson *et al.* 1994, Sih *et al.* 2004). On y décrit des individus téméraires, qui sont généralement explorateurs et qui prennent des risques, occupant ainsi la position de leaders dans l'exploration de l'environnement, et des individus dits timides, qui restent à couvert et synchronisent leur activité avec les téméraires. La réaction face aux situations risquées est alors particulièrement utile dans la compréhension de l'adaptation de l'animal à son environnement, puisqu'il est exposé chaque jour à des changements et à des situations à risque, comme dans le cas de la prédation par exemple (Wolf & Weissing 2012).

Les deux dimensions suivantes comprennent chacune deux principaux traits de personnalité. La dimension d'*agréabilité* comprend les traits d'agréabilité, qui caractérise des individus affectueux, coopératifs, peu agressifs ou hostiles avec leurs congénères et ayant de nombreuses affinités (King & Landau 2002, Martin 2005) ; et d'indépendance, qui est classée soit dans l'agréabilité soit dans l'extraversion selon les études (King & Figueredo 1997, Gosling & John 1999). Cette dimension se rapproche à nouveau de la dimension de sociabilité décrite dans les autres taxons (Réale *et al.* 2007). *L'ouverture d'esprit* est quant à elle une dimension comprenant la curiosité, définie comme l'intérêt porté à de nouvelles situations (Stevenson-Hinde & Zunz 1978, Watson & Ward 1996) ; et l'intelligence, qui correspond à la compréhension de situations sociales ou environnementales (Dutton *et al.* 1997). Cette dimension est similaire à celle de la réaction face à des situations nouvelles décrite par Réale *et al.* (2007), rassemblant les traits de personnalité relatifs à la peur, l'anxiété, la curiosité et la prise de risque manifestées dans des situations nouvelles, comme la rencontre d'un nouvel environnement, objet, congénère ou aliment. Là encore, cette catégorie est utile pour la compréhension de l'adaptation de l'animal à son environnement, notamment lors de l'exploration de nouveaux territoires, ou la rencontre de conspécifiques inconnus (Wolf & Weissing 2012).

La dernière dimension du modèle FFM est la *conscience*, qui est caractérisée par l'autodiscipline, le respect et l'ordre, mais également le manque d'attention et l'imprévisibilité (John 1990 ; Gosling & John 2010). Cette dimension n'est retrouvée que chez

l'être humain et chez des espèces très proches d'un point de vue phylogénétique comme les chimpanzés (King & Figueredo 1997, Bard & Gardner 1996). Des traits semblables à ceux composant cette dimension sont trouvés chez d'autres espèces, mais ceux-ci font généralement parti de la dimension d'*ouverture d'esprit* (Gosling & John 1998, Coren 1998).

Enfin, la dimension de *dominance* décrite chez les animaux comprend trois principaux traits de personnalité : la confiance qui caractérise les individus calmes face à différentes situations nouvelles et/ou agonistiques (Stevenson-Hinde *et al.* 1980) ; l'agressivité qui définit des individus ayant une fréquence élevée d'agressions et/ou de conflits avec leurs congénères (Stevenson-Hinde *et al.* 1980) ; et enfin la dominance qui correspond à la capacité d'un individu à déplacer ou à menacer d'autres membres du groupe (Buirski *et al.* 1978). Cette dimension n'est pas individualisée chez l'être humain chez qui elle est associée à l'extraversion (John 1990). Ceci est probablement dû au fait que chez l'être humain, la hiérarchie de dominance peut être considérée à différents niveaux, ce qui la rend moins évidente que chez l'animal (Gosling & John 2010). Cette dimension comprend ainsi la dimension d'agressivité décrite dans les autres taxons (Réale *et al.* 2007), qui se définit comme la propension d'un individu à exprimer des comportements agonistiques envers ses congénères, que ceux-ci soient cohérents ou non avec la hiérarchie de dominance existant au sein du groupe. Cette catégorie est particulièrement importante d'un point de vue écologique, puisque l'agressivité joue un rôle prépondérant dans l'acquisition d'un territoire, d'une ressource ou d'un partenaire sexuel, mais aussi dans la régulation des relations de dominance au sein d'un groupe social par exemple (Wolf & Weissing 2012).

2.3. Lien entre personnalité et statut social

Outre l'intérêt de comprendre comment s'exprime et se structure la personnalité, de plus en plus d'études s'intéressent à celle-ci pour tenter d'expliquer pourquoi certains individus occupent un statut social particulier au sein d'un groupe. Ainsi, des liens entre certaines dimensions de la personnalité et le statut social, à savoir le rang de dominance et la centralité sociale, ont été mis en évidence. En ce qui concerne la hiérarchie de dominance par exemple, les chimpanzés occupant un rang hiérarchique élevé sont également plus agressifs et moins joueurs que les subordonnés (Anestis 2005). Une autre étude a également

montré que la fréquence des comportements agonistiques est directement reliée à la dimension de dominance chez les chimpanzés (Pederson *et al.* 2005). Le rang est également lié à la dimension d'agressivité chez les macaques rhésus (Capitaniao 1999). Ce rang hiérarchique n'est toutefois pas lié uniquement à l'agressivité chez certaines espèces. Chez les macaques de Barbarie (*Macaca sylvanus*) par exemple, les individus dominants sont également plus confiants et plus opportunistes (Konečná *et al.* 2012). Chez les poissons arc-en-ciel (*Melanotaenia duboulayi*), ce sont les individus les plus téméraires et les plus actifs qui occupent les places les plus élevées dans la hiérarchie (Colléter & Brown 2011), alors que chez les truites arc-en-ciel (*Oncorhynchus mykiss*), ce sont les individus les moins anxieux (Pottinger & Carrick 1999, Øverli *et al.* 2004). On trouve également un lien entre la centralité sociale et différentes dimensions de la personnalité. En effet, de manière cohérente, les individus les plus sociables sont également ceux qui occupent des positions centrales dans le réseau de relations affiliatives chez les macaques rhésus par exemple (Capitaniao 1999, Krause *et al.* 2009), mais ce sont aussi ceux qui ont un rôle primordial dans la structuration des relations (Flack *et al.* 2006). Chez les chimpanzés, les individus centraux sont également les plus extravertis (Pederson *et al.* 2005), alors que chez les capucins bruns (*Cebus apella*), les individus au centre du réseau d'affiliations sont également plus agressifs (Morton *et al.* 2013). Enfin, chez les moutons (*Ovis aries*), les individus occupant une position sociale centrale sont également plus timides que les individus plus périphériques socialement (Sibbald *et al.* 2009). La personnalité est donc un paramètre important à prendre en compte dans la mise en évidence des déterminants du statut social d'un individu.

3. Les déplacements collectifs : expression du rôle social dans le maintien de la cohésion de groupe

3.1. La vie en groupe: compromis entre besoins individuels et cohésion

Nous avons vu dans la première partie de cette introduction que la vie en groupe procurait de nombreux avantages pour les individus en termes de survie et de reproduction (Krause & Ruxton 2002). Cependant, pour conserver ces avantages, il est nécessaire de maintenir en permanence la cohésion au sein des groupes, et cela implique notamment de se déplacer dans l'environnement de manière collective (Boinski & Garber 2000). Un

déplacement collectif peut être défini comme « un ensemble d'individus partant de manière synchronisée et dans la même direction, et restant cohésif jusqu'à l'arrêt du groupe dans un endroit différent de celui de départ » (Petit & Bon 2010). Même si elle paraît triviale, cette condition peut s'avérer difficile à remplir. En effet, un groupe se compose d'un ensemble d'individus présentant des caractéristiques spécifiques et ayant des besoins et des motivations propres (Hamilton 1971). Ainsi, chez les espèces sociales, il y a nécessité de trouver un compromis entre les différents besoins individuels afin de synchroniser l'activité des individus et ainsi conserver la cohésion de groupe, mais également de permettre aux individus de satisfaire leurs besoins (Conradt & Roper 2005, Conradt & Roper 2009, Gomper 1996). Cependant, la cohésion de groupe n'est pas maintenue en permanence chez toutes les espèces. En effet, dans les sociétés présentant une structure sociale de type fission-fusion comme chez les chimpanzés, les hyènes, les chauves-souris de Berstein (*Myotis bechsteinii*), les dauphins ou encore les éléphants, les membres d'un groupe se séparent en sous-groupes de manière temporaire, pour une durée allant de quelques heures à plusieurs jours, et la composition de ces sous-groupes peut varier d'une fission à l'autre (Aureli *et al.* 2008, Smuts *et al.* 1987, Holekamp *et al.* 1997, Kerth & König 1999, Connor *et al.* 2000, Wittemyer *et al.* 2005). Cette dynamique permet alors de résoudre temporairement les conflits pouvant apparaître au sein des groupes (Kerth 2010). À l'inverse, les fissions observées dans les groupes présentant une structure sociale stable dans le temps sont considérées comme des échecs du maintien de la cohésion par certains auteurs, ces fissions réduisant dans ce cas les avantages procurés par la grégarité pour ces individus (Boinski & Garber 2000, Conradt & Roper 2005, 2007).

3.2. Différences interindividuelles et processus décisionnels

Les déplacements collectifs sont observés chez de nombreuses espèces dans différents taxons (Boinski & Garber 2000). Selon les espèces, les différences physiques et sociales existant entre les membres d'un groupe vont être plus ou moins marquées, définissant des écarts de motivation plus ou moins prononcés (Hamilton 1971). Ainsi, l'on distingue généralement les grands groupes formés de plusieurs centaines d'individus, comme les colonies d'insectes, les bancs de poissons, les troupeaux d'herbivores ou encore les grandes

formations d'oiseaux, où l'on va classiquement considérer les individus comme quasiment identiques (Reynolds 1987, Deneubourg & Goss 1989, Camazine *et al.* 2001, Ballerini *et al.* 2008, Buhl *et al.* 2006b, Gueron 1993, Parrish *et al.* 2002), aux groupes d'animaux plus petits, formés de quelques dizaines d'individus, comme chez les carnivores sociaux ou les primates, où les différences entre individus vont être plus marquées (Conradt & Roper 2005). Il est alors légitime d'émettre l'hypothèse que les processus décisionnels présents chez ces espèces vont être différents, et de nombreuses études se sont intéressées aux mécanismes sous-tendant ces processus de prise de décision dans ces différents types de groupes (Petit & Bon 2010). Durant de nombreuses années, deux types de mécanismes ont classiquement été distingués : l'auto-organisation et les mécanismes individualisés.

3.2.1. *Différences interindividuelles faibles et mécanismes auto-organisés*

Décrite dans de nombreux phénomènes biologiques, mais également physiques ou chimiques, l'auto-organisation se définit comme l'émergence d'un motif complexe basé sur des règles locales simples, s'appliquant à chaque entité du groupe considéré (Deneubourg & Goss 1989, Bonabeau *et al.* 1997, Camazine *et al.* 2001, Couzin & Krause 2003, Ball 2004, Detrain & Deneubourg 2006). Ce mécanisme présuppose que chaque entité est identique à ses voisines et va réagir de la même manière à un stimulus déclencheur provenant de son environnement physique et/ou social. Ainsi, dans un groupe social, chaque individu n'a pas besoin d'avoir une connaissance globale du phénomène émergent, et ce mécanisme se base donc principalement sur une communication à l'échelle locale (Bonabeau *et al.* 1997, Couzin *et al.* 2005). Le déplacement d'un banc de poissons illustre parfaitement ce type de mécanisme (Partridge 1982, Couzin *et al.* 2002, Parrish *et al.* 2002). En effet, on ne peut que s'émerveiller à la vue de la cohésion et de la réactivité de ces bancs constitués de milliers d'individus, et pouvant s'apparenter à un super-organisme. Pourtant, ce phénomène en apparence si complexe se base sur une communication locale sous-tendue par des règles simples entre les membres du groupe (Couzin *et al.* 2002). Ainsi, chaque individu va adapter son déplacement au sein de son groupe et de son environnement selon trois règles simples : 1) rester à une distance proche de ses voisins, 2) nager dans la même direction que ses voisins, 3) conserver une distance minimale avec ses voisins. En modélisant le déplacement

d'un groupe en utilisant simplement ces trois règles, on peut ainsi recréer l'évolution d'apparence complexe d'un banc de poissons dans son environnement (Giardina 2008, Aoki 1982, Huth & Wissel 1992, Couzin *et al.* 2008). De plus, chaque individu placé à l'extérieur du banc peut détecter et s'adapter à l'apparition d'un obstacle dans l'environnement. En modifiant son comportement, il influe alors celui de ces voisins, et par mimétisme celui de l'ensemble du banc, permettant à celui-ci une réactivité maximale face à un obstacle ou un danger (Couzin *et al.* 2005, Deneubourg & Goss 1989, Sumpter 2006). Ces mêmes règles mimétiques ont été mises en évidence dans les grands vols d'oiseaux, comme chez les étourneaux (*Sturnus vulgaris*, Ballerini *et al.* 2008, Hidgon & Corrsin 1978, May 1979), ou les troupeaux de moutons (Michelena *et al.* 2005, Pillot *et al.* 2009), où là aussi les déplacements collectifs sont sous-tendus par des règles simples se basant sur une communication locale. Chaque individu adapte alors son comportement en réponse à celui des six voisins les plus proches dans le groupe.

On considère souvent que ce mécanisme auto-organisé sous-tend les processus décisionnels dans des groupes où les individus présentent des différences interindividuelles faibles, et donc une motivation similaire (Conradt & Roper 2005). Il existe alors peu de conflits d'intérêt lors des déplacements collectifs, puisque chaque membre du groupe va pouvoir satisfaire ses besoins de manière équivalente (Camazine *et al.* 2001). On peut citer l'exemple des blattes germaniques (*Blattella germanica*) qui s'agrègent sous des abris pour se protéger de la lumière (Deneubourg *et al.* 2002, Jeanson & Deneubourg 2007, Jeanson *et al.* 2005). Il a été montré que la formation de ces agrégats obéit à des règles mimétiques simples, basées sur le nombre d'individus déjà agrégés. Ainsi, si l'on met deux abris identiques à la disposition d'un groupe de blattes, dès lors qu'une blatte se sera positionnée sous un abri, la probabilité des autres blattes de s'abriter au même endroit va augmenter. De plus, cette probabilité sera d'autant plus grande que le nombre de blattes déjà agrégées sous ce même abri est grand. Ainsi, chaque blatte pourra satisfaire son besoin de se protéger de la lumière plus rapidement par effet de mimétisme. Cet exemple illustre un cas où les motivations des individus sont identiques tout au long de l'année. Pour d'autres groupes cependant, la similitude des motivations peut se limiter à certaines périodes, comme lors des grandes migrations, qui permettent de satisfaire des besoins ponctuels. Ces migrations peuvent en effet avoir un but de survie directe des individus, comme dans le cas des grandes

migrations d'ongulés observées en Afrique (Guéron 1993, Guéron *et al.* 1996). Les terres occupées étant appauvries au fur et à mesure du temps, les troupeaux n'ont alors pas d'autre choix que de migrer vers des zones plus riches, et tous les individus sont alors motivés à trouver de nouvelles ressources alimentaires. Ces grandes migrations peuvent également avoir un but reproducteur, et l'exemple le plus connu est celui des papillons monarques (*Danaus plexippus*) qui vont traverser la moitié du continent américain, du Mexique au Canada, afin de trouver des zones propices à la reproduction (Brower 1996). Dans ces deux exemples, les membres des groupes ont tous les mêmes besoins au même moment, et il n'y a alors pas de conflits d'intérêt entre différentes motivations mutuellement exclusives.

3.2.2. *Différences interindividuelles fortes et mécanismes individualisés*

Dans d'autres groupes, comme chez les primates ou les carnivores sociaux, on observe des différences plus accentuées entre les membres d'un groupe. En effet, dans de nombreuses espèces on constate de grandes différences de masse corporelle, notamment entre les mâles et les femelles dans les cas où le dimorphisme sexuel est grand, comme chez les gorilles (Watts 2012) ou les geladas (Cords 2012). De plus, ces groupes présentent généralement des relations sociales hétérogènes, permettant ainsi l'émergence d'individus occupant des positions sociales spécifiques au sein du réseau d'interactions (Lusseau & Newman 2004, Whitehead 2008, Croft *et al.* 2008). Ces différentes positions selon les types de réseaux d'interactions vont là aussi créer de fortes disparités entre les membres d'un groupe. Toutes ces différences physiques et sociales créent ainsi des écarts de motivation entre les individus (Conradt & Roper 2005). On va alors voir l'apparition de conflits d'intérêt entre les individus d'un même groupe, avec plusieurs individus souhaitant réaliser différentes activités au même moment (Conradt & Roper 2009). Afin de pallier à ces conflits d'intérêt, des processus décisionnels individualisés ont émergé chez de nombreuses espèces sociales, imposant une communication plus globale, où chaque individu a connaissance de l'activité de tous les autres membres du groupe (Conradt & Roper 2005, 2007, Petit & Bon 2010, King 2010, Boinski & Garber 2000). Cela implique également des capacités cognitives plus complexes, et l'on parle alors de processus décisionnels individualisés.

Dans la littérature, le processus fréquemment décrit est l'apparition d'un leader au sein du groupe, défini comme étant un individu qui initie un départ et qui est suivi par les autres membres du groupe (Petit & Bon 2010, King *et al.* 2009, Boinski & Garber 2000). Dans certaines espèces, ce leader peut être unique, c'est-à-dire qu'un individu va initier la majorité des déplacements collectifs du groupe, et ce leader a généralement un statut particulier au sein du groupe (Conradt & Roper 2005). Cette situation a été décrite chez les gorilles par exemple, où c'est le mâle dominant qui occupe la position de leader (Schaller 1963, Watts 2000), ou encore chez les éléphants, où la matriarche dirige son groupe afin d'exploiter efficacement l'environnement (McComb *et al.* 2001, McComb *et al.* 2011). L'émergence de ces individus leaders permet alors une prise de décision généralement suivie par tous. Toutefois, les cas de leadership biaisé envers un unique individu sont très rares, car ils permettent de satisfaire en priorité les besoins du leader et non des autres membres du groupe. Ainsi, dans la majorité des espèces, le leader n'est pas unique et plusieurs individus peuvent initier des déplacements collectifs. On appelle ce mécanisme le leadership partagé ou distribué (Leca *et al.* 2003, Conradt & Roper 2007). La propension de chaque individu à être leader peut alors différer, et selon les espèces, différents paramètres impactent la distribution du leadership au sein du groupe (cf Petit & Bon 2010 pour une synthèse, Leblond & Reeb 2006). Ainsi, on constate que les adultes initient plus de déplacements que les juvéniles chez les babouins chacma (Rowell 1969) et chez les oies à tête barrée (*Anser indicus*, Lamprecht 1992) par exemple, alors qu'on observe des initiations partagées entre adultes et juvéniles chez les coatis (Holekamp *et al.* 2000) ou encore les lémurs bruns (*Eulemur fulvus fulvus*, Jacobs *et al.* 2008). Concernant le sexe, les femelles sont leaders plus fréquemment chez les gibbons à mains blanches (*Hylobates lar*, Barelli *et al.* 2008), les chevaux (*Equus ferus caballus*, Welsh 1975) ou les lions (Schaller 1972), alors qu'à l'inverse, les leaders sont principalement des mâles chez les babouins cynocéphales (Rhine & Westlund 1981) et les babouins hamadryas (Kummer 1968, Stueckle & Zinner 2008). Les besoins énergétiques peuvent eux aussi impacter la propension à initier des déplacements de groupe, permettant ainsi aux individus présentant les besoins les plus forts de les satisfaire. Ainsi, les femelles allaitantes initient plus fréquemment que les autres chez les zèbres (*Equus burchelli*, Fischhoff *et al.* 2007) et les geladas (Dunbar 1983), alors que chez les babouins chacma, les femelles gestantes initient plus que les femelles allaitantes (Stueckle & Zinner 2008). Chez les singes écureuils (*Saimiri sciureus*, après avoir mis bas, les femelles

n'occupent plus la position de leader des déplacements collectifs (Boinski 2000). Outre les caractéristiques intrinsèques des individus, le statut social peut lui aussi influencer la propension à initier des déplacements. Ainsi, chez les loups, c'est le couple dominant qui est le plus souvent leader du groupe (Peterson *et al.* 2002). De la même façon, les dominants sont également plus souvent à l'origine des déplacements chez les mangoustes naines (*Helogale hirtula*) que les dominés (Holekamp *et al.* 2000). Enfin, la centralité sociale peut également impacter les processus décisionnels, puisque chez les babouins chacma et les macaques de Tonkean ce sont les individus centraux qui initient plus fréquemment les déplacements (Sueur 2011, Sueur *et al.* 2013).

Dans ces cas de leadership, on considère classiquement que c'est le leader qui prend la décision de se déplacer pour les autres membres du groupe. Cependant, de plus en plus d'études montrent l'existence de comportements spécifiques pendant la période précédant le départ, émis par différents membres du groupe et permettant ainsi aux individus d'exprimer leur motivation à se déplacer (Petit & Bon 2010). Le leader ne prendrait alors pas la décision du déplacement seul, mais agirait uniquement comme un facilitateur pour définir le moment du départ (Petit & Bon 2010). Il a été montré chez les capucins moines (*Cebus capucinus*, Leca *et al.* 2003), les moutons (Ramseyer *et al.* 2009), ou encore les oies (Ramseyer *et al.* 2009b), que les individus étaient plus regroupés avant un départ que pendant les phases de repos par exemple. On peut également observer l'apparition de comportements particuliers pendant la période avant le départ, comme une augmentation de la fréquence d'urination et de défécation chez les buffles africains (Prins 1996), une augmentation des battements d'ailes chez les oies (Ramseyer *et al.* 2009b), ou encore l'émission de coups d'œil et de mouvements d'intention chez les macaques (Sueur & Petit 2008) et les hamadryas (Kummer 1968). Enfin, des vocalisations peuvent également être émises pour signifier la motivation de l'individu à se déplacer. Ainsi, les gorilles des montagnes émettent plus de grognements avant un départ (Stewart & Harcourt 1994), et les Sifakas de Verreaux (*Propithecus verreauxi*) émettent des cris de contact spécifiques (Trillmich *et al.* 2004).

Un cas extrême illustrant cette expression des motivations de chacun est celui du vote, décrit chez quelques espèces comme les babouins hamadryas (Kummer 1968), les macaques de Tonkean (Sueur *et al.* 2010) ou les buffles africains (Prins 1996). Chez les macaques de

Tonkean par exemple, deux individus peuvent proposer des directions opposées pour se déplacer en se levant et en orientant leur corps dans cette direction (Sueur *et al.* 2010). Les autres membres du groupe vont alors indiquer leur préférence pour une direction donnée en s'orientant dans la même direction que l'un ou l'autre des individus. Lorsqu'un certain nombre d'individus ont exprimé leur choix, c'est la direction vers laquelle le plus d'individus sont orientés qui l'emporte. Ainsi tous les individus peuvent participer à la décision et satisfaire leurs besoins propres. Ce processus nécessite alors une communication globale à l'échelle du groupe, et une connaissance par chaque individu du phénomène dans son intégralité.

3.2.3. *Initiation d'un déplacement et auto-organisation*

Dans les groupes où les individus présentent peu de différences en termes de motivation, on considère généralement que tous les individus ont la même probabilité d'initier une activité collective. Ainsi, la propension à initier un déplacement peut simplement dépendre de la probabilité de détection de stimuli de l'environnement physique ou social plutôt que caractéristiques intrinsèques de l'individu. Considérons par exemple un banc de poissons (Couzin *et al.* 2002, Parrish *et al.* 2002) : comme expliqué précédemment, chaque animal placé à l'extérieur du banc a la même probabilité de repérer un obstacle ou un danger. Quand un des membres du banc en repère un, il change sa direction et/ou sa vitesse, influant ainsi tout le reste du groupe et devenant par la même occasion le leader temporaire du déplacement. Chaque membre du groupe peut donc théoriquement devenir leader. Dans le cas des blattes, chacune explore son environnement de manière aléatoire (Deneubourg *et al.* 2002, Jeanson & Deneubourg 2007, Jeanson *et al.* 2005). Lorsque l'une d'elles trouve un abri et s'y positionne, cet abri va devenir plus attractif pour les autres blattes que n'importe quelle autre zone environnante, provoquant ainsi une agrégation de blattes sous cet abri. Dans ces deux cas, c'est la réponse des autres membres du groupe au comportement du leader qui permet l'émergence du phénomène collectif. Cependant, il est également possible que le leader temporaire émette des comportements spécifiques afin de recruter activement ou passivement les autres individus. Ainsi, chez les fourmis, lorsqu'une fourrageuse détecte une source de nourriture, elle revient à la fourmilière en déposant des

phéromones, créant ainsi une piste entre la fourmilière et la ressource (Couzin & Franks 2003, Sumpter 2006, Theraulaz *et al.* 2002). Ces phéromones vont attirer les autres fourrageuses, qui vont renforcer la piste en y déposant leur propre phéromone après avoir trouvé la ressource. Ainsi, par phénomène d'amplification, on aboutit à un emballement du système, et la majorité des fourrageuses de la fourmilière vont exploiter cette source de nourriture (Beckers *et al.* 1992, Bonabeau *et al.* 1997, Detrain *et al.* 1999, Detrain & Deneubourg 2006).

3.2.4. Deux mécanismes mutuellement exclusifs ou combinés ?

Ces deux mécanismes (auto-organisé et individualisé) sous-tendant les processus décisionnels ne sont pas mutuellement exclusifs de par leur définition, contrairement aux hypothèses qui ont longtemps été proposées. En effet, ils peuvent coexister dans un même déplacement, et ainsi intervenir à des moments différents. Chez les poissons par exemple, il a été montré que certains individus peuvent avoir une meilleure connaissance du milieu dans lequel évolue le groupe. Ces individus vont alors avoir une propension plus élevée à initier des déplacements et ainsi mener le groupe aux ressources alimentaires (Rands *et al.* 2003, Leblond & Reeb 2006, Millor *et al.* 2006). Dans ces cas, même si le processus d'adhésion suit des règles mimétiques basées sur une communication locale comme classiquement décrit chez cette espèce, le leadership peut être biaisé vers certains individus, ici en fonction de la connaissance du milieu (Reeb 2000). On retrouve cette combinaison de mécanismes chez les abeilles, où la encore un petit nombre d'individus informés peut orienter les déplacements de toute la colonie (Beekman *et al.* 2006). L'expérience n'est pas le seul facteur pouvant intervenir pour biaiser le leadership, et Harcourt et collègues ont montré que la faim pouvait également permettre l'émergence de leaders : les individus présentant alors les plus grands besoins provoquent plus fréquemment des changements de direction (Harcourt *et al.* 2009). Ainsi, de faibles différences entre les membres d'un groupe peuvent donc mener à une individualisation d'une partie du processus décisionnel.

Dans les groupes présentant des différences interindividuelles marquées, on peut également trouver cette coexistence des mécanismes auto-organisés et individualisés (Helbing *et al.* 1997, 2000, Couzin & Krause 2003, Dyer *et al.* 2008, Moussaid *et al.* 2010). En

effet, il a été montré que l'adhésion des suiveurs au déplacement suit des règles mimétiques chez le capucin moine par exemple (Meunier *et al.* 2006). Chez les macaques de Tonkean, même si l'on observe l'apparition de leaders en fonction du statut social, les individus socialement centraux étant plus suivis que les autres membres du groupe, la dynamique de suivi se fait elle selon un mécanisme mimétique sous-tendu par les relations affiliatives existant entre les individus (Sueur *et al.* 2009, Sueur & Petit 2008, 2010). Enfin, on observe ce même type de mécanisme chez l'être humain lors des grands mouvements de panique, où le nombre d'individus déjà impliqués dans le phénomène va fortement impacter la probabilité des autres individus à les imiter (Helbing *et al.* 2000). L'émergence de ces mécanismes mimétiques permet alors une adhésion plus rapide du groupe, permettant ainsi l'émergence du phénomène collectif, même si le début du processus décisionnel est lui régi par des règles individualisées. Ainsi, selon les espèces, ces deux mécanismes coexistent mais impactent le phénomène avec un poids différent selon le niveau de différences interindividuelles observées (Petit & Bon 2010). On peut ainsi émettre l'hypothèse d'une part plus importante de l'auto-organisation dans les groupes présentant de faibles différences entre les individus, et à l'inverse une part plus conséquente des mécanismes individualisés chez les espèces présentant de fortes différences entre les individus (Petit & Bon 2010).

3.3. Qu'est-ce qui fait le succès d'un initiateur ?

"Follow me! I'm a leader if you do; I'm a failed initiator if you don't!" (A. King)

Ce titre d'un article publié en 2010 (King 2010) illustre bien une des conditions principales pour être leader : il faut être suivi. Cette condition apparaît inutile dans les groupes où les individus présentent de faibles différences en termes de motivation, puisque l'initiateur ne servira le plus souvent qu'à déclencher un déplacement indispensable à tous. Mais dans les espèces où les différences de motivation sont plus marquées, tous les individus peuvent présenter des besoins différents au même moment, et un initiateur peut ne pas être suivi systématiquement. Ainsi, de la même façon que l'on observe des différences dans la propension à initier un déplacement entre les membres d'un groupe,

tous les initiateurs ne sont pas suivis avec la même efficacité. On parle alors souvent de succès de l'initiateur (Petit & Bon 2010, King & Cowlshaw 2009, King 2010). Pour certains auteurs, un seul suiveur suffit pour considérer que l'initiation est réussie (Trillmich *et al.* 2004), pour d'autres il faut au moins trois suiveurs (Leca *et al.* 2003), si ce n'est la moitié du groupe (Erhart & Overdorff 1999). De nombreuses études ont cherché à comprendre quelles variables peuvent expliquer ces différences, et là encore on retrouve l'implication de variables individuelles mais également sociales (Petit & Bon 2010).

3.3.1. *Impact des caractéristiques individuelles*

Comme pour l'initiation, on retrouve un effet de l'âge de l'initiateur, puisque les adultes sont plus suivis que les juvéniles chez les oies du Canada (*Branta canadensis*, Raveling 1969) et les oies à tête barrée (Black 1988). De plus, le sexe de l'initiateur est également important. En effet, les femelles entraînent plus d'individus et effectuent des déplacements sur de plus longues distances que les mâles chez les Sifakas de Verreaux (Trillmich *et al.* 2004). A l'inverse, chez les babouins chacma et les oies du Canada, les mâles entraînent plus de suiveurs que les femelles (Stueckle & Zinner 2008, Raveling 1969). Enfin, le réseau de parenté revêt également une importance particulière selon le style social de l'espèce. En effet, chez les macaques rhésus chez qui les relations affiliatives sont fortement contraintes par les liens de parenté (Thierry 2004), un individu a une probabilité plus élevée de s'engager dans un déplacement si certains de ses apparentés y sont déjà engagés (Sueur & Petit 2009). A l'inverse, on ne trouve pas cet effet de la parenté sur la dynamique de suivi chez les macaques de Tonkean, chez qui le népotisme est beaucoup moins prégnant (Sueur & Petit 2009, Thierry 2004).

3.3.2. *Impact du statut social*

Tout comme la propension à initier, le statut social semble jouer un rôle important dans la détermination du succès d'un individu chez certaines espèces. Ainsi, les individus occupant une position sociale particulière au sein des réseaux de relations affiliatives et agonistiques jouent également un rôle social très important dans la cohésion de groupe.

Ainsi, les individus dominants entraînent plus de suiveurs que les dominés chez les macaques rhésus (Sueur & Petit 2008), les irrisors moqueurs (*Phoeniculus purpureus*, Radford 2004) et les oies du Canada (Raveling 1969). En ce qui concerne les relations affiliatives, les individus occupant une position sociale centrale sont plus suivis que les autres membres du groupe chez les macaques de Tonkean (Sueur & Petit 2008, Sueur *et al.* 2009), et les lémurs bruns par exemple (Jacobs *et al.* 2011).

3.4. Et la personnalité dans tout ça ?

Comme exposé dans la deuxième partie de cette introduction, la personnalité est un paramètre qui covarie en partie avec le statut social des individus chez certaines espèces. Il apparaît alors comme évident que la personnalité est un paramètre à prendre en considération lorsque l'on s'intéresse au rôle social des individus dans les processus décisionnels. Bien qu'encore peu développées, certaines études montrent pourtant son implication dans la propension à initier des différents membres d'un groupe. En effet, chez les chimpanzés, les leaders des déplacements sont aussi les individus les moins peureux (Hockings *et al.* 2006). Ce résultat n'est pas un cas isolé, puisque les individus téméraires sont également plus souvent leaders que les individus timides chez certaines espèces de poissons (Leblond & Reebbs 2006, Nakayama *et al.* 2012, Harcourt *et al.* 2009) ou encore chez la bernache nonette (*Branta leucopsis*, Kurvers *et al.* 2009). De plus, les individus plus indifférents socialement seraient plus enclins à s'éloigner du groupe et ainsi à initier des déplacements collectifs (Conradt *et al.* 2009). Enfin, il a été montré que les diamants mandarins (*Taeniopygia guttata*) plus actifs et plus exploreurs sont plus souvent leaders que les autres (Beauchamp 2000).

4. **But de l'étude**

Comme exposé dans la première partie de cette introduction, l'ordre des primates présente une grande diversité d'organisations sociales, constituant ainsi un modèle de choix pour étudier la structure sociale des groupes (Smuts *et al.* 1987, Mitani *et al.* 2012). En particulier, il est très intéressant d'étudier la distribution des relations sociales au sein des

très grands groupes comme chez les geladas (Dunbar 1984), chez qui la communication à l'échelle globale paraît impossible. En effet, malgré le nombre important d'individus constituant ces groupes, on observe le développement de relations sociales stables et variées, menant ainsi à une structure complexe des relations (Stammbach 1987, Cords 2012). Une autre espèce présente une organisation tout à fait remarquable de par la diversité de taille de groupes qu'ils présentent : les mandrills (*Mandrillus sphinx*). En effet, chez cette espèce, l'on peut observer des groupes allant de quelques dizaines à plus d'un million d'individus (Harrison 1988, Jouventin 1975). On pensait tout d'abord que ces sociétés présentaient plusieurs niveaux comme chez les babouins hamadryas ou les geladas, avec une unité de base constituée de un ou deux grands mâles et entre dix et quinze femelles accompagnées de leur progéniture (Jouventin 1975, Rogers *et al.* 1996). Plusieurs unités pourraient alors se regrouper pour former de grandes troupes plus ou moins stables dans le temps (Harrison 1988, Jouventin 1975, Rogers *et al.* 1996). Dans ces groupes, ce sont les mâles qui occuperaient les positions les plus centrales au sein du réseau affiliatif, et ils sont également considérés comme leaders des groupes (Jouventin 1975). Cependant, une étude plus récente vient contredire cette hypothèse de société multi-niveaux centrée sur les mâles. En effet, si cette hypothèse était correcte, on s'attend à observer un nombre de mâles proportionnel à la taille des groupes. Or, il n'en est rien, puisque indépendamment de la taille des groupes, on observe en moyenne la présence permanente de un à trois mâles seulement, et ce même pour des groupes de plusieurs centaines d'individus (Abernethy *et al.* 2002). Ainsi, une nouvelle hypothèse a émergé concernant la structure de ces groupes remarquables : il s'agirait en fait de groupes stables, composés uniquement de quelques mâles permanents, et la structure des relations affiliatives serait alors centrée sur les femelles (Abernethy *et al.* 2002, Setchell & Kappeler 2003). Une première partie de ce travail présentée dans le **chapitre 3** s'attache donc à comprendre comment s'organisent les relations sociales au sein de groupes de mandrills. La question de l'existence d'individus occupant des positions particulières au sein des réseaux de relations est également abordée. Certains individus sont-ils centraux ? Si oui, quelles caractéristiques intrinsèques permettent d'expliquer une telle position sociale ? Et enfin, quel rôle dans le maintien de la stabilité du réseau social peut-on prêter à ces individus centraux ? Autant de questions auxquelles les **études 1 et 2** tentent de répondre.

La deuxième partie de cette introduction a mis en lumière la nécessité de la prise en compte de la personnalité dans les études portant sur le statut social des individus. En effet, cette variable entre également en compte dans la caractérisation de l'individualité des différents membres d'un groupe, et elle apparaît alors comme essentielle pour comprendre les déterminants du statut social de l'individu au sein de son groupe. Dans le **chapitre 4**, les deux paramètres du statut social que sont le rang hiérarchique et la centralité sociale ont été mis en parallèle avec les différents facteurs intrinsèques et démographiques disponibles : l'âge, le sexe, la personnalité, les relations de parenté, ou encore les besoins énergétiques. Pour ce faire, j'ai travaillé sur deux espèces dont on connaît bien le style social : les macaques de Tonkean et les macaques rhésus. L'intérêt supplémentaire de ces deux espèces est qu'elles appartiennent à un continuum de styles sociaux allant d'espèces socialement tolérantes comme les macaques de Tonkean, à des espèces très intolérantes comme les macaques rhésus (Thierry 2004). Ces différents styles sociaux sont décrits dans le **chapitre 2**. Il est alors intéressant d'explorer les différences de covariation entre statut social et paramètres individuels que l'on peut observer entre ces espèces aux styles sociaux très différents. Les résultats de ces analyses sont présentés dans l'**étude 3**.

Enfin, un des rôles sociaux principaux que peuvent acquérir les membres d'un groupe est la position de leader lors des déplacements collectifs, phénomène décrit dans la troisième partie de cette introduction. Nous avons vu que, selon les espèces, plusieurs individus dans le groupe peuvent initier un déplacement, mais que ces initiations ne sont pas forcément l'expression d'une décision prise par ce seul individu et peuvent être le résultat d'un processus décisionnel ayant lieu avant le départ. L'on peut alors se demander quel intérêt un individu peut avoir à initier le déplacement dans ces cas là, puisqu'il peut ne pas être suivi (Petit & Bon 2010). L'hypothèse principale mise en avant est celle de la satisfaction des besoins journaliers de l'individu : en effet, en prenant la position de leader, un individu a la possibilité de contrôler la dynamique, la distance et la direction du déplacement, même si la décision de partir est prise par l'ensemble du groupe (Erhart & Overdorff 1999). Ainsi, il peut avoir un accès favorisé aux ressources à l'arrivée (Barelli *et al.* 2008), lui permettant alors d'améliorer sa survie et sa reproduction (Beauchamp 2000, Boinski 1991). Cependant, du fait de la difficulté à identifier quels individus participent réellement à la décision de se déplacer, il est souvent délicat de conclure quant aux réelles motivations de l'individu

initiateur. De plus, la majorité des études s'intéresse aux initiations suivies par au moins un individu. Or, chez les lémurs, si les femelles initient plus que les mâles, lorsque l'on considère les initiations suivies, on perd cette différence en fonction du sexe dans la propension à initier lorsque l'on considère tous les départs, même ceux non suivis (Erhart & Overdorff 1999). Il semble alors essentiel de prendre en compte toutes ces initiations lorsque l'on s'intéresse à la motivation intrinsèque de l'animal à se déplacer. Dans le **chapitre 5** de ce travail, nous nous intéresserons aux déterminants intrinsèques de la propension à initier un déplacement chez les deux espèces de macaques précédemment citées : les macaques de Tonkean et les macaques rhésus. En effet, de précédentes études se sont attachées à comprendre les mécanismes sous-tendant les processus décisionnels chez ces deux espèces (Sueur et Petit 2008, Sueur *et al.* 2009, 2010b, 2010c), et ceux-ci sont à présents bien connus. Cela nous permet donc d'explorer plus en profondeur la question de la motivation intrinsèque. L'**étude 4** présente ainsi les résultats de l'influence des caractéristiques individuelles et du statut social sur la propension de l'individu à initier des départs, qu'ils soient suivis ou non. Enfin, même si les processus décisionnels ont été largement étudiés chez ces deux espèces, la majorité des paramètres a toujours été considérée séparément, et l'on peut se poser la question de l'effet confondant de certains d'entre eux. En effet, chez les babouins chacma par exemple, les mâles dominants sont également les plus centraux au sein du réseau d'affiliation, mais sont également les individus les plus lourds, présentant ainsi les besoins énergétiques les plus élevés (Sueur 2011). Dans l'**étude 5**, une combinaison des différents paramètres pouvant impacter le succès d'un individu est proposée, afin de prendre en compte d'éventuelles covariations et d'essayer d'embrasser la variabilité du phénomène dans son entier. Ainsi, le statut social, la parenté et la personnalité ont été combinés, chaque paramètre ayant un poids différent, pour expliquer le succès des différents membres du groupe. Plusieurs combinaisons sont alors proposées en fonction du style social de l'espèce.

Chapitre 2

Méthodes générales

« Un mathématicien est un aveugle qui, dans une pièce sombre, cherche un chat noir qui n'y est pas »

C. Darwin

1. Modèles et groupes d'étude

1.1. Le mandrill (*Mandrillus sphinx*)

1.1.1. Quelques éléments de biologie

Appartenant à la famille des Cercopithecidae et à la sous-famille des Cercopithecinae, qu'il partage notamment avec les macaques, les babouins ou encore les mangabeys (figure II.1), le genre *Mandrillus* ne comprend que deux espèces, le drill (*M. leucophaeus*) et le mandrill (*M. sphinx*).

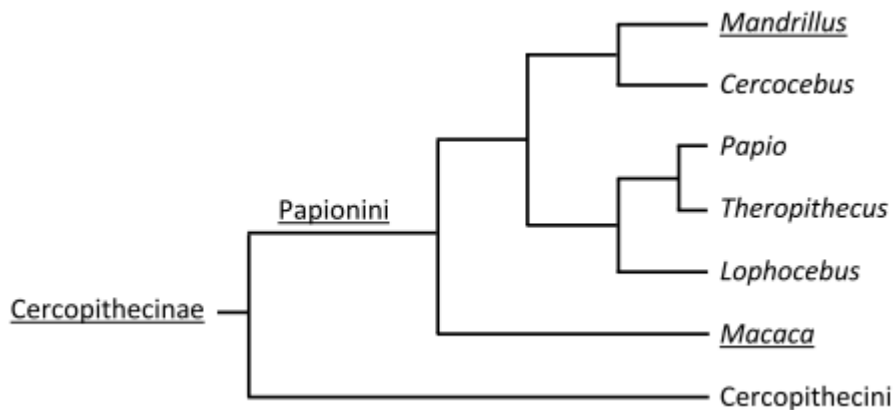


Figure II.1 : Classification de la sous-famille des Cercopithecinae au sein de l'ordre des Primates (adapté de Fabre *et al.* 2009).

L'aire de répartition de ce dernier est restreinte à une petite zone de l'ouest de l'Afrique centrale, comprenant le Gabon, le Congo, la Guinée équatoriale et le Cameroun, où il vit au cœur d'immenses forêts tropicales. Semi-arboricoles, les mandrills se reposent et recherchent leur nourriture dans les arbres, alors qu'ils se déplacent principalement au sol. Les mandrills occupent des territoires très étendus allant jusqu'à 5000 hectares, et parcourent environ 3 km par jour (Kingdon 1997). Encore appelés singe-clowns, ils présentent une coloration très vive sur la face et l'arrière-train. Les mandrills sont caractérisés par un des dimorphismes sexuels le plus marqué de toutes les espèces de primates, avec des femelles pesant entre 10 et 15kg et des mâles dont la masse varie de 19 à 30kg (Figure II.2). A la maturité sexuelle, une partie des mâles développent des caractères sexuels secondaires marqués. Les couleurs de la face deviennent très vives (plus un mâle est

dominant, plus il est coloré, Setchell *et al.* 2001), les canines s'allongent, et la masse musculaire du dos et des épaules se développe considérablement, entraînant un gain de masse corporelle d'environ 10kg. A l'inverse, certains mâles ne développent pas forcément de caractères sexuels secondaires, et ont alors, comme les sub-adultes, une morphologie proche de celle des femelles. La reproduction de cette espèce présente une faible saisonnalité, avec un pic de naissance entre décembre et février. Après une gestation d'environ 6 mois, les femelles donnent naissance à seul petit, tous les deux ans environs.



Figure II.2 : Une femelle adulte et son petit (à gauche), un mâle adulte (au milieu), et un mâle sub-adulte (à droite). (Crédits photo : D. Marlien)

1.1.2. Organisation sociale

En milieu naturel, les mandrills forment de très grands groupes sociaux de type multimâles-multifemelles, *i.e.* composés de plusieurs mâles et plusieurs femelles accompagnées de leur progéniture, pouvant aller jusqu'à 1200 individus, et dont un tiers seulement sont des adultes. Des études basées sur des comptages en milieu naturel ont révélé une sex-ratio fortement biaisé en faveur des femelles, avec environ 25 femelles adultes pour 1 mâle adulte et 3 mâles sub-adultes (Abernethy *et al.* 2002). De ce fait, on observe une forte compétition entre les mâles pour l'accès aux femelles et les combats peuvent être très violents (Kingdon 1997). A la maturité sexuelle, 5 ans environ pour les femelles et entre 8 et 9 ans pour les mâles, les femelles restent dans leur groupe d'origine, alors que les mâles quittent le groupe (Jouventin 1975). Ces derniers peuvent vivre en solitaire et tenter de rejoindre un groupe en période de reproduction, ou s'intégrer de manière permanente à un groupe, au prix de conflits intenses avec les mâles déjà présents

(Kingdon 1997). Les groupes se structurent alors en clans d'individus apparentés descendant d'une même femelle, encore appelés lignées maternelles ou matriline (Setchell 1999). Les mandrills formeraient des groupes stables dans le temps, où les mâles permanents occuperaient une position hiérarchique plus élevée que les femelles (Setchell 1999). Cependant, aucune étude ne s'est penchée sur la caractérisation de la distribution des relations au sein d'un groupe et sur la structure sociale qui en découle.

1.1.3. Groupes d'étude

Lors de cette étude, 3 groupes de mandrills maintenus en semi-liberté ont été suivis au centre de primatologie du Centre International de Recherches Médicales de Franceville (CIRMF) au Gabon. Chaque groupe évoluait dans un enclos en semi-liberté, avec un relief et une végétation similaires à ceux du milieu naturel (Figure II.3). Les animaux pouvaient s'alimenter dans leur enclos grâce à la présence d'arbres fruitiers et de graines, et étaient supplémentés deux fois par jour avec des fruits et du gâteau à base de soja déposés dans une zone de nourrissage dédiée. L'eau était disponible *ad libitum*, en provenance de sources naturelle et artificielle, sur plusieurs sites dans les enclos.



Figure II.3 : Vue partielle de l'enclos des groupes E2 et E3 de mandrills. Les parties grillagées au premier plan sont les zones de nourrissage. (Crédits photo : D. Marlien)

Le premier groupe de mandrills du CIRMF (E1) a été établi en 1984, grâce à 7 mâles et 8 femelles provenant du milieu naturel, relâchés dans un enclos de 6,5 hectares (enclos 1). En 1994, 15 individus provenant de l'enclos 1, dont 4 mâles adultes et 6 femelles adultes, ont été relâchés dans un second enclos de 3,5 hectares, permettant de constituer un deuxième groupe (E2). Le troisième groupe (E3) a été établi entre 2002 et 2008, en transférant 16 individus provenant des deux autres enclos. Pour les trois groupes, tous les ajouts d'individus proviennent de reproductions naturelles, contrebalancées par la mort naturelle ou le retrait d'individus pour des besoins expérimentaux. Bien que présentant des caractéristiques démographiques proches, le ratio mâles/femelles de ces groupes est beaucoup plus élevé qu'en milieu naturel puisque les mâles n'ont pas la possibilité de migrer vers d'autres groupes. Cependant, une majorité des mâles occupent une position périphérique, mimant ainsi l'émigration observée en milieu naturel (Setchell & Dixson 2002).

- *Groupe E1*

Le groupe de l'enclos 1 a été observé quotidiennement de février à avril 2012 par Eloïse Chailleux (stagiaire vétérinaire). Dans le cadre de cette étude, 46 individus ont été suivis : 8 mâles adultes, 12 mâles sub-adultes et 26 femelles adultes. La démographie du groupe est restée inchangée pendant toute la période d'observation. Les caractéristiques de ces individus sont détaillées dans le tableau I.1.

Tableau I.1 : Tableau récapitulatif des caractéristiques individuelles pour le groupe E1. Les individus marqués d'un * sont des individus non issus de la reproduction naturelle des groupes existants.

Nom	Sexe	Classe	Age	Matriline
33*	Femelle	Adulte	-	33
10 E5	Femelle	Adulte	10	10
10 E	Femelle	Adulte	22	10
10 E5A	Femelle	Adulte	6	10
10N1	Femelle	Adulte	7	10
12A12	Femelle	Adulte	12	12
12A12B	Femelle	Adulte	5,5	12
12C3B2	Femelle	Adulte	7	12

12D3	Femelle	Adulte	20	12
12O	Femelle	Adulte	14	12
12O2	Femelle	Adulte	7	12
12Q	Femelle	Adulte	10	12
12Q1	Femelle	Adulte	6	12
2D	Femelle	Adulte	25	2
5D	Femelle	Adulte	24	5
5D10	Femelle	Adulte	6	5
5D3	Femelle	Adulte	16	5
5D3B	Femelle	Adulte	9	5
5D3C	Femelle	Adulte	7	5
N	Femelle	Adulte	18	12
NA	Femelle	Adulte	11	12
NA2	Femelle	Adulte	6	12
NB	Femelle	Adulte	10	12
U2	Femelle	Adulte	17	2
U2A2	Femelle	Adulte	7	2
U2E	Femelle	Adulte	7	2
30*	Mâle	Adulte	10	30
149*	Mâle	Adulte	-	149
10 E7	Mâle	Sub-adulte	7	10
10F5A	Mâle	Sub-adulte	5,5	10
10F8	Mâle	Sub-adulte	6	10
12A12A	Mâle	Sub-adulte	7	12
12A13	Mâle	Adulte	10	12
12D3G	Mâle	Sub-adulte	6	12
12R	Mâle	Adulte	9	12
12T	Mâle	Sub-adulte	7	12
2D11	Mâle	Sub-adulte	8	2
2D12	Mâle	Sub-adulte	7	2
2D7C	Mâle	Sub-adulte	7	2
2D8	Mâle	Adulte	11,5	2
2D9	Mâle	Adulte	11	2
5D5	Mâle	Adulte	11,5	10
5D6	Mâle	Adulte	10	5
5N1	Mâle	Sub-adulte	7	5
PD	Mâle	Sub-adulte	6	6

U2F	Mâle	Sub-adulte	6	2
-----	------	------------	---	---

▪ *Groupe E2*

Le groupe de l'enclos 2 a été observé quotidiennement de février à avril 2012 par Jade Burgunder (stagiaire master 2), dans un enclos de 3,5 hectares. Dans le cadre de cette étude, 49 individus ont été suivis : 15 mâles adultes, 4 mâles sub-adultes, 1 mâle juvénile, 28 femelles adultes et 1 femelle sub-adulte. Les caractéristiques de ces individus sont détaillées dans le tableau II.2.

Tableau II.2 : Tableau récapitulatif des caractéristiques individuelles pour le groupe E2. Les individus marqués d'un * sont des individus non issus de la reproduction naturelle des groupes existants. Les individus marqués d'un † sont morts au début de la période d'observation.

<i>Nom</i>	<i>Sexe</i>	<i>Classe</i>	<i>Age</i>	<i>Matriline</i>
12A3	Femelle	Adulte	22	12
12H	Femelle	Adulte	21	12
16G	Femelle	Adulte	16	16
16G1	Femelle	Adulte	11	16
16G2	Femelle	Adulte	9	16
17A7	Femelle	Adulte	12	17
17A8	Femelle	Adulte	10	17
17B10	Femelle	Adulte	9	17
17B100	Femelle	Adulte	8	17
17B2†	Femelle	Adulte	19	17
17B2A	Femelle	Adulte	15	17
17B2B	Femelle	Adulte	13	17
17B2B1	Femelle	Adulte	9	17
17B2B2	Femelle	Sub-adulte	3,5	17
17B4A	Femelle	Adulte	11	17
17B4B	Femelle	Adulte	10	17
17B4C	Femelle	Adulte	8	17
17B6	Femelle	Adulte	13,5	17
17B7	Femelle	Adulte	11,5	17
17B8	Femelle	Adulte	11	17
17B9	Femelle	Adulte	10	17

17D	Femelle	Adulte	20	17
17D2A	Femelle	Adulte	11	17
17E	Femelle	Adulte	19	17
17F	Femelle	Adulte	18	17
17F2	Femelle	Adulte	11,5	17
17F4	Femelle	Adulte	9	17
17I	Femelle	Adulte	13	17
6H	Femelle	Adulte	10	6
31*	Mâle	Adulte	9,5	-
10E3B	Mâle	Sub-adulte	7	10
12L†	Mâle	Adulte	17	12
16I	Mâle	Adulte	13	16
17A10	Mâle	Sub-adulte	8	17
17A5	Mâle	Adulte	16	17
17A6	Mâle	Adulte	14	17
17A9	Mâle	Adulte	9	17
17B11	Mâle	Sub-adulte	8	17
17B2C	Mâle	Adulte	11	17
17B2D	Mâle	Adulte	10	17
17B2E	Mâle	Adulte	9	17
17B8A	Mâle	Juvenile	4,5	17
17D6	Mâle	Adulte	10	17
17D7	Mâle	Adulte	9	17
17F3	Mâle	Adulte	10	17
17J	Mâle	Adulte	12	17
5D8	Mâle	Sub-adulte	8	5
5L	Mâle	Adulte	16	5
5M	Mâle	Adulte	14	5

- *Groupe E3*

J'ai, pour ma part, observé quotidiennement tous les membres du groupe de l'enclos 3 d'avril à août 2011, dans un enclos de 1,5 hectares, accompagnée d'un assistant de terrain (Ismaël Lawabi). Ce groupe était constitué de 19 individus : 4 mâles adultes, 1 mâle sub-adulte, 13 femelles adultes et 1 femelle juvénile. La démographie du groupe est restée

inchangée pendant toute la période d'observation. Les caractéristiques de ces individus sont détaillées dans le tableau II.3.

Tableau II.3 : Tableau récapitulatif des caractéristiques individuelles pour le groupe E3.

Nom	Sexe	Classe	Age	Matriline
5i1	Mâle	Adulte	10,5	5
5J1	Mâle	Adulte	10	5
5F	Mâle	Adulte	21	5
12A3D	Mâle	Adulte	10	12
12M2	Mâle	Sub-adulte	8,5	12
10A	Femelle	Adulte	27	10
10A1	Femelle	Adulte	22	10
10A1D	Femelle	Adulte	10	10
10A6	Femelle	Adulte	9,5	10
12A5	Femelle	Adulte	19	12
12A7	Femelle	Adulte	17	12
12A7A	Femelle	Adulte	8,5	12
12D4	Femelle	Adulte	17	12
12D4A	Femelle	Adulte	8	12
2D4E	Femelle	Adulte	6	12
2D4E1	Femelle	Juvenile	1	12
28A	Femelle	Adulte	8	28
5A5	Femelle	Adulte	15,5	5
2i	Femelle	Adulte	19	2

1.1.4. Conditions d'observation

Les individus des trois groupes étaient tous identifiés grâce à des tatouages, et marqués avec des boucles d'oreille de couleur. Les observateurs ont été entraînés à identifier tous les individus grâce à ces boucles d'oreille, ainsi qu'à des marques naturelles et la coloration de la face. Pour des raisons de sécurité dues au nombre important de mâles périphériques présents dans ces groupes, les groupes E1 et E2 ont été observés depuis l'extérieur des enclos, dans des zones d'observation de 900m² et de 200m² respectivement, présentant une visibilité dégagée et situées à proximité des zones de nourrissage. Chacun de ces deux groupes a été observé environ 6h par jour, entre 8h et 11h30 et entre 15h et 18h. Le

groupe E3 a quant à lui pu être suivi à l'intérieur de l'enclos, environ 7h par jour, entre 6h et 12h puis pendant 1h après le nourrissage. Les animaux ont été habitués à la présence d'observateurs et ne présentaient pas de comportements dirigés vers ceux-ci. Toutefois, les observateurs ont toujours essayé de maintenir une distance d'au moins cinq mètres entre eux et les animaux. Pour les trois groupes, les observations avaient lieu en dehors des périodes de nourrissage.

1.2. Les macaques

1.2.1. *Le genre Macaca : éléments de biologie & organisation sociale*

Comme les mandrills, le genre *Macaca* appartient à la famille des Cercopithecidae et à la sous-famille des Cercopithecinae (Figure 1). Séparé du reste des primates il y a 7 millions d'années en Afrique du Nord (Delson 1980), le genre *Macaca* comporte aujourd'hui 22 espèces, même s'il est parfois difficile de placer avec certitude les barrières inter-spécifiques, tant les hybridations sont fréquentes. Ces espèces vivent pour la majorité en Asie du sud-est, et seul le macaque berbère (*M. sylvanus*) se trouve encore en Afrique du Nord. Ces 22 espèces proviendraient de trois vagues de dispersion asiatique distinctes, correspondant à trois radiations évolutives principales (Abegg & Thierry 2002). La radiation la plus ancienne, *Silenus-sylvanus*, comprend 12 espèces : *M. silenus*, *M. sylvanus*, *M. nemestrina*, *M. maurus*, *M. nigrescens*, *M. brunnescens*, *M. hecki*, *M. nigra*, *M. tonkeana*, *M. orchreata*, *M. siberu* et *M. pagensis*. La deuxième vague de dispersion aurait divergé vers le groupe *Sinica-arctoides* qui comprend 6 espèces : *M. sinica*, *M. radiata*, *M. assamensis*, *M. munzala*, *M. thibetana* et *M. arctoides*. Enfin, la radiation la plus récente aurait mené au groupe *Fascicularis* qui comprend 4 espèces : *M. fascicularis*, *M. mulatta*, *M. fuscata* et *M. cyclopis* (Thierry 2007).

Les espèces de macaques présentent un dimorphisme sexuel marqué, et les mâles sont en compétition pour l'accès aux femelles. Ces primates semi-terrestres forment des groupes sociaux de type multimâles-multifemelles, de plusieurs dizaines d'individus. Les femelles donnent naissance à un seul petit tous les deux ans environ, après une période de gestation de 6 mois. Arrivés à maturité sexuelle, vers l'âge de 5 ans, les femelles restent dans leur groupe d'origine alors que les mâles émigrent vers d'autres groupes, favorisant ainsi le

flux génétique entre les groupes (Kawamura 1958). Les groupes se structurent alors en clans d'individus apparentés descendant d'une même femelle, encore appelés lignées maternelles ou matriline. Des relations hiérarchiques existent entre les clans et des lignées entières peuvent en dominer d'autres (Kawamura 1958, Chapais 1988, Thierry *et al.* 2004).

Ainsi, le genre *Macaca* présente une organisation sociale commune aux différentes espèces, mais il est caractérisé par différents types de styles sociaux. Ceux-ci peuvent varier entre des sociétés dites tolérantes et des sociétés intolérantes, aussi qualifiées très hiérarchisées. Thierry (2000, 2004, 2007) a ainsi utilisé la covariation entre 14 traits comportementaux afin de classer les espèces selon un gradient de style social, et a différencié 4 degrés sur une échelle de tolérance croissante :

- Degré 1, soit les espèces les moins tolérantes: *M. mulatta*, *M. fuscata*, *M. cyclopsis*
- Degré 2 : *M. fascicularis*, *M. nemestrina*
- Degré 3 : *M. sylvanus*, *M. silenus*, *M. arctoides*, *M. radiata*, *M. thibetana*, *M. sinica*
- Degré 4, soit les espèces les plus tolérantes: *M. tonkeana*, *M. maurus*, *M. nigra*, *M. nigrescens*, *M. hecki*, *M. ochreata*, *M. brunnescens*

Cette gradation des styles sociaux présente un haut niveau d'inertie phylogénétique et correspond aux vagues de radiation actuellement décrites. Ainsi, les espèces les plus tolérantes sont également les espèces de la radiation la plus ancienne, alors qu'à l'inverse les espèces intolérantes correspondent à la radiation la plus récente (Thierry *et al.* 2000, Thierry 2007).

1.2.2. *Le macaque rhésus (Macaca mulatta) : une espèce intolérante*

Le macaque rhésus est l'espèce la plus répandue en Asie, avec une vaste aire de répartition allant de l'Afghanistan à la côte est de la Chine. Les mâles pèsent entre 6 et 11 kg, alors que les femelles oscillent entre 4,5 et 10 kg (Napier & Napier 1967 ; Figure II.3). Cette espèce appartient au degré 1 dans le gradient de style social des macaques, caractérisé par des règles sociales très strictes et une hiérarchie de dominance marquée. La faible tolérance

interindividuelle ainsi que le risque élevé de blessures entraînent un faible taux de conflits, mais également l'apparition de comportements de soumission des subordonnés envers les dominants (Thierry 2004, Chaffin *et al.* 1995). Les relations affiliatives au sein du groupe sont clairement distribuées en fonction des lignées maternelles : les individus apparentés entretiennent des relations privilégiées, et le taux d'interactions entre individus non-apparentés est très faible (Thierry 2004). Les comportements de réconciliation après les conflits sont peu fréquents et ne se font quasi-exclusivement qu'entre apparentés (Thierry *et al.* 2008).



Figure II.3 : Une femelle adulte (à gauche) et un mâle adulte (à droite). (Crédits photo : C. Sueur)

1.2.3. *Le macaque de Tonkean (Macaca tonkeana) : une espèce tolérante*

Le macaque de Tonkean est l'une des sept espèces de macaques endémiques de l'île de Sulawesi. Ce grand macaque occupe principalement le centre de l'île. La masse corporelle des mâles oscille entre 20 et 25 kg, alors que les femelles pèsent entre 8 et 12 kg (Fooden 1969 ; Figure II.4). Cette espèce appartient au degré 4 du gradient de style social des macaques, caractérisé par une hiérarchie de dominance peu marquée et une grande tolérance interindividuelle (Thierry 1990, Petit 1996). Ainsi, les relations affiliatives ne sont pas contraintes uniquement par la parenté, et les possibilités d'interaction sont plus grandes (Petit *et al.* 1992). Le risque de blessures étant faible, on observe régulièrement des conflits bidirectionnels (Petit 1996). Les comportements de réconciliation sont fréquents et ne se

limitent pas aux individus apparentés (Thierry *et al.* 2008). On observe régulièrement des interventions pacifiques durant les agressions afin d'apaiser les partenaires d'un conflit (Petit & Thierry 1994).



Figure II.4 : Trois femelles adultes (à gauche) et un mâle adulte (à droite). (Crédits photo : C. Sueur)

1.2.4. Groupes d'étude

Pour cette étude, un groupe de macaques rhésus et un groupe de macaques de Tonkean ont été suivis par Cédric Sueur, au Centre de Primatologie de l'Université Louis Pasteur de Strasbourg. Elevés dans des conditions similaires, chaque groupe évoluait dans un parc d'environ 0,5 ha (Figure II.5), au relief accidenté et présentant différentes strates de végétations (arborée, arbustive et herbacée). Les deux groupes avaient accès à un abri tempéré d'environ 20m², relié au parc par une animalerie extérieure, dans lequel étaient fourni *ad libitum* de l'eau et des granulés d'aliments complets pour primates. Ils étaient supplémentés en fruits et légumes divers deux fois par semaine. La composition des groupes observés était similaire aux groupes observés en milieu naturel (Supriatna *et al.* 1992, Whitten *et al.* 1987, Makwana 1978).



Figure II.5 : Vue partielle du parc du groupe de macaques de Tonkean. Le compartiment grillagé relie le parc à l’animalerie intérieure. (Crédits photos : C. Sueur)

- *Groupe de macaques rhésus*

Ce groupe a été observé quotidiennement durant 4 mois, de mai à août 2006. Constitués de deux lignées maternelles, le groupe comprenait 22 individus : 2 mâles adultes, 11 femelles adultes, 2 femelles sub-adultes et 7 juvéniles, tous âgés de moins d’1 an. Les caractéristiques de ces individus sont détaillées dans le tableau II.4. Ce groupe a été fondé en 1984 à partir de 8 individus. La démographie du groupe est restée inchangée pendant toute la période d’observation.

Tableau II.4 : Tableau récapitulatif des caractéristiques individuelles pour le groupe de macaques rhésus. Seuls les individus âgés de plus d’1 an sont présentés.

<i>Nom</i>	<i>Sexe</i>	<i>Classe</i>	<i>Age</i>	<i>Matriline</i>
Rocco	Mâle	Adulte	17	1
Polka	Mâle	Adulte	8	1
Passion	Femelle	Adulte	8	1
Kabouki	Femelle	Adulte	7	1
Jinseng	Femelle	Adulte	14	1
Kinoa	Femelle	Adulte	7	1
Coco	Femelle	Adulte	14	2
Madmax	Femelle	Adulte	11	2

Barnie	Femelle	Adulte	11	2
Orlando	Femelle	Adulte	11	2
Cléo	Femelle	Adulte	16	2
Calcetines	Femelle	Adulte	6	2
Lince	Femelle	Adulte	11	1
Vega	Femelle	Sub-adulte	3	1
Volga	Femelle	Sub-adulte	3	2

▪ *Groupe de macaques de Tonkean*

Ce groupe a été observé quotidiennement durant 5 mois, de novembre 2005 à mars 2006. Constitués de cinq lignées maternelles, le groupe comprenait 10 individus : 1 mâle adulte, 1 mâle sub-adulte, 5 femelles adultes et 3 juvéniles, âgés de 1 ou 2 ans. Les caractéristiques de ces individus sont détaillées dans le tableau II.5. Ce groupe a été fondé en 2003 à partir d'individus provenant d'un précédent groupe du Centre de Primatologie ainsi que du groupe du zoo de l'Orangerie de Strasbourg. La démographie du groupe est restée inchangée pendant toute la période d'observation.

Tableau II.5 : Tableau récapitulatif des caractéristiques individuelles pour le groupe de macaques de Tonkean.

Nom	Sexe	Classe	Age	Matriline
Gaetan	Mâle	Adulte	11	1
Shan	Mâle	Sub-adulte	4	3
Tao	Mâle	Juvenile	3	4
Ulysse	Mâle	Juvenile	2	2
Jeanne	Femelle	Adulte	12	2
Lady	Femelle	Adulte	10	3
Néréis	Femelle	Adulte	6	4
Olga	Femelle	Adulte	8	5
Patsy	Femelle	Adulte	7	6
Ujung	Femelle	Juvenile	2	3

1.2.5. Conditions d'observation

Les individus des deux groupes étaient tous identifiés grâce à des caractéristiques morphologiques. Les observateurs ont été entraînés à identifier tous les individus grâce à un

trombinoscope. Les deux groupes ont été filmés en continu par deux observateurs présents à l'intérieur des parcs, environ 4h par jour, entre 10h et 16h. Les animaux ont été habitués à la présence d'observateurs et ne présentaient pas de comportements dirigés vers ceux-ci. Toutefois, les observateurs ont toujours essayé de maintenir une distance d'au moins cinq mètres entre eux et les animaux. Les observateurs communiquaient entre eux à l'aide de talkies-walkies. Pour les deux groupes, les observations avaient lieu en dehors des périodes de nourrissage.

2. Protocoles d'observation

2.1. Généralités

Le tableau II.6 présente un récapitulatif de l'effort d'observation pour chacun des groupes observés. Toutes les périodes correspondant à des dérangements du groupe (nourrissages, passage d'une voiture à côté de l'enclos, passage d'un animalier, etc...) ont été écartées. Des observations préliminaires ont été effectuées pour vérifier que les créneaux horaires utilisés correspondaient à des périodes d'activité.

Tableau II.6 : Récapitulatif du nombre d'heures d'observation ainsi que du nombre de scans réalisés pour chacun des groupes observés.

<i>Espèce</i>	<i>Groupe</i>	<i>Période d'observation</i>	<i>Nombre d'heures d'observation</i>	<i>Nombre de scans relevés</i>
<i>M. sphinx</i>	E1	Février à Avril 2012	157,75 h	631
	E2	Février à Avril 2012	243 h	967
	E3	Avril à Août 2011	132 h	479
<i>M. mulatta</i>	Rhésus	Mai à Août 2006	/	88
<i>M. tonkeana</i>	Tonkean	Novembre 2005 à Mars 2006	/	111

2.2. Collecte des données pour la hiérarchie de dominance

2.2.1. *Les mandrills*

Afin de déterminer la hiérarchie de dominance des trois groupes de mandrills, les interactions agonistiques spontanées ont été relevées durant toutes les périodes

d'observation. L'éthogramme des comportements agonistiques des mandrills est présenté dans le tableau II.7. Seules les interactions dont l'issue a pu être clairement identifiée, *i.e.* se terminant par une supplantation ou un évitement, ont été prises en compte.

Tableau II.7 : Ethogramme des comportements agonistiques des mandrills (issu de Setchell, 1999).

Comportement	Description
Comportements de menace ou d'agression	
Secouement de la tête	Translation verticale brusque de la tête de haut en bas, parfois répétée
Hérissément de la crête	Hérissément des poils situés sur le dessus du crâne
Regard fixe	Fixe un autre individu dans les yeux. Cette expression est silencieuse, et il peut y avoir rétractation du scalp. Souvent accompagné d'un petit mouvement du corps vers l'avant
Mimique bouche ouverte	La bouche est largement ouverte, en direction d'un autre individu. Cette expression est silencieuse et accompagnée d'un regard fixe
Approche stéréotypée	Approche lente d'un autre individu, accompagnée de diverses menaces visuelles et sonores
Face à face	Deux individus se font face. Le regard de chacun est dirigé vers le sol et la tête penchée sur le côté
Frappe du sol	Frappe le sol avec la main. Peut être accompagnée d'un pas vers l'avant
'Shaking'	Secouement brutal d'un objet (branche, grillage)
Claque	Mouvement brutal de la main ouverte qui atteint l'adversaire
Agrippement	Agrippe et/ou tire brutalement la fourrure de l'adversaire
Morsure	Mord l'adversaire
Charge	Effectue un saut ou se déplace en courant de moins de 5m vers un autre individu
Poursuite	Se déplace en courant de plus de 5m vers un autre individu
Déplacement	Fait s'éloigner un autre individu de manière active
Grognement	Son puissant, grave et court qui peut être émis plusieurs fois. Souvent associé à une situation de conflit ou de menace
Comportements de soumission	
Évitement	S'éloigne d'un autre individu en marchant
Fuite	S'éloigne d'un autre individu en courant
Aplatissement	S'aplatit au sol, postérieur orienté vers un autre individu. Cette posture est généralement accompagnée d'un regard nerveux vers l'autre individu

Mimique bouche ouverte avec cri	Bouche ouverte et dents découvertes vers l'agresseur. Cette mimique est accompagnée d'un cri
Vocalisation stridente	Cri fort et strident vers l'agresseur qui est souvent dominant. Peut être associé à la contre-attaque

2.2.2. Les macaques

La hiérarchie de dominance des deux groupes de macaques a été obtenue grâce aux interactions agonistiques spontanées relevées durant les périodes d'observation dans les parcs, mais également grâce aux données récoltées durant les tests de compétition alimentaire autour d'une unique source de jus de fruits. Ce test est rendu possible grâce à un dispositif ne permettant l'accès qu'à un seul individu à la fois à une source de jus d'orange dilué, très appétant pour tous les individus. Les comportements pris en compte durant ces tests sont : les agressions unidirectionnelles (pas de protestation de l'individu attaqué), les évitements (l'individu qui boit part avant l'arrivée d'un autre individu à la source), et les supplantations (l'individu qui arrive déplace l'individu qui boit). L'éthogramme des comportements agonistiques utilisés lors de l'observation des interactions spontanées est présenté dans le tableau II.8. Seules les interactions dont l'issue a pu être clairement identifiée, *i.e.* se terminant par une supplantation ou un évitement, ont été prises en compte.

Tableau II.8 : Ethogramme des comportements agonistiques des macaques rhésus et des macaques de Tonkean. Les comportements marqués d'une * sont spécifiques des macaques rhésus (issu de Petit, 1996).

Comportement	Description
Comportements de menace ou d'agression	
Regard fixe	L'émetteur fixe son opposant dans les yeux, l'expression est silencieuse. Il peut y avoir rétractation du scalp
Mimique bouche ouverte (MBO)	La bouche est largement ouverte en direction de l'adversaire. Cette expression est silencieuse et accompagnée d'un regard fixe
Pointer	La bouche est presque fermée, les coins de la bouche sont tirés vers l'avant, les oreilles sont plaquées contre la tête et le scalp est rétracté
Rugissement	Son rauque, plus ou moins puissant, émis isolement ou en série
Approche stéréotypée	Un individu s'approche lentement d'un adversaire pas à pas. Cette approche peut être accompagnée de diverses menaces

	visuelles ou sonores
Tressaillement	Secouement des épaules, vertical, ou d'arrière en avant
Frottement du sol	Frottement du sol avec la main vers l'avant
Claque	Mouvement brutal de la main ouverte qui atteint l'adversaire
Empoignement	La fourrure de l'adversaire est agrippée et tirée brutalement
Morsure	L'adversaire est mordu. La morsure peut être brève ou longue
Poursuite	Un individu poursuit un congénère
Charge	Un individu effectue un saut ou une courte charge vers un congénère
Déplacement	Un individu évite un congénère qui s'approche et le supplante
Comportements de soumission	
Evitement	S'éloigne d'un autre individu en marchant
Fuite	S'éloigne d'un autre individu en courant
Vocalisation stridente	L'individu agressé émet un cri fort et strident vers l'agresseur, associé à la fuite ou à la contre-attaque
MBO avec vocalisation stridente	La bouche est largement ouverte, les lèvres sont rétractées, les dents sont visibles. Cette expression est accompagnée de vocalisations fortes et stridentes
Mimique avec découverture des dents*	Les lèvres sont rétractées verticalement, les dents sont visibles. Le scalp peut être rétracté et les oreilles plaquées sur le crâne. En général, l'émetteur regarde le récepteur. La mâchoire reste fermée et la mimique est silencieuse

2.3. Collecte des données pour les relations affiliatives

2.3.1. *Les mandrills*

Dans le but d'évaluer les relations affiliatives existant entre les individus des trois groupes de mandrills, la position des individus a été relevée toutes les 15 minutes, selon la méthode d'échantillonnage instantané, ou scan sampling (Altman 1974). Ce seuil de 15 minutes permet d'éviter le recueillement de deux scans consécutifs identiques. Le nombre de scans pour chaque groupe est indiqué dans le tableau II.6 (voir section 2.1). Pour les groupes E1 et E2, la position de chaque individu visible a été notée un plan de la zone d'observation (Figure II.7), ce qui permet un relevé d'une précision d'environ 1m. Pour le

groupe E3, un croquis de la position relative de tous les individus visibles a été effectué pour chaque scan (Figure II.8).

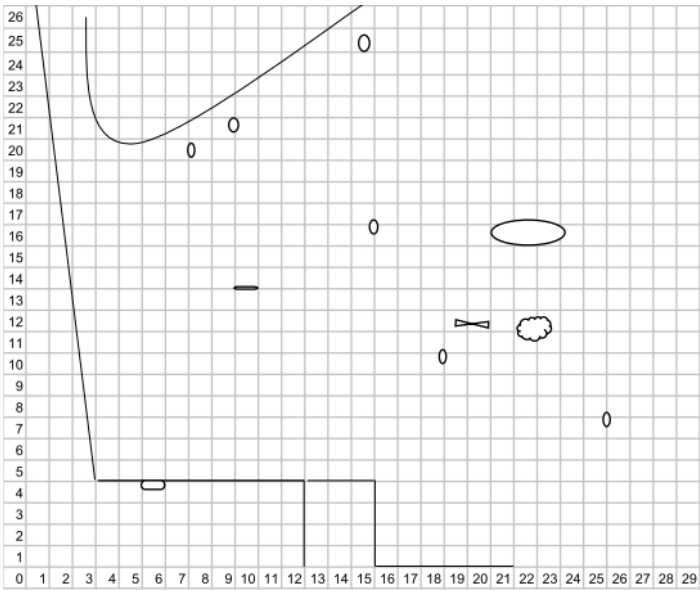


Figure II.7 : Exemple d'un plan d'une zone d'observation pour le groupe E1 permettant le relevé de la position des individus. Un carré représente une zone d'1m par 1m. Les traits et les cercles représentent les arbres et les troncs couchés présents dans la zone, permettant de simplifier la localisation des individus. La zone rectangulaire en bas du plan correspond à la zone de nourrissage.

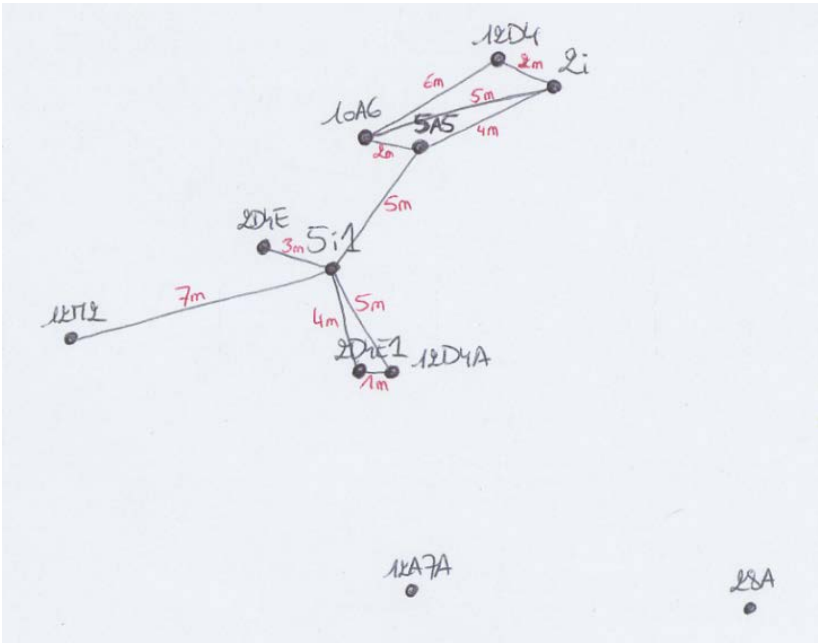


Figure II.8 : Exemple d'un croquis réalisé pour un scan lors de l'observation du groupe de mandrills E3. Les points représentent les individus, dont le nom est précisé au-dessus de chaque point. Les annotations en rouge correspondent à la distance en mètre séparant deux individus.

2.3.2. *Les macaques*

Pour les deux groupes de macaques, des scans de position ont également été effectués toutes les 15min selon la méthode d'échantillonnage instantané (Altman 1974). La position de chaque individu est ainsi notée, permettant un relevé avec une précision d'environ 1m. Les scans durant lesquels tous les individus n'étaient pas visibles ont été écartés. Le nombre de scans pour chaque groupe est indiqué dans le tableau II.6 (voir section 2.1).

2.4. Collecte des données pour la personnalité

La personnalité des groupes de macaques rhésus et de macaques de Tonkean a été évaluée grâce à un questionnaire. Ce questionnaire est une version adaptée et simplifiée du questionnaire de personnalité pour les Hominidés, classiquement utilisé pour les grands singes (Weiss *et al.* 2009, Thierry communication personnelle). La liste des adjectifs utilisés ainsi que leur définition est présentée dans le tableau II.9. Pour chaque adjectif, l'évaluateur doit donner une note comprise entre 1 (absence totale ou présence rare de ce trait) et 7 (présence de ce trait de manière très fréquente). La personnalité des groupes de macaques rhésus et de Tonkean a été évaluée par Cédric Sueur. Cette méthode étant basée sur une interprétation subjective des comportements, certains chercheurs se sont attachés à relier les réponses aux questionnaires de personnalité à des observations de comportements spontanés, afin de valider cette technique. On trouve ainsi une bonne corrélation entre les deux méthodes de mesure (Pederson *et al.* 2005, Morton *et al.* 2013), confirmant ainsi que ces questionnaires permettent d'appréhender correctement la structure des dimensions de personnalité chez l'animal. De plus, Uher & Asendorpf (2008) ont montré que les questionnaires comportant des définitions comportementales permettent des mesures plus proches des observations objectives que les questionnaires incluant uniquement des adjectifs sans définitions.

Tableau II.9 : Liste et définition des adjectifs utilisés pour le questionnaire de personnalité.

<i>Adjectif</i>	<i>Définition</i>
Solitaire	Passe la majeure partie de son temps sans chercher le contact avec les autres individus, ou à l'éviter
Sociable	Recherche la compagnie des autres individus et engage des interactions amicales avec eux
Affectif	Semble être proche et chaleureux avec les autres individus. Ceci se traduit par des évènements fréquents de toilettage, de toucher, d'embrassades et de proximité avec les autres
Apprécié	Semble être aimé par les autres
Dépendant	Semble dépendre des autres individus pour initier une nouvelle activité, sociale ou non
Indépendant	Agit de son propre fait, sans l'intervention des autres individus
Doué socialement	Agit de manière appropriée avec les autres individus
Maladroit socialement	Ne prend pas en compte l'identité ou l'âge de l'individu avec lequel il interagit. Le sujet présente des gestes brusques et maladroits dans ses interactions sociales
Sensible	Semble capable de percevoir l'humeur et les intentions des autres individus, même si celles-ci sont peu visibles
Insensible	Est lent à comprendre ou à répondre aux humeurs et aux intentions des autres individus
Apaisant	Initie des comportements pour apaiser les autres individus lorsqu'ils sont dans un état de stress ou après un conflit
Evite les conflits	S'éloigne des individus présentant un état stressé ou ayant participé à un conflit
Protecteur	Se montre attentif avec les autres et intervient pour prévenir l'apparition de stress ou de conflits
Confiant	N'est pas hésitant dans ses actions et semble se pas s'alarmer de la proximité des autres individus
Méfiant	Garde en permanence un contact visuel avec les autres membres du groupe, en particulier avec les dominants, et les surveille
Timide	Est hésitant à entrer dans de nouvelles interactions sociales avec les autres
Provocant	Entre en conflit avec les autres de manière incohérente avec la hiérarchie, et continue son action en dépit des conséquences négatives et des menaces des autres individus
Irritable	Est souvent de mauvaise humeur, exaspéré ou impatient, état menant à des situations conflictuelles avec les autres individus
Egoïste	Ne partage pas sa nourriture, ses sites préférés ou toute autre ressource avec les autres individus
Envieux	Est obnubilé par les autres individus possédant de la nourriture, étant sur des sites préférentiels ou ayant accès à un groupe social. Le sujet

	perturbe et interrompt les activités des individus avantagés
Manipulateur	Forme des relations sociales pour son propre bénéfice (e.g alliances)
Prévisible	Le comportement du sujet est routinier et cohérent dans le temps. Il ne fait que peu de comportements inattendus
Impulsif	Présente des comportements spontanés ou soudains, qui ne peuvent être anticipés
Calme	N'est pas affecté par de nombreuses émotions et est habituellement calme et assuré
Excité	Change souvent d'état émotionnel selon les situations
Déterminé	Continue l'activité engagée jusqu'à atteindre son but
Distrait	A une capacité d'attention et de concentration uniquement sur des tâches très courtes
Anxieux	Semble stressé et troublé par toutes les situations
Stéréotypé	Effectue très fréquemment des mouvements répétés en continu, comme des mouvements de tête ou des balancements
Déprimé	Ne cherche pas le contact des autres et ne répond pas aux interactions sociales initiées par les autres. Il semble isolé et prostré, et a une activité réduite
Erratique	Est incohérent dans sa façon d'agir et change très souvent d'humeur et de comportement
Courageux/téméraire	Est attiré par les nouvelles situations ou les nouveaux objets/individus
Peureux par rapport à la nouveauté	S'éloigne des objets/individus nouveaux et présente un état de stress ou devient agressif face à une situation nouvelle
Inconscient	Agit sans prendre en compte les conséquences de ses actes
Peureux	Réagit de façon excessive à toute menace réelle ou imaginaire en criant, courant, grimaçant ou en exprimant tout autre signe de stress
Précautionneux	Est attentif à toute source de danger provenant de ses actions. Le sujet évite les comportements à risque
Paresseux	Se déplace peu et effectue très peu de comportements demandant beaucoup de mouvements et d'énergie
Actif	Est toujours en mouvement, est toujours occupé à faire quelque chose
Joueur	S'engage dans des activités vigoureuses demandant beaucoup d'énergie, avec ou sans les autres individus
Curieux	Est désireux de savoir ou de voir tout ce qu'il se passe avec les autres individus, même dans le cas d'interactions qui ne le concernent pas
Explorateur	Passé beaucoup de temps à explorer son environnement, à regarder partout autour de l'endroit où il se trouve, avec ou sans les autres individus
Innovateur	Développe de nouveaux comportements, sociaux ou non, incluant l'utilisation d'outils par exemple
Imitateur	Mime ou copie des comportements observés chez les autres individus

2.5. Collecte des données liées aux déplacements collectifs

Les déplacements collectifs ont été relevés pour les groupes de macaques rhésus et de macaques de Tonkean uniquement. Grâce aux enregistrements vidéo, les déplacements ont pu être analysés finement. Ainsi, une tentative de départ a été définie comme un individu parcourant au minimum 10m en moins de 40s (Leca *et al.* 2003, Dumont *et al.* 2005). Cet individu est alors qualifié d'initiateur (Petit & Bon 2010). On considère cet événement de départ comme un déplacement collectif si un autre individu suit l'initiateur dans un délai inférieur à 5min. Cette fenêtre de temps de 5min a été déterminée grâce à l'analyse des latences séparant les adhésions de deux individus se suivant. Un suiveur est alors défini comme un individu partant dans une direction similaire à celle de l'initiateur, *i.e.* formant un angle inférieur à 45° avec la direction de l'initiateur, sur 5m au minimum. Pour chaque déplacement, on relève :

- le nombre de suiveurs
- la latence d'adhésion de chaque suiveur par rapport à l'initiateur.

Le déplacement collectif est considéré comme terminé lorsqu'aucun individu n'a adhéré à ce dernier dans les 5min suivant le départ du dernier suiveur. Si aucun individu ne part après l'initiateur, on considère alors que la tentative de départ a échoué. On considère deux déplacements comme indépendants s'ils sont espacés d'un minimum de 20min. Pour chaque individu, on peut alors calculer le nombre d'initiations réussies et/ou échouées, ainsi que le nombre total d'initiations.

3. **Analyse des données**

Pour toutes les analyses considérées ci-dessous, les individus d'un an ou moins n'ont pas été pris en compte. En effet, ils passent la majorité de leur temps avec leur mère et n'ont pas encore développé de relations stables avec les autres membres du groupe (Sueur *et al.* 2011).

3.1. Détermination de la hiérarchie de dominance

A partir des interactions agonistiques observées, une matrice de dominance est construite pour chacun des groupes étudiés. Pour chaque matrice, les individus sont ensuite classés de manière linéaire en fonction de la fréquence et du sens des interactions agonistiques. L'ordre des individus dans la hiérarchie de dominance est vérifié grâce au logiciel Socprog 2.4 (Whitehead 2009). La linéarité de la hiérarchie est évaluée grâce au test de de Vries (de Vries *et al.* 1993, de Vries 1995), qui donne un indice de linéarité h' , basé sur l'indice h de Landau corrigé pour les valeurs manquantes dans la matrice (de Vries 1998). Cette valeur h' varie entre 0 et 1 : lorsque h' tend vers 1, la hiérarchie présente une linéarité plus forte que celle obtenue par le hasard. La linéarité des hiérarchies de chacun des groupes étudiés est présentée dans le tableau II.10.

Tableau II.10 : Récapitulatif des indices de linéarité h' obtenus pour chacune des hiérarchies de dominance mesurées.

Groupe	N	h'	<i>p</i>-valeur
Mandrill E1	46	0,271	0,001
Mandrill E2	48	0,161	0,001
Mandrill E3	19	0,632	0,001
Rhésus	15	0,73	0,0001
Tonkean	10	0,79	0,0006

3.2. Caractérisation des relations affiliatives

3.2.1. *Procédure générale*

Les relations interindividuelles ont été étudiées grâce à la méthode d'analyse des réseaux sociaux, dérivée de la théorie des graphes (Jacobs & Petit 2011). Classiquement, ces relations sont évaluées sur la base d'associations d'individus ou d'interactions entre individus, telles que le toilettage social ou encore le jeu. Ces données comportementales sont généralement considérées comme plus précises, mais sont également plus rares et nécessitent donc un nombre élevé d'évènements pour que le réseau social obtenu soit représentatif de la distribution des relations interindividuelles. Chez les espèces comme les

primates, où les proximités spatiales entre individus ne sont pas aléatoires et sont généralement conditionnées par d'autres paramètres démographiques ou sociaux, tels que l'âge, le sexe, ou la parenté, les associations spatiales constituent une très bonne alternative au relevé des interactions sociales. Ces proximités spatiales sont reconnues comme reflétant la qualité des relations (Helmerijk 1990, 2002a,b,c). Cette similarité entre proximités et contacts physiques est testée pour les mandrills dans la section suivante (section 3.2.2).

J'ai donc utilisé les proximités interindividuelles relevées lors des scans de position pour évaluer les relations entre les membres des cinq groupes étudiés. Deux individus sont considérés comme associés si la distance qui les sépare est inférieure à un seuil d'association donné (les seuils utilisés pour les cinq groupes seront présentés dans la section 3.2.2). Dans tous les cas, la règle du « *gambit of the group* » (Franks *et al.* 2010) a été utilisée, et par conséquent, si A est à proximité de B qui est lui-même à proximité de C, alors A et C sont considérés comme associés, même s'ils ne sont pas à proximité immédiate. Puis, pour chaque paire d'individus ij , l'indice d'association *Half-Weight Index (HWI)* a été calculé comme suit (Cairns & Schwager, 1987):

$$HWI = \frac{x}{x + y_{ij} + \frac{y_i + y_j}{2}}$$

où x représente le nombre de scans où les individus i et j ont été observés associés, y_{ij} correspond au nombre de scans pour lesquels les individus i et j ont été observés non associés, et y_i et y_j sont le nombre de scans pour lesquels seul l'individu i ou j respectivement a été observé. Cette méthode donne plus de poids aux observations de paires associées plutôt que de paires non-associées, et permet également de contrôler l'absence d'individus lors des scans.

3.2.2. Seuils utilisés

Chez les primates, le contact physique qui correspond à la distance zéro est généralement la mesure la plus appropriée pour discriminer efficacement, à partir des associations spatiales, les relations affiliatives existant au sein d'un groupe. En effet, les individus affiliés vont passer du temps en contact lorsqu'ils interagissent à travers des

comportements sociaux, alors qu'à l'inverse, les individus non-affiliés ne seront quasiment jamais observés en contact. J'ai donc utilisé les contacts relevés durant les scans de position afin de calculer les indices d'association pour les groupes de macaques rhésus, de macaques de Tonkean, et du groupe de mandrills E3. Pour les groupes E1 et E2, le nombre de contacts observés durant les périodes d'observation était trop faible pour permettre une analyse pertinente. En effet, les interactions et les contacts sont rares chez les mandrills, et ces deux groupes présentent un grand nombre d'individus, diminuant la probabilité d'observer plusieurs fois les mêmes paires en contact, et créant ainsi des valeurs nulles pouvant être dues aux fluctuations de l'échantillonnage et non à la réalité des relations interindividuelles. Pour ces deux groupes, j'ai donc utilisé un critère de proximité d'1m : deux individus sont associés lorsque la distance qui les sépare est inférieure ou égale à 1m. Afin de vérifier la validité de ce critère, j'ai comparé la distribution des relations obtenue avec les seuils 'contact' et '1m' pour le groupe de mandrills E3. Pour cela, j'ai comparé les matrices d'indices d'association 'contact' et '1m' à l'aide du R-test de corrélation de matrice de Dietz, implémenté dans SocProg 2.4. Les données ayant servi à construire la matrice 'contact' n'ont pas été utilisées pour la construction de la matrice '1m'. La corrélation entre les deux matrices est significative (test de corrélation de Dietz : $R = 0,27$; $p < 0,05$) : la distribution des relations observée entre les deux seuils est donc similaire. Le seuil '1m' peut être utilisé pour les groupes E1 et E2. Il a également été utilisé pour le groupe de mandrills E3 dans le cadre de sa comparaison avec les deux autres groupes.

3.2.3. *Structure du réseau social*

La matrice d'association précédemment calculée permet de représenter le réseau des relations affiliatives existant au sein du groupe considéré. Plusieurs mesures permettent de décrire la structure générale de ce réseau, et donc du groupe entier. Dans ce travail, j'ai considéré les trois mesures suivantes qui permettent d'évaluer la connectivité du réseau (Wasserman & Faust 1994) :

- la densité du réseau, qui est le nombre d'associations observées sur le nombre d'associations possibles. Elle évolue entre 0 (aucun individu n'est associé) et 1 (tous les individus sont associés avec tous les autres individus).

- le diamètre, qui correspond au plus long des chemins les plus courts existant entre deux individus du réseau. Cette valeur est calculée à l'aide du logiciel Gephi (Gephi Consortium 2008, Bastian *et al.* 2009)
- la fragmentation, qui représente le nombre d'individus déconnectés du sous-groupe principal divisé par la taille du groupe. Cette mesure évolue entre 0 (le réseau n'est pas fragmenté) et 1 (tous les individus sont déconnectés).

Afin de mettre en évidence des sous-groupes d'individus fortement associés, on effectue une analyse appelée 'community division by modularity' à l'aide du logiciel Socprog, qui recherche l'existence de groupes d'individus plus fortement reliés entre eux qu'avec le reste du groupe, et isole ainsi des clusters (Newman 2004, Whitehead 2007). Ces regroupements d'individus en fonction de leurs relations affiliatives pourront ensuite être comparés à d'autres regroupements des individus en fonction de leurs caractéristiques individuelles, telles que l'âge, la parenté, ou encore le rang de dominance.

3.2.4. Mesures individuelles

Après avoir évalué la structure du groupe au travers des relations interindividuelles, on peut déterminer la place qu'occupe chaque individu dans le réseau social du groupe. Cette place représentera alors la position sociale de l'individu au sein de son groupe. Un très grand nombre de paramètres individuels peuvent être obtenus à partir d'un réseau social (Wasserman & Faust 1994, Whitehead 2008), et tous ne vont pas présenter la même signification. Dans ce travail, j'ai choisi d'utiliser les différents paramètres suivants :

- Le degré, qui correspond au nombre de liens que possède un individu.
- Le coefficient de centralité 'eigenvector', qui prend en compte le nombre et l'intensité des relations d'un individu (relations directes), mais aussi les forces d'association des individus auxquels il est lui-même associé (relations indirectes). Cet indice représente la centralité sociale de l'individu, évolue entre 0 (individu non-central) et 1 (individu central). Il est calculé grâce au logiciel Socprog.
- La betweenness, qui, pour un individu i , correspond au nombre de plus courts chemins entre tous les autres individus passant par cet individu i . La

betweenness représente ainsi l'importance de l'individu dans la connectivité du réseau. Elle est calculée grâce au logiciel Gephi.

Ces paramètres ont été choisis car ils reflètent le mieux les caractéristiques que nous avons voulu tester dans les différents travaux présentés dans cette thèse (Jacobs & Petit, 2011).

3.2.5. Visualisation des réseaux sociaux

Les réseaux sociaux ont été représentés grâce au logiciel libre de visualisation Gephi. Chaque individu est matérialisé par un nœud, dont on peut faire varier la taille et/ou la couleur en fonction de caractéristiques individuelles (âge, sexe, matrilinéarité, cluster, centralité, rang de dominance, etc). La relation entre deux individus est représentée par un trait reliant les deux nœuds, dont la taille est proportionnelle à l'intensité de la relation entre les deux individus (Figure II.10). Afin d'obtenir une représentation du réseau facilement interprétable, j'ai utilisé une méthode de spatialisation, *i.e.* de répartition des nœuds dans l'espace, appelée force atlas. Cette spatialisation place d'abord les nœuds de manière aléatoire. Initialement, les nœuds se repoussent les uns les autres puis cette méthode applique une force d'attraction entre les nœuds qui présentent une relation de forte intensité. Les individus sont donc placés dans l'espace de manière à être regroupés selon l'intensité de leurs relations avec les autres individus.

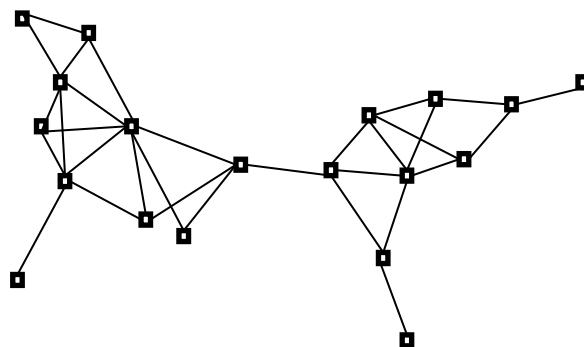


Figure II.10 : Représentation d'un réseau théorique. Chaque nœud représente un individu, et les traits reliant deux nœuds représentent la relation existante entre ces deux individus.

Chapitre 3

Structure sociale chez les mandrills

Etude 1 : Structure sociale d'un groupe de mandrills.

Les mandrills sont une espèce difficile à suivre en milieu naturel, car vivant dans des forêts tropicales denses. Les seules études connues sur cette espèce ont été effectuées en captivité, et on ne connaît quasiment rien de la structure sociale des groupes de mandrills. La plupart des études partent du postulat que les groupes de mandrills sont des agrégations d'unités unimâle-multifemelles, encore appelées harems, dans lesquelles les mâles occupent une place centrale. Cette structure est similaire à celle décrite chez certaines espèces de babouins, comme les hamadryas. Cependant, une étude récente a émis l'hypothèse que les mandrills formeraient en fait des groupes stables, avec seulement deux ou trois mâles permanents, et que ce sont les femelles qui occuperaient une position plus centrale que les mâles dans la structure de ces groupes. Dans ce travail, nous avons utilisé la méthode d'analyse des réseaux sociaux afin d'étudier la structure d'un groupe de mandrills semi-captif. Pour cela, nous avons relevé toutes les paires d'individus observés en contact physique, le contact étant ici considéré comme une mesure d'association. Nous avons ensuite calculé la *betweenness* et la centralité *eigenvector* pour chacun des membres du groupe, et nous avons corrélé ces mesures à la parenté, l'âge, ainsi qu'au rang de dominance. Enfin, nous avons effectué une analyse de résilience en simulant le retrait d'individus ayant des valeurs élevées de *betweenness* et de centralité *eigenvector*. Nous avons ainsi mis en évidence que les paires d'individus apparentés étaient plus fréquemment associées que les paires d'individus non-apparentés. De plus, nos résultats ont montré que les distributions cumulées des valeurs individuelles de *betweenness* et de centralité *eigenvector* suivaient une fonction puissance, ce qui est représentatif d'un réseau de type *scale-free*. Cette propriété des réseaux montre que certains individus au sein du groupe, principalement des femelles, occupent une position hautement centrale dans la structure des relations du groupe. Enfin, l'analyse de résilience montre que le retrait des deux femelles les plus centrales fragmente le réseau en petits sous-groupes, et augmente le diamètre du réseau. Cette étude confirme donc que ce sont des femelles qui occupent des positions plus centrales que les mâles au sein d'un groupe de mandrills. Ces femelles seraient donc cruciales pour la cohésion du groupe et joueraient un rôle clé dans la structuration des relations interindividuelles chez cette espèce.

ETUDE 1

Social structure of a semi-free ranging group of mandrills (*Mandrillus Sphinx*): a social network analysis

Céline BRET^{1,2,3}, Cédric SUEUR^{1,2,3}, Barthélémy NGOUBANGOYE⁴, Delphine VERRIER^{1,2}, Jean-Louis DENEUBOURG³ & Odile PETIT^{1,2,3}

1 - Centre National de la Recherche Scientifique, Département Ecologie, Physiologie et Ethologie, Strasbourg, France.

2 - Université de Strasbourg, Institut Pluridisciplinaire Hubert Curien, Strasbourg, France

3 - Service d'Ecologie Sociale, Université libre de Bruxelles, Belgique

4 - Centre International de Recherches Médicales de Franceville, Gabon

Publiée dans **Plos One** : 2013 - 8(12): e83015.

Abstract

The difficulty involved in following mandrills in the wild means that very little is known about social structure in this species. Most studies initially considered mandrill groups to be an aggregation of one-male/multifemale units, with males occupying central positions in a structure similar to those observed in the majority of baboon species. However, a recent study hypothesized that mandrills form stable groups with only two or three permanent males, and that females occupy more central positions than males within these groups. We used social network analysis methods to examine how a semi-free ranging group of 19 mandrills is structured. We recorded all dyads of individuals that were in contact as a measure of association. The betweenness and the eigenvector centrality for each individual were calculated and correlated to kinship, age and dominance. Finally, we performed a resilience analysis by simulating the removal of individuals displaying the highest betweenness and eigenvector centrality values. We found that related dyads were more frequently associated than unrelated dyads. Moreover, our results showed that the cumulative distribution of individual betweenness and eigenvector centrality followed a power function, which is characteristic of scale-free networks. This property showed that some group members, mostly females, occupied a highly central position. Finally, the resilience analysis showed that the removal of the two most central females split the network into small subgroups and increased the network diameter. Critically, this study confirms that females appear to occupy more central positions than males in mandrill groups. Consequently, these females appear to be crucial for group cohesion and probably play a pivotal role in this species.

Introduction

The mandrill species fascinates many, and is most probably well-known due to the striking colours males exhibit. However, surprisingly little is known about their social structure. This is due to the difficulty of locating and following them in the rainforest of Central Africa and the near impossibility of habituating mandrill groups in the wild (Harrison 1988; Abernethy *et al.* 2002). In previous studies, it was commonly accepted that mandrills presented multi-levelled social structure similar to those observed in baboon societies

(Kummer 1995; Jouventin 1975; Hoshino *et al.* 1984; Rogers *et al.* 1996), even if their social structures bore a closer resemblance to those seen in terrestrial mangabeys (*Cercocebus*; Disotell 1993). Social structure is considered to exist when the frequency of aggression decreases and/or cohesion between group members with different interests increases (Krause & Ruxton 2002; Sueur *et al.* 2011a). In the social structure of mandrills, the basal unit would be one-male/multifemale units (OMUs), also called harems (Matsuda *et al.* 2012; Grueter *et al.* 2012). These OMUs occasionally form large hordes of hundreds of individuals (Harrison 1988; Jouventin 1975; Rogers *et al.* 1996). In these groupings, fully-coloured adult males are considered as central individuals in the social structure and during group movements: they are dominant and are supposed to possess a greater knowledge of their environment in order to lead the group to feeding sites (Jouventin 1975). This type of leadership, centred on dominant and old individuals, recalls examples such as matriarchs in elephants (*Loxodonta Africana*; McComb *et al.* 2001) or silverbacks in gorillas (*Gorilla gorilla*; Watts 2000). Moreover, previous studies have highlighted that dominant males are often larger and heavier than the rest of the group (males are 3.4 times heavier than females; Setchell *et al.* 2001), and thus have greater nutritional needs. These energetic demands are reported to influence the number of initiations of group movements (Sueur *et al.* 2010a; Sueur 2011) and it is logically assumed that adult males are central and lead groups.

More recently, a completely different description of mandrill organization was proposed. Abernethy *et al.* (2002) suggested that large groups of mandrills are not occasional OMU aggregates, but are rather permanent groups. Indeed, like in sooty mangabeys (*Cercocebus atys*; Fruteau *et al.* 2010), only a low number of adult males are stable members of these groupings, together with adult females and their offspring, while other adult males only enter the groups during the breeding season (Abernethy *et al.* 2002). Thus, the presence of these permanent and affiliated males seems to be a sign of stability in mandrill groups, where individuals have long-term and differentiated social relationships (Abernethy *et al.* 2002; Setchell & Kappeler 2003). Additionally, Abernethy *et al.* (2002) suggested that females would occupy a more central position in the group than males (Matsuda *et al.* 2012), given the highly biased sex-ratio in this species. However, these studies were based solely on the demographic analysis of group composition, carried out

during opportunistic observations of wild mandrill groups. Hence, a meticulous social structure analysis of identified groups is necessary to investigate organization in mandrills.

We therefore used social network analysis methods to understand the organization of a small semi-free ranging group of mandrills. These methods are recognized as a valuable tool to study social complexity (Croft *et al.* 2008; Wey *et al.* 2008; Sueur *et al.* 2011b). Social network analysis has already provided new insights into the social structure of numerous mammal species. These studies relied on different kinds of observations like social interactions (pigtailed macaques *Macaca nemestrina*, Flack *et al.* 2006; killer whales *Orcinus orca*, Guimarães *et al.* 2007; Columbian ground squirrels *Spermophilus columbianus*, Manno 2008; yellow-bellied marmots *Marmota flaviventris*, Wey & Blumstein 2010; chimpanzees *Pan troglodytes*, Kanngiesser *et al.* 2011), or associations between individuals (i.e. individuals observed together or within a specified distance; bottlenose dolphins *Tursiops truncatus*, Lusseau & Newman 2004; spider monkeys *Ateles geoffroyi*, Ramos-Fernández *et al.* 2009). Moreover, previous studies have quantified differences in social structure in phylogenetically close species (onagers *Equus hemionus* & Grevy's zebras *Equus grevyi*, Sundaresan *et al.* 2007; rhesus macaques *Macaca mulatta* & Tonkean macaques *Macaca tonkeana*, Sueur *et al.* 2010b, 2011a), showing that social network analysis methods give efficient and accurate results. Social network analysis was also used to explore the stability of the social structure of chacma baboons over time (*Papio ursinus*, Henzi *et al.* 2009). Researchers recently investigated the possibility of key individuals existing in social groups, and the role these individuals may play in group cohesion (Lusseau 2007; Sueur *et al.* 2012a). To do so, they studied the impact on cohesiveness when these key individuals disappeared by removing them from the group either experimentally (Manno 2008; Flack *et al.* 2005) or theoretically (Lusseau 2003). In this context, a group is considered to have remained cohesive if the removal of one or more randomly chosen individuals does not split the group into subgroups (Borgatti 2006; Sueur *et al.* 2011c).

In the present study, we investigated the social structure of a semi-free ranging colony of 19 mandrills, one of three mandrill colonies located at the International Center for Medical Research in Franceville (CIRMF), Gabon. Indeed, most of our knowledge of mandrill behaviour was gained through observation of these colonies. Their demographic properties are similar to those of wild groups, with most adult males occupying peripheral positions,

mimicking migration, as defined by Setchell & Dixson (2002; Abernethy *et al.* 2002). The social structure was analyzed using social network analysis methods through an association measure based on *body contacts*. We also tested whether kinship, age, dominance or sex impact the distribution of relationships among group members. Finally, we investigated whether there were key individuals among group members, evaluated their rank and identity, and determined what specific role, if any, they played in group cohesion. We hypothesized that females would have a more central position than males, according to the biased sex-ratio described in mandrills. We expected these central females to have an important role in group cohesion.

Methods

Ethics statement

Our methodological approach solely involved observations. Animals were not handled, and no invasive experiments were carried out. Our protocol followed the ethical guidelines of our institution and the recommendations of the Gabonese government. This study was conducted with the approval of the CIRMF scientific committee in Gabon via a research agreement (n°045/2011/CNRS). All occurrences of injuries or illness in the observed animals were reported to veterinary staff at the CIRMF primatological center. Animals were already used to human presence in their enclosure.

Study group and environment

The study was carried out from April to August 2011 on a group of 19 mandrills born in captivity and living in a naturally rainforested enclosure (1.5 ha), at the CIRMF, Gabon. This colony was established between 2002 and 2008 by transferring 16 individuals from the two other enclosures (see Table 1 for transfer dates). The history of the previous colonies is described by Setchell *et al.* (2002). Any increases in group size through natural reproduction were counterbalanced by deaths or the permanent removals of individuals for management purposes. The group foraged freely in the enclosure, and was supplied with home-made

soya-cake and local seasonal fruits twice a day. Water was available *ad libitum*. The group was composed of 4 fully-developed adult males, 13 adult females, 1 subadult male and 1 juvenile female (see Table 1 for details about individuals). Age classes were based on previous studies on captive mandrills (Setchell & Dixson 2002; Wickings & Dixson 1992) For this study, only adult and subadult individuals were included for the analyses, as juveniles spent all their time with their mothers, and their relationships with other group members were not stable (Sueur *et al.* 2011c). The CIRMF colonies have been followed since the foundation of the first group in 1984. Dates of birth and motherhood were recorded for all the individuals. All subjects were identified using morphological differences and/or ear tags. The group was observed 4-5h per day (from 06:00 am to 11:00 am) by one observer (C.B.) within the enclosure, and for 1h after food delivery (from 11:30 am to 12:30 am) by the same observer located outside the enclosure. Within the enclosure, C.B. remained with the group and only changed her position when all visible individuals went elsewhere. C.B. was trained to identify the different group members.

Table 1: Individual details about sex (M = male, F = female), class (A = adult, SA = sub-adult, J = juvenile), age, matriline, dominance rank and transfer date of the study group.

<i>ID</i>	<i>Sex</i>	<i>Class</i>	<i>Age</i>	<i>Matriline</i>	<i>Rank</i>	<i>Transfer date</i>
5i1	M	A	10.5	5	1	Aug 2002
5F	M	A	21	5	2	June 2007
5J1	M	A	10	5	3	Aug 2002
12A3D	M	A	10	12	6	Aug 2002
12M2	M	SA	8.5	12	14	Fev 2003
12D4	F	A	17	12	4	Aug 2002
12D4A	F	A	8	12	5	*
12A7	F	A	17	12	18	May 2009
12A7A	F	A	8.5	12	9	Aug 2002
12A5	F	A	19	12	15	Sept 2002
2D4E	F	A	6	12	13	Apr 2005
2D4E1	F	J	1	12	16	*
10A	F	A	27	10	11	Sept 2002
10A6	F	A	9.5	10	12	Sept 2002
10A1	F	A	22	10	10	Aug 2002
10A1D	F	A	10	10	8	Aug 2002
2i	F	A	19	2	7	Sept 2002
28A	F	A	8	28	17	*
5A5	F	A	15.5	5	19	Oct 2008

Individuals with identical numbers in the matriline column belong to the same matriline.

*Individuals born in the enclosure.

Data collection

The instantaneous scan sampling method (Altman 1974) was used to record the position of each visible individual inside the enclosure every 15 minutes. We collected 479 scans from the enclosure during the observation period. We then constructed a matrix considering the number of scans each time a dyad was seen to be in contact (*contact matrix*). We calculated a half-weight association index (HWI) for each pair of individuals:

$$HWI = \frac{x}{x + y_{AB} + 0.5(y_A + y_B)}$$

where x is the number of scans where A and B were observed associated, y_{AB} the number of scans where A and B were not associated, y_A the number of scans with A only, and y_B the number of scans with B only (Whitehead 2008). As we did not observe the entire group at each scan, the individuals were not all observed at the same frequency (chi-square test: $\chi^2 = 456.98$, $df = 17$, $P < 0.01$). The half-weight association index therefore allowed us to control for absences. We then visualized the *contact network* with Gephi 0.8.1 (Gephi Consortium 2008, Bastian *et al.* 2009).

In order to investigate the stability of the network over time, the whole dataset was split into two equal periods: from April to mid-June and from mid-June to August. The comparison of association matrices for the two periods using the Dietz'R matrix correlation test implemented in Socprog 2.4 (Whitehead 2009) revealed the two matrices to be significantly correlated (Dietz'R matrix correlation: $R = 0.25$, $P < 0.01$), meaning that the social relationships observed during the two periods were similar. We also found that the number of associations observed per day corrected by the number of scans recorded per day was homogeneous over time (Fig. 1, slope statistically not different from 0, linear regression, $t = -1.462$, $P > 0.05$). In conclusion, the network was stable over the entire observation period (April to August) and this allowed us to consider the whole dataset for the subsequent analyses.

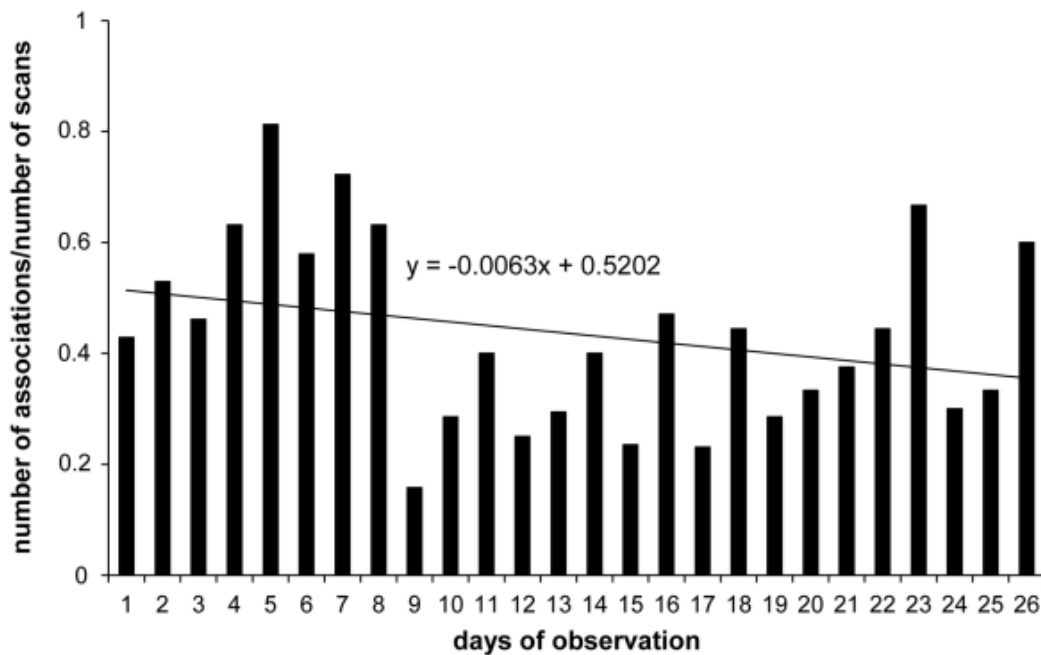


Figure 1: Number of associations observed per day corrected by the number of scans recorded per day.

The solid line represents the trend followed by the distribution over time. The slope of this linear curve was not statistically different from 0, meaning that the distribution of the number of associations corrected by the number of scans did not significantly evolve over time.

We established the dominance/subordination hierarchy of the group by recording spontaneous agonistic events (all-occurrences sampling, Altman 1974). Socprog 2.4 was used to determine individual rank. This hierarchy was significantly linear (1000 permutations, $P < 0.001$, $h' = 0.632$, De Vries 1995), and also significantly unidirectional (Dietz'R matrix correlation, $r = -0.531$, $P > 0.05$). We then constructed a hierarchy matrix, representing the rank difference within each dyad.

Finally, we constructed matrices of sex, age and kinship. In the sex matrix, dyads of the same sex were coded 1 and dyads of different sex were coded 0. The age matrix was constructed using the age difference for each dyad. In the kinship matrix, all the related dyads were coded 1 and the unrelated dyads were coded 0. We considered a dyad as related when the two individuals belong to the same matriline. We tested the correlations between kinship, sex, age and hierarchy matrices using the Dietz'R matrix correlation test: none was statistically significant (Dietz'R matrix correlations: $R < 0.23$, $P > 0.05$).

General networks properties

Our first step was to analyze the global properties of the *contact network*. We achieved this by calculating the mean degree and the mean global clustering coefficient (see Table 2 for definitions). The network diameter and the density (see Table 2 for definitions) were also calculated.

Table 2: Network analysis measure definitions.

<i>Measures</i>	<i>Definition</i>	<i>Reference</i>
Mean degree	The mean number of individuals connected to an individual	Wasserman & Faust (1994)
Mean clustering coefficient	The mean degree to which the associates of an individual are associated amongst themselves	Whitehead (2008)
Diameter	The longest shortest path from any given individual to another in the network	Wasserman & Faust (1994)
Density	The fraction of observed relationships among all possible relationships	Wasserman & Faust (1994)
Betweenness	The number of shortest paths between pairs of individuals that pass through the individual in question	Whitehead (2008)
Eigenvector centrality	The number and strength of relationships between group members and the considered individuals	Whitehead (2008)
Fragmentation	The number of individuals disconnected from the main subgroup divided by the group size	Wasserman & Faust (1994)

In order to define which parameters could explain the observed relationships distribution, we investigated the correlation between the *contact* association matrix and those of kinship, hierarchy, sex and age using the Dietz'R matrix correlation test. For each correlation, we performed 10,000 permutations to obtain more stable and accurate p-values (De Vries 1993): lines and columns were permuted randomly 10,000 times in order to obtain random matrices. The statistic obtained from the real matrix was then compared to statistics obtained from the random matrices, and if the real statistic was less or greater than the random value for 97.5% of the random permutation, the test is considered significant. We

then identified clusters of individuals showing the strongest relationships in the *contact network* through hierarchical cluster analysis with the modularity 1 option (based on the difference between the proportion of the total association within clusters and the expected proportion, calculated by the sum of the associations of the different individuals) in Socprog 2.4 (Newman 2004). The average linkage option was used in order to provide a better cophenetic correlation coefficient (cophenetic correlation coefficient > 0.8). We then built a matrix where dyads belonging to the same cluster were coded 1 and dyads belonging to different clusters were coded 0. We further investigated the correlation between clusters, hierarchy, kinship and age matrices using the Dietz'R matrix correlation test.

Individual roles and network cohesion

In the second part of the study, we investigated the role played by the different group members in the *contact network*. We first calculated the betweenness and the eigenvector centrality for each individual using Gephi 0.8.1 and Socprog 2.4 (see Table 2 for definitions and Table 3 for individual details). Betweenness and eigenvector centralities are the most appropriate centrality measures for our study, as they reflect the connectivity and social centrality of individuals in networks (Jacobs & Petit 2011). Moreover, we found no correlation between these two measures (Spearman rank correlation test: $r = 0.423$, $P = 0.08$, $N = 18$), so we retained both indexes for further analyses. Curve estimation tests were used to compare the cumulative distribution of betweenness and eigenvector centralities to a linear function, characteristic of a random network, also called the Erdős-Rényi network (Erdős & Rényi 1960), and to a power function, characteristic of a scale-free network (Barabasi & Albert 1999). For each test, the Akaike Information Criterion (AIC) was calculated using the residual sum of squares (RSS):

$$AIC = n * \left[\ln \left(\frac{RSS}{n} \right) \right] + 2k$$

where n is the number of observations and k is the number of degree of freedom. Although individuals have different centralities in both random and scale-free networks, these differences are stronger in scale-free networks with some highly central individuals. These

central individuals were isolated using the *influence.measures* test developed in R by Fox (2002). The betweenness and the eigenvector centrality were correlated with dominance, age and number of kin. Spearman rank correlation tests were used for all these comparisons.

Table 3: Individual details of degree, eigenvector centrality and betweenness for the *contact network*.

<i>ID</i>	<i>Degree</i>	<i>Eigenvector centrality</i>	<i>Betweenness</i>
5i1	3	0.16	11.283
5F	3	0.38	1.583
5J1	2	0.08	0.5
12A3D	0	0	0
12M2	3	0.11	3.25
12D4	7	0.62	26.533
12D4A	4	0.47	6.583
12A7	2	0.2	0
12A7A	3	0.03	9.017
12A5	0	0	0
2D4E	5	0.19	13.867
10A	3	0.23	1.917
10A6	5	0.25	10.017
10A1	4	0.03	26.5
10A1D	2	0.01	13
2i	3	0.08	8.95
28A	1	0	0
5A5	0	0	0

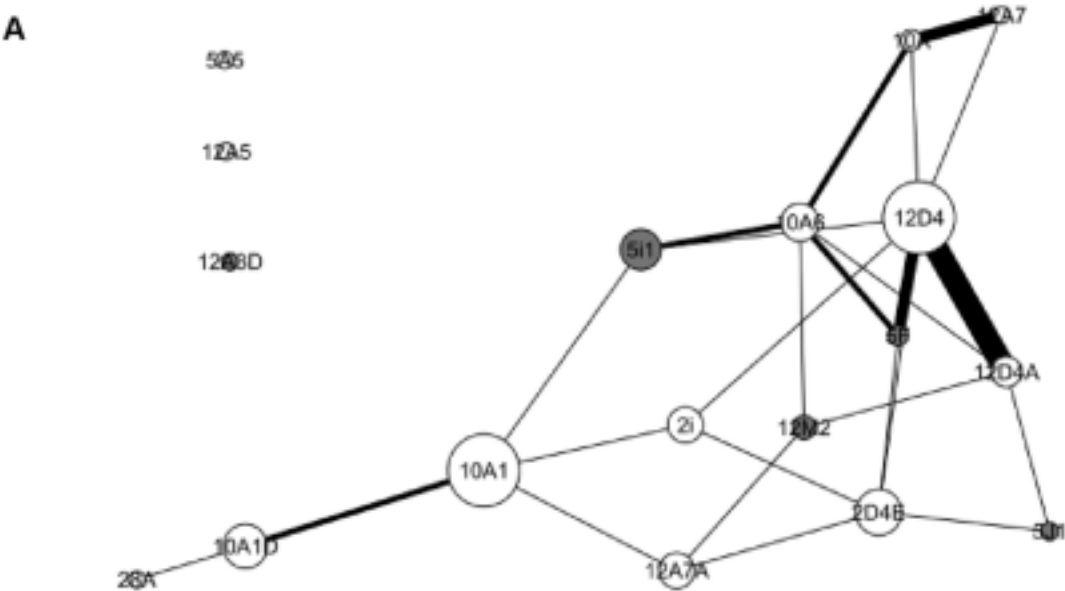
We then investigated the role of central individuals on the stability of the *contact network*. A network was defined as stable if the removal of an individual did not affect the network structure. To do so, we simulated 1) the removal of individuals with the highest betweenness and eigenvector centrality values (targeted condition), and 2) the removal of randomly chosen individuals (random condition), using the techniques described by Lusseau (2003). Random removals were repeated ten times (Manno 2008; Kanngiesser *et al.* 2011). This method allowed us to evaluate the importance of central individuals on group cohesion. This was tested through the investigation of changes in the network fragmentation and diameter (see Table 2 for definitions). We analyzed these changes between targeted and random conditions.

All statistical tests were carried out with SPSS 17.0 and R 2.8.1, with $\alpha = 0.05$.

Results

Network structure

We first investigated the general properties of the *contact network* presented in Figure 2, constituted of twenty-five of the one hundred and fifty-three possible edges (density = 16.3%). The *contact network* had a diameter of 3 and a mean degree of 2.78 ± 1.86 . Thus, this network had a low density and is little connected. Moreover, the average clustering coefficient was 0.039 ± 0.059 , meaning that individuals connected to a specific group member are not connected among themselves.



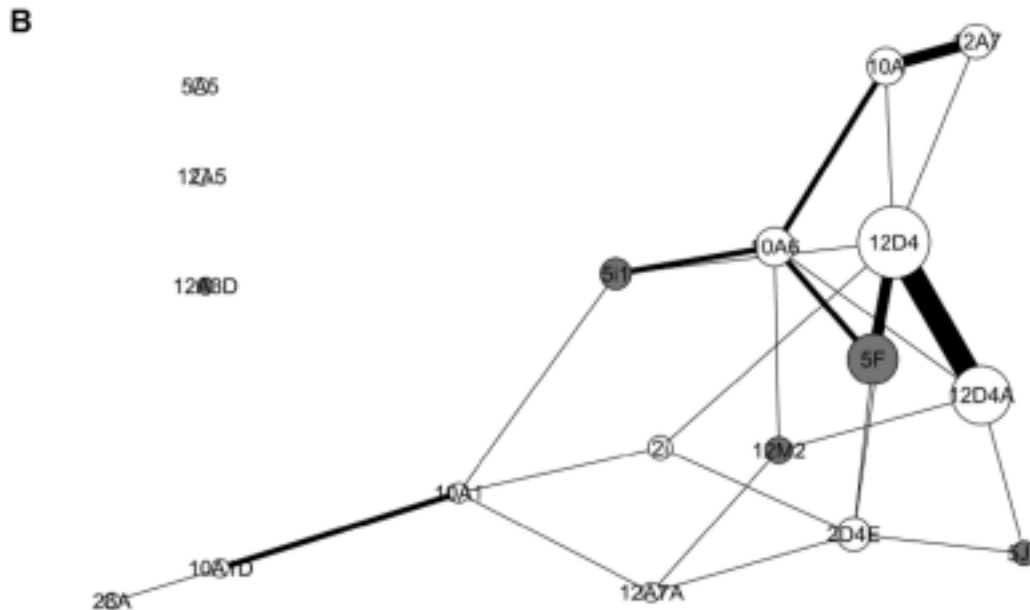


Figure 2: Representation of the *contact network*.

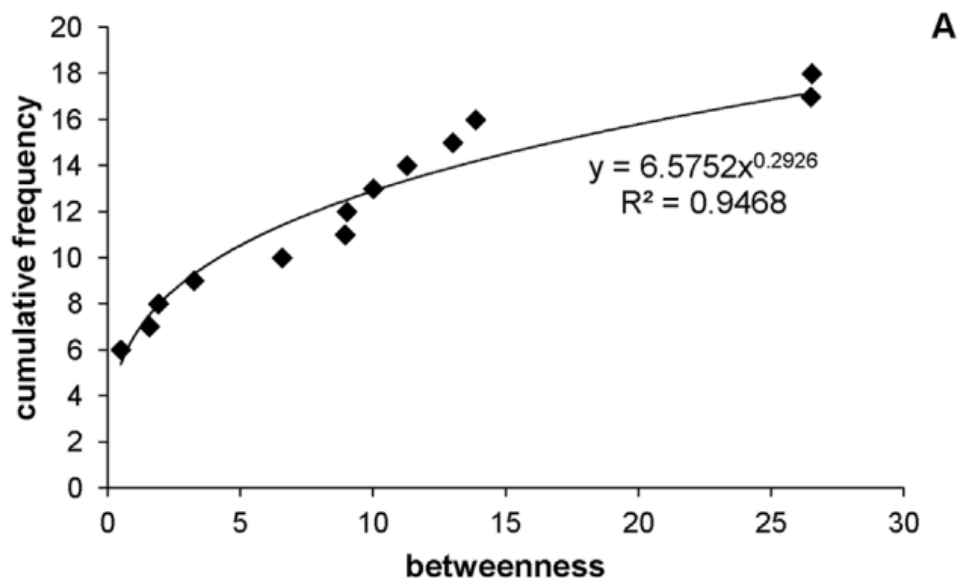
Nodes represent individuals, and the size of nodes is related to the individual's betweenness (A) and the individual's eigenvector centrality (B), with bigger nodes corresponding to more central individuals. White nodes correspond to females and dark gray nodes correspond to males. Widths of lines represent the strength of association between two individuals.

We then analyzed the relationship distribution in the *contact network*. When solely females were considered, kin-related dyads were more frequently associated than unrelated dyads (Dietz'R matrix correlation: kinship: $r = 0.184$, $P = 0.05$; entire group: $r = 0.072$, $P = 0.182$). The association matrix did not correlate with age, sex and dominance (Dietz'R matrix correlation: age: $r = 0.057$, $P = 0.294$; sex: $r = 0.001$, $P = 0.99$; dominance: $r = -0.088$, $P = 0.767$). We also identified nine clusters in the *contact network* (maximum modularity = 0.379, cophenetic correlation coefficient = 0.843). Nonetheless, clusters were not defined by age, hierarchy or kinship (Dietz'R matrix correlations, age: $r = 0.045$, $P = 0.326$; hierarchy: $r = -0.11$, $P = 0.895$; kinship: $r = 0.042$, $P = 0.507$).

Individual roles

In order to highlight if some individuals displayed high centrality values, we determined if our network was random or scale-free. To do so, we analyzed the distribution

of betweenness and eigenvector centrality. The cumulative distribution of betweenness values fitted a power function (power curve estimation test: $AIC = -0.428$, $F_{1,13} = 402.34$, $P < 0.01$, Fig. 3A; linear curve estimation test: $AIC = 9.741$, $F_{1,13} = 73.9$, $P < 0.01$), as well as the cumulative distribution of eigenvector centrality values (power curve estimation test: $AIC = -11.091$, $F_{1,13} = 612.11$, $P < 0.01$, Fig. 3B; linear curve estimation test: $AIC = 10.883$, $F_{1,13} = 60.85$, $P < 0.01$). Thus, the *contact network* was more similar to a scale-free network than to a random network for both centrality measures, meaning that some individuals had a higher centrality than the other members of the group. Indeed, figure 3A and *influence.measures* test highlighted that only two individuals presented a high betweenness value. These two individuals were both females (Fig. 3A, individuals 10A1 and 12D4). When looking for a specific status for these individuals, we found that 12D4 was the dominant female, and 10A1 was a member of the largest direct matriline (Table 1). In figure 3B and in the *influence.measures* test, three individuals presented a higher eigenvector centrality value than the rest of the group: two females, 12D4 and 12D4A, and one male, 5F. The two females were the dominant females and 5F was the oldest male in the group (Table 1).



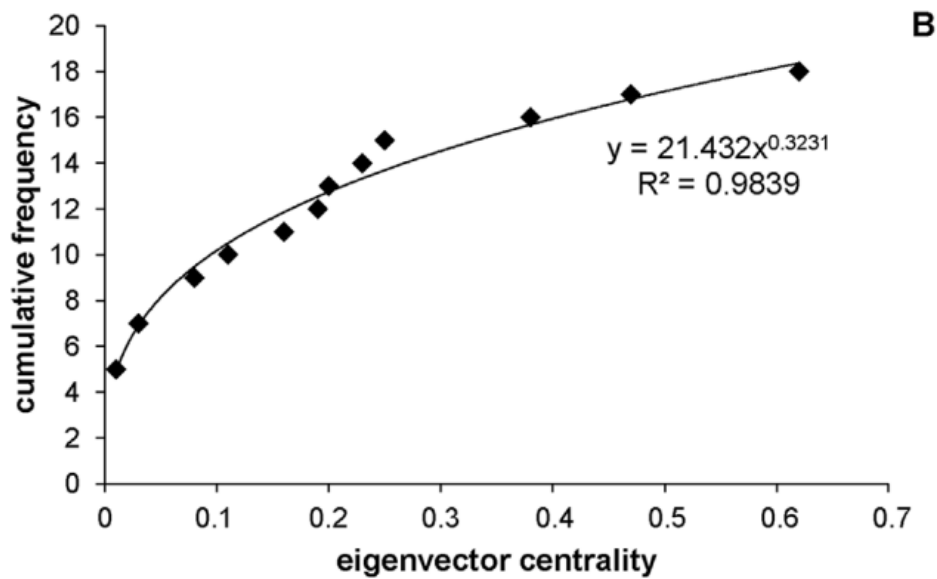


Figure 3: The cumulative distribution of centrality values for the *contact network*.

(A) Betweenness values, and (B) eigenvector centrality values. Solid lines represent the power function fitted by the distributions.

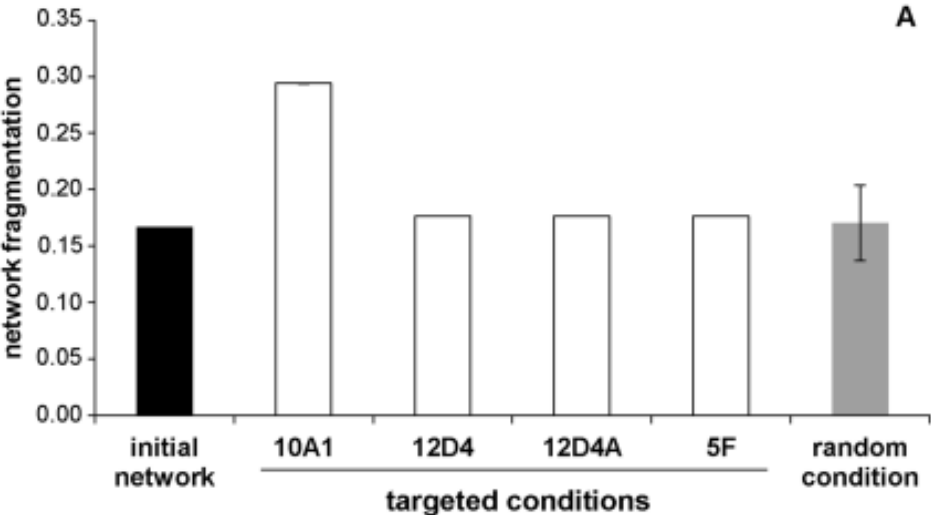
In addition, we found a significant correlation between betweenness and dominance when solely females were considered, meaning that central females were also high-ranking females (Spearman rank correlation test: $r = -0.657$, $P < 0.05$, $N = 13$). We also found a tendency for central females (in term of eigenvector centrality) to be high-ranking females, but the correlation was not significant (Spearman rank correlation test: $r = -0.534$, $P = 0.06$, $N = 13$). These results confirmed our previous findings for the identity of two central females (12D4 and 12D4A). Finally, neither age nor number of kin were correlated to both centrality measures (Spearman rank correlation test - betweenness: age: $r = -0.054$, $P = 0.859$, $N = 13$; kinship: $r = 0.129$, $P = 0.675$, $N = 13$; eigenvector: age: $r = -0.008$, $P = 0.978$, $N = 13$; kinship: $r = 0.353$, $P = 0.236$, $N = 13$).

Network stability

In this analysis, we evaluated the weight of the most central individuals (those with high betweenness and eigenvector centrality) in network stability by removing them from the *contact network*. We first focused on changes in the network fragmentation (Fig. 4A).

After the removal of 10A1, one of the females displaying a high betweenness value, the fragmentation f of the *contact network* increased (initial network: $f = 0.167$, removal of 10A1: $f = 0.294$). In other words, the number of individuals disconnected from the main subgroup increased. The other targeted removals (of 12D4, 12D4A and 5F) and random removals did not affect network fragmentation (initial network: $f = 0.167$, targeted and random removals: $f = 0.176$, same result for all the analyses).

We then investigated changes in the network diameter (Fig. 4B). Consistently with previous results, after the removal of 10A1, the network diameter d decreases (initial network: $d = 5$, removal of 10A1: $d = 3$). Indeed, as the number of individuals which remained connected in the main subgroup decreased, so did the distance between individuals. We also found that the diameter increased after the removal of 12D4, another central female in terms of betweenness and eigenvector centrality (initial network: $d = 5$, removal of 12D4: $d = 6$). Members of the *contact network* were then less connected. The other targeted removals (of 12D4A and 5F) and random removals did not affect network diameter (initial network: $d = 5$, targeted and random removals: $d = 5$, same result for all the analyses).



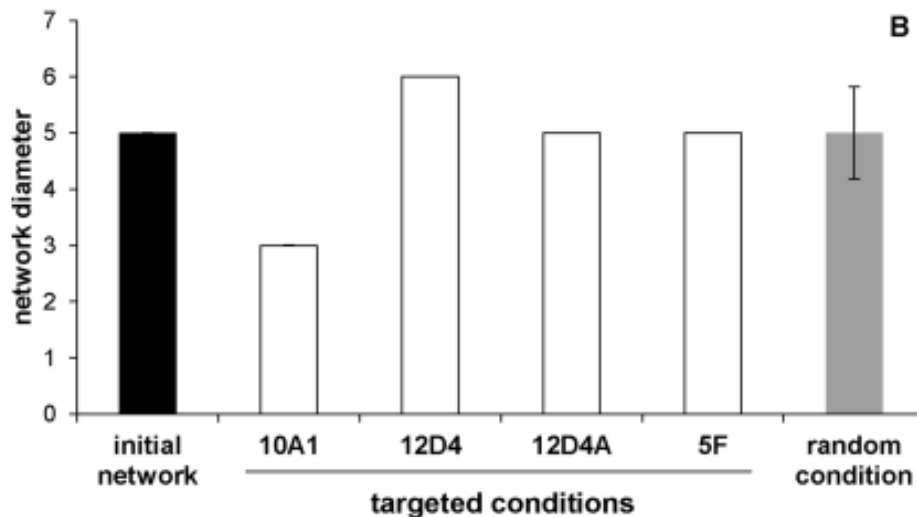


Figure 4: Changes in network characteristics after the removal of central individuals (targeted condition) and randomly chosen individuals (random condition).

(A) Network fragmentation, and (B) network diameter. In all figures, dark columns represent the initial network, grey columns represent random condition and white columns represent targeted condition.

Discussion

In primate species, the role played by the different group members will be different according to the type of social structure concerned (Mastuda et al. 2012; Grueter et al. 2012). In this study, we explored the social structure of a mandrill group and highlighted the role of the different group members in maintaining network stability and group cohesion.

We first found a correlation between associations in dyads and kinship in females: related females associated more frequently, as previously described by Setchell (1999). This link between association and kinship was previously observed in other primate societies presenting a multi-male/multi-female structure (Japanese macaques *Macaca fuscata* and rhesus macaques, Chapais & Berman 2004, Thierry et al. 2004; chacma baboons, Silk et al. 1999). In the wild, males disperse and only female mandrills remain in their birth group (Abernethy et al. 2002; Jouventin 1975). Establishing strong relationships with their relatives could provide females with benefits such as support during conflicts (Kapsalis 2004), better survival of offspring (Silk et al. 2009) or a longer lifespan (Silk et al. 2010).

Conversely, neither kinship, hierarchy nor age were correlated to *contact* clusters. Our results suggested that females were more closely associated with kin in this studied group, while the structure of clusters was not explained by the other factors we tested. Nonetheless, this conclusion is not totally consistent with previous studies showing that females were mainly grouped in matriline in semi-free ranging mandrills (Setchell 1999). The composition of our study group could however explain this result. Indeed, some females were the only representatives of their matriline. In the same subgroups, there were therefore related females and kin-isolated females, and this could have diminished the kinship influence on subgroup composition within the study group. We therefore need to observe bigger groups with larger matriline in order to confirm our conclusions about the factors influencing social structure in mandrills.

We investigated the possibility of central individuals in our network using curve estimation tests. These tests revealed that the betweenness distribution and the eigenvector centrality distribution were more similar to a scale-free (Albert *et al.* 2000) than a random network (Erdős & Rényi 1960). This result demonstrates that some individuals in the networks were better and more strongly connected than the rest of the group. Previous studies of the social networks of other primate groups (see Kasper & Voelkl 2009 for a review) did not show primate networks to possess scale-free properties, despite the fact that these authors focused on central individuals when searching for specific roles played in the group. However, our results are supported by the description of scale-free properties in some small social mammal networks such as bottlenose dolphins (Lusseau 2003), killer whales (Guimarães *et al.* 2007) or Columbian ground squirrels (Manno 2008). Although James *et al.* (2009) suggested that scale-free networks could not be found in small social groups, Kanngiesser *et al.* (2011) have highlighted that both scale-free and random networks could be theoretically simulated for small sample size ($N = 15$). This study reveals the first evidence for the existence of scale-free networks in primate social groups and suggests that central individuals are highly connected in this species (*i.e.* central individuals are more connected than in a random network).

When considering betweenness values, we found two females to be central: the dominant female 12D4, and 10A1, a female member of the largest direct matriline in the group. In addition, for eigenvector centrality values, we found three central individuals: the

two dominant females and the oldest male of the group. Highly-connected individuals were mostly females, which confirm Abernethy *et al.*'s hypothesis (2002) on sex differences in mandrill's social structure: some females are more central and might have a more important social role in the group than males. This might also be due to the dispersal of males (Abernethy *et al.* 2002; Jouventin 1975), which prevents them from developing relationships as strong and stable as those developed by females (Matsuda *et al.* 2012; Grueter *et al.* 2012).

In order to evaluate the importance of these central individuals for the stability of the network, we simulated the removal of individuals with the highest betweenness and/or eigenvector centrality values (targeted attack) and random individuals (random attack), following the method previously described by Lusseau (2003). These removals simulated the disappearance or death of individuals. We found that out of four central individuals, only two females seemed to have an impact on network stability. Indeed, after the removal of 10A1, the *contact* network was more fragmented than after other removals. As the diameter decreased, so did the number of individuals connected in the main subgroup. Our results showed that this female seem to be responsible for group cohesion. When looking more closely at the network, we found that 10A1 was the only group member that was linked to peripheral individuals. Thus, this female appeared to cement the bonds between these peripheral individuals and the main subgroup. After the removal of the dominant female 12D4, the network diameter increased, meaning that individuals were less connected. However, contrary to results after removing the old female, group fragmentation did not increase. This female therefore seemed to play an important role in the connection between individuals in the main subgroup. In conclusion, these two highly-central females seemed to have a key role for the network stability and group cohesion as a whole. It is important to note that our results were consistent with previous studies showing that interaction networks were sensitive to the removal of central individuals in other social species (pigtail macaques, Flack *et al.* 2006; Columbian ground squirrels, Manno 2008; and chimpanzees, Kanngiesser *et al.* 2011).

We are aware that our study focused on a single small mandrill group bred in semi-free ranging conditions. However, given the fact that mandrills are difficult to follow in the wild, quantitative studies are mainly carried out in captive colonies. Furthermore, the

demographic properties of our study group were similar to those of wild groups, with most adult males occupying peripheral positions, mimicking migration (Abernethy *et al.* 2002; Setchell & Dixson 2002). This reinforces our conviction that our findings make a valuable contribution to our understanding of mandrill social structure.

In conclusion, this study shows that females occupy a central position in mandrill social structure: they seem to play a pivotal role and appear to be crucial for group cohesion. As in other species, we might assume that these females probably contribute to the management of group conflicts (Flack *et al.* 2006; McCowan *et al.* 2008) and the efficient transfer of information between group members (Sueur *et al.* 2012b). These results support Abernethy *et al.*'s (2002) hypothesis concerning the identity of central individuals: females occupy more central positions than males. Thus, whilst classical behavioral analysis suggested that males occupying central positions in OMU groups (Jouventin 1975), social network analysis seems to reveal a group organization in the multi-male/multi-female groups that is centered on females. However, this hypothesis needs to be confirmed by further studies in bigger groups, and more detailed studies should be carried out in wild groups before making any conclusions about the social structure that characterizes mandrills. It would be also interesting to study the identity of central individuals in other female philopatric species that display OMU structure, such as geladas (Dunbar 1980; Dunbar 1983). Moreover, as central individuals seem to occupy a key position for group cohesion, they could play a crucial role in information transfers in processes such as collective decision-making events, as suggested by Sueur *et al.* (2012a). Understanding the role of these pivotal females in decision-making in mandrills will therefore be the next step in our work.

Acknowledgments

We are grateful to C. Pasquaretta for statistical support, J. Lignot (Munro Language Services) for language editing and to A. Engelhardt and two anonymous reviewers for helpful comments. This article is dedicated to our field assistant I. Lawabi, whose enthusiasm, great personal investment on the field and love for the mandrills we studied will be missed by all the team.

Etude 2 : Rôle social des différents individus centraux chez les mandrills.

Dans cette seconde étude, nous avons travaillé avec trois groupes de mandrills élevés en semi-liberté, et présentant des caractéristiques différentes en termes de nombre total d'individus, mais également en termes de sex-ratio. Comme dans l'étude précédente, nous avons étudié l'impact des liens de parenté sur la distribution des relations affiliatives. Puis, à l'aide des techniques d'analyse des réseaux sociaux, nous avons cherché l'existence d'individus occupant des positions particulières au sein des réseaux de relations affiliatives. Dans les trois groupes, plusieurs individus ont été identifiés comme centraux. En nous concentrant plus particulièrement sur les types de liens qu'entretenaient ces individus, nous avons pu mettre en évidence trois types d'individus centraux : 1) les individus entretenant de nombreuses relations à l'intérieur de leur cluster d'individus affiliés, 2) les individus ayant des connexions avec de nombreux clusters au sein du groupe, et 3) les individus connectés aux membres du groupe occupant une place périphérique dans le réseau de relation. Ces individus assurant la cohésion des individus périphériques avec le reste du groupe semblent avoir une importance cruciale puisque leur retrait simulé provoque une fragmentation du réseau, isolant ainsi les individus très peu connectés. Ainsi, ces trois types d'individus centraux semblent assurer la cohésion du groupe à différents niveaux. Dans une dernière partie, nous nous sommes intéressés à l'identité des individus centraux. Ceux-ci sont principalement des femelles, et les mâles n'occupent des positions centrales que lorsque le nombre de mâles adultes augmente dans le groupe, rendant ainsi la compétition entre ces mâles pour l'accès aux ressources et aux femelles beaucoup plus forte. Enfin, parmi les femelles occupant des positions centrales au sein des relations affiliatives, l'on retrouve des femelles dominantes, mais également des femelles avec un rang hiérarchique plus bas ayant un grand nombre d'apparentés au sein du groupe. Ces deux paramètres que sont la hiérarchie de dominance et la parenté semblent donc revêtir une importance particulière dans la détermination de la distribution des relations au sein des groupes chez les mandrills.

ETUDE 2

Role in group cohesion of central individuals in three semi-free ranging groups of mandrills (*Mandrillus sphinx*)

Céline BRET^{1,2,3}, Eloïse CHAILLEUX⁴, Jade BRUGUNDER⁴, Barthélémy NGOUBANGOYE⁴,
Delphine VERRIER^{1,2}, Jean-Louis DENEUBOURG³ & Odile PETIT^{1,2,3}

1 - Centre National de la Recherche Scientifique, Département Ecologie, Physiologie et Ethologie, Strasbourg, France.

2 - Université de Strasbourg, Institut Pluridisciplinaire Hubert Curien, Strasbourg, France

3 - Service d'Ecologie Sociale, Université libre de Bruxelles, Belgique

4 - Centre International de Recherches Médicales de Franceville, Gabon

En préparation.

Chez les espèces sociales, la distribution hétérogène des relations affiliatives existant entre les membres d'un groupe conduit à l'apparition d'individus centraux et périphériques au sein du réseau de relations (Hinde 1982, Krause & Ruxton 2002). Au-delà des bénéfices individuels en termes de survie et de fitness que confère une position centrale (Silk *et al.* 2010b, Palombit *et al.* 1997, Engh *et al.* 2006b, Smuts 2007), ces individus centraux peuvent avoir un rôle social important dans la vie quotidienne du groupe. Par exemple, il a été montré chez différentes espèces que les individus au centre des relations affiliatives ont un rôle prépondérant dans la régulation des conflits, empêchant ainsi la dégradation des relations interindividuelles (Aureli *et al.* 2012). Chez les macaques de Tonkean (*Macaca tonkeana*), les individus centraux peuvent intervenir durant les conflits de manière pacifique afin d'apaiser les opposants et ainsi réduire la probabilité de poursuite du conflit (Petit & Thierry 1994, Petit & Thierry 2000, Petit *et al.* 1997). Ces interventions d'un individu tiers permettent de diminuer le stress des opposants chez les chimpanzés (*Pan troglodytes*, Fraser *et al.* 2008b), ou encore d'augmenter la tolérance entre les deux opposants, suggérant ainsi une réparation de la relation liant ces deux individus (Wittig *et al.* 2007).

Ces individus au centre des relations sociales affiliatives peuvent également jouer un rôle important dans les prises de décision quotidiennes du groupe lors des déplacements collectifs. C'est le cas par exemple chez les éléphants (*Loxodonta africana*), où la matriarche occupe la position de leader lors des déplacements, permettant ainsi au groupe de s'orienter efficacement dans l'environnement en se basant sur les connaissances de la femelle la plus âgée qui est aussi la plus centrale (McComb *et al.* 2001, Payne 2003). Chez les macaques de Tonkean et les dauphins (*Tursiops truncatus*), les processus décisionnels sont également biaisés vers les individus les plus centraux (Lusseau 2007, Lusseau & Conradt 2009, Sueur *et al.* 2012, Sueur & Petit 2008a).

Enfin, il a été montré que les individus au centre du réseau de relations sociales d'un groupe peuvent être particulièrement importants pour la connexion de ces différents membres. Cet impact est particulièrement flagrant lors de la perte de ces individus centraux (Lusseau 2003). Chez les macaques à queue de cochon par exemple, la perte de l'individu central occasionne une restructuration du groupe ainsi qu'une forte instabilité des relations et une augmentation de l'agressivité interindividuelle (Flack *et al.* 2005, 2006). Chez des espèces où ces individus centraux constituent le seul lien entre différents sous-groupes, leur

perte peut alors entraîner une fission pure et simple du groupe (Lusseau & Newman 2004, Guimaraes *et al.* 2007, Williams & Lusseau 2006).

Ce rôle de ciment social devient particulièrement crucial lorsque l'on considère des groupes de plusieurs centaines d'individus, où il est alors impensable qu'un individu puisse entretenir des relations sociales avec tous les membres du groupe. La présence d'individus assurant le lien entre les différents sous-groupes devient nécessaire. Un modèle particulièrement intéressant pour étudier l'importance des individus centraux dans la cohésion de groupe est celui des sociétés multi-niveaux, comme chez les geladas (*Theropithecus gelada*) ou les babouins hamadryas (*Papio hamadryas*, Matsuda *et al.* 2012). En effet, dans ces sociétés, les sous-groupes d'individus sont bien distincts et il est aisé de comprendre comment s'organise les liens entre ces différents clusters. La question de la distribution des rôles selon le niveau considéré est alors particulièrement intéressante : les mêmes individus assurent-ils la cohésion à l'intérieur des sous-groupes et entre les différents sous-groupes, ou ces rôles sont-ils distribués à différents individus ?

Les babouins hamadryas constituent un cas d'école pour répondre à cette question, puisque la structuration des groupes est bien connue et étudiée depuis longtemps. Chez cette espèce où les deux sexes peuvent disperser à l'âge adulte, l'unité de base des sociétés est le harem, composé d'un mâle et de plusieurs femelles non-apparentées entre elles (Kummer 1968, Kummer *et al.* 1981, Abegglen 1984). Dans ces harems, les relations affiliatives sont centrées sur le mâle dominant de l'unité et les femelles n'entretiennent que peu de liens entre elles (Swedell 2002, Swedell & Schreier 2009, Swedell *et al.* 2011). A l'échelle du clan, les mâles des différents harems le constituant sont apparentés entre eux, et ce sont eux qui assurent la cohésion du clan en maintenant des relations sociales affiliatives régulières (Abegglen 1984). Ainsi chez cette espèce où les relations sont très contraintes et biaisées vers les mâles, la cohésion dans et entre les sous-groupes est assurée par les mâles dominants uniquement.

Dans cette étude, nous nous sommes intéressés à une espèce présentant également de très grands groupes structurés en sous-groupes, mais où les relations sociales affiliatives sont moins contraintes et ainsi plus distribuées entre les membres du groupe : les mandrills (*Mandrillus sphinx*, Jouventin 1975, Rogers *et al.* 1996, Abernethy *et al.* 2002, Hungo 2014).

Chez cette espèce, seuls les mâles émigrent à l'âge adulte et les femelles apparentées entretiennent des relations privilégiées entre elles (Setchell 1999). Nous émettons ainsi l'hypothèse d'une distribution des rôles centraux à plusieurs individus, permettant ainsi d'assurer une cohésion dans et entre les sous-groupes.

Méthodes

Structure sociale des groupes de mandrills

Dans une première partie, nous avons étudié la distribution des relations affiliatives au sein de trois groupes de mandrills semi-captifs, élevés au Centre International de Recherches Médicales de Franceville, Gabon. Une description détaillée des conditions de vie et de la composition des groupes est disponible dans le chapitre 2. La position de chaque individu visible a été relevée toutes les 15 minutes, grâce à la méthode d'échantillonnage instantané par scans (Altmann 1974). Nous avons recueilli 631 scans pour le groupe E1, 967 scans pour le groupe E2, et 479 scans pour le groupe E3. Pour chaque scan, on considère deux individus comme associés lorsqu'ils sont séparés d'une distance inférieure à un mètre. En effet, les contacts corporels sont rares chez cette espèce, et une distance de moins d'un mètre permet à deux individus d'entrer en contact sans avoir besoin de se déplacer. Nous avons ensuite construit une matrice d'association pour chaque groupe en calculant pour chaque paire d'individus l'indice d'association semi-pondéré (*half-weight index*, HWI) associé :

$$HWI = \frac{x}{x + y_{AB} + \frac{y_A + y_B}{2}}$$

où x est le nombre de scans où A et B sont associés, y_{AB} est le nombre de scans où A et B ne sont pas associés, et y_A et y_B le nombre de scans où est observé respectivement seulement A ou seulement B (Whitehead 2008). Ces matrices ont ensuite été analysées à l'aide du logiciel Socprog 2.4 (Whitehead 2009) afin d'identifier des clusters d'individus plus fortement associés entre eux qu'avec le reste du groupe. Nous avons utilisé une analyse hiérarchique des clusters avec l'option *modularity 1*, basée sur la différence entre la proportion de toutes les associations intra-cluster et la proportion estimée, calculée comme la somme de toutes les associations entre tous les individus (Whitehead 2009). Pour tous les

groupes, les coefficients de corrélation cophonétique sont supérieurs au seuil de 0,8, rendant pertinente l'utilisation des clusters mis en évidence.

Afin de comprendre l'impact de la parenté sur la distribution des relations affiliatives, nous avons testé l'effet des liens de parenté sur l'appartenance à un même cluster. Chez les mandrills, les femelles sont philopatriques (Setchell 1999). Nous avons donc considérés deux individus comme apparentés lorsqu'ils appartiennent à la même lignée maternelle. Les mâles et les femelles des trois groupes ne sont pas apparentés entre eux (Tableau 1).

Table 1: Details of maternal lineage displayed by the three groups of mandrills

Group	Group size	Number of females matriline*	Number of males matriline*	Total number of matriline	Number of unrelated individuals
E1	40	5	7	8	3
E2	45	9	10	13	6
E3	18	5	2	5	2

*Males and females could belong to the same matriline.

Pour chaque cluster, nous avons calculé :

- la proportion de femelles apparentées/non-apparentées
- la proportion de mâles apparentés/non-apparentés
- la proportion de femelles apparentées ou non aux mâles adultes
- la proportion de femelles apparentées ou non aux mâles subadultes.

Les proportions « apparentés » et « non-apparentés » ont été comparées à des distributions à probabilité égale grâce au test du chi-deux d'adéquation (Siegel & Castellan 1988).

Détermination des individus centraux

Dans une seconde partie, nous avons étudié le rôle des individus centraux dans la connexion du groupe. Pour ce faire, nous avons tout d'abord calculé la centralité betweenness pour chaque individu des trois groupes étudiés à l'aide du logiciel Gephi 0.8.1 (Gephi consortium 2008). La centralité betweenness est définie comme égale au nombre de plus courts chemins, reliant des paires d'individus, passant par l'individu considéré (Whitehead 2008). Cette mesure est particulièrement intéressante puisqu'elle reflète la

manière dont les individus sont connectés au sein du réseau (Wasserman & Faust 1994, Jacobs & Petit 2011). Afin d'identifier des individus ayant des valeurs de centralité particulièrement élevées, nous avons analysé la distribution de la centralité betweenness dans chacun des groupes. En effet, même si les individus ont des valeurs de centralité différentes, les différences entre individus sont plus importantes dans les réseaux de type scale-free que dans les réseaux de type aléatoire (Barabasi & Albert 1999, Erdős & Rényi 1960). Les distributions des centralités permettent ainsi d'identifier le type de réseau étudié, puisqu'un réseau de type scale-free a une distribution qui suit une fonction puissance, avec quelques individus particulièrement centraux, alors qu'un réseau de type aléatoire a une distribution suivant une fonction linéaire. Nous avons donc comparés les distributions de centralité des trois groupes à des fonctions puissances et linéaires grâce à un test d'estimation de courbes. Nous avons calculé l'AIC (Akaike Information Criterion) pour chaque test afin de sélectionner le meilleur modèle. L'AIC a été calculé grâce aux résidus de la somme des carrés :

$$AIC = n * \left[\ln \left(\frac{RSS}{n} \right) \right] + 2k$$

où n est le nombre d'observations et k le nombre de degrés de liberté. Dans les cas où les réseaux étaient de type scale-free, les individus ayant des valeurs de centralité particulièrement élevées ont été identifiés grâce au test des breakpoints développé sur R.

Le rôle des individus centraux

Afin de déterminer le rôle joué par les individus centraux isolés grâce aux analyses de la partie précédente, nous avons étudié la distribution des relations de ces individus centraux. Pour ce faire, nous avons tout d'abord calculé, pour chaque individu central, la proportion de relations intra-cluster et inter-cluster. A partir de ces proportions, trois catégories d'individus ont été déterminées (Fig. 1) :

- les individus centraux IN, ayant une plus forte proportion de relations intra-cluster
- les individus centraux OUT, ayant une plus forte proportion de relations inter-cluster

- les individus centraux IN/OUT, ayant des proportions équivalentes de relations intra- et inter-clusters.

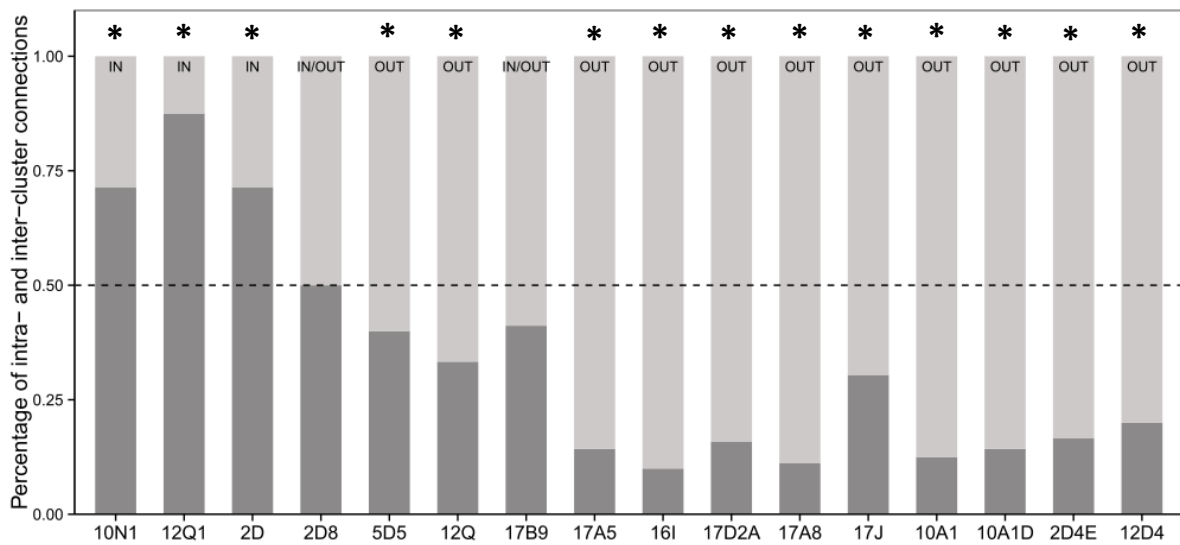


Figure 1: Determination of the type of central individuals

Proportion of IN relations (dark grey bars) and OUT relations (light grey bars) for each central individuals. The dashed line corresponds to similar proportions of IN and OUT relations.

*significantly different from equal distribution between IN and OUT relations (χ^2 of adequacy tests: $p < 0.05$).

Nous avons ensuite exploré les spécificités des différents types d'individus centraux. Pour chaque individu central IN, nous avons calculé la proportion moyenne de relations intra-cluster des autres membres du cluster, que nous avons comparé avec la moyenne des relations intra-clusters des individus centraux IN à l'aide d'un test de Wilcoxon pour échantillons appariés (Siegel & Castellan 1988). Les individus centraux IN/OUT ont été inclus à cette analyse. Pour les individus centraux OUT, nous avons calculé le nombre moyen de clusters connectés par les autres membres du groupe, que nous avons comparé au nombre moyen de clusters connectés par les individus centraux OUT à l'aide d'un test de Wilcoxon pour échantillons appariés (Siegel & Castellan 1988). Les individus centraux IN/OUT ont été inclus à cette analyse.

Enfin, parmi les individus centraux OUT, certains sont connectés à des individus isolés, non reliés à un cluster. Ces individus centraux OUT sont également nommés PERIPH. Afin de comprendre leur rôle dans la cohésion de groupe, nous avons testé l'impact de ces individus centraux PERIPH sur la stabilité du réseau, et ainsi leur potentiel rôle dans le maintien de la

cohésion du groupe. En effet, un réseau est défini comme stable si le retrait d'un individu n'affecte pas la structure de ce réseau (Lusseau 2003). Pour ce faire, nous avons simulé 1) le retrait des individus centraux PERIPH, 2) le retrait des autres individus centraux, et 3) le retrait d'individus choisis au hasard, suivant la technique décrite par Lusseau (2003). Les retraits aléatoires ont été répétés 10 fois par groupe (Manno 2008, Kanngiesser *et al.* 2011, Bret *et al.* 2013). La stabilité des réseaux a été évaluée en calculant la fragmentation du réseau après chaque retrait. La fragmentation du réseau est définie comme le nombre d'individus déconnectés du sous-groupe principal (Wasserman & Faust 1994). Nous avons comparé la fragmentation du réseau après les trois types de retrait grâce à un test non-paramétrique de Wilcoxon, avec une p-valeur calculée à l'aide des corrections de Monte-Carlo (Siegel & Castellan 1988, Field *et al.* 2012).

Toutes les analyses statistiques ont été réalisées grâce au logiciel R 3.1.0 (R Development Core Team 2013), avec un seuil de significativité $\alpha = 0.05$.

Résultats

Structure sociale d'un groupe de mandrills

Les femelles apparentées sont significativement plus fortement associées que les femelles non-apparentées ($\chi^2 = 29.160$, $df = 1$, $p < 0.01$, Fig. 2), alors que les mâles d'un même cluster ne présente pas d'apparentement particulier ($\chi^2 = 4.01$, $df = 1$, $p = 0.05$, Fig. 2). Lorsque l'on considère les relations mâles/femelles, on constate que les mâles adultes ne sont pas apparentés aux femelles du sous-groupe auquel ils appartiennent ($\chi^2 = 29.160$, $df = 1$, $p < 0.01$, Fig. 2). Enfin, concernant les mâles subadultes, nous n'avons pas trouvé de différence significative entre les proportions de femelles apparentées et non-apparentées ($\chi^2 = 0.036$, $df = 1$, $p = 0.549$, Fig. 2).

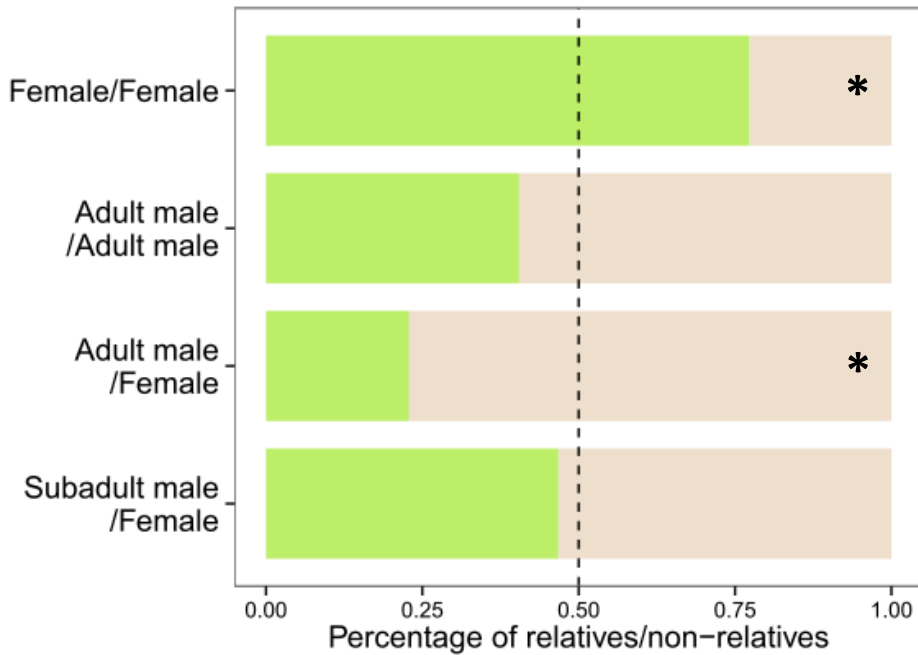


Figure 2: Kinship relationships within clusters in the three mandrill groups

Mean proportion per cluster of related (green bars) / non-related (pale brown) partners according to the type of relationships. Dashed line represents the randomness level.

* significantly different from randomness according to χ^2 of adequacy test.

Détermination des individus centraux

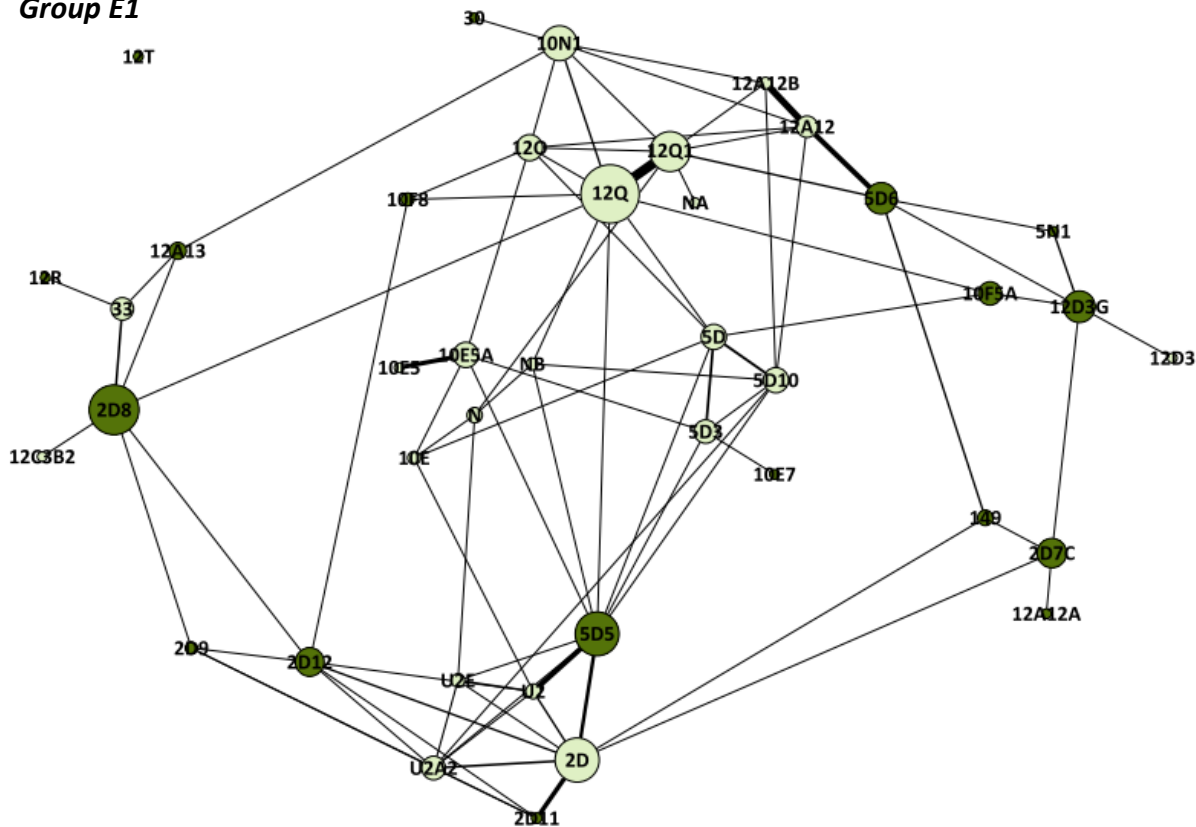
La distribution des mesures de centralité suit une fonction puissance dans les trois groupes étudiés (Tableau 2). Les trois réseaux d'affiliation présentent donc une structure scale-free, avec quelques individus occupant une position beaucoup plus centrales que les autres membres des groupes. Selon la méthode des breakpoints, l'on distingue 6 individus centraux dans le groupe E1 (Fig. 3), 6 individus centraux dans le groupe E2 (Fig. 3) et 4 individus centraux dans le groupe E3 (Fig. 3). L'on constate également que 75% des individus centraux sont des femelles.

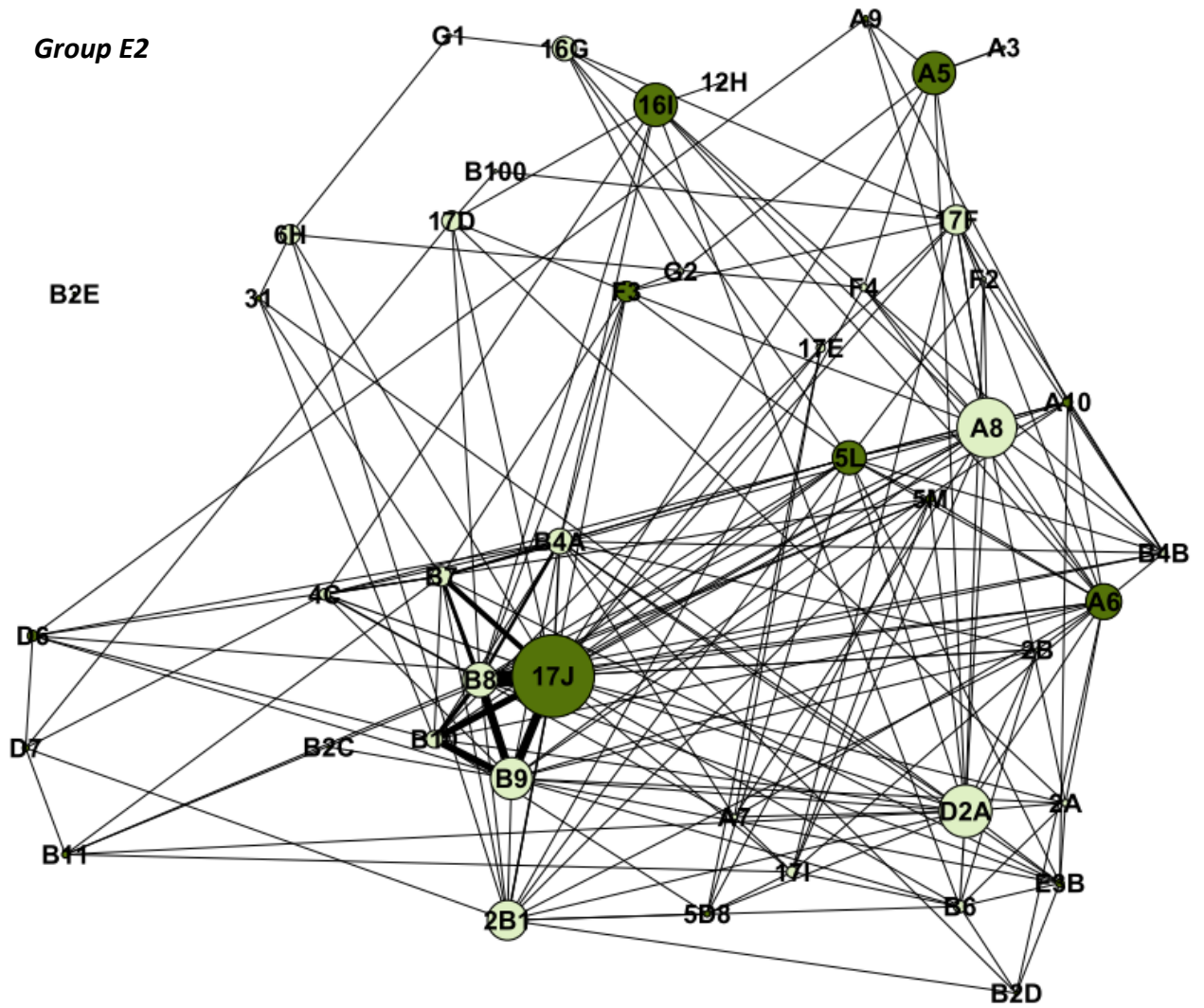
Table 2: Results of curve estimation tests on the distribution of betweenness centralities

Group	Function tested	F	p-value	AIC*
E1	Linear	232.2	< 0.01	64.6
	Power	977.7	< 0.01	23.7
E2	Linear	138.5	< 0.01	142.5
	Power	1167.7	< 0.01	91.8
E3	Linear	30.4	< 0.01	19.1
	Power	62.4	< 0.01	11.8

*The lowest the AIC is, the better the model is. Bold values correspond to lowest AIC values in each study group.

Group E1





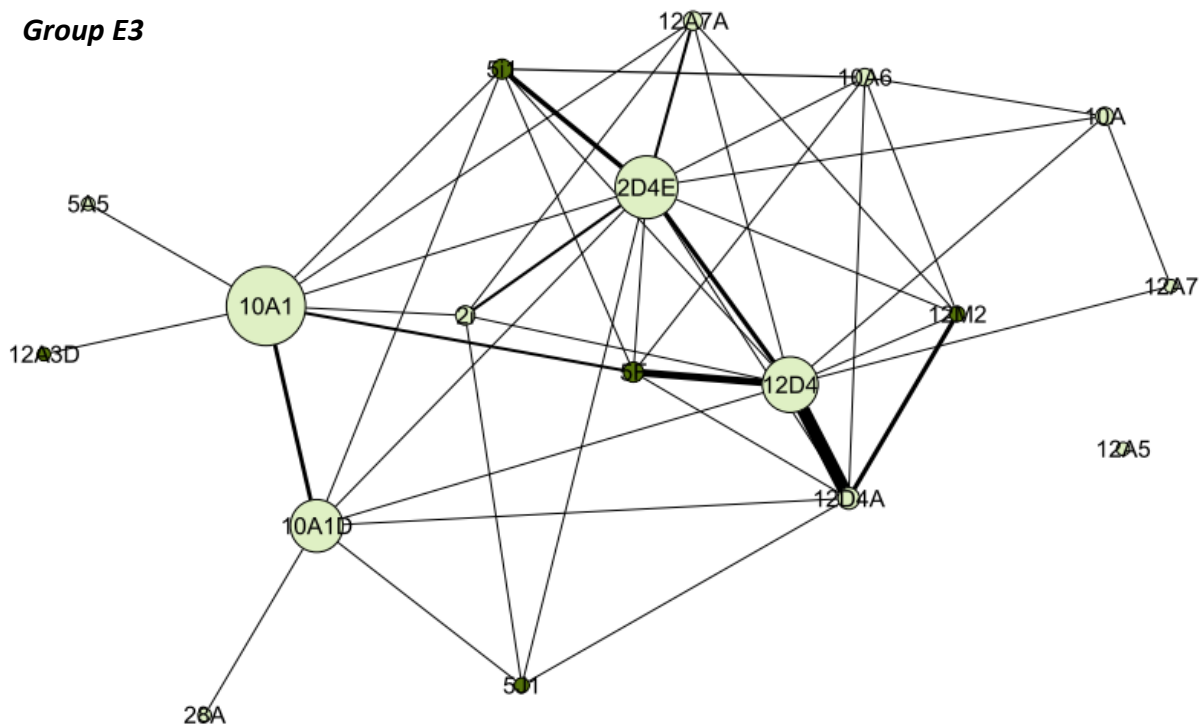


Figure 3: Representation of association networks of E1, E2 and E3 groups

Nodes represent individuals and the size of nodes is related to the individual's betweenness centrality, with bigger nodes corresponding to central individuals. Light green nodes correspond to females and dark green nodes correspond to males. Widths of lines represent the strength of association between two individuals. Individuals belonging to the same cluster are also clustered in the graph.

Rôle des individus centraux

Les individus centraux IN ont une proportion significativement plus élevée de relations intra-cluster que les autres membres de leur cluster ($Z = -2.02$, $p = 0.043$, $N = 5$; Fig. 4A). Ils entretiennent ainsi un plus grand nombre de relations au sein de leur sous-groupe que les autres individus. Les individus centraux OUT connectent significativement plus de clusters que les autres membres de leur cluster ($Z = -2.74$, $p = 0.002$, $N = 13$; Fig. 4B).

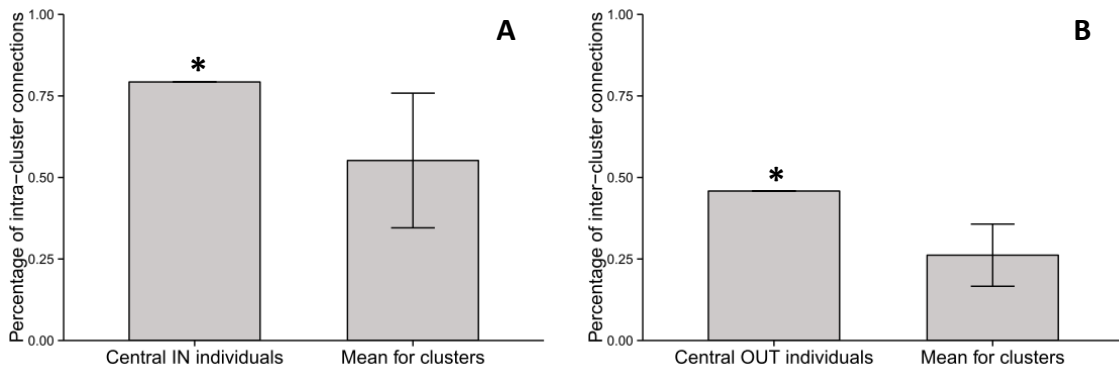


Figure 4: Relations specificities of IN and OUT central individuals

Representation of the distribution of A) IN relations and B) connected clusters for central individuals and other cluster partners.

*Statistically significant difference with significance level $\alpha = 0.05$.

Enfin, le retrait des individus centraux PERIPH augmente la fragmentation du réseau significativement plus que le retrait des autres individus centraux ($Z = -3.38, p = 0.001$, Fig. 5), ou que le retrait d'individus aléatoires ($Z = -2.71, p = 0.09$, Fig. 5). Aucune différence significative de fragmentation du réseau n'a été trouvée entre les retraits des autres individus centraux et d'individus aléatoires.

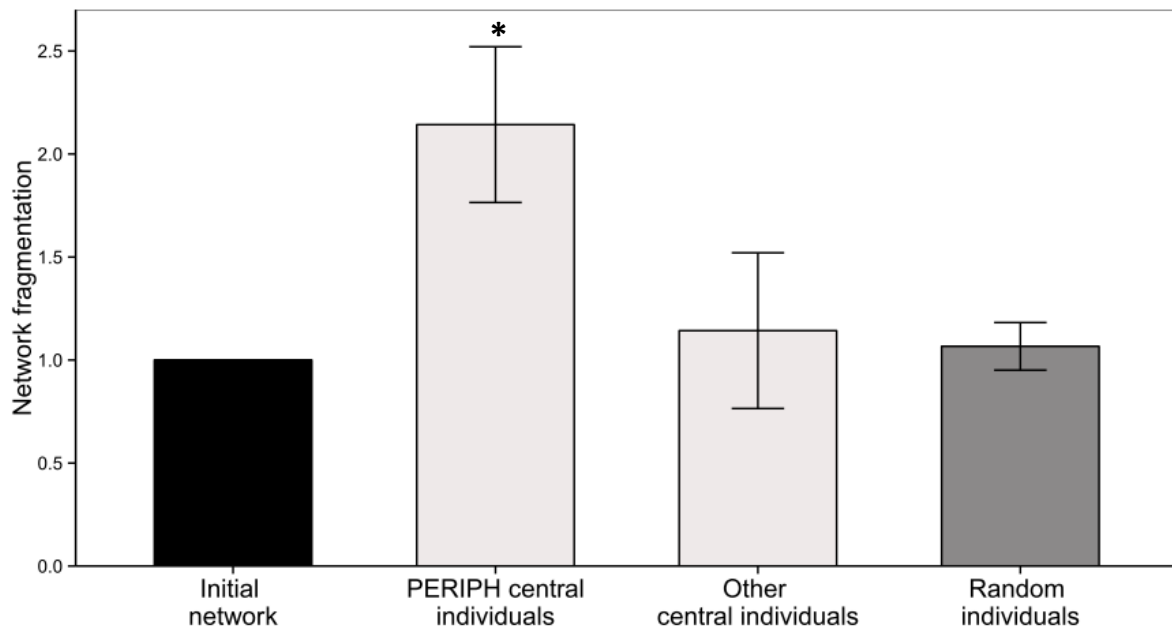


Figure 5: Evolution of network stability after the simulated removal of individuals

Network fragmentation after the removal of central individuals (light grey bars) and random individuals (dark grey bar). We also represented network fragmentation of the initial network (dark bar).

* Statistically significant difference with significance level $\alpha = 0.05$.

Discussion

Chez les mandrills, les femelles appartenant à un même sous-groupe sont également génétiquement apparentées, comme dans la plupart des autres espèces de Cercopithecinae présentant des groupes multi-mâles/multi-femelles, comme c'est le cas chez les macaques (Chapais & Berman 2004, Thierry *et al.* 2004, Mitani *et al.* 2012) ou encore chez la majorité des espèces de babouins (Silk *et al.* 1999). Ce résultat confirme ceux de précédentes études réalisées sur des groupes de plus petite taille, montrant que les individus apparentés entretiennent des relations sociales affiliatives plus fortes entre eux qu'avec des individus non-apparentés (Setchell 1999, Bret *et al.* 2013). Etablir des liens forts avec leurs apparentées permettrait ainsi aux femelles d'accéder à une meilleure position sociale (Kapsalis 2004) et d'assurer une meilleure survie à leur progéniture (Silk *et al.* 2009). Nous avons également mis en évidence que les mâles adultes ne sont pas apparentés aux femelles appartenant au même sous-groupe. Ce résultat est pertinent au regard de la philopatrie des femelles observée chez cette espèce en milieu naturel : à l'âge adulte, les mâles émigrent et les femelles restent dans leur groupe de naissance (Jouventin 1975, Abernethy *et al.* 2002). Dans nos groupes semi-captifs, les mâles fortement apparentés aux femelles sont en périphérie du groupe, mimant ainsi l'émigration des mâles observé en milieu naturel (Setchell & Dixson 2002).

Dans cette étude, nous avons isolé quelques individus occupant des positions très centrales au sein des relations affiliatives dans chacun des trois groupes. Nous avons également identifié deux types d'individus centraux, les individus centraux IN et OUT, assurant respectivement la connexion intra- et inter-cluster. Ces individus semblent être importants pour la cohésion du groupe dans son ensemble, permettant ainsi à tous les individus d'être connectés les uns aux autres. En effet, les individus centraux IN présentent un grand nombre de connexions intra-cluster, permettant ainsi de consolider les liens privilégiés entre les individus d'un même cluster. Les individus centraux OUT quant à eux permettent de connecter entre eux les différents clusters du groupe, permettant à ce dernier de constituer un ensemble. Si certains individus assurent les deux rôles, la majorité sont assurés par des individus différents, mettant ainsi en évidence une distribution des rôles entre différentes individus. Ainsi, à l'inverse des babouins hamadryas, les relations sociales affiliatives ne sont pas uniquement centrées sur quelques individus en particulier

(Swedell 2002, Swedell & Schreier 2009, Swedell *et al.* 2011). Les relations sont en effet plus distribuées, permettant ainsi de mieux répartir les différents rôles sociaux au sein du groupe. De plus, nous avons mis en évidence qu'une majorité des individus centraux sont des femelles. Là encore, ce résultat est en accord avec la philopatrie des femelles observée chez cette espèce (Jouventin 1975, Abernethy *et al.* 2002). Les femelles apparentées tissent ainsi des liens très forts entre elles, et sont alors au centre des relations sociales au sein du groupe. L'on constate en particulier que tous les individus centraux IN sont des femelles, les plaçant ainsi au centre des relations sociales affiliatives au sein des sous-groupes. Ces femelles centrales IN sont toujours observées en binôme au sein de leur cluster avec un individu central OUT, mâle ou femelle, assurant la connexion du cluster au reste du groupe.

Parmi les individus centraux OUT, on distingue deux types d'individus : ceux assurant la connexion entre les différents clusters, permettant ainsi au groupe de former un ensemble, et ceux qualifiés de PERIPH, reliés à des individus isolés. Nous avons montré que le retrait de ces individus centraux PERIPH provoque une fragmentation du réseau. Ainsi, ces individus PERIPH constituent les seuls liens permettant aux individus isolés qu'ils connectent de faire partie du groupe social. Ils semblent donc essentiels à l'intégration de ces individus isolés au sein du groupe. De précédentes études ont également mis en évidence l'importance des individus centraux dans la stabilité du réseau de relations interindividuelles grâce à des simulations théoriques de la perte de ces individus (Lusseau 2003, Manno 2008, Kanngiesser *et al.* 2011). Ces simulations ne permettent pas de conclure quant au réel impact de ces individus sur la dynamique des relations, mais l'on peut cependant émettre l'hypothèse d'un rôle crucial de ces individus dans la cohésion de groupe. Ces simulations constituent donc un excellent outil de prédiction du rôle social des individus.

Nous avons vu dans ce travail que les femelles constitueraient les éléments clé du groupe pour en assurer sa cohésion et permettre à tous les individus d'être connectés au groupe chez les mandrills. De plus, un des groupes étudiés, le groupe E3, ne présente aucun mâle occupant une position sociale centrale (Fig. 2), suggérant ainsi que les mâles centraux ne sont pas nécessaires à une bonne connexion du groupe. L'on peut alors se poser la question du rôle de ces mâles centraux, qui occupent tous une position de centraux OUT. Si la majorité sont en fait des individus centraux PERIPH, assurant ainsi le lien avec des individus isolés, certains d'entre eux connectent un grand nombre de clusters dans le groupe.

Ces individus centraux OUT sont également les mâles dominants des groupes considérés. Si l'on confronte le nombre de ces mâles centraux OUT à la proportion de mâles présents dans le groupe, on observe une augmentation des mâles centraux avec la présence de mâles adultes. Chez les mandrills, la reproduction étant quasiment exclusivement réservée aux mâles dominants, la compétition entre les mâles est très forte pour l'accession aux plus hauts rangs hiérarchiques (Jouventin 1975, Setchell 1999). De plus, lorsqu'ils sont blessés, les mâles dominants peuvent être exclus du groupe par des coalitions de femelles, les rendant alors particulièrement vulnérables (Smuts *et al.* 1987, Setchell *et al.* 2006). Ainsi, cette forte connexion des mâles dominants avec différents clusters au sein du groupe pourrait être une stratégie sociale de la part des mâles, leur permettant d'entretenir de bonnes relations avec l'ensemble des femelles du groupe, diminuant ainsi la probabilité d'éviction lors des périodes de vulnérabilité de ces mâles. Cette stratégie d'intégration sociale permettrait alors aux mâles de conserver leur rang hiérarchique pour une période plus longue, leur assurant une reproduction plus importante.

Chapitre 4

Les determinants du statut social

Etude 3: Lien entre statut social et personnalité chez deux espèces de macaques

L'identification des liens existant entre caractéristiques individuelles et statut social pourrait nous aider à expliquer pourquoi certains individus occupent des positions spécifiques au sein des réseaux de relations existant dans un groupe social. En plus des paramètres classiquement utilisés comme l'âge ou la parenté, nous pensons que la personnalité peut elle aussi prédire la position sociale de l'individu. Pour explorer les différents liens existants entre toutes ces variables, nous avons utilisé des observations comportementales ainsi que des questionnaires de personnalité dans deux groupes de macaques de Tonkean et de macaques rhésus, élevés en semi-liberté. En effet, le style social de ces espèces est à présent bien connu, en faisant de très bons modèles pour répondre à notre question. De plus, ces deux espèces de macaques sont placées à chaque extrémité d'un gradient de style social, les macaques de Tonkean étant une espèce tolérante tandis que les macaques rhésus sont une espèce intolérante, comme décrit dans les méthodes générales, rendant ces modèles d'autant plus pertinents lorsque l'on se pose la question de la co-évolution des variables. Dans un premier temps, nous avons étudié la structure des profils de personnalité caractéristiques de chaque espèce étudiée à l'aide d'analyses en composantes principales. Dans chaque espèce, quatre dimensions ont été isolées, définies différemment selon les espèces. Ces dimensions sont similaires à celles mises en évidence dans de précédentes études sur le même type d'espèces. Nous avons ensuite démontré l'existence d'un lien entre la personnalité mais aussi la parenté et l'âge avec le statut social de l'individu. Ce statut social est composé du rang de hiérarchie et de la centralité sociale. Ainsi, la position sociale est reliée à l'âge et à la dimension de personnalité Activité/Anxiété chez les macaques de Tonkean, alors que chez les macaques rhésus, le rang de dominance et la centralité sociale sont reliés à la parenté et la dimension de personnalité Confiance en soi/Anxiété. Chez les macaques de Tonkean, les individus occupant une position sociale élevée sont plus âgés mais également plus anxieux. Ceci est probablement dû à l'imprévisibilité des relations sociales observée chez cette espèce tolérante. Chez les macaques rhésus, les individus occupant une position sociale élevée sont plus confiants et ont plus de parents, ce qui est cohérent avec le degré élevé de népotisme décrit chez cette espèce.

ETUDE 3

Social status is related to personality in two *Macaca* species: Tonkean macaque (*M. tonkeana*) and rhesus macaque (*M. mulatta*)

Céline BRET^{1,2,3}, Jean-Louis DENEUBOURG³, Cédric Sueur^{1,2,3} & Odile PETIT^{1,2,3}

1 - Centre National de la Recherche Scientifique, Département Ecologie, Physiologie et Ethologie, Strasbourg, France.

2 - Université de Strasbourg, Institut Pluridisciplinaire Hubert Curien, Strasbourg, France

3 - Service d'Ecologie Sociale, Université libre de Bruxelles, Belgique

Soumise à **International Journal of Primatology**.

ABSTRACT

Identifying the links between individual characteristics and social status could shed light on why some individuals occupy specific positions in social groups. We consider that although classic parameters such as age or kinship can predict social positions, personality could also have a role in determining the social status of an individual. To address this question, we used behavioural observations and personality ratings in two semi-free ranging groups of Tonkean and rhesus macaques. The social style of these two primate species has been extensively studied, making them an excellent model for this investigation. Moreover, these two species are at either extreme of a socially tolerant/intolerant gradient, which is relevant when considering the evolution of variables. We investigated the personality structure displayed by these two species using principal component analysis and discovered four personality dimensions in each species that are similar to those found in other macaque species, and demonstrated that personality dimensions in addition to age and kinship were therefore related to social status variables, *i.e.* dominance rank and social centrality. More specifically, social position was related to age and the Anxiety/Activity personality dimension in Tonkean macaques, whereas in rhesus macaques, dominance rank and social centrality were related to kinship and the Confidence/Anxiety personality dimension. In Tonkean macaques, the older age and greater anxiety observed in dominant and socially central individuals is probably due to the unpredictability of social interactions observed in this tolerant species. Contrariwise, individuals occupying specific social positions in rhesus macaques also had a higher number of relatives and were more confident than other group members, in accordance with the nepotism already highlighted in this species.

INTRODUCTION

In mammal social groups, defined as individuals living together and having stable bonds, specific social positions result from the heterogeneity of agonistic and affiliative relationships between individuals (Krause & Ruxton, 2002). We thus generally observe dominant and subordinate individuals (Chase 2002, Bernstein 1981), with some individuals that have a central position in affiliative relationships (Kanngiesser *et al.* 2011, Lehman &

Ross 2011), and/or act as leaders during collective behaviours (Conradt & Roper 2005, Petit & Bon 2010).

Many studies have tried to identify the individual intrinsic characteristics which could predict the identity of group members occupying these specific social positions. Authors generally use age, sex or the number of kin to explain social status. Age has often been found to be a good predictor of social position. For example, adult males are dominant individuals in chimpanzees (*Pan troglodytes*: Newton-Fisher 2004) or hamadryas baboons (*Papio hamadryas*: Kummer 1968), whereas adult females dominate other group members in ring-tailed lemurs (*Lemur catta*: Kappeler 1990). In African elephants (*Loxodonta africana*), old dominant females, “matriarchs”, are known to lead the group throughout their environment to find water during dry seasons (McComb *et al.* 2001). Kinship can also affect social position, as related dyads had stronger relationships than non-related ones in savannah baboons (*Papio cynocephalus*: Silk *et al.* 2006), and the individuals that had more kin were also more dominant (Chapais 1988).

In the 80's, a new variable that scientists named “personality” has been defined as individual differences in behaviour that are stable over time and context (Gosling & John 1999, Carere & Eens 2005). First used to characterize humans (*Homo sapiens*: John 1990, Costa & McCrae 1992), personality was found in numerous animal species, including mammals (Gosling 2001, Freeman & Gosling 2010), birds (David *et al.* 2011; Fox *et al.* 2009), fish (Colléter & Brown 2011; Dahlbom *et al.* 2011) and even cephalopods (Mather & Anderson 1993). Depending on the species considered and the terminology used, a wide range of personality dimensions can be found (Réale *et al.* 2007). Six personality dimensions are classically described in primates: aggressiveness/dominance, confidence, sociability, anxiety/activity, opportunism and openness (Gosling & John 1999).

In the aforementioned studies, some authors highlighted the link between these personality dimensions and specific social status, *i.e.* dominance rank and social centrality, and personality was seen to be a potentially good predictor of social status. For instance, Anestis (2005) showed that more aggressive and less playful chimpanzees hold a higher rank in the dominance hierarchy than other individuals. Likewise, Konečná *et al.* (2012) showed that confident and opportunistic individuals hold high-ranks in the dominance hierarchy of

Barbary macaque populations (*Macaca sylvanus*). In brown capuchins (*Sapajus apella*), Morton and colleagues (2013) found that aggressive individuals were closer to other group members and were groomed more than their less aggressive congeners, suggesting a link between social status and the aggressiveness/dominance personality dimension. In complete contrast to this approach, Krause and colleagues (2009) suggested that in social mammals, individuals displaying a high sociability trait were more central than the other group members. Finally, in rhesus macaques, attentive individuals seemed to have a key role in monitoring and policing during conflicts (Flack *et al.* 2006), and sociable individuals were more likely to take part in affiliative interactions (Capitanio 1999).

These results do not allow us to definitely associate a personality trait to a specific social status, and further studies are needed. Moreover, as social status might be spread across both agonistic and affiliative relationship networks, studying these statuses simultaneously might help us to clarify whether a personality trait explains the behavior of individuals in general or only underlies any particular social position (*i.e.* dominance rank and social centrality).

In the present study, we evaluated the possible link between the social status of individuals, *i.e.* their dominance hierarchy and social centrality, and individual characteristics (age, kinship and personality). We used behavioural observations and personality ratings to evaluate two semi-free ranging groups of primates, namely rhesus and Tonkean macaques. Personality structure, defined as a set of personality dimensions (Réale *et al.* 2007), has already been demonstrated in different macaque species (Stevenson-Hinde & Zunz 1978, Capitanio 1999, Weiss *et al.* 2011, Konečná *et al.* 2012, Caine *et al.* 1983, Figueredo *et al.* 1995, Martau *et al.* 1985) but has not yet been studied in Tonkean macaques. We first looked for evidence of personality structure in both macaque species, using the same method for each group. We then investigated the structure analogy between rhesus and Tonkean macaques, and compared the dimensions obtained to those found in previous studies on macaque species (Capitanio 1999, Weiss *et al.* 2011, Konečná *et al.* 2012, Neumann *et al.* 2013).

In a next step, we explored the relation between individual and demographic variables (personality, age, kinship) and social status variables (dominance rank, social centrality) in

both species. Although the *Macaca* genus shows similarities in social organization between the different species, illustrated by the presence of multi-male/multi-female groups and female philopatry, this genus also displays strong differences in social style (Thierry *et al.* 2004). Indeed, macaque species are classified along an inter-individual tolerance scale comprising four grades (Thierry 2000). Grade 1 corresponds to intolerant species like rhesus macaques or Japanese macaques (*Macaca fuscata*), characterized by a steep dominance hierarchy, a high frequency of submissive behaviours and a low reconciliation rate (Chaffin *et al.* 1995, Thierry *et al.* 2008). Affiliative relationships are also highly biased by kinship, with kin individuals interacting more than non-kin individuals (Sueur *et al.* 2011a). Grade 4 corresponds to tolerant species such as Tonkean macaques or crested macaques (*Macaca nigra*), characterized by a slightly marked dominance hierarchy, many bidirectional conflicts, and a high rate of reconciliation and peaceful interventions during and after conflicts (Thierry *et al.* 2008, Petit & Thierry 1994a&b, Petit *et al.* 1997). Moreover, in these species, affiliative relationships are not particularly influenced by kinship (Petit *et al.* 1992). Given these different social styles, we therefore expect to observe different influences of personality in the two studied species. So, as interactions were less affected by kinship in Tonkean macaques, we expected personality to affect affiliative relationships in this species, with a Sociability/Friendliness-like dimension. Contrariwise, we expected to see a strong link between social status and kinship rather than personality in rhesus macaques. In both species, we also hypothesized that a link would exist between an Aggressiveness/Confidence dimension and the dominance hierarchy rank, as found previously in rhesus macaques (Capitanio 1999) and in Barbary macaques (Konečná *et al.* 2012), a grade 3 species.

METHODS

Study Groups and Observation Procedure

The two study groups of macaques were bred at the Strasbourg University Primatology Center, France, in semi-natural conditions. Each group lived in a 0.5 ha enclosure with trees, bushes and grassy areas. They had access to an inside shelter where commercial pellets and water were provided *ad libitum*. Fruit and vegetables were distributed once a week, outside observation sessions. The Tonkean macaque group was composed of 10 individuals: 1 adult

male, 5 adult females, 1 subadult male and 3 juveniles (2 and 3 years old). The rhesus macaques group was composed of 22 individuals: 2 adult males, 11 adult females, 2 subadult females, and 7 juveniles (see Table 1 for individual details).

Table 1. Age, sex and matriline of each individual for Tonkean and rhesus macaques.

ID	Sex	Age	Matriline ^a
<i>Tonkean macaques</i>			
Gaetan	Male	11	1
Jeanne	Female	12	2
Lady	Female	10	3
Néréis	Female	6	4
Olga	Female	8	5
Patsy	Female	7	6
Shan	Male	4	3
Tao	Male	3	4
Ujung	Female	2	3
Ulysse	Male	2	2
<i>Rhesus macaques</i>			
Rocco	Male	17	1
Polka	Male	8	1
Passion	Female	8	1
Vega	Female	3	1
Kabouki	Female	7	1
Jinseng	Female	14	1
Kinoa	Female	7	1
Coco	Female	14	2
Madmax	Female	11	2
Barnie	Female	11	2
Orlando	Female	11	2
Cléo	Female	16	2
Calcetines	Female	6	2
Lince	Female	11	1
Volga	Female	3	2

^a Each number corresponds to a different matriline.

Juveniles less than one year old were excluded from the analysis, as they spent all their time with their mother and their relationships with other group members were not stable (Sueur *et al.* 2011b). The two groups were observed by C. Sueur (C.S.), from November 2005 to March 2006 for Tonkean macaques, and from May 2006 to August 2006 for rhesus macaques. C.S. observed and videotaped the groups 4 hours per day, between 10:00 and

16:00. The two groups were used to human presence in their enclosure. As the groups were monitored on a daily basis by keepers and researchers, the dates of birth and mother-offspring kinship were known for all individuals.

Individual Characteristics Assessment

- *Personality*

The personality questionnaire is one of the classic methods used for personality assessment in non-human primates (Freeman & Gosling 2010). This method has been proved efficient by Weiss *et al.* (2012), whose study in apes showed that the personality dimensions obtained using this method were reliable and not anthropomorphic artefacts. Moreover, other studies have showed that personality ratings using this questionnaire are reliable across raters (Morton *et al.* 2013, Konečná *et al.* 2012, Weiss *et al.* 2011). As it was initially developed to evaluate apes, we used a simplified version of the Hominoid Personality Questionnaire (King & Figueredo 1997; personal communication by Thierry) including 43 items (see supplementary materials 1 for the detailed questionnaire). For each item, C.S. rated individuals between 1 (the subject does not exhibit this trait) and 7 (the subject exhibits this trait at a high frequency). In both species, we constructed a matrix using Kendall correlation coefficients between personality items, and determined which items were too strongly correlated in order to avoid extreme multicollinearity, as recommended by Field *et al.* (2012). To do so, we identified pairs of items displaying a very high τ correlation coefficient ($\tau > 0.8$), and we kept the most objective items among the two in each pair. We finally retained 29 items for Tonkean macaques and 32 items for rhesus macaques.

A principal component analysis (PCA) was then conducted on the selected personality items for both species. For each PCA, we selected four components, defined as a group of items, which all had eigenvalues above Kaiser's criterion of 1 (Field *et al.* 2012). Scree-plot analysis was used to confirm the suitability of this choice. We then applied an 'oblimin' oblique rotation to these components in order to have a better item distribution between components and to allow correlation between dimensions. Indeed, there is no *a priori* reason to assume that personality dimensions are not interdependent. As we found no correlation between personality dimensions in both Tonkean and rhesus macaques (with

correlation coefficients of up to 0.18 for Tonkean macaques and up to 0.28 for rhesus macaques), we applied a 'varimax' orthogonal rotation to the components. In both species, the interpretation of the four components was based on the high-loading of single items (item loadings should be above |0.4|, according to Kaiser's criterion). If an item had loadings above |0.4| for more than one component, we assigned it to the component with the highest loading, to create unit-weighted component scores (Gorsuch 1983). In order to calculate these scores, we assigned an item weight of 1 (positive loading) or -1 (negative loading) to items with salient loadings (Weiss *et al.* 2011). Components were then interpreted using item composition. The four personality variables were then used, in addition to age, as intrinsic variables.

- *Kinship*

Considering the female philopatry of these two species (Thierry *et al.* 2004), motherhood was only considered to assess the relatedness of dyads. A kin ratio was calculated for each individual by dividing the number of maternal relatives by the number of non-relatives (Sueur *et al.* 2011a).

Social Status Assessment

- *Hierarchy*

Dominance relationships were assessed using data from supplantations and unidirectional conflicts that occurred spontaneously during observation phases and drinking competition tests around a single source of orange juice. We then constructed aggression/supplantation matrices in both groups and carried out an analysis of hierarchical rank order via Socprog 2.4 (Whitehead 2009).

- *Affiliative relationships*

Instantaneous scan sampling (Altmann 1974) was used to record the position of each individual every 15 minutes. Scans were discarded when all individuals were not simultaneously visible. A total of 111 scans were recorded between November 2005 and March 2006 for Tonkean macaques, and 88 scans were collected between May 2006 and August 2006 for rhesus macaques. We then constructed contact matrices based on body contacts for each dyad (social grooming, play or contact sitting). Finally, we calculated the eigenvector centrality for each individual in the two groups. This eigenvector centrality corresponds to the number and strength of relationships between group members and each individual concerned (Whitehead 2008). This coefficient is considered to be the most appropriate centrality measure for our study as it not only reflects all the social relationships of an individual, but also shows how affiliated individuals are connected (Wasserman & Faust 1994, Jacobs & Petit 2011).

Data Analysis

We performed a principal component analysis for each group to study the relation between individual and demographic variables (personality, age, kin ratio) and social status variables (dominance rank, social centrality). All variables were centered and standardized before applying the PCA procedure. In both PCA, we selected three components, defined as a group of variables, which had eigenvalues above Kaiser's criterion of 1 (Field *et al.* 2012). Scree-plot analysis was used to confirm the suitability of this choice. A varimax orthogonal rotation was then applied to each PCA in order to obtain a better distribution of variables between the components.

All statistical tests were carried out with R 3.1.0 (R Development Core Team, 2013) with a significance level of $\alpha = 0.05$. We used *corpcor*, *GPArotation* and *psych* packages to run the principal component analyses (Schäfer *et al.* 2013, Bornaards *et al.* 2005, Revelle 2014).

RESULTS

Personality Structure

- *Tonkean macaques*

The Tonkean PCA was applied to the 29 selected items, and we extracted four components explaining 81.2% of the variance. The variable loadings of these four dimensions are presented in Table 2. The first component was defined by loadings of items related to activity (*e.g.* active, playful or lazy), and by loadings of items related to anxiety (*e.g.* anxious, fearful or suspicious). High-scoring individuals were thus more active and less anxious than low-scoring individuals. We therefore entitled this component *Anxiety/Activity*. The second component was characterized by high loadings of items related to self-confidence and aggressiveness (*e.g.* challenging, confident or reckless). High-scoring individuals were therefore more determined and challenging than low-scoring congeners. This component was labeled *Confidence*. The third component loaded positively to items related to social interactions (*e.g.* sociable, protective, soothing or appreciated). High scorers were thus more sociable to low-scoring individuals, who were solitary and clumsy in their interactions with others. We therefore labeled this component *Sociability*. Finally, the fourth component was made up of high loadings on items such as sensitive or friendly behaviour. High scorers were then more attentive to others and less selfish low scorers that were more distractible. We therefore named this component *Attention*.

Table 2: Item loadings for each component issued from the principal component analysis for the personality questionnaire in both Tonkean and rhesus macaques. Salient loadings ($>|0.4|$) are in boldface.

	Tonkean macaques ^a				Rhesus macaques ^b			
	Anx/Act	Conf	Soc	Att	Soc	Conf/Anx	Act	Indep
Active [†]	0.85	0.07	-0.41	0.17	-	-	-	-
Affective*	-	-	-	-	0.66	-0.28	-0.08	0.55
Anxious	-0.78	0.13	-0.38	0.22	-0.40	-0.72	0.00	-0.42
Appreciated	0.16	0.08	0.84	-0.14	0.74	0.17	-0.50	0.29
Cautious*	-	-	-	-	-0.18	0.00	0.66	0.18
Challenging	0.10	0.69	-0.40	-0.30	-0.58	0.66	0.02	0.14
Confident	0.51	0.79	0.26	0.06	0.02	0.93	-0.08	0.06
Curious*	-	-	-	-	-0.16	0.66	0.63	0.12

Depressed	-0.67	-0.25	-0.43	-0.34	0.06	-0.36	-0.10	-0.84
Determined [†]	0.30	0.86	0.13	0.15	-	-	-	-
Distractible	-0.02	-0.20	-0.17	0.84	0.17	0.22	-0.91	0.19
Envious*	-	-	-	-	-0.50	0.45	0.31	-0.32
Erratic*	-	-	-	-	-0.04	-0.33	-0.04	-0.84
Explorative	0.57	0.59	-0.42	0.07	-0.06	0.46	0.66	0.03
Fearful	0.72	0.36	0.15	-0.25	0.18	0.77	-0.09	0.30
Friendly	0.02	0.31	0.39	0.80	0.76	0.00	-0.28	0.48
Imitative	-0.78	-0.14	-0.11	-0.26	-0.46	0.14	-0.56	-0.24
Impulsive*	-	-	-	-	0.66	-0.56	-0.25	-0.10
Independent	0.08	-0.67	0.29	0.24	0.34	-0.23	0.47	0.63
Insensitive	0.14	-0.26	0.19	0.89	0.81	-0.34	0.16	0.14
Irritable*	-	-	-	-	-0.62	0.68	0.14	0.04
Lazy	0.90	-0.06	-0.34	-0.07	-0.15	0.58	0.50	-0.20
Manipulative*	-	-	-	-	-0.48	0.76	0.02	0.17
Neophobic [†]	0.41	0.59	-0.20	-0.44	-	-	-	-
Peaceful	-0.41	0.83	0.30	-0.14	0.31	0.85	-0.04	0.15
Playful	0.77	-0.37	-0.26	0.39	-0.05	0.08	0.91	0.29
Predictable	-0.50	-0.44	0.32	-0.61	0.35	-0.31	-0.24	0.67
Protective	-0.12	0.02	0.78	0.16	0.79	0.34	-0.18	0.02
Reckless [†]	0.57	0.69	-0.20	0.14	-	-	-	-
Sensitive	0.07	0.00	0.36	0.83	0.81	-0.31	-0.11	-0.12
Sociable	0.27	0.16	0.84	0.37	0.60	0.24	0.25	0.53
Socially clumsy	-0.26	-0.32	0.41	0.13	0.85	0.08	-0.17	0.29
Solitary*	-	-	-	-	0.35	0.24	0.33	0.75
Soothing	-0.14	0.02	0.82	0.39	0.85	0.08	-0.03	0.30
Stable*	-	-	-	-	0.56	0.12	-0.69	0.33
Stingy	-0.09	0.53	-0.44	-0.62	-0.37	0.74	-0.07	-0.30
Suspicious [†]	0.65	0.31	0.10	0.01	-	-	-	-
Timid [†]	0.02	0.89	0.24	0.02	-	-	-	-
Unstable [†]	-0.17	-0.60	0.77	0.01	-	-	-	-
Eigenvalue	2.977	2.635	2.194	1.709	3.294	2.807	2.161	1.461
% variance explained	30.6	23.9	16.6	10.1	33.9	24.6	14.6	6.7
Cumulative variance explained	30.6	54.5	71.1	81.2	33.9	58.5	73.1	79.8

^aAnx/Act = Anxiety/Activity, Conf = Confidence, Soc = Sociability, Att = Attention.

^bSoc = Sociability, Conf/Anx = Confidence/Anxiety, Act = Activity, Indep = Independence.

*This item was removed from the Tonkean macaques PCA in order to avoid extreme multicollinearity.

[†] This item was removed from the rhesus macaques PCA in order to avoid extreme multicollinearity.

- *Rhesus macaques*

The rhesus PCA was applied to the 32 selected items, and we extracted four components explaining 79.8% of the variance. The variable loadings for the four dimensions are presented in Table 2. The first component loaded highly for items related to social interactions such as being sociable, affective, friendly, sensitive or soothing. High scorers were thus more sociable to low scorers, who were solitary and clumsy in their interactions with others. We therefore labeled this component *Sociability*. The second component was defined by positive loadings for items related to confidence (being challenging, selfish, confident or irritable), and by negative loadings for items related to anxiety (fearful or anxious behaviour). High-scoring individuals were thus more confident and challenging, and less anxious than low-scoring congeners. This component was therefore called *Confidence/Anxiety*. The third component was characterized by high loadings for items related to activity (playful, explorative or distractible behaviour). High-scoring individuals were therefore more active and less stable than low-scoring individuals. This component was thus labelled *Activity*. Finally, the fourth component was made up of high negative loadings for items (solitary, independent or depressed behaviour). Low scorers were therefore more solitary in comparison to high scorers, who were more dependent on contact with others. We therefore named this component *Independence*.

Individual Characteristics And Social Status

- *Tonkean Macaques*

We selected three components with eigenvalues above Kaiser's criterion of 1. They explained 80% of the dataset variance. The first component PC1 loaded positively onto social centrality and age (Table 3). PC1 also loaded negatively with dominance rank and *Anxiety/Activity*. Individuals displaying a higher dominance rank also had greater social centrality, were older, more active and less anxious than lower-ranking individuals. The second component PC2 was characterized by high loading for the kinship, *Sociability* and *Attention* variables: individuals with more kin were also more sociable and attentive. Finally,

the third component PC3 loaded highly onto kinship, *Confidence* and *Anxiety/Activity*: individuals with more kin were also more confident, more active and more relaxed (for loading details, see Table 3).

Table 3: Variable loadings for each component of the Tonkean macaques' principal component analysis. Salient loadings ($>|0.4|$) are in boldface.

Variable	PC1	PC2	PC3
Dominance rank	-0.92	0.33	-0.03
Social centrality	0.65	0.20	0.13
Kin ratio ^a	-0.24	0.67	0.59
Age	0.94	-0.18	-0.11
Anxiety/Activity	-0.64	0.11	0.73
Sociability	-0.07	0.76	-0.21
Confidence	0.36	-0.24	0.83
Attention	-0.01	0.83	0.05
Percentage of variance	0.41	0.20	0.19
Cumulative percentage of variance	0.41	0.61	0.80

^aThis variable loaded above the $|0.4|$ Kaiser's criterion onto two different components.

- *Rhesus Macaques*

As in Tonkean macaques, three components with eigenvalues over Kaiser's criterion of 1 were selected. They explained 89% of the dataset variance. The first component PC1 loaded positively onto social centrality, kinship and *Confidence/Anxiety*. PC1 loaded also negatively with dominance rank. Individuals displaying high levels of confidence and low levels of anxiety had also higher hierarchical rank, higher social centrality and more kin. The second component PC2 was characterized by loading on age, *Sociability* and *Activity* variables: younger individuals were also more active and less sociable than older individuals. Finally, the third component PC3 loaded highly onto *Sociability* and *Independence*: more sociable individuals were also less independent (for loading details, see Table 4).

Table 4: Variable loadings for each component of the rhesus macaques' principal component analysis. Salient loadings ($>|0.4|$) are in boldface.

Variable	PC1	PC2	PC3
Dominance rank	-0.96	0.16	-0.06
Social centrality	0.94	-0.03	-0.02
Kin ratio	0.79	0.04	-0.39
Age	-0.07	-0.97	0.05

Confidence/Anxiety	0.93	0.25	0.04
Sociability ^a	-0.12	-0.43	0.79
Activity	-0.05	0.95	0.06
Independence	0.03	0.31	0.92
Percentage of variance	0.42	0.27	0.20
Cumulative percentage of variance	0.42	0.70	0.89

^aThis variable loaded above the |0.4| Kaiser's criterion onto two different components.

DISCUSSION

In this study, we highlighted the personality structure exhibited by both Tonkean and rhesus macaques. We then linked these personality dimensions not only to the social status of animals, but also to namely age and kinship. In both species, the personality structure we found was close to that generally described in macaque species. We found a common dimension for both Tonkean and rhesus macaques, describing the propensity of an individual to interact in an appropriated manner with conspecifics: *Sociability*. This dimension is classically found in all *Macaca* species (Stevenson-Hinde *et al.* 1980, Capitanio 1999, Weiss *et al.* 2011, Konečná *et al.* 2012, Neumann *et al.* 2013). In Tonkean macaques, we also found a second socio-positive dimension we called *Attention*, describing the ability of an individual to detect the mood of his conspecifics, but also to focus on its own activity. To date, only one previous study in crested macaques (*Macaca nigra*) has highlighted the existence of two distinct friendliness-like dimensions in macaque species (Neumann *et al.* 2013). Indeed, Tonkean and crested macaques are both tolerant species within the *Macaca* social style scale (Thierry 2007), and therefore have a more complex social network than intolerant species such as rhesus macaques, which have a more constrained network of social interactions (Thierry 2007). This complexity underlying social relationships in tolerant species could lead to the division of the Sociability personality dimension into more specific dimensions.

Three common sub-dimensions were found in both species. All three have been described in previous studies of macaque personality (Stevenson-Hinde *et al.* 1980, Capitanio 1999, Weiss *et al.* 2011, Konečná *et al.* 2012, Neumann *et al.* 2013): *Confidence*, characterized challenging, confident or irritable behaviour; *Anxiety*, based on items such as anxious or fearful; and *Activity*, including explorative and playful behaviour. These sub-

dimensions are similar to those described by Weiss *et al.* (2011) in a field study of rhesus macaques. However, the *Confidence* sub-dimension that we pinpointed, grouped together the Confidence and Dominance dimensions described in Weiss *et al.* (2011) study. Nevertheless, even if these three sub-dimensions were present in Tonkean and rhesus macaques, they were combined differently in each species. In rhesus macaques, *Confidence* included items related to anxiety, with more confident individuals also seen to be more relaxed. We therefore labelled this dimension *Confidence/Anxiety* for this species. In Tonkean macaques, the *Anxiety* dimension was separated from *Confidence*, but contained items related to activity, and we therefore labelled this dimension *Anxiety/Activity*. Anxious individuals were also less active than relaxed individuals, as anxious or depressed individuals could be more prostrate and therefore less active. This dimension is comparable to the Anxiety dimension found in crested macaques (Neumann *et al.* 2013) and the Activity/Excitability dimension found in Barbary macaques (Konečná *et al.* 2012), both being tolerant species. In contrast, the *Activity* dimension was separated from *Anxiety* items in rhesus macaques, and grouped traits were linked not only to physical activity and exploration, but also to attention traits like being distractible, stable or cautious. Again, we seemed to have structural differences in personality dimensions according to macaque social style, as previously suggested by Neumann *et al.* (2013). Lastly, we found an *Independence* dimension in rhesus macaques, reflecting the social independence of individuals and characterized by solitude, erratic behaviour or independence. To our knowledge, this dimension has never been described in any macaque species, and combination of behaviours from the Anxiety and Sociability dimensions is also a new finding (Capitanio 1999, Weiss *et al.* 2011, Konečná *et al.* 2012).

Our results illustrate the difficulty to isolate the Openness dimension, as already reported in previous captive and wild studies (Stevenson-Hinde *et al.* 1980, Capitanio 1999, Konečná *et al.* 2012, Neumann *et al.* 2013). Indeed, this has only been achieved by Weiss *et al.* in their study on rhesus macaques (2011). One explanation could be that rearing conditions could impede the display of the complete behavioural repertoire of individuals, preventing us from differentiating the Openness dimension behaviours from those belonging to other dimensions. Moreover, the small sample size we had may also have prevented us from efficiently isolating all the personality dimensions. Nonetheless, the *Activity* and

Anxiety dimensions we recorded were comparable to those described by Weiss *et al.* (2011), and which had not been properly isolated in other studies (Stevenson-Hinde *et al.* 1980, Capitanio 1999). Moreover, even if our sample size was smaller than that typically recommended for principal component analysis (Guadagnoli & Velicer 1988), recent studies have shown that this kind of dataset could also yield stable personality structures (deWinter *et al.* 2009). Additionally, Konečná *et al.* (2012) found comparable dimensions using principal component analysis and regularized exploratory factor analysis, a factor extraction method specially designed for small sample size (Jung & Takane 2008).

The main objective of this study was to evaluate the influence of individual characteristics (personality, age and kinship) on acquired social status variables (dominance rank and social centrality). The two species shared some similarities in the relationship between variables (see Figure 1). We highlighted that dominance rank, social centrality and *Anxiety* sub-dimension were linked in both rhesus and Tonkean macaques. While the link between dominance rank and centrality was identical between the two species, with higher-ranking individuals occupying more social central positions than lower-ranking individuals, the link between these two variables and *Anxiety* was the complete opposite. Indeed, in Tonkean macaques, the *Anxious/Activity* composition dimension showed the higher-ranking and central individuals to also be the most anxious and the least active. Considering both the high level of tolerance and the high frequency of bidirectional conflicts exhibited by this species, the outcomes of social interactions might be more unpredictable in Tonkean macaques than in rhesus macaques, which display a very marked dominance hierarchy with essentially unidirectional conflicts (Chaffin *et al.* 1995, Petit 1996, Thierry *et al.* 2008). As a consequence, unpredictability in this species could lead to a higher level of stress for the individuals that frequently interact with the rest of the group. In line with this hypothesis, higher-ranking and central individuals were also more relaxed in rhesus macaques, as the outcomes of interactions are more predictable in this intolerant species (Thierry *et al.* 2008). According to the *Confidence/Anxiety* dimension found in this species, higher-ranking and central individuals were also more confident than other group members. Given the composition of this personality dimension, confident individuals could be more inclined to engage in interactions with other group members, including agonistic ones. All these results confirm those found in previous studies on other primate species. In Barbary macaques,

dominance rank was also linked to a Confidence personality dimension (Konečná *et al.* 2012), whilst more aggressive brown capuchins were seen to be groomed more frequently than non-aggressive individuals, suggesting a central social position in the group (Morton *et al.* 2013). In another study, socially competent vervet monkeys were found to be high-ranking individuals (*Cercopithecus aethiops sabaesus*: McGuire *et al.* 1994).

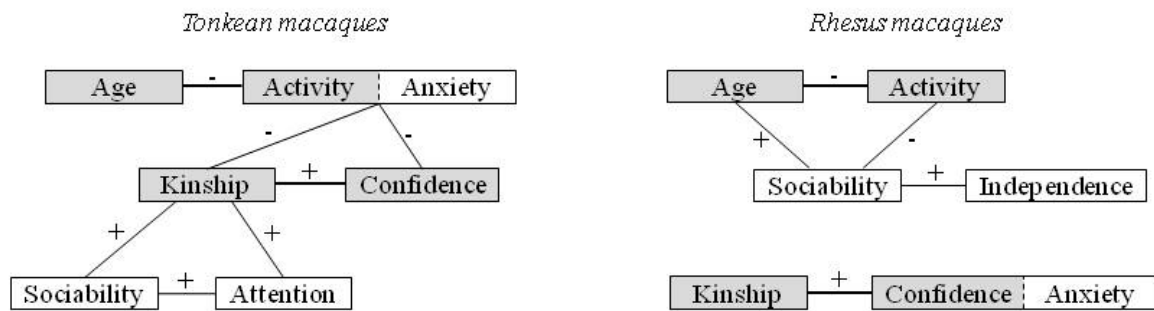


Figure 1: Summary diagram of individual characteristics co-variation in both Tonkean and rhesus macaques. “+” and “-” signs correspond respectively to positive and negative co-variation between variables. Boxes containing two personality labels separated by dotted lines correspond to personality dimensions constituted by items describing both labels. Gray boxes represent similarities between the two species.

We also found that confident individuals with a high dominance rank and a central social position were also those with a greater number of relatives among group members in rhesus macaques. This result confirmed that affiliative relationships were constrained by kinship in this species, resulting in a central position for individuals belonging to large matriline in the group (Thierry *et al.* 2004, Sueur *et al.* 2011a). Contrariwise, we did not find any link between social status variables and kinship in Tonkean macaques, reflecting their less kin-biased relationship distribution (Petit *et al.* 1992). However, in this species, individuals holding a key position in terms of social status were also older. This is consistent with the findings of a previous study in African elephants: older individuals might have a greater experience of the environment, thus occupying a more central position in the group’s life (McComb *et al.* 2001). These results suggest that social status variables such as social centrality or dominance rank could therefore be the outcome of a combination of personality and physical traits, as suggested by Gosling & John (1999).

Our study also reveals co-variation between individual characteristics in both rhesus and Tonkean macaques (Figure 2). Firstly, a co-variation was found between age and the *Activity* sub-dimension in both species, with older individuals being less active than young individuals (Némoz-Bertholet 2003). In rhesus macaques, these two variables also co-varied with *Sociability*: sociable individuals were also older and less active. Indeed, older individuals are more experienced in social interactions and behave in more appropriate manner than young congeners. In this species, we also found a logical link between the two socio-positive personality dimensions, *Sociability* and *Independence*, with sociable individuals also being less independent. In Tonkean macaques, we found two covarying sets of personality dimensions: 1) *Sociability* and *Attention*, with sociable individuals being also more attentive to the moods of their conspecifics, thus allowing them to behave in an appropriate manner towards them; 2) *Anxiety/Activity* and *Confidence*, with confident individuals being also more anxious and less active. Although confident individuals could interact more frequently with conspecifics, the characteristic unpredictable outcomes of interactions in this tolerant species (Thierry 2008) result in an instability that could lead to a higher level of stress for any individuals that frequently interact with the rest of the group. Finally, these two sets of co-variables were also linked to kinship: individuals with more kin were more sociable and attentive, but also more confident and anxious. Although relationships are not biased by kinship in Tonkean macaques (Petit *et al.* 1992), macaque societies are organized in matriline, and the young are dependent on their mother during their first years of life. We could therefore hypothesize that the more an individual experiences numerous social interactions with a high number of related individuals during their development, the more sociable and confident they will be when they reach adult age (Petit *et al.* 2008).

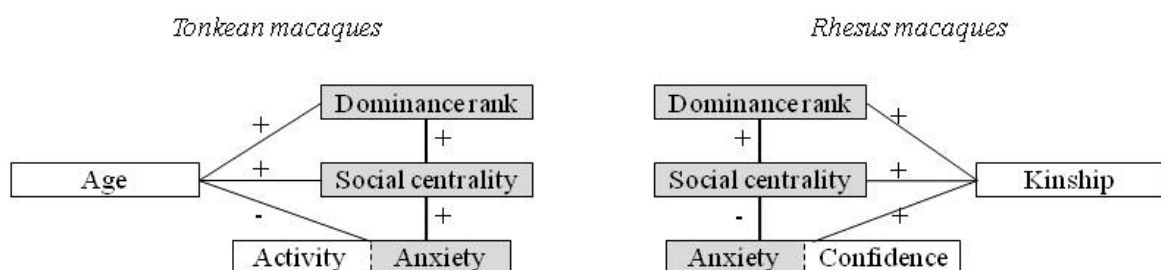


Figure 2: Summary diagram links between individual characteristics and social status in both Tonkean and rhesus macaques. “+” and “-” signs correspond respectively to positive and negative co-variation between variables. Boxes containing two personality labels separated

by dotted lines correspond to personality dimensions constituted by items describing both labels. Gray boxes represent similarities between the two species.

CONCLUSION

In this study, we found four personality dimensions in each macaque species: *Anxiety/Activity, Confidence, Sociability* and *Attention* in Tonkean macaques; and *Sociability, Confidence/Anxiety, Activity* and *Independence* in rhesus macaques. Even if did not successfully isolate the Openness dimension, our structure was similar to that described across large samples of wild rhesus and crested macaques. Moreover, our results confirm and enrich previous studies on the description of personality structure and its link with social status variables in rhesus macaques and other primate species, and emphasize the link between personality and social status variables. We found that whilst confident individuals were more inclined to have a high social status in rhesus macaques, dominant and central individuals were older and more anxious in Tonkean macaques, probably due to unpredictable interaction outcomes. Indeed, a system of complex alliances and the bidirectionality observed during conflicts in Tonkean macaques make it difficult for individuals to preserve social positions with advancing age. Additionally, our results were in line with what we know about social structure in *Macaca* species, and reveal a link between kinship and social status in rhesus macaques that has not been found in Tonkean macaques. Further research in *Macaca* species is still necessary to explore the link between personality and social status in other tolerant-intolerant grades and confirm the expression of personality according to social style. It is now well known that differentiation between social styles in *Macaca* species follows the main phylogenetical radiations observed in this genus; if evolution of personality follows the same pattern, this model could partly explain the emergence of the tolerant-intolerant gradient in macaques.

ACKNOWLEDGMENTS

The authors are grateful to J. Lignot (Munro Language Services) for language editing. While preparing the manuscript, Céline Bret was supported by the European Doctoral College of the University of Strasbourg, the Fonds de Meurs-François and the Alice and David Van Buuren Foundation in Bruxelles. Cédric Sueur was supported by the University of

Strasbourg Institute for Advanced Studies (USIAS) and the Fyssen Foundation. Odile Petit was supported by the USIAS. This work was non-invasive and respected both French legal requirements and ASAB/ABS Guidelines for the Use of Animals in Research.

Chapitre 5

Impact du statut social sur les processus décisionnels

Etude 4: Propension individuelle à initier un déplacement chez deux espèces de macaques

Chez beaucoup d'espèces les prises de décisions lors des déplacements collectifs sont dépendantes de quelques individus spécifiques qui jouent un rôle clé dans ces processus. Ces individus sont généralement à l'origine de tentatives de départs plus nombreuses que les autres membres du groupe. Selon les espèces, ces individus initiant plus fréquemment ont été décrits comme étant plus âgés, plus centraux socialement, occupant un rang de dominance plus élevé, ou encore ayant des besoins énergétiques plus importants. Cependant, dans la majorité des études portant sur les primates, la personnalité est souvent négligée, et les différents facteurs sont considérés séparément. Dans notre étude, nous avons exploré l'influence de toutes ces variables sur la propension des individus à initier des déplacements, qu'ils soient suivis ou non. Pour ce faire, nous avons relevé l'identité des initiateurs chez deux espèces de macaques avec des styles sociaux opposés : les macaques de Tonkean qui sont tolérants, et les macaques rhésus qui sont intolérants. Nous avons ensuite évalué l'influence de l'âge, des besoins énergétiques, du rang de dominance, de la centralité sociale et de la personnalité sur le nombre d'initiations effectuées par chaque individu. Dans les deux espèces, tous les adultes initient des déplacements, mais la distribution de ces initiations n'est pas homogène entre tous les individus. Nos résultats montrent qu'aucun des facteurs testés ne semble influencer la distribution du nombre d'initiations chez les macaques rhésus. De plus, une simulation avec des probabilités équivalentes d'initier pour tous les individus permet d'obtenir une distribution similaire à celle observée : tous les individus pourraient alors initier un déplacement quelque soit leur statut chez cette espèce. A l'inverse, les besoins énergétiques sont un paramètre suffisant pour expliquer les différences dans la propension à initier un déplacement chez les macaques de Tonkean : plus les besoins physiologiques d'un individu sont élevés, plus il initie. De plus, les individus inactifs initient moins de mouvements que les individus actifs. Les différences de styles sociaux semblent donc conduire à différents mécanismes permettant la régulation de la propension des individus à initier des déplacements dans le genre *Macaca*.

ETUDE 4

Influence of individual and social characteristics on the propensity to initiate a movement in two macaque species

Céline BRET^{1,2,3}, Jean-Louis DENEUBOURG³, Cédric Sueur^{1,2,3} & Odile PETIT^{1,2,3}

1 - Centre National de la Recherche Scientifique, Département Ecologie, Physiologie et Ethologie, Strasbourg, France.

2 - Université de Strasbourg, Institut Pluridisciplinaire Hubert Curien, Strasbourg, France

3 - Service d'Ecologie Sociale, Université libre de Bruxelles, Belgique

Prête pour soumission.

Abstract

In many species, decision-making during collective movements is based on some specific group members that have a key role in such processes. Individuals which are initiating more frequently have been found to be older, higher-ranking, more socially central or displaying greater energetic needs. Nevertheless, in most primate studies, personality has been neglected and different factors have often been considered separately. In the current study, we investigated the influence of all these variables on the individual propensity to initiate movements. We recorded initiators identity of two macaque species with opposed social systems: the tolerant *Macaca tonkeana* and the despotic *Macaca mulatta*. We therefore assessed the influence of age, energy requirements, dominance rank, social centrality, and personality on the number of initiations performed by individual. In the two species, all adults initiated collective movements, but the distributions of initiations among group members were not homogeneous. Our results showed that none of the factors tested seemed to influence the number of initiations in *M. mulatta*, and that a random simulation provided the same distribution than the observed one: every group member could initiate a collective movement at every time whatever its status. On the contrary, energy requirement is a sufficient parameter for explaining the distribution of initiations in *M. tonkeana*: the more an individual needs energy, the more it initiate. Moreover, we also found that inactive individuals initiated fewer movements than active ones. Differences in social style seem therefore to lead to different mechanisms for the regulation of the individual propensity to initiate movements in the *Macaca* genus.

Introduction

Every day, animals have to decide collectively where and when to move in order to maintain cohesion when exploring their environment (King & Cowlishaw 2009, King *et al.* 2009). Indeed, individuals benefit from living in groups through better predators avoidance, more efficient foraging strategies and facilitated recruitment of sexual partners (Krause & Ruxton 2002). To do so, animals have to reach an accurate decision over a short period of time to satisfy the different group member's needs (Conradt & Roper 2009, Sueur 2012). These decisions have been demonstrated to be taken quite often by shared consensus, when

every group member participates and can indicate its intention to move. In some species, one individual can try to initiate a collective movement by proposing departure time and direction. This first moving individual, also called 'initiator' (see Petit & Bon 2010 for a review) can be followed or not by the rest of the group, allowing them to take part to the decision. More and more studies show that all group members can initiate a collective movement (Leca *et al.* 2003, Sueur and Petit 2008, Jacobs *et al.* 2008, Conradt & Roper 2007), but the distribution among group members still tend to be heterogeneous, with some individuals initiating more than others (Leca *et al.* 2003, Sueur 2011, Sueur & Petit 2008, King *et al.* 2009, Conradt & Roper 2005). Indeed, some individuals are more likely to become recurrent initiator, thanks to specific physiological traits or social status. For example, it has been shown that dominant individuals initiate movements more frequently than subordinate individuals in grey wolves (*Canis lupus*, Peterson 2002, Mech & Boitani 2003), mountain gorillas (*Gorilla gorilla beringei*, Schaller 1963, Watts 2000) and mongoose (*Helogale parvula*, Rasa 1983). Furthermore, age is often linked to leadership propensity with adults initiating predominantly in comparison to juveniles in rhesus macaques (*Macaca mulatta*, Sueur & Petit 2008) and bar-headed geese (*Anser indicus*, Lamprecht 1992). Old individuals are also supposed to have a better knowledge of their environment and therefore might lead the group to valuable resources (McComb *et al.* 2011; Dai *et al.* 2007). Depending on the species, individuals of one sex may also have a higher propensity to initiate collective movement. For instance, females initiate more than males in white-handed gibbons (*Hylobates lar*, Barelli *et al.* 2008), spider monkeys (*Ateles geoffroyi*, Milton 2000) or hyenas (*Crocuta crocuta*, Holekamp *et al.* 2000). Conversely, males were reported to lead more frequently than females in chacma baboons (*Papio anubis*, Sueur 2011), savannah baboons (*Papio cynocephalus*, Rhine & Westlund 1981), brown capuchins (*Cebus apella*, Boinski 2000) and grey wolves (Peterson *et al.* 2002).

More recently, the physiological status of group members has been considered as an important factor influencing distribution of initiations, as physiological needs vary over time, forcing animals to move to find food or water sources and fulfil their needs (Sueur *et al.* 2010b, Petit & Bon 2010). For example, lactating females has been described to initiate more frequently in plain zebras (*Equus burchellii*, Fischhoff *et al.* 2007) and in geladas (*Theropithecus gelada*, Dunbar 2010). Furthermore, nutrient requirements are also often

linked to dominance or age. In chacma baboons for instance, the leader was also the dominant male and the heaviest member of the group (Stueckle & Zinner 2008, Sueur 2011).

Since a few years, individual personality starts to be considered to explain group members' propensity to initiate collective movements. Personality in animals is defined as differences between individuals in behavioural and physiological traits that are consistent over time and context (Gosling & John 1999, Réale *et al.* 2007). Studies on three-spined sticklebacks have shown that, in pairs of foraging fish, bold individuals are more often leaders than shy individuals (*Gasterosteus aculeatus*, Harcourt *et al.* 2009, Nakayama *et al.* 2012). Similarly, bold fish initiate more shoal movements in golden shiners (*Notemigonus crysoleucas*, Leblond & Reeb 2006). In birds, bolder or more active individuals present higher initiation rates in comparison with other group members in zebra finches (*Taenopygia guttata*, Beauchamp 2000) and barnacle geese (*Branta leucopsis*, Kurvers *et al.* 2009). Surprisingly, the exploration of this link between personality and propensity to initiate has been neglected in mammals and generally, all factors have been considered separately. Nevertheless, Sibbald and colleagues (2009) shown that shy sheep, *Ovis aries*, remain closer to congeners when grazing, whereas bold sheep graze more independently. Moreover, Conradt *et al.* (2009) suggested that socially independent individuals initiate more collective movements than other group members. In this context, it seems crucial to add personality in the list of factors that can explain the propensity to initiate a movement.

In order to explore jointly the role of all this individual intrinsic characteristics on the propensity to initiate a movement, we investigated the distribution of the number of initiations in two semi-free ranging groups of two macaque species, Tonkean and rhesus macaques. We studied together the impact of hierarchy, age, sex, body mass and reproductive status – represented by energy requirements - and personality on the distribution of initiations in both species. These two *Macaca* species are of a particular interest because even if they show similarities in social organization, they also display strong differences in social style (Thierry *et al.* 2004). Indeed, rhesus macaques are described as an intolerant species (Thierry 2000), characterized by a steep dominance hierarchy, a high frequency of submissive behaviours, and a low reconciliation rate (Chaffin *et al.* 1995, Thierry *et al.* 2008). Moreover, this species also present a high level of nepotism, meaning that affiliative relationships are also highly biased by kinship, with kin individuals having

more interactions than non-kin individuals (Sueur *et al.* 2011a). On the contrary, Tonkean macaques are classified as a tolerant species, characterized by a weak dominance hierarchy, high rate of bidirectional conflicts, and frequent reconciliations and peaceful interventions during and after conflicts (Thierry *et al.* 2008). Moreover, in these species, affiliative relationships are not constrained by kinship (Petit *et al.* 1992). According to these differences in social style, previous studies (Sueur & Petit 2008a, Sueur & Petit 2008b) highlighted that leadership in rhesus macaques was linked to hierarchy and age: therefore adult and dominant individuals initiated more collective movements than the other group members. Moreover, individuals with higher nutrient needs but also occupying a central position in affiliative relationships seemed to occupy leader position more frequently in Tonkean and rhesus macaques (Sueur *et al.* 2012). But all these studies considered only successful initiations (*e.g.* followed by other group members) that did entirely reflect the “real” motivation of individuals. Moreover, personality has not been taken into account until now. In this study, we proposed to link all the individual and social variables with the propensity to initiate a movement (whatever its outcome) in both species.

Material and methods

Study Groups and Observational Protocol

The two study groups of macaques were bred in the Center of Primatology at Strasbourg University, France, in semi-natural conditions. Each group lived in a 0.5 ha enclosure including trees, bushes and grassy areas. They had access to an inside shelter where commercial pellets and water were provided *ad libitum*. Fruits and vegetables were distributed once per week, outside of the observation sessions. The Tonkean macaques group was composed by 10 individuals: 1 adult male, 5 adult females, 1 subadult male and 3 juveniles (2 and 3 years old). The rhesus macaques group was composed by 22 individuals: 2 adult males, 11 adult females, 2 subadult females, and 7 juveniles (see Table 1 for individual details).

Table 1: Age, sex, matriline, body mass and reproductive status of each individual for Tonkean and rhesus macaques.

ID	Sex	Age	Matriline ^a	Body mass (kg)	Reproductive status
<i>Tonkean macaques</i>					
Gaetan	Male	11	1	14.8	-
Jeanne	Female	12	2	12.7	-
Lady	Female	10	3	9.6	-
Néréis	Female	6	4	9.4	Pregnant
Olga	Female	8	5	9	Lactating
Patsy	Female	7	6	8.2	Pregnant
Shan	Male	4	3	7	-
Tao	Male	3	4	6.5	-
Ujung	Female	2	3	4.5	-
Ulysse	Male	2	2	6.1	-
<i>Rhesus macaques</i>					
Rocco	Male	17	1	10.9	-
Polka	Male	8	1	10.3	-
Passion	Female	8	1	7.9	Lactating
Vega	Female	3	1	1.9	-
Kabouki	Female	7	1	8.5	-
Jinseng	Female	14	1	7.6	Pregnant
Kinoa	Female	7	1	10	-
Coco	Female	14	2	8	-
Madmax	Female	11	2	9.3	-
Barnie	Female	11	2	7.9	Lactating
Orlando	Female	11	2	8.6	Pregnant
Cléo	Female	16	2	8	Lactating
Calcetines	Female	6	2	3.5	-
Lince	Female	11	1	7.1	Lactating
Volga	Female	3	2	1.8	-

^a Each number corresponds to a different matriline.

Juveniles of an age less than 1 year were excluded from the analysis, as they spent all their time with their mother and their relationships with other group members were not stable (Sueur *et al.* 2011b). The two groups were observed by C. Sueur (C.S.), from November 2005 to March 2006 for Tonkean macaques, and from May 2006 to August 2006 for rhesus macaques. C.S. observed and videotaped the groups 4 hours per day, between

10:00 and 16:00. The two groups were used to human presence in their enclosure. As the groups were daily monitored by keepers, dates of birth and motherhood were recorded for all individuals.

Thanks to the video scoring, we recorded all the start attempts using the behavioural sampling method (Altmann 1974). A start attempt was defined as the departure of an individual walking more than 10 meters in less than 40 seconds away from the group (Sueur & Petit 2008a). This individual was called an 'initiator'. Movements recorded in agonistic or sexual contexts were discarded from the dataset. We therefore recorded 131 start attempts for rhesus macaques and 146 start attempts for Tonkean macaques. For each individual, we therefore considered the total number of initiations, followed by others or not. This represents the intrinsic propensity of an individual to initiate a movement.

Social Status Assessment

- *Dominance rank*

Dominance relationships were assessed using supplantations and unidirectional conflicts that occurred spontaneously during observation phases and drinking competition tests around a single source of orange juice. We then constructed aggression/supplantation matrices in both groups and carried out an analysis of hierarchical rank order via Socprog 2.4 (Whitehead 2009). We also checked for linearity for both dominance hierarchies (de Vries et al 1993, Tonkean macaques: $h' = 0.79$, $p < 0.001$; rhesus macaques: $h' = 0.73$, $p < 0.0001$).

- *Social centrality*

Instantaneous scan sampling (Altmann 1974) was used to record the position of each individual every 15 minutes. Scans were discarded when all individuals were not simultaneously visible. A total of 111 scans were recorded between November 2005 and March 2006 for Tonkean macaques, and 88 scans were collected between May 2006 and August 2006 for rhesus macaques. We then constructed contact matrices by using body contacts for each dyad (social grooming, play or contact sitting). Finally, we calculated the eigenvector centrality of each individual in the two groups. This eigenvector centrality corresponds to the number and strength of relationships between group members and the

considered individuals (Whitehead 2008). This coefficient is considered as the most appropriate centrality measure for our study as it reflects all the social relationships of an individual (Jacobs & Petit 2011, Wasserman & Faust 1994).

Individual characteristics assessment

In addition with age, we used the following individual variables:

- *Personality*

In non-human primates, questionnaire is one of the classical methods used for personality assessment (Freeman & Gosling 2010). As it was first elaborated for apes, we used a simplified version of the Hominoid Personality Questionnaire (King & Figueredo 1997, Thierry personal communication), with 43 items. For each item, C.S. rated the individuals between 1 (individual does not exhibit this trait) and 7 (individual exhibits this trait at high frequency). Then, personality structure was explored using a principal component analysis presented in a previous study (Bret *et al.* submitted). In Tonkean macaques, we found 4 personality dimensions: *anxiety/activity*, characterized by items such as active, playful, anxious, or fearful; *sociable*, based on items related to social interactions as sociable, soothing, or protective; *confidence*, corresponding to items such as independent, challenging, or determined; and *attention*, based on items such as sensitive, distractible or friendly. In rhesus macaques, we also found 4 personality dimensions: *activity*, characterized by items such as explorative or playful; *sociable*, based on items related to social interactions as sociable, soothing, or protective; *confidence/anxiety*, corresponding to items such as confident, irritable, anxious or fearful; and *independence*, based on items such as solitary, independence or erratic. We created unit-weighted personality variables by taking into account for each dimension only the items that load highly onto them (Gorsuch 1983). In order to calculate these scores, we assigned to the item a weight of 1 or -1 depending on whether the loading was positive or negative (Konečná *et al.* 2012).

- *Kinship*

Considering the female philopatry of these two species (Thierry *et al.* 2004), we only considered motherhood to assess the relatedness of dyads. A kin ratio was calculated for each individual as the number of maternal relatives divided by the number of nonrelatives.

- *Physiological needs*

To properly represent physiological requirements, we used individuals' energy needs estimated in a previous study by Sueur *et al.* (2012) for both groups. Indeed, this measure took into account not only the body mass of group members but also the reproductive status of females (National Research Council 2003).

Variables selection

In a previous study, we highlighted the existence of relationships between individual variables and social status using principal component analysis (Bret *et al.* submitted). In both species, we found three subsets of related variables. In rhesus macaques, the first subset included dominance rank, eigenvector centrality, kinship and confidence/anxiety. The second subset comprised age, activity and sociability. Finally, sociability and independence were grouped in the third subset. In Tonkean macaques, we found a first subset composed by dominance rank, eigenvector centrality, age and anxiety/activity. Kinship, sociability and attention were grouped in the second subset. Lastly, the third subset included kinship, anxiety/activity and confidence.

In order to select non-correlated variables for the following analyses, we performed Kendall's correlations on each subset of variables, coupled with a Bonferroni correction in order to calculate adjusted p-value for consecutive correlations. Kendall's correlation was more adapted than Spearman's correlation in case of small sample size and repetitions (Field *et al.* 2012). If more than two variables correlated among them, we used partial Kendall's correlations in order to correct the correlation between two variables for the effect of a third one on both variables (Field *et al.* 2012).

- *Rhesus macaques*

For the first subset, we tested the relationship between dominance rank, centrality, kinship and confidence/anxiety. Concerning the kinship, this group included only two matriline. Moreover, we found that individuals displaying high dominance rank, central position in terms of social contacts, and high scores on the confidence/anxiety personality dimension all belong to the same matriline (Figure 1). We therefore excluded the kinship variable, as it was not enough discriminative. Concerning the other subset variables, all the possible correlations among them were significant (Kendall's correlations with Bonferroni correction: dominance rank//centrality $Z = -3.874$, $p = 0.0003$, $\tau = -0.754$, $N = 15$; dominance rank//confidence/anxiety $Z = -3.488$, $p = 0.001$, $\tau = -0.683$, $N = 15$; confidence/anxiety//centrality $Z = 3.051$, $p = 0.007$, $\tau = 0.604$, $N = 15$). We therefore applied partial correlations, and we found that the correlation between centrality and confidence/anxiety became non-significant when corrected for the rank effect (Kendall's partial correlations with Bonferroni correction: $Z = 0.925$, $p > 0.8$, $\tau = 0.186$, $N = 15$). Even if corrected, the two other correlations remained significant (Kendall's partial correlations with Bonferroni correction: dominance rank//centrality $Z = -2.919$, $p = 0.01$, $\tau = -0.586$, $N = 15$; dominance rank//confidence/anxiety $Z = -2.167$, $p = 0.05$, $\tau = -0.435$, $N = 15$). As dominance rank was linked to the two other subset variables, we kept only the dominance rank variable for the following analysis.

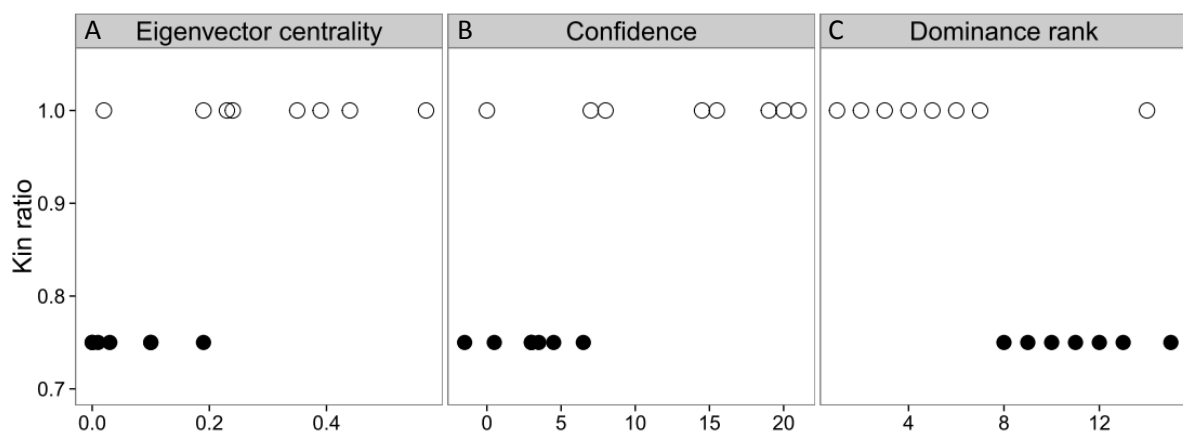


Figure 1: Representation of A) the eigenvector centrality, B) the confidence/anxiety personality dimension, and C) the dominance rank as a function of the kin ratio in rhesus macaques group. White circles represent individuals belonging to the matriline 1, and black circles represent individuals belonging to the matriline 2.

Concerning the second subset, we tested the correlation between age, activity and sociability. Age correlated significantly with activity (Kendall's correlations with Bonferroni correction: $Z = -3.749$, $p = 0.0005$, $\tau = -0.763$, $N = 15$), with young individuals being more active than old individuals. We therefore excluded the activity personality dimension for the following analysis, as it was an assessed variable. The other subset variables did not correlate among them (Kendall's correlations with Bonferroni correction: $Z > |1.62|$, $p > 0.316$, $\tau < |0.33|$, $N = 15$). In the last subset, we did not find any significant correlation between sociability and independence (Kendall's correlations with Bonferroni correction: $Z = 1.911$, $p = 0.056$, $\tau = 0.384$, $N = 15$), and we kept both variables. In rhesus macaques, we therefore selected *dominance rank, age, independence, sociability, and energy requirements* for further analysis.

- *Tonkean macaques*

For the first subset, we tested the correlations between dominance rank, centrality, age and anxiety/activity. We only found a correlation between dominance rank and age (Kendall's correlations with Bonferroni correction: $Z = -3.412$, $p = 0.004$, $\tau = -0.854$, $N = 10$), with older individuals being higher-ranking than young individuals. We then excluded dominance rank for the following analysis, as it was an assessed variable. The other variables did not correlate among them (Kendall's correlations with Bonferroni correction: $Z < |1.908|$, $p > 0.34$, $\tau < |0.489|$, $N = 10$). In the second subset, we did not find any correlation between kinship, sociability and attention (Kendall's correlations with Bonferroni correction: $Z < 1.35$, $p > 0.53$, $\tau < 0.37$, $N = 10$). We therefore kept the three variables. Lastly, we tested the correlation between kinship, anxiety/activity and confidence for the third subset, and we did not find any significant correlation (Kendall's correlations with Bonferroni correction: $Z < 1.838$, $p > 0.198$, $\tau < 0.51$, $N = 10$). We thus kept the three variables. In Tonkean macaques, we therefore selected *age, centrality, confidence, anxiety/activity, kinship, sociability, attention, and energy requirements* for further analysis.

Statistical analysis

In order to test if observed distribution of the number of initiations among individuals was different from randomness in both species, we performed simulations of 131 and 146

initiations, for respectively rhesus and Tonkean macaques, with 1000 repetitions for each simulation. In these simulations, individuals had an equal probability to start a movement. As juveniles did not initiate movements in rhesus macaques, we excluded them from the following analyses and simulations were therefore performed on 13 individuals in this species. Simulated and observed distributions were then compared using the Levene's test for equality of variance, in both species.

Finally, we tested the effect of selected variables on the number of initiations per individual in both species using Kendall's correlations. We applied a Bonferroni correction in order to calculate adjusted p-value for consecutive correlations (Field *et al.* 2012). We did not use generalized models considering all the independent variables together in regard with our small sample size in both species.

All statistical analysis were carried out with R 3.1.0 (R Development Core Team, 2013) with a significance level $\alpha = 0.05$. The package *ppcor* was used to run partial Kendall's correlations.

Results

Observed vs simulated distributions

We run simulations where all group members had equal probability to initiate and compared them to observed distributions in order to test if the distribution of the number of initiations per individual was different from randomness. In rhesus macaques, the variance of the number of initiations was statistically similar between observed and simulated distributions (Levenes' test: $F = 0.857$, $p = 0.364$, $N = 13$, Figure 2A). These results demonstrated that group members have an equal probability to initiate a movement in this species. On the contrary, in Tonkean macaques, the observed and simulated distributions displayed different variances (Levenes' test: $F = 8.712$, $p = 0.009$, $N = 10$, Figure 2B). In the observed distribution, some individuals initiated more and less than expected with equal probabilities of initiation.

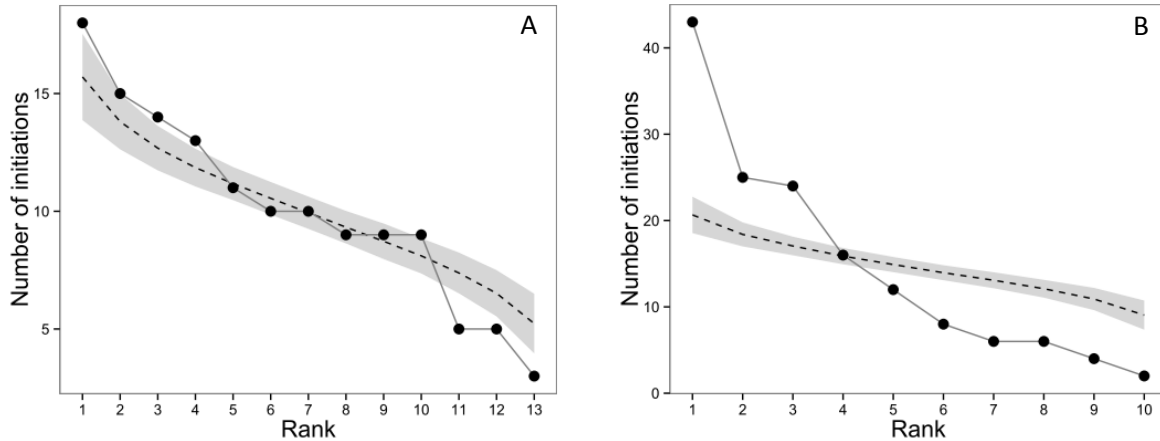


Figure 2: Distributions of simulated number of initiations (dashed lines) and observed number of initiations (solid lines), in A) rhesus macaques and B) Tonkean macaques. Each point in the simulated distributions corresponds to the mean of the 1000 repetitions. Shaded regions represent standard deviations around mean. Number of initiations was ranked decreasingly.

Propensity to initiate a movement

In rhesus macaques, we did not find any statistically significant correlation between individual and social variables and the number of initiations (Kendall's correlations with Bonferroni correction: $Z < |0.559|$, $p > 0.8$, $\tau < |0.122|$, $N = 13$). We therefore did not highlight any evidence of a link between the number of initiations and individual characteristics or social status in rhesus macaques. Conversely, we found a significant correlation between energy requirements and the number of start attempts in Tonkean macaques (Kendall's correlations with Bonferroni correction: $Z = 2.694$, $p = 0.049$, $\tau = 0.674$, $N = 10$, Figure 3A). Individuals having greater energy needs initiated more frequently than individuals with lower energy requirements. When considering the graphical representation of the relation between energy requirements and the propensity to initiate, we discriminated two subgroups of individuals, allowing us to isolate two individuals initiating less frequently than predicted by their level of energy needs (Figure 3B). These two individuals also displayed the lowest scores in the activity personality dimension, meaning that they are more inactive than the rest of the group. However, we found the same relation between energy requirements and number of initiations for these two individuals than for the rest of the group, with the one displaying a higher level of energy needs initiating more

than the individual having a lower level of energy needs. The other tested variables did not correlate with the number of initiations (Kendall's correlations with Bonferroni correction: $Z < |2.35|$, $p > 0.149$, $\tau < |0.598|$, $N = 10$).

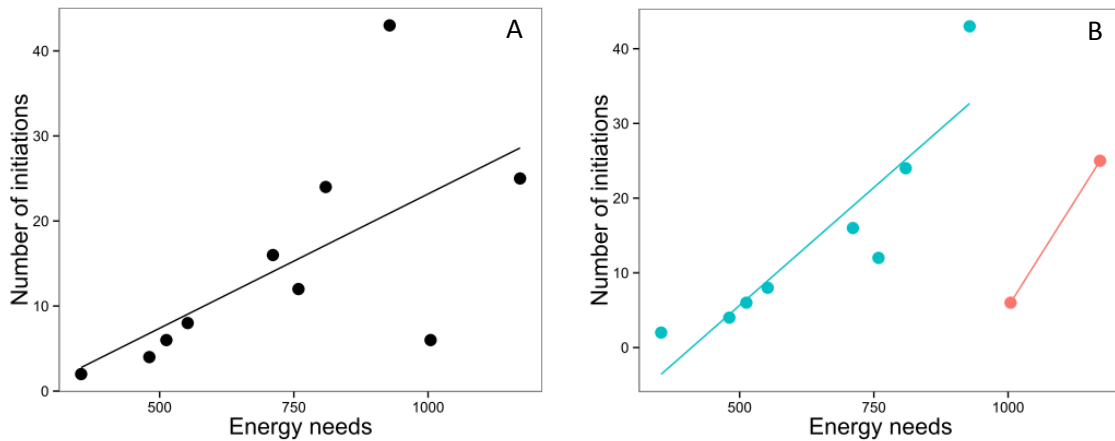


Figure 3: Number of initiations per individual in function of energy requirements in Tonkean macaques. We performed Kendall's correlations between the two variables with A) the entire group ($Z = 2.694$, $p = 0.049$, $\tau = 0.674$, $N = 10$) and B) with only 8 individuals ($Z = 27$, $p = 0.0004$, $\tau = 0.929$, $N = 8$) having a lower body mass (blue points) than the two others (red points).

Discussion

The main purpose of this study is to establish the link existing between individual/social characteristics and the propensity to initiate movements in two macaque species displaying opposed social styles. Before studying these relations, we reduced the number of potential explanatory variables by identifying subgroups of highly correlated variables to avoid cofounded effects. We first found an impact of kinship on dominance hierarchy and social centrality in rhesus macaques, with individuals having more relatives being also high-ranking and socially central. This is consistent with the high level of nepotism displayed by this species, meaning that individuals have stronger social relationships with related partners than with non-related ones (Thierry *et al.* 2004, Sueur *et al.* 2011a). Moreover, we found a strong correlation between dominance rank and social centrality as previously found for this species, with dominant individuals being also socially central (Sueur & Petit 2008b). Concerning personality dimensions, high-ranking individuals also displayed a higher level of confidence and a lower level of anxiety than low-ranking individuals, as previously found in Barbary macaques (Konečná *et al.* 2012). Lastly, age and activity

personality dimension were also related, with older individuals being less active than younger individuals. This result was in line of previous studies showing that physical activity decrease with age in primate species (Némoz-Bertholet 2003). In Tonkean macaques, we only found a strong correlation between age and dominance rank, with older individuals being higher-ranking than young individuals. Older individuals thus displayed a higher social status than young individuals in Tonkean macaques. This link between age and social status was also previously shown in elephants for instance, where matriarchs being the oldest female in the group and also having the highest social status (McComb *et al.* 2001).

We then studied the link existing between selected variables and the number of initiations performed by each individual in both species. In rhesus macaques, we did not find any relation between the number of initiations and all the other variables. This is consistent with the fact that the distribution of the number of initiations per individuals was similar to a simulated distribution with equal probabilities for all individuals to perform a start attempt in this species. Individuals belonging to the rhesus macaques group therefore exhibit similar probabilities among them to initiate a movement. Our results were very different from what was previously found in the same species as we did not find any effect of dominance hierarchy, social centrality, nor energy requirements on the number of initiations (Sueur & petit 2008a&b, Sueur *et al.* 2012). However, our study took into account all the start attempts performed by group members even those that were not followed by others, whereas previous studies solely considered initiations followed by at least one individual (Sueur & petit 2008a&b, Sueur *et al.* 2012). Thus, the intrinsic propensity to move in rhesus macaques (without any respect to its outcome) was therefore not impacted by individual nor social variables in our study group, which seem to have a greater importance to explain the success of leaders.

In Tonkean macaques, the distribution of the number of start attempts per individual was significantly different from a distribution that simulated an equal probability to move for all group members, highlighting some individuals departing first more frequently than others. These frequent initiators were also found to have greater energy requirements than individuals initiating less frequently. This is consistent with a previous study showing that nutrient needs constitute a good predictor for the distribution of the number of initiations per individuals in this species (Sueur *et al.* 2012). Relation between physiological state and

leadership was already shown in roaches (*Rutilus rutilus*), where food-deprived individuals occupied front positions in collective movements more frequently than other group members (Krause *et al.* 1998). Moreover, leaders displayed higher levels of nutrient requirements than followers in both golden shiners (*Notemigonus crysoleucas*, Reeb 2001) and whirligig beetles (*Dineutes discolor*, Romey & Galbraith 2008). This relation indicates that individuals having greater energy requirements would be more motivated to initiate movements than others to fill their needs by eliciting foraging events more frequently. In addition to being modulated by body mass, energy needs are also dependent from reproductive status in females, with pregnant or lactating females displaying greater needs than other females (National Research Council 2003). In our Tonkean macaques group, individuals initiating movements more frequently were also pregnant and lactating females, presenting a high level of energy needs thanks to their reproductive status. This link between leadership propensity and reproductive state were already found in zebras (Fischhoff *et al.* 2007) and primates (Erhart & Overdorff 1999, Barelli *et al.* 2008). Finally, even if they displayed the greatest energy requirements due to their high body mass, two individuals make an exception to the relation we found in our group. These two individuals were also found to be the less active group members in terms of personality. Not surprisingly, more inactive individuals therefore performed less start attempts than active individuals. However, the individual having the higher level of energy requirements between these two inactive group members also initiated more frequently than the other one, following the first rule we found. Finally, we did not find any influence of centrality of initiators on their propensity to initiate (cf. Sueur *et al.* 2012). Nevertheless, in the current analysis, we did not restrict our data set to followed start attempts, and if the strength of relationships has been found to influence such category of start attempts in Tonkean macaques, it is not surprising that the propensity to initiate of individuals had anything to do with centrality, as it represents the intrinsic motivation to move.

To summarize, we found in Tonkean macaques that individuals displaying the highest energetic needs also initiated movements more frequently than other group members. These frequent start attempts could allow them to have a greater control on the time and direction of group movements (Erhart & Overdorff 1999). Indeed, these individuals would have a greater motivation to access to resources allowing them to maintain their body

condition, which is crucial for pregnant and lactating females to successfully ending their reproduction. Among these individuals displaying high nutrient needs, we also found the dominant male that have the highest body mass in the group. This co-variation between dominance rank, body mass, energetic demands and leadership was previously found in baboons, where dominant males have to maintain their body condition to preserve their social status (Sueur 2011). In Tonkean macaques, bidirectional conflicts are frequently observed, leading dominant individuals to be frequently challenged (Thierry 1990, Petit 1996, Thierry *et al.* 2004). High-ranking males have thus to defend their dominance rank by maintaining a good body condition to keep physical advantages on their opponents. Thus, initiating movements and leading the group in front positions allowed them to have a better access to food resources, therefore constituting an important issue for high-ranking group members. In rhesus macaques, dominance hierarchy is steeper than in Tonkean macaques and dominant individuals are rarely challenged (Chaffin *et al.* 1995, Thierry *et al.* 2004). Leading the group therefore constitute a weaker issue for dominant rhesus macaques in comparison with Tonkean macaques as they will always have priority access to food, allowing them to maintain body condition. Indeed, we did not find any relation between energy requirements and propensity to initiate in rhesus macaques, for these dominant individuals having also greater physiological needs. Nonetheless, the individual initiating the more in our study group of rhesus macaques was also a low-ranking pregnant female. This result is logical since the high level of energy needs of this female probably influenced its motivation to move considering the important issue for this individual to lead the group towards food resources to have a better access to them prior the arrival of dominant individuals.

In conclusion, physiological state depending on body mass and reproductive status seems to be a keystone for individuals' decision to move throughout the environment in this two species. Nevertheless, even if all individuals could satisfy their needs whatever the identity of the leader, arriving first at the food resource could be an advantage for subordinated individuals in intolerant species like rhesus macaques, but also for dominant individuals in tolerant species. Indeed, due to the unpredictability of relationships and the weakness of the dominance hierarchy characteristic of these species, dominant individuals have to maintain their body condition to keep their high social position. Differences in social

style could therefore lead to different mechanisms for the regulation of the individual propensity to initiate movements in the *Macaca* genus.

Acknowledgments

The authors are grateful to Sophie Reichert for language editing. While preparing the manuscript, Céline Bret was supported by the European Doctoral College of the University of Strasbourg, the Fonds de Meurs-François and the Alice and David Van Buuren Foundation in Bruxelles. Cédric Sueur was supported by the University of Strasbourg Institute for Advanced Studies (USIAS) and the Fyssen Foundation. Odile Petit was supported by the USIAS. This work was non-invasive and adhered to the legal requirements of France.

Etude 5: L'Indice de Crédit Social comme prédicteur du succès d'un leader

Chez beaucoup d'espèces animales, les mécanismes sous-tendant les déplacements collectifs impliquent certains individus spécifiques qui ont un rôle clé dans ces processus. Même si tous les membres d'un groupe peuvent initier des déplacements collectifs, le succès des initiateurs concernant le suivi par le reste du groupe peut varier considérablement. En dehors de l'émission de comportements de recrutements avant le départ, le statut social a été mis en évidence comme impactant le succès de l'initiateur chez différentes espèces de primates. Cependant, les variables composant le statut social sont généralement considérées séparément. De plus, la possible implication de la personnalité a été négligée dans la majorité des études portant sur les primates. Dans cette étude, nous avons construit un Indice de Crédit Social composé du rang de dominance, de la place occupée au sein du réseau de relations affiliatives, de la parenté et de la personnalité. Nous avons testé cet indice chez deux groupes de macaques élevés en semi-liberté ayant des styles sociaux opposés : les macaques de Tonkean qui sont tolérants et les macaques rhésus qui sont intolérants. Nous avons trouvé une relation positive entre l'Indice de Crédit Social et le succès de suivi des différents initiateurs présents au sein des groupes. Le succès a été calculé en utilisant une combinaison du nombre d'initiations suivies et du nombre moyen de suiveurs. Dans chaque espèce, la composition de l'Indice de Crédit Social est cohérente avec ce que l'on sait des processus décisionnels présents dans chaque espèce, de part les précédentes études réalisées sur ces groupes. Enfin, nous avons mis en évidence pour la première fois un impact de dimensions de personnalité sur le succès du leader chez les primates non-humains. Ainsi, cet Indice de Crédit Social semble être un bon prédicteur du succès des leaders dans les deux espèces étudiées. Cette approche intégrative semble ainsi essentielle dans la réalisation de nouveaux progrès dans la compréhension du rôle joué par certains individus spécifiques dans les phénomènes collectifs, et plus généralement comment ces individus influencent leurs sociétés dans les groupes humains et non-humains.

ETUDE 5

Social Credibility as a new concept to reveal what makes a good leader

Céline BRET^{1,2,3}, Pierre Uhlich^{1,2}, Cédric Sueur^{1,2,3}, Jean-Louis DENEUBOURG³ & Odile PETIT^{1,2,3}

1 - Centre National de la Recherche Scientifique, Département Ecologie, Physiologie et Ethologie, Strasbourg, France.

2 - Université de Strasbourg, Institut Pluridisciplinaire Hubert Curien, Strasbourg, France

3 - Service d'Ecologie Sociale, Université libre de Bruxelles, Belgique

Soumise à **Biology Letters**.

Abstract

The mechanism underlying decision-making during collective movements in many animal species involves certain specific group members that play a key role in these processes. Even if all group members can initiate collective movements, the success of initiators seeking to be followed by other group members can vary considerably. Social status has been found to impact an initiator's success in different primate species. However, the different elements of social status have generally been considered as separate issues, and the possible importance of personality has been neglected in most primate studies. Here, we built a social credibility index (SCI) composed of dominance, affiliation, kinship and personality from data of two groups of macaques with opposite social systems. We found a positive relation between SCI and the following success of initiators. In both species, the SCI composition is in line with their social systems. Finally, we found the first evidence of an impact of personality dimensions on leadership success in non-human primates. SCI appears to be the best predictor to date for leadership success in these two species. We believe that this new integrative concept is essential to deepen our understanding of the role played by specific individuals in collective phenomena.

Highlights

- Combined success variable better represents how individuals are successfully followed
- Social credibility Index is a combination of personality, dominance, kinship and sociality
- Social Credibility Index composition was consistent with previous results
- Social Credibility Index well predicts leadership success

Key words

Social Credibility Index, leadership success, tolerant, despotic, Tonkean macaque, rhesus macaque.

Introduction

In human societies, the influence of particular individuals on others opinions and behaviours has long been studied by social and political scientists. Indeed, it has often been suggested that certain individuals can act as leaders because they are socially connected and have more 'influence' over others. As in animals, the decision made by an individual varies according to both the relationships he/she has with surrounding individuals within the group (such as in a hierarchy, family, or friendship) and the number of individuals involved in the decision-making. Determining which individuals play a key role in such decisions could therefore be crucial if we want to understand the functioning of a society and establish how bad or good decisions can emerge. Determining how different animal species and different groups interact and successfully reach an optimal decision could allow a more efficient assessment of how humans reach decisions, and this knowledge could then be applied to firm and group management (Dyer *et al.* 2009, King *et al.* 2009, Van Vugt 2014).

In group-living animals, the widespread phenomenon of collective movements is the keystone of many social activities with a highly adaptive, function-like response to predation or foraging (Alexander 1974, Krause & Ruxton 2002). Synchronization of activity is one of the major challenges of any society, and to what extent social animals reach such consensus still remains to be established (King *et al.* 2009, King & Cowlshaw 2009). Animals depend on their congeners to reach common goals, maintain cohesion and avoid group fission. Indeed, individuals of different ages, sexes, and status have different physiological needs and motivations, which can potentially generate conflicts of interests. Thus, individuals have to compromise between satisfying their own physiological needs, preferences and motivations and maintaining group cohesion to ensure the advantages of group living (Conradt & Roper 2005). To conduct these different collective activities, animals have no other choice than to move together as a group. Such collective movements are therefore the most obvious manifestation of consensus we can find in animals.

Classically, collective movements are often considered to be the outcome of one individual's departure followed by all the other group members (Pyritz *et al.* 2011). However, in most species, even if all individuals can initiate group movement, some group members do so more frequently (for a review, see Petit & Bon 2010). We have yet discovered why

some group members are frequent leaders (Fischhoff *et al.* 2007, Rands *et al.* 2003, Sueur *et al.* 2013, Krause *et al.* 1998, Kurvers *et al.* 2011). Nonetheless, frequent initiators are not necessarily more successful in triggering a collective movement and we need to explore why some leaders are more efficient than others. Several studies already showed that initiators have varied success in being followed by group members (Bourjade *et al.* 2009, Jacobs *et al.* 2008, Leca *et al.* 2003, Sueur & Petit 2008a, Black 1988). In some species, dominance status is positively related to an increased probability of being followed when departing (green wood hoopoes, Radford 2004; Canada geese (*Branta Canadensis*), Raveling 1969; rhesus macaques (*Macaca mulatta*), Sueur & Petit 2008a) whilst, in other species, affiliative relationships become critical in the joining process (brown lemurs (*Eulemur fulvus*), Jacobs *et al.* 2011), Tonkean macaques (*Macaca tonkeana*), Sueur & Petit 2008b, Sueur *et al.* 2009). It has also been found that personality can affect leadership in fish and geese: the individuals initiating movements being bolder than their conspecifics (Kurvers *et al.* 2011, Leblond & Reeb 2006).

Up until now, the intrinsic abilities and social parameters influencing the success in being followed have been studied separately. We now need to consider them in an integrative way to make new progress in understanding the role played by some specific individuals in collective decision-making. By answering questions about the respective weights of individuals and the role of their various social attributes, we will be able to specify the extent and meaning of decision-making processes in mammals and predict which individuals can become leaders in any society.

In this study, we propose to build a Social Credibility Index (SCI), combining different social variables that are classically used in the study of decision-making processes to explain successful leadership. To do so, we used data previously analyzed with classical methods, from two semi-free ranging groups of rhesus macaques and Tonkean macaques. These two *Macaca* species are of a particular interest as they present opposed social style, with rhesus macaques being an intolerant species displaying a steep dominance hierarchy and social relationships constrained by kinship, whereas Tonkean macaques are a tolerant species with a weak dominance hierarchy, a high rate of bidirectional conflicts and a low level of nepotism (Thierry *et al.* 2004). We thus expect leader's success to be impacted by different social variables in both species.

Methods

Study groups and observational protocol

We conducted our observations on two study groups of macaques bred in the Center of Primatology at Strasbourg University, France, in semi-natural conditions (*M. tonkeana*: n = 10: 3 males, 7 females; *M. mulatta*: n = 13: 2 males, 11 females). Each group lived in a 0.5 ha forested enclosure and had access to an inside shelter where commercial pellets and water were provided *ad libitum*. Fruits and vegetables were distributed once a week, outside of the observation sessions. Juveniles under 1 year old were excluded from the analysis, as they spent all their time with their mother and their relationships with other group members were not stable (Sueur *et al.* 2011). The two groups were observed for 5 consecutively months, between November 2005 and August 2006. Each group was observed and videotaped 4 hours per day, between 10:00 am and 04:00 pm. The two groups were used to human presence in their enclosure. As the groups were daily monitored by keepers and researchers, dates of birth and motherhood were known for all individuals.

Thanks to video scoring, we recorded all the start attempts defined as the departure of an individual walking more than 10 meters in less than 40 seconds away from the group (Sueur & Petit 2008a). Movements recorded in agonistic or sexual contexts were discarded from the dataset. We considered only the start attempts for which more than half of group members were present in the starting zone. For each individual, we considered the total number of initiations followed by a minimum of 1 individual, defining a collective movement. An individual is considered as a follower if he walks more than 5 meters within 5 minutes after the start attempt, in a direction with an angle inferior to 45° in comparison with the initiator's direction (Sueur & Petit 2008a). We therefore recorded 125 collective movements for Tonkean macaques and 99 collective movements for rhesus macaques. For each collective movement, we also recorded the number of individuals present in the starting zone and the number of followers.

Social and individual variables assessment

Dominance relationships were assessed using supplantations and unidirectional aggressions that occurred spontaneously during observation phases and drinking competition tests around a single source of orange juice. Hierarchical rank order was then deduced from aggression/supplantation matrices in both groups via Socprog 2.4 (Whitehead 2009). For evaluating social centrality, we used body contacts, such as social grooming or contact sitting, recorded using scans performed every 15 minutes (*M. tonkeana*: 111 scans; *M. mulatta*: 88 scans). Eigenvector centrality was then calculated for each individual: it corresponds to the number and strength of relationships between group members and the considered individual (Whitehead 2008), and reflects all the social relationships of an individual (Jacobs & Petit 2011, Wasserman & Faust 1994). Considering the female philopatry of these two species (Thierry *et al.* 2004), we only considered motherhood to assess the relatedness of dyads. A kin ratio was calculated for each individual as the number of maternal relatives divided by the number of nonrelatives.

To assess personality, we used a questionnaire elaborated from the Hominoid Personality Questionnaire (King & Figueredo 1997, Freeman & Gosling 2010, Weiss *et al.* 2012). Personality structure was then explored in each species using principal component analysis on the 43 questionnaire items (Field *et al.* 2012, Gorsuch 1983, Weiss *et al.* 2011, see Bret 2014 for the detailed PCA procedure). In both Tonkean and rhesus macaques, we found four personality dimensions. Sociability, confidence, attention and anxiety/activity were highlighted in Tonkean macaques, whilst sociability, activity, confidence/anxiety and independence were brought out in rhesus macaques (Bret 2014, Bret *et al.* submitted).

How to define a successful leader?

The characterization of the success of an individual in being followed by other group members is crucial to assess the reliability of our Social Credibility Index. Indeed, several variables have been used in various studies (see Petit & Bon 2010 for a review) and they did not discriminate initiator's success in the same way depending on the considered species.

We explored the different parameters that make a successful leader by considering the two most used variables: the number of followed initiations per individual and the ratio per individual between the number of followers and the number of potential followers at the time of initiation.

In order to test if the observed distribution of the number of followed initiations per individual was different from randomness in both species, we performed simulations of 125 and 99 initiations, for respectively Tonkean and rhesus macaques, with 1000 repetitions for each simulation. In these simulations, individuals had an equal probability to become leader. In Tonkean macaques, the distribution of the number of followed initiations per individual differed significantly from a theoretical distribution with the same probability to initiate a collective movement for all group members (Levene's test: $F = 7.480$, $p = 0.014$, $N = 10$; Figure 1A), meaning that some individuals initiated more frequently followed movements. We did not find a significant difference between observed and simulated distributions in rhesus macaques (Levene's test: $F = 3.092$, $p = 0.091$, $N = 13$; Figure 1B), but we highlighted a tendency for some individuals to be frequent followed initiators (three individuals were above the random distribution).

When looking at the ratio between the number of followers and the number of potential followers at the time of initiation, Tonkean macaques exhibited 60% of initiations followed by the entire group (exponential curve estimation: $F = 159.2$, $R^2 = 0.92$, $p < 0.01$; Figure 2A). Conversely, in rhesus macaques, the ratio of following was more distributed, with only 8% of initiations being followed by the entire group (linear curve estimation: $F = 1477.7$, $R^2 = 0.97$, $p < 0.01$; Figure 2B).

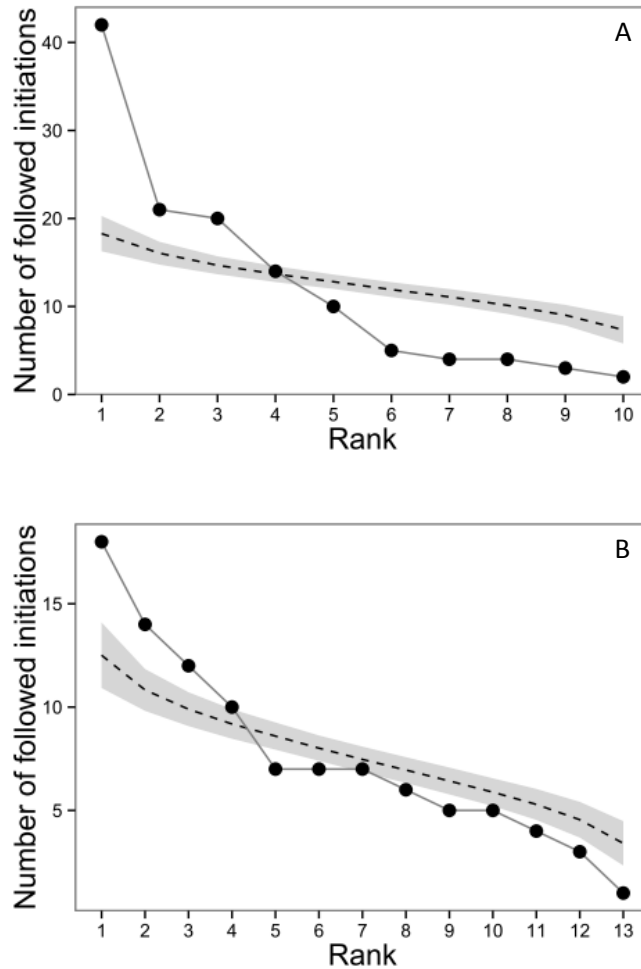


Figure 1: Number of followed initiations as a success estimation.

Solid lines represent the distribution of observed number of followed initiations per individual in A) Tonkean macaques and B) rhesus macaques. In order to test if this observed distribution was different from randomness in both species, we performed simulations of 125 and 99 initiations, for respectively Tonkean and rhesus macaques, with 1000 repetitions for each simulation. In these simulations, individuals had an equal probability to initiate a followed movement. Dashed lines represent mean simulated number of followed initiations per individual, and shaded regions represent standard deviations around mean. Tonkean macaques distribution differed significantly from randomness (A, Levene's test: $F = 7.480$, $p = 0.014$, $N = 10$), whilst rhesus macaques distribution did not (B, Levene's test: $F = 3.092$, $p = 0.091$, $N = 13$).

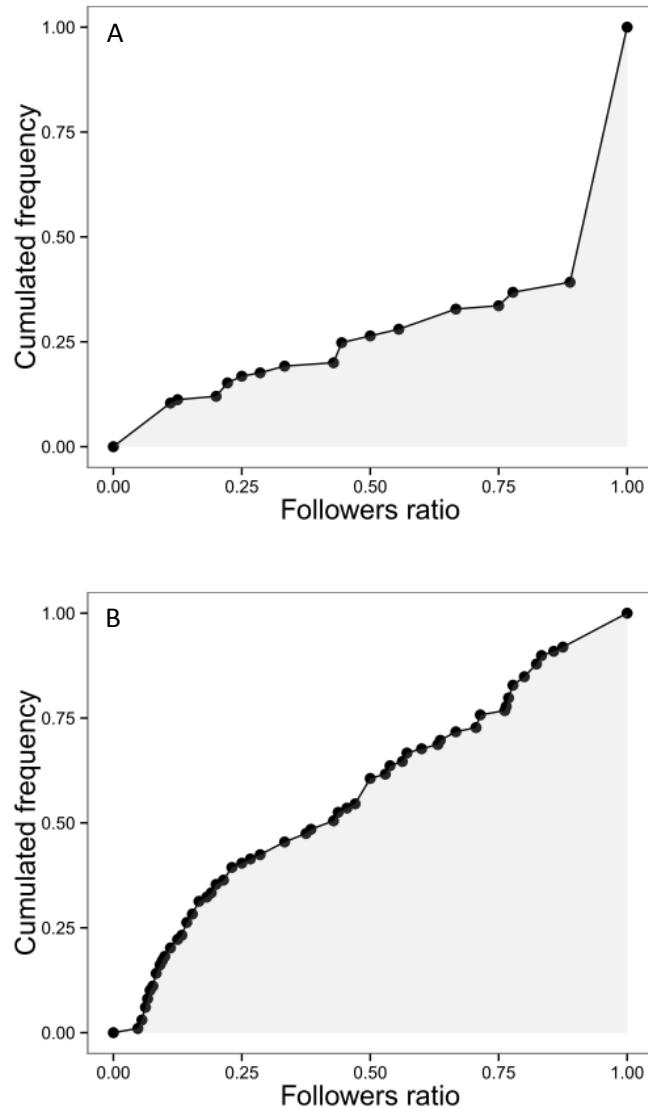


Figure 2: Number of followers as a success estimation.

Distribution of cumulative frequencies of the ratio between the number of followers and the number of individuals present in the starting zone, for both A) Tonkean macaques and B) rhesus macaques. In Tonkean macaques, most of initiations were followed by the entire group (linear curve estimation: $F = 30.05$, $R^2 = 0.68$, $p < 0.01$; exponential curve estimation: $F = 159.2$, $R^2 = 0.92$, $p < 0.01$), whereas in rhesus macaques followers ratio was more distributed (linear curve estimation: $F = 1658.3$, $R^2 = 0.97$, $p < 0.01$, exponential curve estimation: $F = 93.4$, $R^2 = 0.65$, $p < 0.01$).

These distributions revealed strong differences in the expression of leaders' success depending on the species. In Tonkean macaques, some individuals performed more initiations than others, but when initiating, leaders were frequently followed by the entire group. On the contrary, rhesus macaques exhibit less-marked differences in the propensity

to initiate movements, but some individuals are more successful in being followed than others. In order to preserve these differences in leaders' success expression, we combined both the number of followed initiations and the ratio between the number of followers (N_i followers) and the number of individuals present in the starting zone (N_i potential followers) in a Success Index:

$$Success = \sum_{i=1}^j \frac{N_i \text{ followers}}{N_i \text{ potentiel followers}}$$

where i is the number of collective movements.

This Success Index is used in following parts of this study.

Social Credibility Index assessment

The Social Credibility Index was built as a combination of social and individual variables:

$$SCI = \alpha R + \beta C + \gamma K + \sum_{q=1}^4 \delta_q P_q$$

where R , C , K and P corresponds respectively to dominance rank, social centrality, kinship and personality (q corresponds to the number of personality dimensions). In this formula, α , β , γ and δ are weights assigned to each variable. To assess these weights in each species, we performed a principal component analysis on social and individual variables and the new success variable, both in Tonkean and rhesus macaques. After isolating the resulting component onto which the success variable loaded highly (loading > |0.4| according to Kaiser's criterion, Field *et al.* 2012), we spotted variables that present high loadings on this selected component. For these variables, loadings were used as weights in the calculation of the Social Credibility Index. For the variables presenting loadings below |0.4|, we assigned to them a weight of 0.

Statistical analysis

To explore the link existing between SCI and leaders' success, we performed linear regression in both Tonkean and rhesus macaques, with the success index as dependent variable and Social Credibility Index as an independent variable. All statistical analysis were carried out with R 3.1.0 (R Development Core Team 2013) with a significance level $\alpha = 0.05$. The packages *corpcor*, *GPArotation* and *psych* were used to run principal component analyzes (Schäfer *et al.* 2013, Bernaards & Jennrich 2005, Revelle 2014).

Results and Discussion

Social Credibility Index Assessment

The main purpose of this study was to build an index combining individual and social variables, which could be a good predictor for explaining initiators' success. To do so, we used classical variables known to influence successful leadership in animals (see Petit & Bon 2010 for a review): dominance rank, social centrality, kinship and personality that are characterized by four dimensions in both considered species (for Tonkean macaques: sociability, attention, anxiety/activity and confidence; for rhesus macaques: sociability, independence, confidence/anxiety, activity; Bret 2014, Bret *et al.* submitted). A weight was then assigned to each variable according to their implication in explaining successful leadership in both species.

In Tonkean macaques, PCA revealed a SCI mainly composed by both social centrality and sociability personality dimension (Figure 3), whilst other variables were null-weighted. Individuals having a high SCI score are thus more socially central but also more socially independent than lower-scorers. This result is consistent with a previous study highlighting that both the number of initiations and the number of followers are positively impacted by social centrality in Tonkean macaques (Sueur *et al.* 2009, Sueur *et al.* 2012). In rhesus macaques, PCA allowed us to build a SCI combining dominance rank, social centrality, kinship, confidence/anxiety personality dimension and activity personality dimension (Figure 3), whilst other variables were null-weighted. Higher-scorers on SCI are thereby more dominant,

more socially central, more confident, less anxious, less active and have more relatives in the group than individuals displaying a low SCI score. In a previous study, we found that dominant individuals were also more socially central, more confident, less anxious and had more kin than subordinated ones in rhesus macaques (Bret 2014, Bret *et al.* submitted). This is consistent with the well-known social style exhibited by this species, which has social relationships extremely constrained by kinship (Thierry *et al.* 2004). According to this result, we can thus discriminate individuals having high social status (*e.g.* being dominant, more central and having more kin) from individuals having low social status. Higher-scorers on SCI have thus a higher social status than lower-scorers. As for Tonkean macaques, these results are consistent with what we know about decision-making processes in this rhesus macaque species. Indeed, the number of initiations was found to be positively impacted by dominance rank and social centrality in rhesus macaques (Sueur & Petit 2008a, Sueur *et al.* 2012). Moreover, following dynamic has shown to be constrained by kinship in this species (Sueur & Petit 2008b).

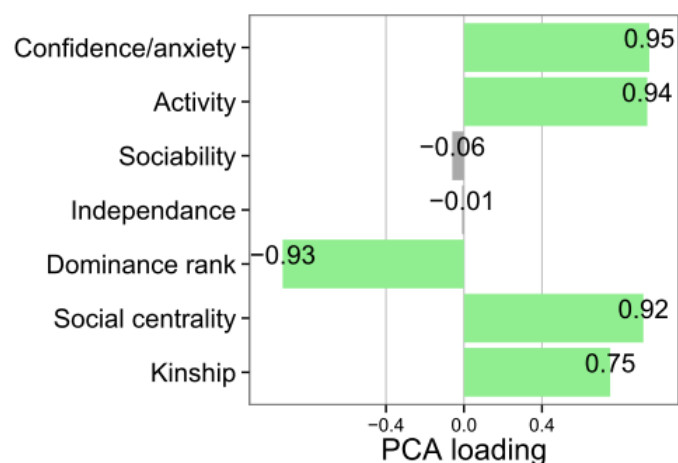
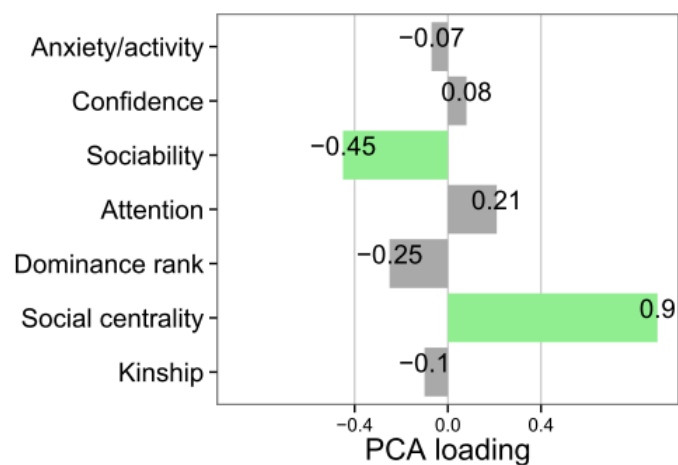


Figure 3: Composition of Social Credibility Index.

Variable loadings on the success component of principal component analysis in both Tonkean macaques (top) and rhesus macaques (bottom). Green bars represent significant variables that load above the Kaiser's criterion of $|0.4|$, thus entering in the composition of Social Credibility Index.

Is Social Credibility Index a good predictor of a successful leadership?

Social Credibility Index built as described in the previous part of this work was then used in linear regressions to test if this variable could explain leader's success. These analyses highlighted that both species displayed a good relation between SCI and success index. Indeed, in Tonkean macaques, higher-scorers on SCI exhibited a greater success in leading collective movements than lower-scorers (linear regression: $F = 8.64$, $p = 0.019$, $R^2 = 0.52$, $df = 8$, Figure 4A). According to the relative influence of both the number of followed initiations per individuals and the ratio between number of followers and number of potential followers at the time of initiation, higher-scorers on SCI initiated more collective movements and had a high probability to be followed by the entire group. Considering the composition of the SCI, we thereby hypothesized that individuals being more independent initiate more movements than sociable individuals, as they are less dependent from other group members to start a new activity. Moreover, individuals occupying more socially central positions had a higher probability of being followed by the entire group than peripheral individuals. This last result is consistent with previous works showing that both the number of followers and the following dynamics are impacted by the positive social relationships of leaders in Tonkean macaques (Sueur & Petit 2008b, Sueur *et al.* 2012).

In rhesus macaques, higher-scorers on SCI displayed also a higher leadership success than individuals having lower SCI scores (linear regression: *high scorers*, $F = 15.88$, $p = 0.005$, $R^2 = 0.65$, $df = 7$; *low scorers*, $R^2 = 0.91$ for the red line, Figure 4B). Moreover, we found a double relation, with individuals initiating more frequently followed movements (individuals above the random distribution on Fig. 1B) having a greater success. According to the influence of the two variables composing our success index, some individuals have a higher propensity to become leaders, and higher-scorers on SCI are also more followed than lower-scorers. Considering the SCI composition, successful leaders are individuals displaying a high

global social status, meaning that they are more dominant, more socially central, more confident, less anxious and have more relatives than unsuccessful individuals. Indeed, a high social status confers a greater influence on the behaviour of other group members to individuals. This is consistent with previous work on this species, showing that high-ranking and socially central individuals initiate collective movements more frequently than others (Sueur & Petit 2008a, Sueur *et al.* 2012). In addition, rhesus macaques displayed a following dynamic extremely constrained by kinship relations (Sueur & Petit 2008b). Our results also highlight that successful leaders are also more inactive than others. Moreover, we know from a previous study that activity personality dimension is negatively linked to individuals' age: old individuals are thus less active than young ones (Bret 2014). We could thereby hypothesize that these old/inactive individuals have also a greater knowledge and are thus more experienced than young/active individuals. In this context, it is then consistent for more inactive individuals to being more followed than others, allowing them to endorse successful leader position.

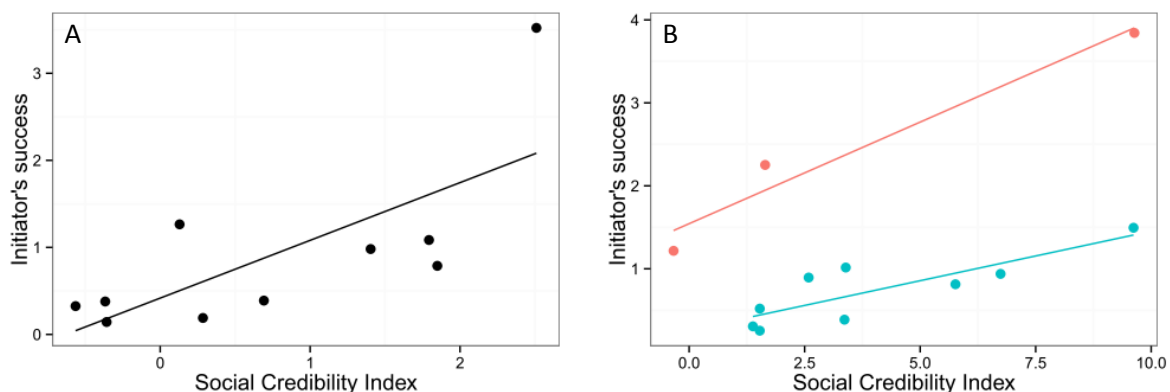


Figure 4: Social credibility Index as a good predictor of leadership success.

Distribution of initiator's Success Index in function of Social Credibility Index for A) Tonkean macaques and B) rhesus macaques. In both species, we found a significant positive relation between these two variables (linear regression: *M. tonkeana*, $F = 8.64$, $p = 0.019$, $R^2 = 0.52$, $df = 8$; *M. mulatta*, $F = 15.88$, $p = 0.005$, $R^2 = 0.65$, $df = 7$, for the blue line, $p = 0.05$, $R^2 = 0.91$, $df = 2$ for the red line). Red line corresponds to individuals endorsing more frequently the role of followed leader in rhesus macaques.

Finally, we found the first evidence for a link between personality dimensions and leadership success in non-human primates. Further studies are still needed to confirm the implication of individuals' personality in decision-making processes in mammals. Personality

was already found to be related to leadership in birds (Kurvers *et al.* 2014) but also in humans, with leaders displaying a higher level of anxiety than nonleaders (Sherman *et al.* 2012).

Conclusions

Social Credibility Index appears to be a good predictor for leader's success in these two species. Indeed, we found a significant positive relation between the combined variable measuring leadership success and the Social Credibility Index. Moreover, the composition of this Social Credibility Index confirmed what is known about decision-making processes in both Tonkean and rhesus macaques. In addition, the composition of the success variable used by researchers is also crucial to embrace the main part of the phenomena and caution needs to be applied when choosing for variables reflecting leadership success. We also have to keep in mind that combining indexes might help us to perform reliable inter-specific comparisons of collective mechanisms. We believe that such an integrative approach is essential if we want to make real new progress in understanding the role played by some individuals in collective decision-making and more generally in the societies they live in. This approach could also help us to predict leaders' emergence in groups, allowing us to manage more efficiently movements of animal groups around urban area and inside protected area.

Author contributions

O.P. and C.S. designed the observation procedure. P.U. took care of the animals. C.S. performed the observations. O.P. created the concept of SCI. C.B., J.L.D. and O.P. analyzed the data. C.B., J.L.D., P.U., C.S. and O.P. wrote the manuscript.

Acknowledgments

The authors are grateful to Sophie Reichert for language editing. While preparing the manuscript, Céline Bret was supported by the European Doctoral College of the University of Strasbourg, the Fonds de Meurs-François and the Alice and David Van Buuren Foundation in Bruxelles. Cédric Sueur was supported by the University of Strasbourg Institute for Advanced Studies (USIAS) and the Fyssen Foundation. Odile Petit was supported by the USIAS.

Chapitre 6

Discussion générale et perspectives

« Parfois il est bon de ne pas avoir de définition précise pour un concept, cela permet d'en étudier toutes les dimensions »

B. Thierry

1. Résumé des résultats

La compréhension de la structure des groupes d'animaux est une question passionnante et essentielle pour qui s'intéresse à la vie en groupe et aux phénomènes collectifs qui en découlent. Ce travail se concentre sur la famille des Cercopithecinae qui constitue un modèle particulièrement intéressant de par la diversité des schémas d'organisation qu'elle présente (Smuts *et al.* 1987, Mitani *et al.* 2012). A travers l'étude de trois espèces présentant des organisations et des styles sociaux différents, que sont les mandrills, les macaques de Tonkean et les macaques rhésus, j'ai étudié au cours de cette thèse la structure des relations affiliatives au sein des groupes ainsi que l'identité et le rôle des individus y occupant une position privilégiée. Les principaux résultats de ce travail sont présentés dans le tableau VI.1, et ce chapitre de discussion générale s'attache à les replacer dans le contexte écologique et social des différentes espèces étudiées.

Tableau VI.1 : Récapitulatif des principaux résultats des différentes études.

Espèce	<i>Mandrills</i>	<i>Macaques de Tonkean</i>	<i>Macaques rhésus</i>
Structure sociale	Etudes 1 et 2 : Relations affiliatives contraintes par les liens de parenté	Structuration des relations sociales connue (Thierry <i>et al.</i> 2004)	
Déterminants de la position sociale	Etudes 1 et 2 : - Parenté - Sexe	Etude 3 : - Age - Personnalité	Etude 3 : - Parenté - Personnalité
Mécanismes de cohésion de groupe	Cohésion du réseau de relations affiliatives	Etude des déplacements collectifs	
	Etude 2 : Différents types d'individus clés pour la cohésion : - Cohésion des sous-groupes - Cohésion des clusters - Liens avec les individus périphériques	Etude 4 : Les initiateurs fréquents ont des besoins énergétiques plus importants Etude 5 : Les leaders présentant le plus de succès sont les individus centraux et sociables	Etude 4 : Les individus ne présentent pas de différence marquée dans leur propension à initier des déplacements Etude 5 : Les leaders ayant le plus de succès sont des individus actifs et ayant un statut social élevé

2. Structure sociale chez les Cercopithecinae : l'importance de la parenté dans la distribution des relations

2.1. Relations sociales entre femelles adultes

La première partie de ce travail a porté sur la distribution des relations affiliatives au sein de groupes de mandrills, une espèce de Cercopithecinae présentant une organisation sociale tout à fait singulière, avec des groupes comprenant des centaines d'individus et un nombre de mâles adultes très restreint. Dans les trois groupes étudiés, les femelles entretiennent des relations fortes avec leur apparentées par rapport à celles qu'elles entretiennent avec les non-apparentées. De plus, les femelles apparentées d'un même cluster présentent également des rangs hiérarchiques similaires, mettant en évidence une stratification des différentes lignées maternelles au sein du groupe. Ces résultats viennent confirmer ceux d'études précédentes montrant l'impact de la parenté sur la distribution des relations affiliatives et agonistiques au sein des groupes de mandrills (Setchell 1999, Swedell 2010). Ce népotisme structurant les relations sociales a été démontré chez de nombreuses espèces de Cercopithecinae comme les babouins, les vervets, les mangabeys, ou encore certaines espèces de macaques (Kawai 1958, Kawamura 1958, Sade 1965, Hausfater 1975, Cheney 1980, Seyfarth 1980, Seyfarth & Cheney 1984, Kapsalis 2004, Thierry 1990). Toutes ces espèces sont caractérisées par une philopatrie des femelles, avec des mâles qui émigrent vers d'autres groupes à la puberté et des femelles qui restent dans leur groupe de naissance toute leur vie (Cords 2012). Ainsi les femelles adultes établissent des liens privilégiés avec leurs apparentées, leur permettant alors de développer des stratégies de coopération et de coalition lors des conflits. En effet, chez les vervets, les babouins, les macaques rhésus ou encore les macaques japonais, les événements de coopération sont plus fréquemment observés entre femelles apparentées qu'entre femelles non-apparentées (Gouzoules & Gouzoules 1987, Silk 2006, Chapais & Bélisle 2004, Kapsalis 2004). De plus, la fréquence de coalitions diminue avec le degré de parenté (Datta 1983a, Kapsalis & Berman 1996a, Silk *et al.* 2004). Ces soutiens durant les conflits permettent ainsi aux femelles de maintenir leur rang de dominance (Chapais *et al.* 1997, 2001), et c'est ce qui permet le maintien d'une hiérarchie entre les lignées matriarcales chez de nombreuses espèces de Cercopithecinae (Berman *et al.* 2008, Silk 2002, Kapsalis 2004). Il a également été démontré que la position

des femelles adultes dans la hiérarchie de dominance a des conséquences importantes pour l'accès aux ressources alimentaires (Chapais *et al.* 1997, 2001, Ellis 1995, Silk 2002). Ainsi, chez les mandrills par exemple, les femelles occupant des rangs de dominance élevés présentent un meilleur succès reproducteur et une meilleure survie que les femelles qui ont un faible rang de dominance (Charpentier *et al.* 2008c). Par ailleurs, chez les macaques japonais, les femelles occupant une place élevée dans la hiérarchie de dominance ne peuvent pas forcément maintenir leur rang de dominance lorsqu'elles sont isolées, réduisant alors leur accès aux ressources alimentaires (Chapais *et al.* 1991). Les coalitions avec les apparentées apparaissent alors cruciales pour le maintien du rang hiérarchique des femelles adultes chez ces espèces, leur permettant ainsi d'optimiser leur survie et leur reproduction.

Cependant, certaines espèces de Cercopithecinae ayant également une philopatrie des femelles ne présentent pas cet impact aussi important de la parenté sur la distribution des relations sociales affiliatives et agonistiques. C'est le cas des espèces de macaques présentant un style social tolérant, comme les macaques de Tonkean par exemple, chez qui la hiérarchie de dominance est beaucoup moins marquée que chez d'autres espèces de macaques plus intolérantes, comme les macaques rhésus (Thierry *et al.* 2004). Chez ces espèces, la tolérance entre tous les individus du groupe est plus élevée et l'accès aux ressources est moins monopolisé par quelques individus dominants (Aureli *et al.* 1997, Thierry 2004, 2007). Ainsi, le maintien du rang hiérarchique impacte moins la survie et la reproduction des femelles chez ces espèces tolérantes. Le degré de népotisme semble donc varier en accord avec les différences de style de dominance qui caractérise chaque espèce. Il devient alors particulièrement intéressant de comprendre quels paramètres sous-tendent la distribution des relations chez ces espèces tolérantes. Les variables classiquement utilisées ayant échoué à expliquer ces distributions, les profils de personnalité constituent alors de bons candidats pour tenter d'expliquer pourquoi certains individus sont plus fortement affiliés que d'autres. Ainsi, on peut émettre l'hypothèse que des individus présentant des similarités dans leurs profils tempéramentaux pourraient alors avoir une probabilité plus élevée d'interagir.

2.2. Relations sociales des mâles adultes

Dans les trois groupes de mandrills étudiés, les mâles adultes entretiennent des relations affiliatives plus fortes avec les femelles qui leurs sont non-apparentées qu'avec les femelles qui leurs sont apparentées. Ceci est cohérent avec la dispersion des mâles observée chez cette espèce, qui permet ainsi un flux génétique entre les groupes (Cords 2012). Ainsi, malgré le fait que la captivité empêche cette émigration des mâles, les relations sociales ne privilégient pas l'affiliation de mâles avec les femelles qui leurs sont apparentées. Ainsi, comme en milieu naturel, où les mâles quittent leur sous-groupe d'origine à la puberté pour en rejoindre un autre ou pour être en périphérie du groupe, chez les groupes captifs, un grand nombre de mâles occupe des positions périphériques et n'a que très peu d'interactions avec le reste du groupe (Setchell & Dixson 2002).

En revanche, lorsque l'on s'intéresse à la distribution des relations entre mâles adultes au sein d'un groupe, ceux-ci présentent des relations affiliatives plus fortes entre mâles apparentés qu'entre mâles non-apparentés. Des associations préférentielles entre mâles apparentés ont été mises en évidence chez les macaques rhésus, qui présentent également une émigration des mâles à la puberté. En effet, l'on peut observer chez cette espèce des émigrations parallèles de mâles apparentés, ou deux mâles apparentés peuvent se retrouver dans un même groupe suite à deux événements d'émigration distincts. Il a alors été montré dans ces cas que les coalitions lors des conflits sont plus fréquentes entre mâles apparentés qu'entre mâles non-apparentés (Meikle & Vessey 1981). De plus, les mâles apparentés perturbent moins leurs copulations respectives que les non-apparentés. Ces mâles présentent alors des rangs de dominance plus élevés et un temps de résidence dans les groupes plus longs, leur permettant ainsi d'optimiser au maximum leur reproduction (Widdig *et al.* 2004). En effet, ces espèces présentent généralement une forte compétition entre les mâles pour l'accès aux femelles, et les mâles occupant des rangs hiérarchiques élevés ont alors un accès privilégié à la reproduction (Muller & Emery Thompson 2012). Par ailleurs, des coalitions entre mâles occupant des positions basses dans la hiérarchie de dominance, leur donnant ainsi accès aux femelles reproductrices, ont souvent été observées chez les babouins (Noë 1992), les geladas (Berman & Beehner 2012), les mangabeys (Range *et al.* 2007), ou encore certaines espèces de macaques (Silk 1994, Soltis 2004, Berman *et al.*

2007). Ainsi, ces coalitions entre mâles leur procure un avantage adaptatif certain en termes de reproduction.

2.3. La familiarité, vecteur de la parenté génétique

Lorsque l'on fait référence à la parenté, l'on s'intéresse généralement à la parenté génétique. Si celle-ci est facile à appréhender pour l'observateur grâce aux méthodes actuelles, il est alors légitime de s'interroger sur la capacité des animaux à percevoir cette parenté génétique (Langergraber 2012). Une étude portant sur les macaques à queue de cochon a montré que lorsqu'un individu isolé de son groupe dans les premiers mois de sa vie est réintégré au groupe social, il ne développe pas de relations particulières avec ses apparentés (Wu *et al.* 1980, Mackenzie *et al.* 1985), permettant de supposer que la parenté génétique ne constitue pas forcément le moteur principal du népotisme observé chez les espèces de Cercopithecinae. En effet, lors de son développement, le jeune primate a pour principaux partenaires sociaux sa mère et les individus apparentés à celle-ci, qui sont généralement les sœurs et les filles de cette dernière chez les Cercopithecinae. Ainsi, cette familiarité exclusive durant les premiers mois du développement physique et social du jeune va orienter l'apparition de liens privilégiés entre ces individus, menant à un biais lié de manière indirecte à la parenté génétique (Langergraber 2012). Cet impact de la parenté génétique sur la distribution des relations affiliatives au sein du groupe ne serait alors qu'un effet secondaire de la familiarité expérimentée avec les individus apparentés au cours du développement.

Enfin, dans l'étude portant sur les mandrills présentée dans le chapitre 3 de ce travail, les femelles adultes les plus fortement apparentées (mères/fille, sœurs) présentent des relations affiliatives plus intenses que les femelles plus éloignées dans la lignée maternelle. Cette notion de seuil génétique a été abordée dans de précédentes études, montrant que des relations privilégiées apparaissent entre individus fortement reliés génétiquement. En effet, chez les macaques rhésus, le degré de parenté le plus éloigné provoquant un biais dans les relations sociales est le niveau tante/nièce (Kapsalis & Berman 1996). Ainsi, les sous-groupes seraient restreints aux femelles apparentées les plus proches, menant ainsi à la division du cluster lorsque la lignée maternelle devient trop étendue (Langergraber 2012).

Les juvéniles ne développeraient alors des relations privilégiées qu'avec ces femelles les plus proches.

2.4. Et la paternité dans tout ça ?

L'ensemble des études citées précédemment ne s'intéresse toutefois qu'à la parenté par la mère et la question de l'importance de la parenté par le père se doit d'être abordée. Grâce à l'évolution des techniques de détermination de la parenté génétique de ces dernières années, cette variable est à présent accessible et utilisable sur des populations sauvages, grâce à des méthodes d'échantillonnage non-invasives (Setchell & Curtis 2011). Ainsi, un biais lié à la parenté par le père a pu être montré chez différentes espèces présentant une philopatrie des femelles, comme les macaques rhésus, les babouins, ou encore les cercopithèques à queue de soleil (Widdig *et al.* 2001, 2006, Silk *et al.* 2006, Charpentier *et al.* 2008, Smith *et al.* 2003). Là encore se pose la question de la capacité des animaux à percevoir cette parenté génétique par le père. Chez les espèces de Cercopithecinae, la reproduction est généralement source de fortes compétitions entre mâles et est monopolisée par quelques uns d'entre eux. Les jeunes de l'année ont donc une certaine probabilité d'être issus du même père, et c'est la similitude d'âge entre jeunes qui permettrait la reconnaissance des apparentés par le père (Langergraber 2012). Cette hypothèse est largement soutenue par le fait que plus la probabilité que les jeunes d'une même saison de reproduction soit issus du même mâle augmente, plus l'impact de cette paternité génétique sur la distribution des relations affiliatives est important (Widdig *et al.* 2001, Silk *et al.* 2006).

Toutefois, les relations affiliatives sont toujours plus fortement impactées par la parenté par la mère que par la parenté par le père chez les macaques rhésus (Widdig *et al.* 2002) et les babouins cynocéphales (Silk *et al.* 2006). De plus, en cas de fission permanente du groupe, les individus composant les groupes émergents sont plus fréquemment des apparentés par la mère que par le père chez les macaques rhésus (Widdig *et al.* 2006a), les macaques de Barbarie (Kuester & Paul 1997) et chez les babouins (Van Horn *et al.* 2007). Ce biais de la parenté génétique par le père pourrait alors être un effet secondaire de la

familiarité des individus avec leur apparentés par la mère, puisque les femelles d'un même sous-groupe ont une probabilité élevée de se reproduire avec le même mâle.

3. Les déterminants du statut social chez les Cercopithecinae

3.1. Relation entre rang de dominance et centralité sociale

L'hétérogénéité des relations sociales affiliatives et agonistiques conduit généralement à l'émergence d'individus occupant des positions particulières au sein du groupe. Ainsi, l'on observe l'apparition d'une hiérarchie de dominance chez de nombreuses espèces, avec des individus dominants et subordonnés (Datta 1988, de Waal & Luttrell 1989), ainsi que l'émergence d'individus au centre des relations affiliatives (Croft *et al.* 2008). Les différences de statut social entre individus peuvent être plus ou moins marquées selon les espèces, et la question des facteurs déterminant l'identité des individus occupant un statut social particulier s'impose. Chez les macaques de Tonkean et les macaques rhésus, nous avons montré que les individus occupant une position centrale au sein du réseau affiliatif sont également dominants au regard des interactions agonistiques (Etude 3). Or, chez les macaques, les femelles affiliées entre elles vont former des coalitions leur permettant de maintenir leur rang hiérarchique (Chapais *et al.* 1997, 2001, Chapais & Bésilile 2004, Kapsalis 2004). Ainsi, les femelles au centre des relations affiliatives ont une probabilité plus élevée d'être soutenues lors des conflits, et vont alors présenter un rang hiérarchique plus élevé que des femelles ayant moins d'affiliés. Concernant les mâles, les individus dominants sont engagés plus activement dans la reproduction que les mâles subordonnés et vont donc interagir plus fréquemment avec les femelles, leur conférant ainsi une position plus centrale au sein du réseau affiliatif (Muller & Emery Thompson 2012). Chez les mandrills, bien que les deux variables que sont le rang hiérarchique et la centralité sociale ne présentent pas de relation linéaire, les individus dominants des trois groupes étudiés occupent également une place centrale dans le réseau de relations sociales (Etudes 1 et 2).

Chez les macaques rhésus et les mandrills, nous avons montré que les femelles occupant un statut social privilégié (rang hiérarchique élevé et position sociale centrale) ont également plus de parents au sein du groupe (Etudes 2 et 3). En effet, chez ces deux espèces

présentant un fort népotisme, les relations affiliatives sont fortement contraintes par les liens de parenté (Thierry *et al.* 2004, Sueur *et al.* 2011). Dans ce contexte, des individus ayant plus de parents ont également un réseau des relations affiliatives plus développées, leur procurant un soutien plus fréquent lors des conflits et permettant ainsi de maintenir leur rang de dominance. A l'inverse, les macaques de Tonkean ne présentent pas de biais des relations affiliatives lié à la parenté (Thierry *et al.* 2004). Chez cette espèce, le statut social des individus est en revanche relié à l'âge, avec des individus plus âgés occupant des positions sociales plus élevées que de jeunes individus (Etude 3). Cette relation entre l'âge et le statut social a été démontré chez d'autres espèces de mammifères, avec le cas extrême des éléphants chez qui la matriarche occupe la position la plus centrale dans le groupe (McComb *et al.* 2001). On peut ainsi émettre l'hypothèse que des individus plus âgés sont également plus impliqués dans les relations sociales que des individus jeunes, les plaçant alors au centre du réseau d'affiliation. Par l'action positive de l'affiliation sur les coalitions, cela leur permet ainsi de maintenir une position élevée au sein de la hiérarchie de dominance.

3.2. La personnalité : cause ou conséquence du statut social ?

Une des questions principales de ce travail était de mettre en évidence les potentiels liens existant entre le profil de personnalité présenté par un individu et son statut social. Chez les deux espèces de macaques étudiées, les variables du statut social sont reliées à une des quatre dimensions de personnalité mises en évidence dans chaque espèce. Ainsi, chez les macaques rhésus, les individus dominants et socialement centraux sont également plus confiants et plus détendus que des individus occupant des positions plus basses dans la hiérarchie de dominance et plus périphériques au sein du réseau de relations affiliatives (Etude 3). Ce lien entre confiance en soi et hiérarchie de dominance a déjà été montré chez les macaques de Barbarie (Konečná *et al.* 2012). De plus, des individus plus confiants vont également s'engager plus facilement dans des interactions avec les partenaires sociaux, que celles-ci soient positives ou négatives. Chez les capucins bruns par exemple, les individus plus agressifs sont également plus centraux (Morton *et al.* 2013), alors que chez les vervets, ce sont les individus provoquant des interactions socio-positives plus fréquemment qui

occupent un rang de dominance élevé (McGuire *et al.* 1994). Cette dimension de personnalité de confiance en soi est également reliée à l'anxiété chez les macaques rhésus (Etude 3). Là encore, de nombreuses études se sont intéressées au lien existant entre stress et statut social, et en particulier le rang de dominance (Creel 2001). Ces études considèrent généralement le taux de glucocorticoïdes présent chez les animaux, une hormone connue pour être impliquées dans les réponses aux évènements stressants (Creel 2001). Il a également été montré que cette hormone est associée à l'anxiété comportementale de l'animal (Sapolsky 1992, Chrousos & Gold 1992, Roelofs *et al.* 2009). Comme chez les macaques rhésus, de nombreuses espèces présentent des individus subordonnés plus anxieux que les individus dominants (Creel 2001). C'est le cas chez les macaques de Java par exemple, une espèce intolérante proche du macaque rhésus (Thierry *et al.* 2000, Shively *et al.* 1997). Ainsi, chez ces espèces présentant une hiérarchie de dominance très marquée, les individus subordonnés ont alors un accès limité aux ressources alimentaires, provoquant un stress permanent pour le maintien de leur condition corporelle. Ces individus sont également plus exposés aux agressions lorsqu'ils s'alimentent à proximité des dominants. De plus, étant également en périphérie des relations affiliatives (Etude 3), les subordonnés reçoivent moins de soutien lors des conflits. Ces trois paramètres que sont l'accès aux ressources, le taux d'agression et la fréquence d'aide lors des conflits ont été démontrés comme étant des facteurs explicatifs du taux de glucocorticoïdes, et ainsi du niveau de stress, chez les individus subordonnés (Abbott *et al.* 2003).

Chez les macaques de Tonkean, la relation existant entre le statut social et l'anxiété est inverse, puisque ce sont les individus occupant une position sociale élevée qui sont plus anxieux (Etude 3). Si l'on considère la grande tolérance dans les interactions qui caractérise cette espèce, on peut alors émettre l'hypothèse que l'issue des interactions est beaucoup moins prévisible que chez des espèces intolérantes (Chaffin *et al.* 1995, Thierry *et al.* 2008). En effet, chez cette espèce la hiérarchie de dominance est peu marquée, et l'on observe souvent des conflits bidirectionnels (Petit 1996). Les individus centraux ayant beaucoup d'interactions avec différents partenaires peuvent alors être plus exposés au risque d'un conflit que des individus périphériques. Cette situation se retrouve chez les chimpanzés par exemple, chez qui les individus au centre des relations sociales affiliatives présentent également un niveau d'anxiété plus élevé que les individus périphériques (Anestis 2005). Cet

effet catalyseur de l'imprévisibilité de l'issue des relations sociales sur le niveau de stress d'un animal a déjà été mis en évidence chez les zèbres (Sapolsky 2004), ou encore les babouins chacma, où les individus dominants présentent des niveaux de stress plus élevés lorsqu'ils sont fréquemment défiés (Bergman *et al.* 2005). Ainsi, les individus occupant des positions élevées dans la hiérarchie de dominance dans les espèces présentant une hiérarchie peu marquée doivent défendre leur rang hiérarchique plus régulièrement, car sont plus souvent défiés. Une autre hypothèse a été développée pour expliquer ce lien entre anxiété et statut social. En effet, les individus dominants sont généralement ceux participant le plus à la reproduction, investissant alors beaucoup d'énergie dans cette activité. Cette augmentation de la dépense énergétique pourrait ainsi mener à une augmentation du stress physiologique (Muller & Wrangham 2004). Chez les sifakas de Verreaux (*Propithecus verreauxi*) par exemple, les individus dominants sont les seuls à se reproduire, et ils présentent alors un niveau de glucocorticoïdes beaucoup plus élevé que les subordonnés (Fichtel *et al.* 2007).

Ainsi, la personnalité semble être une conséquence du statut social de l'individu plus qu'une variable prédictive de la position de cet individu au sein des relations affiliatives et agonistiques de son groupe. En effet, une étude chez les macaques de Java lors de l'établissement des relations dans un nouveau groupe a montré que les niveaux de stress de l'animal sont représentatifs du statut réellement occupé par l'animal et ne sont au contraire pas prédictifs de son futur statut (Czoty *et al.* 2009). Chez les singes écureuils, l'évolution du taux d'hormone de stress suit les changements de rang hiérarchique de l'animal (Mendoza *et al.* 1979). Ainsi, chez les espèces où la hiérarchie est moins marquée et où l'issue des interactions est moins prévisible, occuper un statut social élevé au sein du groupe semble s'accompagner d'un coût en termes de stress physiologique et d'anxiété comportementale. Ces coûts seraient toutefois contrebalancés par tous les bénéfices procurés grâce à l'accession d'un statut social élevé en termes d'accès aux ressources permettant alors une meilleure survie et une reproduction plus efficace (Mitani *et al.* 2012).

3.3. Pour aller plus loin ...

Au vue de la diversité des hypothèses concernant le lien entre anxiété et statut social, il devient alors particulièrement intéressant d'étudier plus en profondeur les mécanismes liant ces deux facteurs. Ainsi, la comparaison des niveaux de stress des individus dans les différentes étapes du cycle de reproduction est nécessaire pour évaluer l'implication de ce paramètre dans la relation entre les deux variables. De plus, le suivi de groupes de primates sur le long terme pourrait nous permettre de mesurer l'évolution de leur niveau d'anxiété à travers différentes mesures suite à des changements de statut social des individus. Enfin, la question du coût du statut social est une question passionnante en termes de santé de l'animal. En effet, chez les espèces tolérantes, si les individus occupant un statut social élevé sont également plus anxieux, on peut alors facilement imaginer que cette anxiété peut avoir des répercussions sur la santé physique générale de l'animal (Sapolsky 2004). De plus, occuper une position centrale dans les relations affiliatives implique généralement une fréquence élevée de contacts avec de nombreux partenaires. Ces individus pourraient alors être plus vulnérables à des transmissions horizontales de parasites ou de maladies au sein du groupe. La question du lien entre statut social et santé de l'animal est primordiale, et constitue un point central dans la compréhension de la transmission de pathogènes au sein de groupes sociaux.

4. Quel rôle dans la cohésion de groupe pour les individus centraux ?

4.1. Une cohésion de groupe à plusieurs niveaux

La caractérisation des individus centraux permet ensuite de se poser la question de leur rôle au sein du groupe social. En plus de leur rôle de régulation des conflits, évoqué dans l'introduction générale de ce travail, qui permet de réparer les liens affiliatifs et ainsi maintenir la stabilité au sein du groupe (Petit & Thierry 1994, Petit & Thierry 2000, Aureli *et al.* 2012), il est particulièrement intéressant de s'intéresser à la manière dont ces individus interviennent dans la connexion des différents clusters qui constituent le groupe. Ces individus sont-ils connectés à l'ensemble des autres membres du groupe ? Existe-t-il différents types d'individus centraux ?

Grâce à une étude sur trois groupes de mandrills, j'ai pu montrer qu'il existe deux grands types d'individus centraux : les individus permettant la cohésion entre les sous-groupes et les individus assurant la cohésion à l'intérieur de ces sous-groupes (Etudes 1 et 2). Concernant la cohésion entre les sous-groupes, j'ai ainsi pu montrer que, dans les trois groupes étudiés, des individus appartenant à différents sous-groupes présentent un grand nombre de relations avec d'autres sous-groupes. Ainsi, ces individus permettent aux relations affiliatives d'être réparties sur l'ensemble du groupe, assurant ainsi la cohésion entre les sous-groupes. Parmi ces individus centraux permettant la cohésion inter-clusters, on trouve certains individus qui présentent la particularité d'être connectés à des individus périphériques (Etudes 1 et 2). Ils constituent alors le seul lien avec ces individus, leur permettant de ne pas être complètement isolés du groupe. Ce rôle de cohésion entre différentes communautés pour les individus centraux a déjà été montré chez d'autres espèces de mammifères (McComb *et al.* 2001, Lusseau & Newman 2004, Kanngiesser *et al.* 2011). Cependant, ce rôle de ciment social est alors souvent inféré à partir de la structure et des propriétés du réseau de relations observé, et l'on ne peut alors qu'émettre des hypothèses quant à leur réel impact sur la cohésion de groupe. Mais des cas de retrait effectif d'individus centraux ont été documentés et, selon les espèces, l'on observe une restructuration des relations au sein du groupe (Flack *et al.* 2006), ou une fission pure et simple entre les communautés composant le groupe (Guimaraes *et al.* 2007, Williams & Lusseau 2006). Ceci confirme donc bien l'importance de ces individus centraux pour la cohésion du groupe dans son ensemble, puisqu'ils assurent le lien entre les différents sous-groupes. L'impact de leur perte va alors dépendre de l'existence d'un ou plusieurs individus assurant la cohésion entre les mêmes sous-groupes.

Si le rôle des individus assurant la cohésion entre les sous-groupes est relativement bien documenté, l'existence des individus assurant la cohésion à l'intérieur d'un sous-groupe est beaucoup moins étudiée. En effet, Les individus d'un même cluster sont généralement tous connectés, et la raison d'être d'un individu assurant la cohésion entre ces membres d'un même cluster pose question. Chez les mandrills, si l'on s'intéresse aux propriétés des clusters présentant des individus centraux assurant la cohésion intra-cluster, l'on constate que ces clusters présentent une taille bien supérieure aux clusters qui ne possèdent pas ce type d'individus centraux (Figure VI.1).

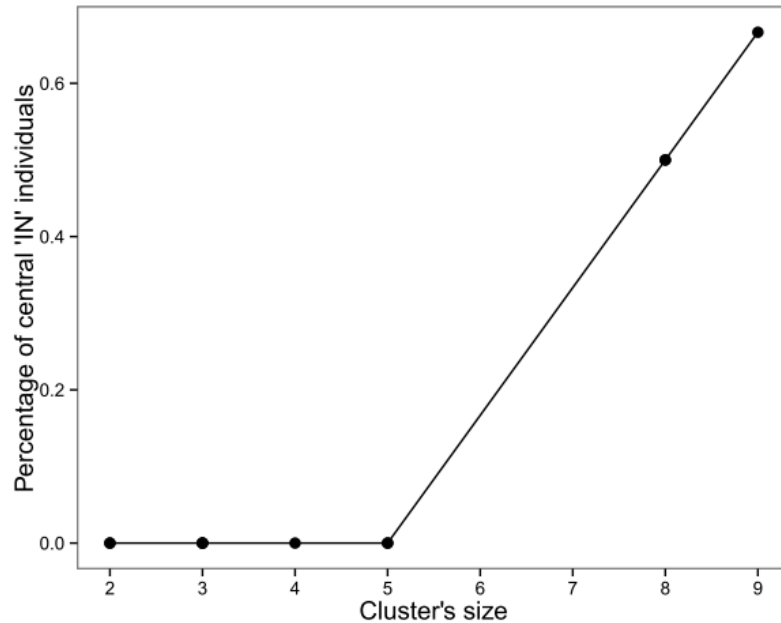


Figure VI.1 : Impact de la taille du cluster sur la présence d'individus centraux assurant la cohésion au sein du cluster (individus centraux IN). Le nombre d'individus centraux IN est représenté comme un pourcentage d'individus IN par rapport à l'ensemble des individus centraux du cluster, quelque soit le type de centralité.

Ainsi, l'on peut émettre l'hypothèse que dans les clusters présentant un grand nombre d'individus, tous les membres du cluster ne peuvent pas interagir les uns avec les autres, créant alors une sous-structure à l'intérieur même de ces clusters. En effet, il a été montré chez les babouins cynocéphales par exemple que les femelles n'interagissent qu'avec un nombre limité de partenaires privilégiés (Silk *et al.* 2006a, 2010a). Il y aurait alors nécessité que certains individus fassent le lien entre tous les membres d'un même cluster afin d'en assurer les liens privilégiés. Il serait alors intéressant de tester si dans d'autres espèces de primates, les individus présentent également un nombre restreint de partenaires privilégiés. De plus, la question de l'identité de ces individus centraux assurant la cohésion au sein d'un sous-groupe est alors très intéressante. On peut émettre l'hypothèse que ces individus seraient moins exclusifs dans leurs interactions affiliatives, leur permettant alors d'entretenir un plus grand nombre de relations avec différents individus.

4.2. Quels avantages à être au centre des relations affiliatives ?

Une des questions majeures suite à l'identification d'individus centraux au sein de groupes sociaux est celle des avantages que procure à l'individu une telle position au sein du réseau de relations affiliatives. Nous avons vu dans la première partie de cette discussion générale que les relations affiliatives ont un effet bénéfique sur le maintien du rang hiérarchique. Ainsi, les individus ayant plus d'affiliés ont également plus de soutien lors des conflits, et cette position élevée dans la hiérarchie de dominance impacte positivement la survie des jeunes (Schülke *et al.* 2010). Outre cet effet sur le statut social, il a été montré chez les babouins cynocéphales que les femelles qui sont mieux intégrées socialement ont également des jeunes qui survivent mieux durant leur développement, et ce indépendamment de leur rang hiérarchique (Silk *et al.* 2003, Silk *et al.* 2009). Cette bonne intégration sociale a également un impact sur leur propre survie, puisque des femelles ayant de bonnes relations stables dans le temps survivent plus longtemps (Silk *et al.* 2010b). En effet, occuper une position centrale au sein des relations affiliatives permet également une meilleure gestion du stress, puisque l'individu est alors moins fréquemment soumis aux conflits (Engh *et al.* 2006, Shutt *et al.* 2007, Silk *et al.* 2010, Crockford *et al.* 2008, Wittig *et al.* 2008). De plus, chez les babouins, le développement d'amitiés fortes entre les mâles et les femelles permet à celles-ci de mieux protéger leurs jeunes contre les risques d'infanticide (Palombit *et al.* 1997, Engh *et al.* 2006b, Smuts 2007). Tout ceci permet alors aux individus centraux de bénéficier d'une meilleure survie pour eux-mêmes ainsi que pour leur progéniture. L'importance d'occuper une position centrale dans les relations affiliatives pour les mâles s'illustre par un exemple tout à fait remarquable observé chez les mandrills. Chez cette espèce, les femelles de plusieurs sous-groupes peuvent former des coalitions pour contre-attaquer lors de fortes agressions des mâles dominants, et peuvent même les évincer des groupes dans certains cas (Dunbar & Dunbar 1975, Cords 1984, Smuts *et al.* 1987, Setchell *et al.* 2006). Ainsi, même s'ils n'occupent pas la place la plus centrale au sein du groupe (Etude 1 et 2), il est alors particulièrement crucial pour les mâles dominants d'entretenir de bonnes relations sociales avec les femelles afin de prévenir ces événements d'éviction. Ceci leur permet alors de rester plus longtemps au sein du groupe et ainsi d'optimiser leur reproduction.

5. Les déterminants du succès d'un déplacement collectif

Nous avons vu dans les différentes parties de ce travail les causes et implications de la place qu'occupe un individu au sein du réseau de relations affiliatives et agonistiques de son groupe. Ces individus semblent avoir un rôle crucial dans la cohésion du groupe en termes de relations sociales, et il n'y a qu'un pas pour émettre l'hypothèse d'un rôle prépondérant de ces individus dans les décisions quotidiennes du groupe quant aux activités à entreprendre. Outre les bénéfices pour la survie et la reproduction, un statut social élevé confère-t-il à l'individu une plus grande influence sur le comportement de ses partenaires ? Quels paramètres vont déterminer le succès d'un individu dans les prises de décision collective ?

5.1. La nécessité de définir les termes

Avant de pouvoir se plonger dans le cœur de la question, l'on se retrouve heurté, comme dans de nombreux domaines, au manque de consensus quant aux termes employés (Pyritz *et al.* 2011). En effet, de nombreuses études s'intéressent au succès de l'initiateur, mais qu'est-ce que le succès ? Là où certaines études le définissent comme étant un nombre d'initiations suivies (Holekamp *et al.* 2000, Boinski 2000, Smith *et al.* 2003, Peterson *et al.* 2002, Jacobs *et al.* 2008), d'autres l'illustrent par un nombre de suiveurs (Trillmich *et al.* 2004, Stueckle & Zinner 2008, Ramseyer *et al.* 2009) ou encore par la vitesse d'adhésion des suiveurs au déplacement (Sueur & Petit 2008b, Sueur *et al.* 2009). Ainsi, les résultats de toutes ces études étant basés sur des paramètres différents, les comparaisons sont alors délicates, car chaque variable peut représenter des mécanismes différents ou une partie seulement du phénomène. Dans l'étude 4, j'ai utilisé un index de succès combinant deux variables classiquement utilisées : le nombre d'initiations suivies et le nombre de suiveurs. En effet, ces deux variables sont représentatives de la capacité de l'animal à être suivi par les autres membres du groupe ou non. La vitesse d'adhésion serait plus représentative de l'efficacité du processus décisionnel en place, et permettrait ainsi d'appréhender un autre pan de la question des mécanismes sous-tendant les prises de décisions. Cet index de succès prend ainsi en compte les variations interindividuelles tant en termes de nombre d'initiations que de nombre de suiveurs. En effet, j'ai pu mettre en évidence que les

macaques de Tonkean présentait une plus grande diversité interindividuelle en termes de nombre d'initiations suivies, alors que chez les macaques rhésus, c'est le nombre de suiveurs qui permet de discriminer les individus de manière plus efficace (Etude 4). Cet index permet alors de prendre en compte toutes les variations possibles afin d'étudier le succès du leader dans sa globalité.

5.2. L'initiation : un pré-requis au leadership

Un individu présentant un fort succès à être suivi par le reste du groupe est en premier lieu un individu qui initie des déplacements. En effet, comme chez d'autres espèces de primates (Leca *et al.* 2003, Sueur 2011, Sueur & Petit 2008, King *et al.* 2009, Conradt & Roper 2005), les macaques de Tonkean et les macaques rhésus présentent des distributions hétérogènes du nombre d'initiations réalisées par chaque individu (Etude 4). La question des paramètres influençant la propension à initier des individus est alors essentielle. Chez les macaques de Tonkean et les macaques rhésus, j'ai pu mettre en évidence un lien entre les besoins énergétiques de l'individu et sa propension à initier un déplacement. Ainsi, chez les deux espèces, ce sont des femelles gestantes ou allaitantes qui initient le plus fréquemment et qui présentent donc une plus grande motivation à se déplacer afin de satisfaire leurs besoins en nutriments (Etude 4). Ce lien entre propension à initier et statut reproducteur a pu être mis en évidence chez d'autres espèces de mammifères comme les zèbres (Fischhoff *et al.* 2007) ou certains primates (Erhart & Overdorff 1999, Barelli *et al.* 2008). Ces femelles présentent une grande motivation afin de satisfaire leurs besoins en énergie, leur permettant de mener à bien leur reproduction. Le rang de dominance semble lui aussi avoir un effet sur la propension à initier. En effet, chez les macaques rhésus, l'individu initiant le plus fréquemment est une femelle gestante de rang de dominance bas. L'accès aux ressources étant monopolisé par les individus dominants chez cette espèce intolérante (Chaffin *et al.* 1995), il apparaît alors crucial d'initier les déplacements afin d'arriver en premier aux ressources et ainsi satisfaire les besoins énergétiques nécessaires au bon déroulement de la reproduction. A l'inverse, chez les macaques de Tonkean, le mâle dominant fait également parti des initiateurs réguliers au sein de son groupe, puisqu'il présente une masse corporelle élevée et donc des besoins énergétiques importants, ce qui

n'est pas le cas du mâle dominant chez les macaques rhésus. Il est alors décisif pour ce mâle dominant macaque de Tonkean d'entretenir sa condition corporelle afin de conserver l'avantage physique sur ses opposants, lui permettant ainsi de maintenir sa position hiérarchique. En effet, chez cette espèce très tolérante, les conflits bidirectionnels sont fréquents et le mâle dominant doit alors régulièrement défendre sa position au sein de la hiérarchie (Thierry 1990, Petit 1996, Thierry *et al.* 2004). Ainsi, même si chaque individu peut satisfaire ses besoins indépendamment de l'identité du leader, arriver en premier aux ressources peut conférer un avantage certain aux individus subordonnés dans les espèces intolérantes, mais également aux individus dominants dans les espèces tolérantes. Le style social des espèces semble donc jouer un rôle primordial dans les mécanismes sous-tendant la propension à initier des individus.

La relation entre motivation de l'individu et propension à initier est cependant toujours mise en évidence de manière indirecte, ici à travers une estimation des besoins énergétiques. Il apparaît alors nécessaire de développer des études permettant de mesurer directement la motivation et donc les besoins énergétiques réels des différents membres du groupe, afin de pouvoir approcher plus finement l'implication de ce paramètre dans la décision que prend l'individu d'initier un mouvement. De plus, l'on s'intéresse généralement à la motivation alimentaire, mais il est important de rappeler que tous les déplacements n'ont pas forcément pour but d'accéder à des ressources alimentaires mais également des sites de repos (Boinski & Garber 2000). Ainsi, l'étude de ces processus dans des groupes présentant une organisation de type fission-fusion peut être très intéressante pour caractériser la motivation sociale par exemple (Aureli *et al.* 2008). En effet, les individus n'étant pas au contact quotidien de tous les membres du groupe, l'on pourrait alors approcher la motivation des uns et des autres à rallier des sous-groupes non rencontrés depuis longtemps.

5.3. L'indice de crédit social comme prédicteur du succès du leader

Une fois la propension des individus à initier des déplacements caractérisée, l'on peut s'intéresser aux variables impactant leur succès à occuper la position de leader. Là encore, de nombreuses variables ont été considérées dans les différentes études s'intéressant aux

mécanismes sous-jacents dans les prises de décision lors des déplacements collectifs (Petit & Bon 2010 pour une revue). Dans beaucoup d'études, seul un ou deux paramètres sont considérés, rendant ainsi les comparaisons interspécifiques délicates. Ainsi, dans l'Etude 5 présentée dans ce travail, nous avons proposé un indice permettant de rassembler toutes les variables classiquement considérées pour expliquer le succès d'un leader : l'Indice de Crédit Social. Cet indice intègre ainsi le rang de dominance, la centralité, la parenté, ainsi que les dimensions de la personnalité (Petit & Bon 2010). Ces différentes variables sont alors pondérées selon les caractéristiques des différentes espèces, et l'utilisation d'un tel indice permettrait alors d'uniformiser les méthodes d'étude de ce phénomène de leadership, autorisant par la même occasion des comparaisons plus poussées entre les espèces. De plus, cet Indice de Crédit Social permet de considérer les différents paramètres de manière intégrée (comme ils le sont au sein de l'individu), plutôt que séparément comme généralement effectué.

Dans les deux espèces de macaques étudiées, l'Indice de Crédit Social que nous avons construit constitue un bon prédicteur du succès du leader : un individu présentant un crédit social élevé aura donc plus de succès qu'un individu au crédit social faible (Etude 5). De plus, les variables entrant dans la construction de l'Indice de Crédit Social sont cohérentes avec des études précédentes portant sur ces mêmes groupes. Ainsi, chez les macaques rhésus, les leaders qui ont le plus de succès ont également plus de parents, sont plus dominants et plus centraux, alors que chez les macaques de Tonkean, ce sont les individus centraux qui ont plus de succès (Sueur *et al.* 2009, Sueur *et al.* 2012, Sueur & Petit 2008a, Sueur & Petit 2008b). Ainsi, chez les deux espèces, le statut social de l'animal et en particulier sa place au sein des relations affiliatives semble être un des facteurs majeurs déterminant le succès d'un leader. En effet, un individu entretenant des bonnes relations avec le reste du groupe aurait alors une influence plus grande sur les décisions prises au quotidien. Chez les macaques rhésus, ces individus au centre des relations affiliatives sont également dominants et ont plus de parents, en accord avec le style social de cette espèce (Thierry *et al.* 2004), confirmant les résultats mis en évidence dans l'Etude 5.

De plus, un lien entre personnalité et succès du leader a été mis en évidence pour la première fois chez les primates. En effet, outre l'implication de la dimension de confiance en soi et d'anxiété dans l'Indice de Crédit Social qui s'explique par son lien avec le statut social

chez les macaques rhésus, les individus plus actifs ont également plus de succès que les individus inactifs chez cette espèce (Etude 5). Ainsi, même si les différences de propension à initier entre individus ne sont pas forcément très marquées (Etude 4), des individus plus actifs auront une tendance plus grande à initier des déplacements suivis que des individus inactifs. De plus, nous avons montré que les individus initiant plus fréquemment ont également plus de succès (Etude 5). Il apparaît alors essentiel pour les leaders d'initier plus souvent pour avoir un meilleur succès dans cette espèce. Chez les macaques de Tonkean, ce sont les individus plus indépendants socialement qui ont plus de succès, c'est-à-dire qu'ils plus souvent suivis par l'ensemble du groupe (Etude 5). On peut émettre l'hypothèse que ce mécanisme permettrait d'éviter les fissions temporaires du groupe, puisque des individus plus indépendants peuvent avoir une probabilité plus faible de renoncer à se déplacer s'ils ne sont pas suivis. La question des paramètres sous-tendant la propension à renoncer au déplacement est alors très intéressante. En effet, chez de nombreuses espèces, les individus peuvent renoncer à se déplacer lorsqu'ils ne sont pas suivis après une tentative de départ (Ramseyer *et al.* 2009a,b,c, Radford 2004, Holekamp *et al.* 2000, Berger 1977, Byrne *et al.* 1990, Sueur & Petit 2009, Boinski 1993, Menzel & Beck 2000, Petit *et al.* 2009). Ainsi, déterminer si la propension à renoncer diffère selon les individus et améliorer la compréhension des facteurs sous-tendant ces échecs permettrait alors de comprendre les raisons du succès des leaders.

5.4. Est-ce le leader qui prend la décision ?

La notion de leader amène généralement à penser que cet individu est à l'origine de la décision lors des déplacements collectifs d'un groupe social. Cependant, chez de nombreuses espèces, l'existence de comportements émis avant le départ du leader a été mis en évidence, et ceux-ci semblent favoriser le succès du déplacement, minimisant ainsi le rôle de l'initiateur. Chez les buffles africains (*Syncerus caffer*) par exemple, le taux de défécation augmente avant le départ (Prins 1996). Les moutons et les bovins augmentent leur niveau d'activité avant un départ (Ramseyer *et al.* 2009a,c), alors que les chevaux de Przewalski se placent en périphérie du groupe (Bourjade *et al.* 2009). Enfin, les gorilles émettent des grognements spécifiques juste avant de se déplacer (Stewart & Harcourt 1994). Enfin, un

processus de vote particulièrement complexe a été mis en évidence chez les macaques de Tonkean, leur permettant ainsi de choisir entre différentes directions proposées (Sueur *et al.* 2010). Ces comportements particuliers pourraient alors permettre aux individus d'exprimer leur motivation à se déplacer et refléter leur propension à suivre un déplacement si celui-ci est initié. Ainsi les individus leaders ne seraient alors que des catalyseurs d'une décision déjà prise auparavant par une partie ou l'ensemble du groupe, et celui-ci ne serait pas forcément au centre de la décision. Si l'on considère le statut social élevé des leaders chez les deux espèces de macaques étudiées, l'on peut alors émettre l'hypothèse que ces individus se trouvant au centre des relations sociales du groupe sont plus à même de percevoir la motivation générale du groupe, puisqu'ils sont connectés à un plus grand nombre d'individus (Petit *et al.* 2009). Ainsi, ils initieraient plus fréquemment des déplacements en réponse à la motivation générale du groupe à se déplacer. Il serait alors intéressant d'étudier les taux d'échecs des différents types d'individus. En effet, il a été précédemment montré que chez les primates, la fréquence de recrutement de suiveurs n'est pas prédite par la fréquence d'initiation des individus (Leca *et al.* 2003, Sueur & Petit 2008a, Jacobs *et al.* 2008). Ainsi certains individus pourraient avoir un taux de réussite plus élevé que d'autres et n'initieraient que lorsque la probabilité que le groupe suive est élevée. Ce mécanisme permettrait alors de prévenir les risques de fission temporaire des groupes sociaux, rendant les individus plus vulnérables à la prédation.

6. Conclusion

A travers les différentes études de ce travail, nous avons pu voir que le statut social des individus est contraint par la distribution des relations affiliatives au sein du groupe social chez les Cercopithecinae, et ce indépendamment des facteurs impactant cette distribution. Même si cela peut occasionner des coûts en termes d'anxiété pour l'individu, occuper une position centrale au sein des relations affiliatives procure de nombreux avantages, notamment pour le maintien du rang de dominance. Ces individus présentent donc un statut social global plus élevé que les autres, leur permettant d'optimiser leur propre survie mais aussi celle de leur descendance. De plus, ces individus ont un rôle important pour la cohésion du groupe, tant pour permettre la connexion du groupe social dans son ensemble que pour maintenir la cohésion physique lors des déplacements. En effet,

même s'ils ne sont pas ceux initiant le plus souvent, les individus au centre des relations affiliatives ont plus de succès lorsqu'ils occupent la place de leader lors des déplacements collectifs. Ainsi, avoir un statut social élevé semble permettre aux individus d'avoir une influence plus importante sur l'ensemble du groupe, leur procurant là encore un meilleur contrôle sur l'accès aux ressources. Enfin, nous avons vu que si la personnalité semble être plus une conséquence qu'un déterminant du statut social, elle participe également à la caractérisation du succès d'un individu lorsque celui-ci occupe la position de leader.

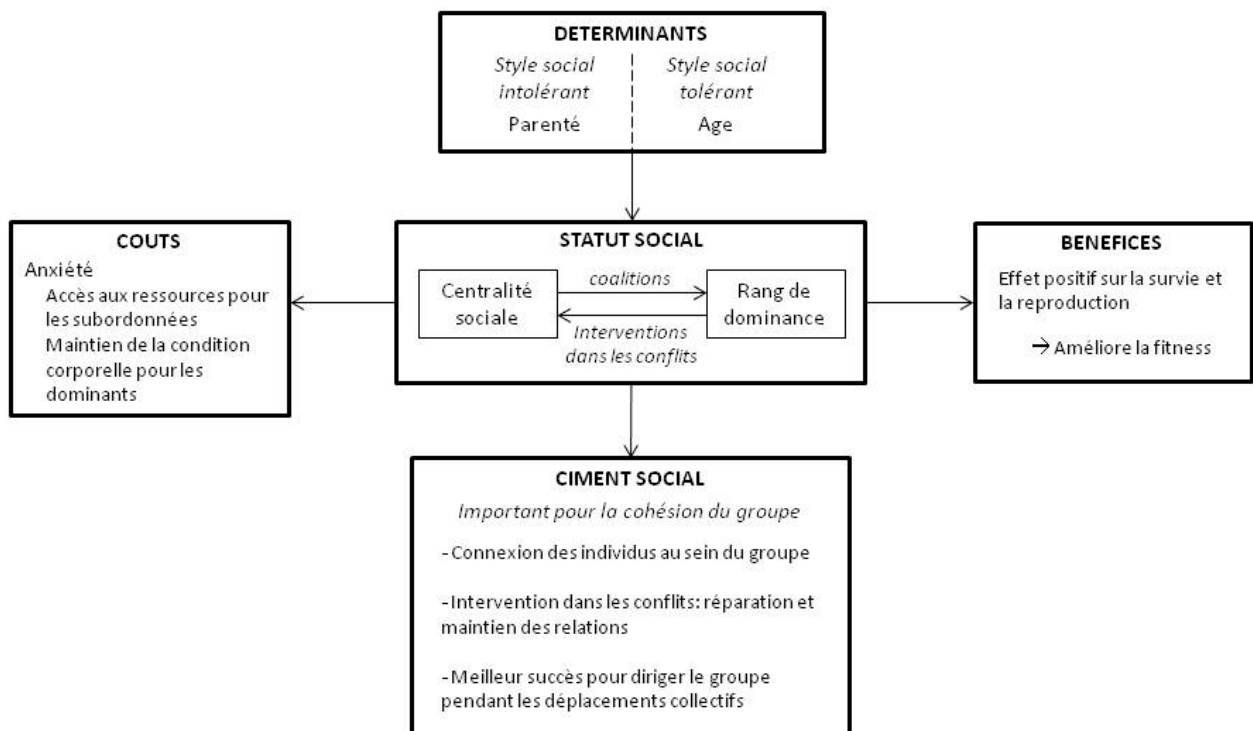


Figure VI.2 : Schéma récapitulatif des conclusions de ce travail

Cette centralité sociale semble alors revêtir une importance primordiale pour l'individu et pourrait avoir un impact plus important sur sa survie et sa reproduction que le rang de dominance. Un exemple extrême documenté chez les capucins moines illustre cette hypothèse. En effet, chez cette espèce, on observe régulièrement l'éviction de mâles par le reste du groupe, et ces évictions ne peuvent être prédites par le rang de dominance. En revanche, ces mâles sont systématiquement périphériques au regard du réseau des relations affiliatives du groupe (Petit, communication personnelle). La place de l'individu dans ces relations affiliatives semble donc être cruciale pour son devenir au sein du groupe social.

Cette thèse a porté sur trois espèces de Cercopithecinae mais il est probable que ces résultats puissent s'appliquer à l'ensemble des primates vivant en groupe multi-mâles multi-femelles. Il est dorénavant nécessaire de tester ces hypothèses sur d'autres taxons afin de comprendre dans quelle mesure on peut identifier ces rôles sociaux dans des espèces très diverses afin de retracer leur évolution au sein du règne animal.

Chapitre 7

Références bibliographiques

A

Abbott DH, Keverne EB, Bercovitch FB, Shively CA, Mendoza SP, Saltzman W, Snowdon CT, Ziegler TE, Banjevic M, Garland TJr & Sapolsky RM (2003) Are subordinates always stressed? A comparative analysis of rank differences in cortisol levels among primates. *Hormones and Behavior*, **43**, 67-82.

Abegg C & Thierry B (2002) Macaque evolution and dispersal in insular south-east Asia. *Biological Journal of the Linnean Society*, **75**, 555-576.

Abegglen JJ (1984) *On socialization in hamadryas baboons*. Cranbury: Associated University Press.

Abernethy KA, White LJr, Wickings EJ (2002) Hordes of mandrills (*Mandrillus sphinx*): extreme group size and seasonal male presence. *Journal of Zoology*, **258**, 131-137.

Albert R, Jeong H, Barabasi AL (2000) Error and attack tolerance of complex networks. *Nature*, **406**, 378-382.

Alexander RD (1974) The evolution of social behavior. *Annual Reviews in Ecology and Systematics*, **5**, 325-383.

Allport GW (1937) *Personality: a psychological interpretation*. H. Holt and Company.

Altmann J (1974) Observational study of behavior: sampling methods. *Behaviour*, **49**, 227-267.

Aoki I (1982) A simulation study of the schooling mechanism in fish. *Bulletin of the Japanese Society of Scientific Fisheries*, **48**, 1081-1088.

Anestis SF (2005) Behavioral style, dominance rank, and urinary cortisol in young chimpanzees (*Pan troglodytes*). *Behaviour*, **142**, 1245-1268.

Appleby MC (1983) The probability of linearity in hierarchies. *Animal Behaviour*, **31**, 600-608.

Aureli F & Schaffner CM (2002) Relationship assessment through emotional mediation. *Behaviour*, **139**, 393-420.

Aureli F, Das M & Veenema HC (1997) Differential kinship effect on reconciliation in three species of macaques (*Macaca fascicularis*, *M. fuscata*, *M. sylvanus*). *Journal of Comparative Psychology*, **111**, 91-99.

Aureli F, Schaffner CM, Boesch C, Bearder SK, Call J, Chapman CA, Connor R, Di Fiore A, Dunbar RIM, Henzi SP, Holekamp K, Korstjens AH, Layton R, Lee P, Lehmann J, Manson JH, Ramos-Fernandez G, Strier KB & van Schaik CP (2008) Fission-fusion dynamics: new research frameworks. *Current Anthropology*, **49**, 627-654.

B

Bachmann C & Kummer H (1980) Male assessment of female choice in hamadryas baboons. *Behavioural Ecology and Sociobiology*, **6**, 315-321.

Ball P (2004) *Critical mass: how one thing leads to another*. New York: Farrar, Straus and Giroux.

Ballerini M, Cabibbo N, Candelieri R, Cavagna A, Cisbani E, Giardina I, Orlandi A, Parisi G, Procaccini A, Viale M & Zdravkovic (2008) Empirical investigation of starling flocks: a benchmark study in collective animal behaviour. *Animal Behaviour*, **76**, 201-215.

Barabasi AL, Albert R (1999) Emergence of scaling in random networks. *Science*, **286**, 509-512.

Bard KA & Gardner KH (1996) Influences on development in infant chimpanzees: enculturation, temperament, and cognition. In: *Reaching into thought: the minds of the great apes* (Eds. Bard KA, Russon AE & Parker ST), pp. 235-256. Cambridge: Cambridge University Press.

Barelli C, Boesch C, Heistermann M & Reichard UH (2008) Female white-handed gibbons (*Hylobates lar*) lead group movements and have priority of access to food resources. *Behaviour*, **145**, 965-981.

Barrett L & Henzi SP (2002) Constraints on relationship formation among female primates. *Behaviour*, **139**, 263-289.

Bastian M, Heymann S, Jacomy M (2009) Gephi: an open source software for exploring and manipulating networks. International AAAI Conference on Weblogs and Social Media.

Bates JE (1989) Concepts and measures of temperament. In: *Temperament in childhood* (Eds. Kohnstamm GA, Bates JE & Rothbart MK), pp. 3-26. New York: Wiley.

Beauchamp G (2000) Individual differences in activity and exploration influence leadership in pairs of foraging zebra finches. *Behaviour*, **137**, 301-314.

Beckers R, Deneubourg JL & Goss S (1992) Trails and U-turns in the selection of the shortest path by the ant *Lasius Niger*. *Journal of Theoretical Biology*, 397-415.

Beekman M, Fathke RL & Seeley TD (2006) How does an informed minority of scouts guide a honeybee swarm as it flies to its new home? *Animal Behaviour*, **71**, 161-171.

Bell WJ, Roth LM & Nalepa CA (2007) *Cockroaches: ecology, behavior, and natural history*. Baltimore: Johns Hopkins University Press.

Bell AM, Hankison SJ & Laskowski KL (2009) The repeatability of behaviour: a meta-analysis. *Animal Behaviour*, **77**, 771-783.

Berger J (1977) Organizational system and dominance in feral horses in the grand canyon. *Behavioural Ecology and Sociobiology*, **2**, 131-136.

Bergman T & Beehner J (2012) Gelada *Theropithecus gelada* profile. In: *The mammals of Africa, Volume 2: Primates* (Eds. Butynski TM, Kingdon J & Kalina J). London: Bloomsbury.

- Bergman TJ, Beehner JC, Cheney DL, Seyfarth RM & Whitten PL** (2005) Correlates of stress in free-ranging male chacma baboons, *Papio cynocephalus ursinus*. *Animal Behaviour*, **70**, 703-7013.
- Berman CM** (1982) The ontogeny of social relationships with group companions among free-ranging infant rhesus monkeys I. Social networks and differentiation. *Animal Behaviour*, **30**, 149-162.
- Berman CM, Ionica C & Li J** (2007) Supportive and tolerant relationships among male Tibetan macaques at Huangshan, China. *Behaviour*, **144**, 631-661.
- Berman CM, Ogawa H, Ionica C, Yin HB & Li JH** (2008) Variation in kin bias over time in a group of Tibetan macaques at Huangshan, China: contest competition, time constraints or risk response? *Behaviour*, **145**, 863-896.
- Bernaards CA & Jennrich RI** (2005) Gradient projection algorithms and software for arbitrary rotation criteria in factor analysis. *Educational and Psychological Measurement*, **65**, 676-696. <http://www.stat.ucla.edu/research/gpa>.
- Bernstein IS** (1981) Dominance. The baby and the bathwater. *Behavioral and Brain Sciences*, **4**, 419-457.
- Bernstein IS** (1991) Social housing of monkeys and apes: group formations. *Laboratory Animal Science*, **41**, 329-333.
- Bernstein IS & Ehardt CL** (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 IS & Ehardt CL** (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.
- Black JM** (1988) Preflight signaling in swans: a mechanism for group cohesion and flock formation. *Ethology*, **79**, 143-157.
- Boehm C** (1981) Parasitic selection and group selection: a study of conflict interference in rhesus and Japanese macaque monkeys. In: *Primate behavior and sociobiology* (Eds. Chiarelli RS & Corrucini RS), pp. 161-182. Berlin: Springer-Verlag.
- Boinski S** (1991) The coordination of spatial position: a field study of the vocal behavior of adult female squirrel monkeys. *Animal Behaviour*, **41**, 89-102.
- Boinski S** (1993) Vocal coordination of group movement among white-faced capuchin monkeys, *Cebus capucinus*. *American journal of Primatology*, **30**, 85-100.
- Boinski S** (2000) Social manipulation within and between troops mediates primate group movement. In: Boinski S & Garber PA (Eds) *On the move*. Chicago: University of Chicago Press, pp 421-470.

Boinski S & Garber PA (2000) *On the move: how and why animals travel in groups*. Chicago: The University of Chicago Press.

Bokony V, Kulcsar A, Toth Z & Liker A (2012) Personality traits and behavioral syndromes in differently urbanized populations of house sparrows (*Passer domesticus*). *Plos One*, **7**.

Bon R, Deneubourg JL, Gerard JF & 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.

Bonabeau E, Theraulaz G, Deneubourg JL, Aron S & Camazine S (1997) Self-organization in social insects. *Trends in Ecology & Evolution*, **12**, 188-193.

Borgatti SP (2006) Identifying sets of key players in a social network. *Computational and Mathematical Organization Theory*, **12**, 21-34.

Bourjade M, Thierry B, Maumy M & Petit O (2009) Decision-making processes in the collective movements of Przewalski horses families *Equus ferus przewalskii*: influences of the environment. *Ethology*, **115**, 321-330.

Bousquet CAH, Sumpter DJT & Manser MB (2011) Moving calls: a vocal mechanism underlying quorum decisions in cohesive groups. *Proceedings of the Royal Society of London B*, **278**, 1482-1488.

Bret C, Sueur C, Deneubourg J-L & Petit O. Personality is related to social status in two *Macaca* species: rhesus macaque (*M. mulatta*) and Tonkean macaque (*M. tonkeana*). Submitted – *International Journal of Primatology*.

Bret C, Sueur C, Deneubourg J-L & Petit O. Does personality modulate the propensity to initiate collective movements in two macaque species? (*In prep*).

Briffa M & Weiss A (2010) Animal personality. *Current Biology*, **20**, 912-914.

Briffa M, Rundle SD & Fryer A (2008) Comparing the strength of behavioural plasticity and consistency across situations: animal personalities in the hermit crab *Pagurus bernhardus*. *Proceedings of the Royal Society B*, **275**, 1305-1311.

Brower I (1996) Monarch butterfly orientation: missing pieces of a magnificent puzzle. *The Journal of Experimental Biology*, **199**, 93-103.

Brown JS (1999) Vigilance, patch use and habitat selection: foraging under predation risk. *Evolutionary Ecology Research*, **1**, 49-71.

Budaev SV & Zhuikov AY (1998) Avoidance learning and “personality” in the guppy (*Poecilia reticulata*). *Journal of Comparative Psychology*, **112**, 92-94.

Buhl J, Sumpter DJT, Couzin ID, Hale JJ, Despland E, Miller ER & Simpson SJ (2006) From disorder to order in marching locusts. *Science*, **312**, 1402-1406.

Buirski P, Kellerman H, Plutchik R, Weininger R & Buirski N (1973) A field study of emotions, dominance and social behavior in a group of baboons (*Papio Anubis*). *Primates*, **14**, 67-78.

Buirski P, Plutchik R & Kellerman H (1978) Sex differences, dominance, and personality in the chimpanzee. *Animal Behaviour*, **26**, 123-129.

Byrne RW, Whiten A & Henzi SP (1990) Social relationships of mountain baboons: leadership and affiliation in a non-female-bonded monkey. *American Journal of primatology*, **20**, 313-329.

C

Caine NG, Earle H & Reite M (1983) Personality traits of adolescent pig-tailed monkeys (*Macaca nemestrina*): an analysis of social rank and early separation experience. *American Journal of Primatology*, **4**, 253-260.

Cairns SJ & Schwager SJ (1987) A comparison of association indices. *Animal Behaviour*, **35**, 1454-1469.

Camazine S, Deneubourg JL, Franks NR, Sneyd J, Theraulaz G & Bonabeau E (2001) *Self-organization in biological systems*. Princeton: Princeton University Press.

Capitaino JP (1999) Personality dimensions in adult male rhesus macaques: Prediction of behaviors across time and situation. *American Journal of Primatology*, **47**, 299-320.

Carere C & Eens M (2005) Unravelling animal personalities: how and why individuals consistently differ. *Behaviour*, **142**, 1149-1157.

Chaffin CL, Friedlen K & de Waal FBM (1995) Dominance style of Japanese macaques compared with rhesus and sumptail macaques. *American Journal of Primatology*, **35**, 103-116.

Chapais B (1988) Experimental inheritance of rank in female Japanese macaques. *Animal Behaviour*, **36**, 1025-1037.

Chapais B (2004) How kinship generates dominance structures: a comparative perspective. In: Thierry B, Singh M & Kaumanns W, editors. *Macaque societies: a model for the study of social organization*, pp. 186-208. Cambridge: Cambridge University Press.

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, Gauthier C, Prudhomme J & Vasey P (1997) Relatedness threshold for nepotism in Japanese macaques. *Animal Behaviour*, **53**, 1089-1101.

Chapais B, Savard L & Gauthier C (2001) Kin selection and the distribution of altruism in relation to degree of kinship in Japanese macaques (*Macaca fuscata*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **49**, 493-502.

- Chapais B, Berman CM** (2004) *Kinship and behavior in primates*. New York: Oxford University Press. 519p.
- Chapais B & Bélisle P** (2004) Constraints on kin selection in primate groups. In: *Kinship and behaviour in primates* (Eds. Chapais B & Berman CM), pp. 365-386. New York: Oxford University Press.
- Chapman CA & Chapman LJ** (2000) Determinants of group size in primates: the importance of travel costs. In: Boinski S & Garber PA. *On the move*. Chicago: University of Chicago Press.
- Charpentier MJE, Deubel D & Peignot P** (2008) Relatedness and social behaviors in *Cercopithecus solatus*. *International Journal of Primatology*, **29**, 487-495.
- Charpentier MJE, Tung J, Altmann J & Alberts SC** (2008c) Age at maturity in wild baboons: genetic, environmental and demographic influences. *Molecular Ecology*, **17**, 2026-2040.
- Chase ID, Tovey C, Spangler-Martin D & Manfredonia M** (2002) Individual differences versus social dynamics in the formation of animal dominance hierarchies. *Proceedings of the National Academy of Sciences U.S.A.*, **99**, 5744-5749.
- Cheney DL** (1977) The acquisition of rank and the development of reciprocal alliances among free-ranging immature baboons. *Behavioural Ecology and Sociobiology*, **2**, 303-318.
- Cheney DL** (1980) Vocal recognition in free-ranging vervet monkeys. *Animal Behaviour*, **28**, 362-367.
- Cheney DL, Seyfarth RM & Silk JB** (1995) The responses of female baboons to anomalous social interactions: evidence for causal reasoning? *Journal of Comparative Psychology*, **109**, 134-141.
- Cheney DL & Seyfarth RM** (2007) *Baboon metaphysics, the evolution of social mind*. Chicago: The University of Chicago Press.
- Chrousos GP & Gold PW** (1992) The concepts of stress and stress system disorders: overview of physical and behavioral homeostasis. *J. Am. Med. Assoc.*, **267**, 1244-1252.
- Clarke AS & Boinski S** (1995) Temperament in nonhuman primates. *American Journal of Primatology*, **37**, 103-125.
- Colléter M & Brown C** (2011) Personality traits predict hierarchy rank in male rainbowfish social groups. *Animal Behaviour*, **81**, 1231-1237.
- Connor RC** (2007) Dolphin social intelligence: complex alliance relationships in bottlenose dolphins and a consideration of selective environments for extreme brain size evolution in mammals. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, **362**, 587-602.
- Connor RC, Wells RS, Mann J & Read RW** (2000) The bottlenose dolphin: social relationships in a fission-fusion society. In: *Cetacean societies: field studies of dolphins and whales* (Eds. Mann J, Connor RC, Tyack PL & Whitehead H). Chicago: The University of Chicago Press.

Conradt L & Roper TJ (2005) Consensus decision-making in animals. *Trends in Ecology & Evolution*, **20**, 449-456.

Conradt L & Roper TJ (2007) Democracy in animals: the evolution of shared group decisions. *Proceedings of the Royal Society B*, **274**, 2317-2326.

Conradt L & Roper TJ (2009) Conflicts of interest and the evolution of decision sharing. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, **364**, 807-819.

Conradt L, Krause J, Couzin ID & Roper TJ (2009) "Leading according to need" in self-organizing groups. *American Naturalist*, **173**, 304-312.

Cords M (1984) Mating patterns and social structure in redbellied monkeys (*Cercopithecus ascanius*). *Zeitschrift für Tierpsychologie*, **64**, 313-329.

Cords M (1987) Forest guenons and patas monkeys: male-male competition in one-male groups. In: *Primate societies* (Eds: Smuts BB, Cheney DL, Seyfarth RM, Wrangham RW, Struhsaker TT, et al), p. 98-111. Chicago: The University of Chicago Press.

Cords M (1997) Friendships, alliances, reciprocity and repair. In: *Machiavellian Intelligence II*, pp. 24-49. Cambridge: Cambridge University Press.

Cords M (2012) The behavior, ecology, and social evolution of Cercopithecine monkeys. In: *The evolution of primate societies* (Eds. Mitani JC, Call J, Kappeler PM, Palombit RA & Silk JB), pp. 91-112. Chicago: The University of Chicago Press.

Coren S (1998) *Why we love the dogs we do: how to find the dog that matches your personality*. New York: Free Press.

Costa PT Jr. & McCrae RR (1992) *Revised NEO Personality Inventory (NEO-PI-R) and NEO Five-Factor Inventory (NEO-FFI) professional manual*. Odessa: Psychological Assessment Resources.

Couzin ID & Franks NR (2003) Self-organized lane formation and optimized traffic flow in army ants. *Proceedings of the Royal Society of London B*, **270**, 139-146.

Couzin ID & Krause J (2003) Self-organization and collective behavior in vertebrates. *Advances in the Study of Behavior*, **32**, 1-75.

Couzin ID, Krause J, James R, Ruxton GD & Franks ND (2002) Collective memory and spatial sorting in animal groups. *Journal of Theoretical Biology*, **218**, 1-11.

Couzin ID, Krause J, Franks NR & Levin SA (2005) Effective leadership and decision-making in animal groups on the move. *Nature*, **433**, 513-516.

Creel S (2001) Social dominance and stress hormones. *Trends in Ecology & Evolution*, **16**, 491-497.

Creel S & Creel NM (1995) Communal hunting and pack size in African wild dogs, *Lycaon pictus*. *Animal Behaviour*, **50**, 1325-1339.

Crespi BJ & Yanega D (1995) The definition of eusociality. *Behavioral Ecology*, **6**, 109-115.

Crespi BJ & Chloe JC (1997) Explanation and evolution of social systems. In: *The evolution of social behaviours in insects and arachnids*, pp. 499-524. Cambridge: Cambridge University Press.

Crockford C, Wittig RM, Whitten PL, Seyfarth RM & Cheney DL (2008) Social stressors and coping mechanisms in wild female baboons (*Papio hamadryas ursinus*). *Hormones and Behavior*, **53**, 254-265.

Croft DP, James R, Krause J (2008) *Exploring animal social networks*. Princeton: Princeton University Press. 192p.

Czoty PW, Gould RW & Nader MA (2008) Relationship between social rank and cortisol and testosterone concentrations in male cynomolgus monkeys (*Macaca fascicularis*). *Journal of Neuroendocrinology*, **21**, 68-76.

D

Dahlbom SJ, Lagman D, Lundstedt-Enkel K, Sundstrom LF & Winberg S (2011) Boldness predicts social status in zebrafish (*Danio rerio*). *Plos One*, **6**, e23565.

Dai X, Shannon G, Slotow R, Page B & Duffy KJ (2007) Short-duration daytime movements of a cow herd of African elephants. *Journal of Mammalogy*, **88**, 151-157.

Dall SRX, Houston AI & McNamara JM (2004) The behavioural ecology of personality: consistent individual differences from an adaptative perspective. *Ecology Letters*, **7**, 734-739.

Darwin C (1872) *The origins of species*.

Dasser V (1987) Slides of group members as representations of the real animals (*Macaca fascicularis*). *Ethology*, **76**, 65-73.

Dasser V (1988a) A social concept in Java monkeys. *Animal Behaviour*, **36**, 225-203.

Dasser V (1988b) Mapping social concepts in monkeys. In: *Machiavellian intelligence: social expertise and the evolution of intellect in monkey, apes, and humans* (Eds. Byrne RW & Whiten A), pp. 85-93. New York: Oxford University Press.

Datta SB (1983a) Relative power and the maintenance of rank. In: *Primate social relationships: an integrated approach* (Ed. Hinde RA), pp. 103-112. Oxford: Blackwell.

Datta SB (1988) The acquisition of dominance among free-ranging rhesus monkeys siblings. *Animal Behaviour*, **36**, 754-772.

David M, Auclair Y & Cezilly F (2011) Personality predicts social dominance in female zebra finches, *Taeniopygia guttata*, in a feeding context. *Animal Behaviour*, **81**, 219-224.

- Davis JM** (1975) Sociality induced flight reactions in pigeons. *Animal Behaviour*, **23**, 587-601.
- Dehn MM** (1990) Vigilance for predators: detection and dilution effects. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **26**, 337-342.
- Delson E** (1980) Fossil macaques, phyletic relationships and a scenario of deployment. In: *The macaques. Studies in ecology, behavior, and evolution* (Eds. Lindburg DG), pp. 10-30. New York: van Nostrand Rheinhold.
- Deneubourg JL & Goss S** (1989) Collective patterns and decision-making. *Ethology Ecology and Evolution*, **1**, 295-311.
- Deneubourg JL, Lioni A & Detrain C** (2002) Dynamics of aggregation and emergence of cooperation. *Biological Bulletin*, **202**, 262-267.
- Detrain C & Deneubourg JL** (2006) Self-organized structures in a superorganism: do ants "behave" like molecules? *Physics of Life Reviews*, **3**, 162-187.
- Detrain C, Deneubourg JL & Pasteels JM** (1999) *Information processing in social insects*. Basel: Birkhäuser Verlag.
- de Vries H** (1993) The rowwise correlation between two proximity matrices and the partial rowwise correlation. *Psychometrika*, **58**, 53-69.
- de Vries H** (1995) An improved test of linearity in dominance hierarchies containing unknown or tied relationships. *Animal Behaviour*, **50**, 1375-1389.
- de Vries** (1998) Finding a dominance order most consistent with a linear hierarchy: a new procedure and review. *Animal Behaviour*, **55**, 827-843.
- de Vries H, Netto WJ & Hanegraaf PLH** (1993) Matman : a program for the analysis of sociometric matrices and behavioural transition matrices. *Behaviour*, **125**, 157-175.
- de Waal FBM** (1982) *Chimpanzee politics: power and sex among apes*. New York: Harper & Roper.
- de Waal FBM** (1986) The integration of dominance and social bonding in primates. *The Quarterly Review of Biology*, **61**, 459-479.
- de Waal FBM & Luttrell LM** (1989) Toward a comparative socioecology of the genus *Macaca*: different dominance styles in rhesus and sumptail monkeys. *American Journal of Primatology*, **19**, 83-109.
- de Winter JCF, Dodou D & Wieringa PA** (2009) Exploratory factor analysis with small sample sizes. *Multivariate Behavioral Research*, **44**, 147-181.
- Dias RI** (2006) Effects of position and flock size on vigilance and foraging behaviour of the scaled dove *Columbina squammata*. *Behavioural Processes*, **73**, 248-252.

- Digman JM** (1990) Personality structure: emergence of the five-factor model. *Annual Review of Psychology*, **41**, 417-449.
- Disotell T** (1993) The phylogeny of old world monkeys. *Evolutionary Anthropology*, **5**, 18-24.
- Drews C** (1993) The concept and definition of dominance in animal behavior. *Behaviour*, **125**, 283-313.
- Ducoing AM & Thierry B** (2003) Withholding information in semi-free ranging Tonkean macaques (*Macaca tonkeana*). *Journal of Comparative Psychology*, **117**, 67-75.
- Dunbar RIM** (1980) Demographic and life-history variables of a population of gelada baboons (*Theropithecus gelada*). *Journal of Animal Ecology*, **49**, 485-506.
- Dumont B, Boissy A, Achard C, Sibbald AM & Erhard HW** (2005) Consistency of animal order in spontaneous group movements allows the measurement of leadership in a group of grazing heifers. *Applied Animal Behaviour Science*, **95**, 55-66.
- Dunbar RIM** (1983) Structure of gelada baboon reproductive units. II. Social relationships between reproductive females. *Animal Behaviour*, **31**, 556-564.
- Dunbar RIM** (1984) *Reproductive decisions*. Princeton: Princeton University Press.
- Dunbar RIM** (1988) *Primate social systems*. Ithaca, NY: Cornell University Press.
- Dunbar RIM** (2010) The social role of touch in humans and primates: behavioural function and neurobiological mechanisms. *Neuroscience and Behavioral Reviews*, **34**, 260-268.
- Dunbar RIM & Dunbar EP** (1975) *Social dynamics of gelada baboons*. Basel: S. Karger.
- Dunbar RIM & Schultz S** (2010) Bondedness and sociality. *Behaviour*, **147**, 775-803.
- Dugatkin LA & Alfieri MS** (2003) Boldness, behavioural inhibition and learning. *Ethology, Ecology & Evolution*, **15**, 43-49.
- Dutton DM, Clark RA & Dickins DW** (1997) Personality in captive chimpanzees: use of a novel rating procedure. *International Journal of Primatology*, **18**, 539-552.
- Dyer JRG, Ioannou CC, Morrell LJ, Croft DP, Couzin ID, Waters DA & Krause J** (2008) Consensus decision making in human crowds. *Animal Behaviour*, **75**, 461-470.
- Dyer JRG, Johansson A, Helbing D, Couzin ID & Krause J** (2009) Leadership, consensus decision making and collective behaviour in humans. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, **364**, 781-789.

E

Ehardt CL & Bernstein IS (1992) Conflict intervention behaviour by adult male macaques: structural and functional aspects. In: *Coalitions and alliances in human and other animals* (Eds. Harcourt AH & de Waal FBM), pp. 83-111. Oxford: Oxford University Press.

Ellis L (1995) Dominance and reproductive success among non-human animals: a cross-species comparison. *Ethology and Sociobiology*, **16**, 257-333.

Emery NJ, Seed AM, von Bayern AM & Clayton NS (2007) Cognitive adaptations of social bonding in birds. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, **362**, 489-505.

Engh AL, Beehner JC, Bergman TJ, Whitten PL, Hoffmeier RR, Seyfarth RM & Cheney DL (2006) Behavioural and hormonal responses to predation in female chacma baboons (*Papio cynocephalus ursinus*). *Proceedings of the Royal Society of London B*, **273**, 707-712.

Engh AL, Beehner JC, Bergman TJ, Whitten PL, Hoffmeier RR, Seyfarth RM & Cheney DL (2006b) Female hierarchy instability, male immigration and infanticide increase glucocorticoid levels in female chacma baboons. *Animal Behaviour*, **71**, 1227-1237.

Erdős P, Rényi A (1960) On the evolution of random graphs. *Publications of the Mathematical Institute of the Hungarian Academy of Sciences*, **5**, 17-60.

Erhart E & Overdorff D (1999) Female coordination of group travel in wild propithecus and eulemur. *International Journal of Primatology*, **20**, 927-940.

Evans J, Boudreau K & Hyman J (2010) Behavioural syndromes in urban and rural populations of song sparrows. *Ethology*, **116**, 588-595.

Eysenck MW (1995) Attention. In: *Cognitive psychology* (Eds. French CC & Colman AM), pp. 22-38. London: Longman.

F

Fagen RM (1981) *Animal play behavior*. Oxford University Press, USA.

Fairbanks LA (2001) Individual differences in response to a stranger: social impulsivity as a dimension of temperament in vervet monkeys (*Cercopithecus aethiops sabaues*). *Journal of Comparative Psychology*, **115**, 22-28.

Fanshawe JH & FitzGibbon CD (1993) Factors influencing the hunting success of an African wild dog pack. *Animal Behaviour*, **45**, 479-490.

Fedigan L (1993) Sex differences and intersexual relations in adult white-faced capuchins (*Cebus capucinus*). *International Journal of Primatology*, **14**, 853-877.

- Feist JD & McCullough DR** (1976) Behaviour patterns and communication in feral horses. *Z. Tierpsychol.*, **41**, 337-373.
- Fichtel C, Kraus C, Ganswindt A & Heistermann M** (2007) Influence of reproductive season and rank on fecal glucocorticoid levels in free-ranging male Verreaux's sifakas (*Propithecus verreauxi*). *Hormones and Behavior*, **51**, 640-648.
- Field A, Miles J & Field Z** (2012) *Discovering statistics using R*. London: SAGE Publications.
- Figueredo AJ, Cox RL & Rhine RJ** (1995) A generalizability analysis of subjective personality assessments in the sumptail macaque and zebra finch. *Multivariate Behavioral Research*, **30**, 167-197.
- Fischhoff IR, Sundaesan S, Cordingley J, Larkin HM, Sellier MJ & Rubenstein D** (2007) Social relationships and reproductive state influence leadership roles in movements of plain zebras, *Equus burchellii*. *Animal Behaviour*, **73**, 825-831.
- Flack JC, Krakauer DC, de Waal FBM** (2005) Robustness mechanisms in primate societies: a perturbation study. *Proceedings of the Royal Society of London B*, **272**, 1091-1099.
- Flack JC, Girvan M, de Waal FBM, Krakauer DC** (2006) Policing stabilizes construction of social niches in primates. *Nature*, **439**, 426-429.
- Foley C, Pettoirelli N & Foley L** (2008) Severe drought and calf survival in elephants. *Biology letters*, **4**, 541-544.
- Fooden J** (1969) Taxonomy and evolution of the monkeys of Celebes. *Bibliotheca Primatologica* **10**.
- Fox RA, Ladage LD, Roth TC II & Pravosudov VV** (2009) Behavioural profile predicts dominance status in mountain chickadees, *Poecile gambeli*. *Animal Behaviour*, **77**, 1441-1448.
- Fox J** (2002) *An R and S-Plus companion to applied regression*. Sage Publications. 294p.
- Freeman HD & Gosling SD** (2010) Personality in non-human primates: a review and evaluation of past research. *American Journal of Primatology*, **72**, 653-671.
- Franks D, Ruxton GD & James R** (2010) Sampling animal association networks with the gambit of the group. *Behavioural Ecology and Sociobiology*, **64**, 493-503.
- Fraser ON, Schino G & Aureli F** (2008a) Components of relationship quality in chimpanzees. *Ethology*, **114**, 834-843.
- Fraser ON, Stahl D & Aureli F** (2008b) Stress reduction through consolation in chimpanzees. *PNAS*, **105**, 8557-8562.
- Fruteau C, Range F, Noë R** (2010) Infanticide risk and infant defence in multi-male free-ranging sooty mangabeys, *Cercocebus atys*. *Behavioural Processes*, **83**, 113-118.

G

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.

Gartner MC & Weiss A (2013) Personality in felids: a review. *Applied Animal Behaviour Science*, **144**, 1-13.

Gese EM, Rongstad OJ & Mytton WR (1988) Relationship between coyote group size and diet in SE Colorado. *Journal of Wildlife Management*, **52**, 647-653.

Giardina I (2008) Collective behavior in animal groups: theoretical models and empirical studies. *HFSP Journal*, **2**, 205-219.

Gold KC & Maple TL (1994) Personality-assessment in the gorilla and its utility as a management tool. *Zoo Biology*, **13**, 509-522.

Goldsmith HH, Buss AH, Plomin R, Rothbart MK, Thomas A, Chess S, Hinde RA & McCall RB (1987) Round table – what is temperament 4 approaches. *Child Development*, **58**, 505-529.

Gomper ME (1996) Sociality and asociality in white-nosed coatis (*Nasua narica*): foraging costs and benefits. *Behavioural Ecology*, **7**, 254-263.

Gorsuch RL (1983) *Factor analysis* (2nd ed.). Hillsdale: Lawrence Erlbaum Associates.

Gosling SD (2001) From mice to men: what can we learn about personality from animal research? *Psychological Bulletin*, **127**, 45-86.

Gosling SD & John OP (1999) Personality dimensions in nonhuman animals: a cross-species review. *Current Directions in Psychological Science*, **8**, 69-75.

Gosling SD & Graybeal A (2007) Tree thinking: a new paradigm for integrating comparative data in psychology. *Journal of General Psychology*, **134**, 259-277.

Gould SJ & Lewontin RC (1979) The spondils of San Marco and the Panglossian paradigm: a critique of the adaptationist programme. *Proceedings of the Royal Society of London B*, **205**, 581-598.

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: Smuts BB, Cheney DL, Seyfarth RM, Wrangham RW & Struhsaker TT, editors. *Primate societies*, pp. 229-305. Chicago: University of Chicago Press.

Groothuis TGG & Carere C (2005) Avian personalities: characterization and epigenesis. *Neuroscience and Behavioral Reviews*, **29**, 137-150.

Gueron S (1993) Self-organization of front patterns in large wildebeest herds. *Journal of Theoretical Biology*, **165**, 541-552.

Gueron S, Levin SA & Rubenstein DI (1996) The dynamics of herds: from individuals to aggregations. *Journal of Theoretical Biology*, **182**, 85-98.

Grueter CC, Chapais B, Zinner D (2012) Evolution of multilevel social systems in nonhuman primates and humans. *International Journal of Primatology*, **33**, 1002-1037.

Grueter CC, Matsuda I, Zhang P, Zinner D (2012) Multilevel societies in primates and other mammals: introduction to the special issue. *International Journal of Primatology*, **33**, 993-1001.

Guadagnoli E & Velicer WF (1988) Relation of sample size to the stability of component patterns. *Psychological Bulletin*, **103**, 265-275.

Gueron S, Levin SA & Rubenstein DI (1996) The dynamics of herds: from individuals to aggregations. *Journal of Theoretical Biology*, **182**, 85-98.

Guimarães PR, de Menezes MA, Baird RW, Lusseau D, Guimarães P, et al. (2007) Vulnerability of a killer whale social network to disease outbreaks. *Physical Review E*, **76**, 042901.

H

Hamilton WD (1971) Geometry for the selfish herd. *Journal of Theoretical Biology*, **31**, 295-311.

Harcourt JL, Ang TZ, Sweetman G, Johnstone RA & Manica A (2009) Social feedback and the emergence of leaders and followers. *Current Biology*, **19**, 248-252.

Harrison MJS (1988) The mandrill in Gabon's rainforest: ecology, distribution and status. *Oryx*, **22**, 218-228.

Hausfater G (1975) Dominance and reproduction in baboons (*Papio cynocephalus*): quantitative analysis. *Contributions to Primatology*, **7**, 2-150.

Heinrich B & Bugnyar T (2007) Just how smart are ravens? *Scientific American*, **296**, 64-71.

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 panics. *Nature*, **407**, 487-490.

Hemelrijk CK (1990) Models of, and tests for, reciprocity, unidirectionality and other social interaction patterns at a group level. *Animal behaviour*, **39**, 1013-1029.

Hemelrijk CK (2000) Towards the integration of social dominance and spatial structure. *Animal Behaviour*, **59**, 1035-1048.

Hemelrijk CK (2002a) Self-organizing properties of primate social behaviour: a hypothesis for intersexual rank overlap in chimpanzees and bonobos. *Evolutionary Anthropology*, **11**, 91-94.

Hemelrijk CK (2002b) Self-organization and natural selection in the evolution of complex despotic societies. *Biological Bulletin*, **202**, 283-288.

Henzi SP, Lusseau D, Weingrill T, van Schaik CP, Barrett L (2009) Cyclicity in the structure of female baboon social networks. *Behavioural Ecology and Sociobiology*, **63**, 1015-1021.

Higdon JLL & Corrsin S (1978) Induced drag of a bird flock. *American Naturalist*, **112**, 727-744.

Hinde RA (1976) Interactions, relationships and social structure. *Man*, **11**, 1-17.

Hoare DJ, Couzin ID, Godin JGJ & Krause J (2004) Context-dependent group size choice in fish. *Animal Behaviour*, **67**, 155-164.

Hockings KJ, Anderson JR & Matsuzawa T (2006) Road crossing in chimpanzees: a risky business. *Current Biology*, **16**, 668-670.

Holekamp KE, Boydston EE & Smale L (2000) Group travel in social carnivores. In: Boinski S & Garber PA (Eds) *On the move*. Chicago: University of Chicago Press, pp 587-627.

Holekamp KE, Sakai ST & Lundrigan BL (2007) Social intelligence in the spotted hyena (*Crocuta crocuta*). *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, **362**, 523-538.

Hoshino J, Mori A, Kudo H, Kawai M (1984) Preliminary report on the grouping of mandrills (*Mandrillus sphinx*) in Cameroon. *Primates*, **25**, 297-307.

Hungo S (2014) New evidence from observations of progressions of mandrills (*Mandrillus sphinx*): a multilevel or non-nested society? *Primates*, **55**, 473-481.

Huth A & Wissel C (1992) The simulation of the movement of fish schools. *Journal of Theoretical Biology*, **156**, 365-385.

J

Jacobs A, Petit O (2011) Social network modeling: a powerful tool for the study of group scale phenomena in primates. *American Journal of Primatology*, **73**, 741-747.

Jacobs A & Petit O (2011) Social network influences decision making during collective movements in brown lemurs (*Eulemur fulvus fulvus*). *Am. J. Primatol.*, **73**: 741-747.

Jacobs A, Maumy M & Petit O (2008) The influence of social organization on leadership in brown lemurs *Eulemur fulvus*. *Behavioural Processes*, **79**, 111-113.

James R, Croft DP, Krause J (2009) Potential banana skins in animal social network analysis. *Behavioural Ecology and Sociobiology*, **63**, 989-997.

Janson CH (1990) Social correlates of individual spatial choice in foraging groups of brown capuchin monkeys, *Cebus apella*. *Animal Behaviour*, **40**, 910-921.

Jarvis JUM, O’Riain MJ, Bennett NC & Sherman PW (1994) Mammalian eusociality: a family affair. *Trends in Ecology and Evolution*, **9**, 47-51.

Jeanson R & Deneubourg JL (2007) Conspecific attraction and shelter selection in gregarious insects. *The American Naturalist*, **170**, 47-58.

Jeanson R, Rivault C, Deneubourg JL, Blanco S, Fournier R, Jost C & Theraulaz G (2005) Self-organized aggregation in cockroaches. *Animal Behaviour*, **69**, 169-180.

John OP (1990) The “Big-Five” factor taxonomy: dimensions of personality in the natural language and in questionnaires. In: Pervin LA (Ed.), *Handbook of personality: theory and research* (pp. 66-100). New York: Guilford Press.

Jones AC & Gosling SD (2005) Temperament and personality in dogs (*Canis familiaris*): a review and evaluation of past research. *Applied Animal Behaviour Science*, **95**, 1-53.

Jouventin P (1975) Observations sur la socio-écologie du Mandrill. *Terre Vie*, **29**, 439-532.

Jung S & Takane Y (2008) Regularized common factor analysis. In: Shigemasa K, Okada T, Imaizumi T & Hoshino T (Eds.), *New trends in psychometrics* (pp. 141-149). Tokyo: University Academic Press.

K

Kanngiesser P, Sueur C, Riedl K, Grossmann J, Call J (2011) Grooming network cohesion and the role of individuals in a captive chimpanzee group. *American Journal of Primatology*, **73**, 758-767.

Kaplan JR (1977) Patterns of fight interference in free-ranging rhesus monkeys. *American Journal of Physical Anthropology*, **47**, 279-287.

Kappeler PM (1990) Female dominance in *Lemur catta*: more than just female feeding priority. *Folia Primatologica*, **55**, 92-95.

Kappeler PM & van Schaik CP (2002) Evolution of primate social systems. *International Journal*, **23**, 707-740.

Kapsalis E (2004) Matrilineal kinship and primate behavior. In: Chapais B, Berman CM, editors. *Kinship and behavior in primates*. New York: Oxford University Press. pp. 153-176.

Kapsalis E & Berman CM (1996a) Models of affiliative relationships among free-ranging rhesus monkeys (*Macaca mulatta*). 2. Testing predictions for three hypothesized organizing principles. *Behaviour*, **133**, 1235-1263.

Kasper C, Voelkl B (2009) A social network analysis of primate groups. *Primates*, **50**, 343-356.

Kawai M (1958) On the system of social ranks in a natural troop of Japanese monkey. I. Basic rank and dependant rank. *Primates*, **1**, 111-130.

- Kawai M** (1979) *Contributions to primatology, vol. 16: ecological and sociological studies in gelada baboons*. Basel: S. Krager.
- Kawai M, Dunbar RIM, Ohsawa H & Mori U** (1983) Social organization of gelada baboons: social units and definitions. *Primates*, **24**, 13-24.
- Kawamura S** (1958) The matriarchal social order in the Minoo-B group. *Primates*, **1**, 149-156.
- Kerth G** (2010) Group decision-making in fission-fusion societies. *Behavioural Processes*, **84**, 662-663.
- Kerth G & König B** (1999) Fission, fusion and nonrandom associations in female Bechstein's bats (*Myotis bechsteinii*). *Behaviour*, **136**, 1187-1202.
- King AJ** (2010) Follow me! I'm a leader if you do; I'm a failed initiator if you don't. *Behavioural Processes*, **84**, 671-674.
- King JE & Landau VI** (2002) Can chimpanzee (*Pan troglodytes*) happiness be estimated by human raters? *Journal of Research in Personality*, **37**, 1-15.
- King AJ & Cowlshaw G** (2009) Leaders, followers and group decision-making. *Communicative and Integrative Biology*, **2**, 147-150.
- King JE & Figueredo AJ** (1997) The Five-Factor Model plus Dominance in chimpanzee personality. *Journal of Research in Personality*, **31**, 257-271.
- King AJ, Johnson DDP & Van Vugt M** (2009) The origins and evolution of leadership. *Current Biology*, **19**, 911-916.
- Kingdon J** (1997) *The Kingdon field guide to African mammals*. London: A&C Black Publishers.
- Klein LL & Klein DJ** (1973) Observations on two types of neotropical primate intertaxa associations. *American Journal of Physical Anthropology*, **38**, 649-653.
- Konečná M, Weiss A, Lhota S & Wallner B** (2012) Personality in Barbary macaques (*Macaca sylvanus*): temporal stability and social rank. *Journal of Research in Personality*, **46**, 581-590.
- Krause J, Ruxton GD** (2002) *Living in groups*. Oxford: Oxford University Press. 228p.
- Krause J, Reeves P & Hoare D** (1998) Positioning behaviour in roach shoals: the role of body length and nutritional state. *Behaviour*, **135**, 1031-1039.
- Krause J, Hoare DJ, Krause S, Hemelrijk CK & Rubenstein DI** (2000) Leadership in fish shoals. *Fish and Fisheries*, **1**, 82-89.
- Krause J, Lusseau D & James R** (2009) Animal social networks: an introduction. *Behavioural Ecology and Sociobiology*, **63**, 967-973.
- Kuester J & Paul A** (1997) Group fission in Barbary macaques (*Macaca sylvanus*) at Affenberg Salem. *International Journal of Primatology*, **18**, 941-966.

Kummer H (1968) *Social organization of hamadryas baboons: field study*. Chicago: University of Chicago Press.

Kummer H (1995) *In quest of the sacred baboons: a scientist's journey*. Princeton, NJ: Princeton University Press. 362p.

Kummer H, Banaja AA, Abo-Khatwa AN & Ghandour AM (1981) A survey of hamadryas baboons in Saudi Arabia. *Fauna of Saudi Arabia*, **3**, 441-471.

Kurvers RHJM, Eijkelenkamp B, van Oers K, van Lith B, van Wieren SE, Ydenberg RC & Prins HHT (2009) Personality differences explain leadership in barnacle geese. *Animal Behaviour*, **78**, 447-453.

Kurvers RHJM, Adamczyk VMAP, van Wieren SE & Prins HHT (2011) The effect of boldness on decision-making in barnacle geese s group-size dependent. *Proceedings of the Royal Society B*, **278**, 2018-24.

Kutsukake N (2000) Matrilineal rank inheritance varies with absolute rank in Japanese macaques. *Primates*, **41**, 321-335.

L

Lamprecht J (1992) Variable leadership in bar-headed geese *Anser indicus*: an analysis of pair and family departure. *Behaviour*, **122**, 105-120.

Langergraber J (2012) Cooperation among kin. In: *The evolution of primate societies* (Eds. Mitani JC, Call J, Kappeler PM, Palombit RA & Silk JB), pp. 491-513. Chicago: The University of Chicago Press.

Langergraber KE, Mitani JC & Vigilant L (2007) The limited impact of kinship on cooperation in wild chimpanzees. *PNAS*, **104**, 7786-7790.

Leblond C & Reeb SG (2006) Individual leadership and boldness in shoals of golden shiners *Notemigonus crysoleucas*. *Behaviour* **143**, 1263-1280.

Leca JB, Gunst N, Thierry B & Petit O (2003) Distributed leadership in semi-free ranging white-faced capuchin monkeys. *Animal Behaviour*, **66**, 1045-1052.

Lehmann J & Ross C (2011) Baboon (*Papio anubis*) social complexity: a network approach. *American Journal of Primatology*, **73**, 775-789.

Lima SL (1990) Protective cover and the use of space: different strategies in finches. *Oikos*, **58**, 151-158.

Lima SL (1995) Back to the basics of anti-predator vigilance: the group-size effect. *Animal Behaviour*, **49**, 11-20.

Lima SL, Zollner PA & Bednekoff PA (1999) Predation, scramble competition, and the vigilance group size effect in dark-eyed juncos (*Junco hyemalis*). *Behavioural Ecology and Sociobiology*, **46**, 110-116.

Lonsdorf EV & Ross SR (2012) Socialization and development of behavior. In: *The evolution of primate societies* (Eds. Mitani JC, Call J, Kappeler PM, Palombit RA & Silk JB), pp.245-268. Chicago: The University of Chicago Press.

Lusseau D (2003) The emergent properties of a dolphin social network. *Proceedings of the Royal Society of London B*, **270**, 186-188.

Lusseau D (2007) Evidence for social role in a dolphin social network. *Evolutionary Ecology*, **21**, 357-366.

Lusseau D, Newman MEJ (2004) Identifying the role that animals play in their social networks. *Proceedings of the Royal Society of London B*, **271**, 477-481.

Lusseau D & Conradt L (2009) The emergence of unshared consensus decisions in bottlenose dolphins. *Behavioural Ecology and Sociobiology*, **63**, 1067-1077.

M

Mackenzie MM, McGrew WC & Chamove AS (1985) Social preferences in stump-tailed macaques (*Macaca arctoides*): effects of companionship, kinship, and rearing. *Developmental Psychobiology*, **18**, 115-123.

Makwana SC (1978) Field ecology and behaviour of the rhesus macaque (*Macaca mulatta*): I. Group composition, home range, roosting sites, and foraging routes in the Asarori Forest. *Primates*, **10**, 483-492.

Manno TG (2008) Social networking in the Columbian ground squirrel, *Spermophilus columbianus*. *Animal Behaviour*, **75**, 1221-1228.

Marino A & Baldi R (2008) Vigilance patterns of territorial Guanacos (*Lama guanicoe*): the role of reproductive interests and predation risk. *Ethology*, **114**, 413-423.

Martau PA, Caine NG & Candland DK (1985) Reliability of the emotions profile index, primate form, with *Papio hamadryas*, *Macaca fuscata* and two Saimiri species. *Primates*, **26**, 501-505.

Martin JE (2005) The influence of rearing on personality ratings of captive chimpanzees (*Pan troglodytes*). *Applied Animal Behaviour Science*, **90**, 167-181.

Mather JA & Anderson RC (1993) Personalities of octopuses (*Octopus rubescens*). *Journal of Comparative Psychology*, **107**, 336-340.

Matsuda I, Zhang P, Swedell L, Mori U, Tuuga A, et al. (2012) Comparisons of intraunit relationships in nonhuman primates living in multilevel social systems. *International Journal of Primatology*, **33**, 1038-1053.

Matsumara M (1999) The evolution of “egalitarian” and “despotic” social systems among macaques. *Primates*, **40**, 23-31.

May RM (1979) Flight formations in geese and other birds. *Nature*, **282**, 778-780.

McComb K, Moss C, Durant SM, Baker L, Sayialel S (2001) Matriarchs as repositories of social knowledge in African elephants. *Science*, **292**, 491-494.

McComb K, Shannon G, Durant SM, Sayiatel K, Slotow R, Poole J & Moss C (2011) Leadership in elephants: the adaptative value of age. *Proceedings of the Royal Society of London B*, **278**, 3270-3276.

McCowan B, Anderson K, Heagarty A, Cameron A (2008) Utility of social network analysis for primate behavioral management and well-being. *Applied Animal Behaviour Science*, **109**, 396-405.

McDougall PT, Reale D, Sol D & Reader SM (2006) Wildlife conservation and animal temperament: causes and consequences of evolutionary change for captive, reintroduced, and wild populations. *Animal Conservation*, **9**, 39-48.

McGuire MT, Raleigh MJ & Pollack DB (1994) Personality features in vervet monkeys: the effect of sex, age, social status, and group composition. *American Journal of Primatology*, **33**, 1-13.

Mech LD (1970) *The wolf*. Natural History Press, New York.

Mech LD & Boitani L (2003) *Wolves: behavior, ecology, and conservation*. Chicago: University of Chicago Press.

Meikle DB & Vessey SH (1981) Nepotism among rhesus monkey brothers. *Nature*, **29**, 160-161.

Mendoza SP, Coe CL, Lowe EL & Levine S (1979) The physiological response to group formation in adult male squirrel monkeys. *Psychoendocrinology*, **3**, 221-229.

Menzel CR & Beck BB (2000) Homing and detour in Golden Lion Tamarin social groups. In: *On the move* (Eds. Boinski S & Garber PA), pp. 299-326. Chicago: University of Chicago Press.

Melnick DJ & Pearl MC (1987) Cercopithecines in multimale groups: genetic diversity and population structure. In: *Primate societies* (Eds: Smuts BB, Cheney DL, Seyfarth RM, Wrangham RW, Struhsaker TT, et al), p. 121-134. Chicago: The University of Chicago Press.

Meunier H, Leca JB, Deneubourg JL & Petit O (2006) Group movement decisions in capuchin monkeys: the utility of an experimental study and a mathematical model to explore the relationship between individual and collective behaviours. *Behaviour*, **143**, 1511-1527.

Michelena P, Henric K, Angibault JM, Gautrais J, Lapeyronie P, Porter RH, Deneubourg JL & Bon R (2005) An experimental study of social attraction and spacing between the sexes in sheep. *Journal of Experimental Biology*, **208**, 4419-4426.

Michelena P, Noel S, Gautrais J, Gerard JF, Deneubourg JL & Bon R (2006) Sexual dimorphism, activity budget and synchrony in groups of sheep. *Oecologia*, **148**, 170-180.

Millor J, Amé JM, Halloy J & Deneubourg JL (2006) Individual discrimination capability and collective decision-making. *Journal of Theoretical Biology*, **239**, 313-323.

Milton K (2000) Quo Vadis? Tactics for food search and group movement in primates and other animals. In: Boinski S & Garber PA (Eds), *On the move*. Chicago: University of Chicago Press, pp. 375-417

Mitani JC, Call J, Kappeler PM, Palombit RA & Silk JB (2012) *The evolution of primate societies*. Chicago: University of Chicago Press, 730p.

Mondragon-Ceballos R & Santillan-Doherty AM (1994) The relationship between personality and age, sex, and rank in captive stump-tail macaques. In: *Current primatology vol.2: social development, learning and behavior* (Eds. Roeder JJ, Roeder B, Thierry JR, Anderson S & Herrenschmidt N), pp. 241-250. Strasbourg: University of Louis Pasteur.

Morse DH (1977) Feeding behavior and predator avoidance in heterospecific groups. *BioScience*, **27**, 332-339.

Morton BF, Lee PC, Brosnan SF, Thierry B, Paukner A, de Waal FBM, Widness J, Essler JL & Weiss A (2013) Personality structure in brown capuchin monkeys (*Sapajus apella*): comparisons with chimpanzees (*Pan troglodytes*), Orangutans (*Pongo spp.*), and rhesus macaques (*Macaca mulatta*). *Journal of Comparative Psychology*, **127**, 282-298.

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.

Muller MN & Wrangham R (2004) Dominance, cortisol and stress in wild chimpanzees (*Pan troglodytes schweinfurthii*). *Behavioural Ecology and Sociobiology*, **55**, 332-340.

Muller MN & Emery Thompson ME (2012) Mating, parenting, and male reproductive strategies. In: *The evolution of primate societies* (Eds. Mitani JC, Call J, Kappeler PM, Palombit RA & Silk JB), pp. 387-411. Chicago: The University of Chicago Press.

N

Napier JR & Napier JH (1967) *A handbook of living primates*. London: Academic Press.

National Research Council (USA), Committee on Animal Nutrition (2003) Nutrient requirements of nonhuman primates. Washington DC: National Academies Press.

Nakayama S, Johnstone RA & Manica A (2012) Temperament and hunger interact to determine the emergence of leaders in pairs of foraging fish, *Plos One*, **7**, e43747.

Neill SR & Cullen JM (1974) Experiments on whether schooling of prey affects hunting behaviour of cephalopods and fish predators. *Journal of Zoology*, **172**, 549-569.

Némoz-Nertholet F (2003) Physical activity and balance performance as a function of age in prosimian primate (*Microcebus murinus*). *Experimental Gerontology*, **38**, 407-414.

Neumann C, Agil M, Widdig A & Engelhardt A (2013) Personality of wild male crested macaques (*Macaca nigra*). *Plos One*, **8**, e69383.

Newman MEJ (2004) Analysis of weighted networks. *Physical Review E*, **70**, 056131.

Newton-Fisher NE (2004) Hierarchy and social status in Budongo chimpanzees. *Primates*, **45**, 81-87.

Nishida T & Hiraiwa-Hasegawa M (1987) Chimpanzees and bonobos: cooperative relationships among males. In: *Primate societies* (Eds: Smuts BB, Cheney DL, Seyfarth RM, Wrangham RW, Struhsaker TT, et al), p. 165-178. Chicago: The University of Chicago Press.

Nöe R (1992) Alliance formation among male baboons: shopping for profitable partners. In: *Coalitions and alliances in humans and other animals* (Eds. Harcourt AH & de Waal FBM), pp. 285-321. Oxford: Oxford University Press.

Nordell SE & Valone TJ (1998) Mate choice copying as public information. *Ecology Letters*, **1**, 74-76.

O

O'Brien TG (1991) Female-male social interactions in wedge-capped capuchin monkeys: benefits and costs of group living. *Animal Behaviour*, **41**, 555-567.

Ostner J & Kappeler PM (1999) Central males instead of multiple pairs in redfronted lemurs, *Eulemur fulvus rufus* (Primates, Lemuridae)? *Animal Behaviour*, **58**, 1069-1078.

Owens NW (1975) Social play behaviour in free-living baboons, *Papio anubis*. *Animal Behaviour*, **23**, 387-408.

P

Palombit RA (1999) Infanticide and the evolution of pair bonds in nonhuman primates. *Evolutionary Anthropology*, **7**, 117-129.

Palombit RA, Seyfarth RM & Cheney DL (1997) The adaptative value of "friendships" to female baboons: experimental and observational evidence. *Animal Behaviour*, **54**, 599-614.

Paquette D (1994) Fighting and playfighting in captive adolescent chimpanzees. *Aggressive Behavior*, **20**, 49-65.

Parr LA, Matheson MD, Bernstein IS & de Waal FBM (1997) Grooming down the hierarchy: allogrooming in captive brown capuchin monkeys, *Cebus apella*. *Animal Behaviour*, **54**, 361-367.

Parrish JK & Hammer WM (1997) Animals groups in three dimensions. Cambridge: Cambridge University Press.

Parrish JK, Viscido SV & Grunbaum D (2002) Self-organized fish schools: an examination of emergent properties. *Biological Bulletin*, **202**, 296-305.

Partridge BL (1982) The structure and function of fish schools. *Scientific American*, **246**, 90-99.

Patzelt A, Zinner D, Fickenscher G, Diedhiou S, Camara B, Stahl D & Fischer J (2011) Group composition of Guinea baboons (*Papio papio*) at a water place suggests a fluid social organization. *International Journal of Primatology*, **32**, 652-668.

Payne K (2003) Sources of social complexity in the three elephant species. In: *Animal social complexity: intelligence, culture, and individualized societies* (Eds. De Waal FBM & Tyack PL), pp. 57-85. Cambridge: Harvard University Press.

Pays O, Jarman PJ & Gerard JF (2007) Coordination, independence and synchronisation of individual vigilance in the eastern grey kangaroo? *Animal Behaviour*, **73**, 595-604.

Pederson AK, King JE & Landau VI (2005) Chimpanzee (*Pan troglodytes*) personality predicts behavior. *Journal of Research in Personality*, **39**, 534-549.

Pereira ME & McGlynn CA (1997) Special relationships instead of female dominance for redfronted lemurs, *Eulemur fulvus rufus*. *American Journal of Primatology*, **43**, 239-258.

Peterson RO, Jacobs AK, Drummer TD, Mech LD & Smith DW (2002) Leadership behavior in relation to dominance and reproductive status in gray wolves *Canis lupus*. *Canadian Journal of Zoology*, **80**, 1405-1412.

Petit O (1996) L'influence des contraintes de structure dans les comportements d'agression et de conciliation chez plusieurs espèces de primates cercopithécinés (Doctoral thesis, University Louis Pasteur, Strasbourg, France).

Petit O & Bon R (2010) Decision-making processes: the case of collective movements. *Behavioural Processes*, **84**, 635-647.

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 & Thierry B (1994a) Reconciliation in a group of black macaques (*Macaca nigra*). *Journal of Wildlife Preservation Trusts*, **30**, 89-95.

Petit O & Thierry B (1994b) Aggressive and peaceful interventions in conflicts in Tonkean macaques (*Macaca tonkeana*). *Animal Behaviour*, **48**, 1427-1436.

Petit O & Thierry B (2000) Do impartial interventions in conflicts occur in monkeys and apes? In: *Natural conflict resolution* (Eds. Aureli F & de Waal FBM), pp.267-269. Berkeley: University of California Press.

Petit O, Thierry B & Abegg C (1997) A comparative study of aggression and conciliation in three cercopithecine monkeys (*Macaca fuscata*, *Macaca nigra*, *Papio papio*). *Behaviour*, **134**, 415-432.

Petit O, Bertrand F & Thierry B (2008) Social play in crested and japanese macaques: testing the covariation hypothesis. *Journal of Developmental Psychobiology*, **50**, 339-407.

Petit O, Gautrais J, Ieca JB, Theraulaz G & Deneubourg JL (2009) Collective decision-making in white-faced capuchin monkeys. *Proceedings of the Royal Society of London B*, **276**, 3495-3503.

Pillot MH, Gautrais J, Gouello J, Michelena P, Sibbald A & Bon R (2009) Moving together: incidental leaders and naïve followers. *Behavioural Processes*, **83**, 235-241.

Pottinger TG & Carrick TR (1999) Modification of the plasma cortisol response to stress in rainbow trout by selective breeding. *General and Comparative Endocrinology*, **116**, 122-132.

Prins HHT (1996) *Ecology and behaviour of African buffalo*. London: Chapman and Hall.

Pusey AE & Packer C (1987) Dispersal and philopatry. In: *Primate societies* (Eds: Smuts BB, Cheney DL, Seyfarth RM, Wrangham RW, Struhsaker TT, et al), p. 250-266. Chicago: The University of Chicago Press.

Pyritz LW, King AJ, Sueur C & Fichtel C (2011) Reaching a consensus: terminology and concepts used in coordination and decision-making research. *International Journal of Primatology*, **32**, 1268-1278.

R

R Development Core Team (2013) R: a language and environment for statistical computing. *R Foundation for Statistical Computing*, Vienna, Austria. <http://www.R-project.org/>.

Radford AN (2004) Vocal coordination of group movement by green woodhoopoes *Phoeniculus purpureus*. *Ethology*, **110**, 11-20.

Ramos-Fernández G, Boyer D, Aureli F, Vick LG (2009) Association networks in spider monkeys (*Ateles geoffroyi*). *Behavioural Ecology and Sociobiology*, **63**, 999-1013.

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.

Ramseyer A, Petit O & Thierry B (2009b) Decision-making in group departures of female domestic geese. *Behaviour*, **146**, 351-371.

Ramseyer A, Thierry B, Boissy A & Dumont B (2009c) Decision-making processes in group departures of cattle. *Ethology*, **115**, 948-957.

Randler C (2005) Coots *Fulica atra* reduce their vigilance under increased competition. *Behavioural Processes*, **68**, 173-178.

- Rands SA, Cowlshaw G, Pettifor RA, Rowcliffe JM & Johnstone RA** (2003) Spontaneous emergence of leaders and followers in foraging pairs. *Nature*, **423**, 432-434.
- Range F, Förster T, Storrer-Meystre Y, Benetton C & Fruteau C** (2007) The structure of social relationships among sooty mangabeys in Tai. In: *Monkeys of the Tai forest* (Eds. McGraw WS, Zuberbühler K & Nöe R), pp. 109-130. Cambridge: Cambridge University Press.
- Rasa O** (1983) Dwarf mongoose and hornbill mutualism in the Taru desert, Kenya. *Behavioural Ecology and Sociobiology*, **12**, 181-190.
- Raveling DG** (1969) Preflight and flight behavior of Canada geese. *Auk*, **86**, 671-681.
- Réale D, Reader SM, Sol D, McDougall PT & Dingemanse NJ** (2007) Integrating animal temperament within ecology and evolution. *Biological Reviews*, **82**, 291-318.
- Réale D, Dingemanse NJ, Kazem AJN & Wright J** (2010) Evolutionary and ecological approaches to the study of personality. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, **365**, 3937-3946.
- Reboreda RC & Fernandez G** (1997) Sexual, seasonal and group size differences in the allocation of time between vigilance and feeding in the greater rhea, *Rhea Americana*. *Ethology*, **103**, 198-207.
- Reebs SG** (2000) Can a minority of informed leaders determine the foraging movements of a fish shoal? *Animal Behaviour*, **59**, 403-409.
- Reebs SG** (2001) Influence of body size on leadership in shoals of golden shiners, *Notemigonus crysoleucas*. *Behaviour*, **138**, 797-809.
- Ren R, Yan K, Su Y, Qi H, Liang B, Bao W & de Waal FBM** (1991) The reconciliation behavior of golden monkeys (*Rhinopithecus roxellanae roxellanae*) in small breeding groups. *Primates*, **32**, 321-327.
- Revelle W** (2014) Psych: procedures for personality and psychological research. Northwestern University, Evanston. <http://CRAN.R-project.org/package=psych>.
- Reynolds CW** (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.
- Rhine RJ & Westlund BJ** (1981) Adult male positioning in baboon progressions: order and chaos revisited. *Folia Primatologica*, **35**, 77-116.
- Rieucau G & Giraldeau LA** (2009) Group size effect caused by food competition in nutmeg manikins (*Lonchura punctulata*). *Behavioural Ecology*, **20**, 421-425.
- Roelofs K, van Peer J, Berretty E, Jong P, Spinhoven P, Elzinga B** (2009) Hypothalamus-pituitary-adrenal axis hyperresponsiveness is associated with increased social avoidance behavior in social phobia. *Biological Psychiatry*, **65**, 336-343.

Rogers ME, Abernethy KA, Fontaine B, Wickings EJ, White LJ, et al. (1996) Ten days in the life of a mandrill horde in the Lopé Reserve, Gabon. *American Journal of Primatology*, **40**, 297-313.

Romero T & Aureli F (2008) Reciprocity of support in coatis (*Nasua nasua*). *Journal of Comparative Psychology*, **122**, 19-25.

Romey WL & Galbraith E (2008) Optimal group positioning after a predator attack: the influence of speed, sex, and satiation within mobile whirligig swarms. *Behavioural Ecology*, **19**, 338-343.

Rowell TE (1969) Long-term changes in a population of Uganda baboons. *Folia Primatologica*, **11**, 241-254.

Rhine RJ & Westlund BJ (1981) Adult male positioning in baboon progressions: order and chaos revisited. *Folia Primatologica*, **35**, 77-116.

S

Sade DS (1965) Some aspects of parent-offspring and sibling relations in a group of rhesus monkeys, with a discussion of grooming. *American Journal of Physical Anthropology*, **23**, 1-17.

Sapolsky RM (1992) Neuroendocrinology of the stress response. In: *Behavioral endocrinology* (Eds. Becker JB et al), pp. 287-324. Massachusetts Institute of Technology Press.

Schäfer J, Opgen-Rhein R, Zuber V, Ahdesmäki M, Duarte Silva AP & Strimmer K (2013) Corpcor: efficient estimation of covariance and (partial) correlation. *R package version 1.6.6*. <http://CRAN.R-project.org/package=corpcor>.

Schaller GB (1963) *The mountain gorilla*. Chicago University Press, Chicago.

Schaller GB (1972) *The Serengeti lion: a study of predator-prey relations*. Chicago: The University of Chicago Press.

Schino G (1998) Reconciliation in domestic goats. *Behaviour*, **135**, 343-356.

Schino G (2001) Grooming, competition and social rank among female primates : a meta-analysis. *Animal Behaviour*, **62**, 265-271.

Schradin C (2000) Confusion effect in a reptilian and primate predator. *Ethology*, **106**, 691-700.

Schülke O & Ostner J (2012) Ecological and social influences on sociality. In: *The evolution of primate societies* (Eds. Mitani JC, Call J, Kappeler PM, Palombit RA & Silk JB), pp.195-219. Chicago: The University of Chicago Press.

Schülke O, Bhagavatula J, Vigilant L & Ostner J (2010) Social bonds enhance reproductive in male macaques. *Current Biology*, **20**, 2207-2210.

Setchell JM (1999) Socio-sexual development in the male mandrill (*Mandrillus sphinx*). Ph.D. thesis, University of Cambridge.

Setchell JM & Curtis DJ (2011) *Field and laboratory methods in primatology: a practical guide*. Cambridge: Cambridge University Press.

Setchell JM, Lee PC, Wickings EJ, Dixon AF (2001) Growth and ontogeny of sexual size dimorphism in the mandrill (*Mandrillus sphinx*). *American Journal of Physical Anthropology*, **115**, 349-360.

Setchell JM, Dixon AF (2002) Developmental variables and dominance rank in adolescent male mandrills (*Mandrillus sphinx*). *American Journal of Primatology*, **56**, 9-25.

Setchell JM, Lee PC, Wickings EJ, Dixon AF (2002) Reproductive parameters and maternal investment in mandrills (*Mandrillus sphinx*). *International Journal of Primatology*, **23**, 51-68.

Setchell JM, Knapp LA & Wickings EJ (2006) Violent coalitionary attack by female mandrills against an injured alpha male. *American journal of Primatology*, **68**, 411-418.

Setchell JM, Kappeler PM (2003) Selection in relation to sex in primates. *Advances in the Study of Behavior*, **33**, 87-173.

Seyfarth RM (1980) The distribution of grooming and related behaviours among adult female vervet monkeys. *Animal Behaviour*, **28**, 798-813.

Seyfarth RM & Cheney DL (1984) The natural vocalizations of non-human primates. *Trends in Neurosciences*, 66-73.

Seyfarth RM & Cheney DL (2012) The evolutionary origins of friendship. *Annual Review of Psychology*, **63**, 153-177.

Sherman GD, Lee JJ, Cuddy AJC, Renshon J, Oveis C, Gross JJ & Lerner JS (2012) Leadership is associated with lower levels of stress. *PNAS*, **109**, 17903-17907.

Shively CA, Laber-Laird K & Anton RF (1997) Behavior and physiology of social stress and depression in female cynomolgus monkeys. *Biological Psychiatry*, **41**, 871-882.

Sibbald AM, Erhard HW, McLeod JE & Hooper RJ (2009) Individual personality and the spatial distribution of groups of grazing animals: an example with sheep. *Behavioural Processes*, **82**, 319-326.

Sigg H, Stolba A, Abegglen JJ & Dasser V (1982) Life history of hamadryas baboons: physical development, infant mortality, reproductive parameters, and family relationships. *Primates*, **23**, 473-487.

Shutt K, MacLarnon A, Heistermann M & Semple S (2007) Grooming in Barbary macaques: better to give than to receive? *Biology Letters*, **3**, 231-233.

Sih A & Bell AM (2008) Insights for behavioural ecology from behavioural syndromes. *Advances in the Study of Behavior*, **38**, 227-281.

- Sih A, Bell AM & Johnson JC** (2004) Behavioral syndromes: an ecological and evolutionary overview. *Trends in Ecology and Evolution*, **19**, 372-378.
- Silk J** (1992) The patterning of intervention among male bonnet macaques: reciprocity, revenge, and loyalty. *Current Anthropology*, **33**, 318-325.
- Silk J** (1994) Social relationships of male bonnet macaques: male bonding in a matrilineal society. *Behaviour*, **130**, 271-291.
- 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: Princeton University Press.
- Silk J** (2002) Kin selection in primate groups. *International Journal of Primatology*, **23**, 849-875.
- Silk J** (2006) Practicing Hamilton's rule: kin selection in primate groups. In: *Cooperation in primates and humans* (Eds. Kappeler KM & van Schaik CP), pp. 25-46. Berlin: Springer.
- Silk J** (2007) The adaptive value of sociality in mammal groups. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B*, **362**, 539-559.
- Silk JB, Seyfarth RM, Cheney DL** (1999) The structure of social relationships among female savanna baboons in Moremi Reserve, Botswana. *Behaviour*, **136**, 679-703.
- Silk JB, Alberts SC & Altmann J** (2003) Social bonds of female baboons enhance infant survival. *Science*, **302**, 1231-1234.
- Silk JB, Alberts SC & Altmann J** (2004) Patterns of coalition formation by adult female baboons in Amboseli, Kenya. *Animal Behaviour*, **67**, 573-582.
- Silk J, Altmann J & Alberts SC** (2006) Social relationships among adult female baboons (*Papio cynocephalus*) I. Variation in the strength of social bonds. *Behavioural Ecology and Sociobiology*, **61**, 183-195.
- Silk JB, Beehner JC, Berman TJ, Crockford C, Engh AL, et al.** (2009) The benefits of social capital: close social bonds among female baboons enhance offspring survival. *Proceedings of the Royal Society B*, **276**, 3099-3104.
- Silk JB, Beehner JC, Berman TJ, Crockford C, Engh AL, et al.** (2010) Female chacma baboons form strong, equitable and enduring social bonds. *Behavioural Ecology and Sociobiology*, **61**, 197-204.
- Silk JB, Beehner J, Bergmann T, Crockford C, Engh 1, Moscovice L, Wittig R, Seyfarth R & Cheney D** (2010) Strong and consistent social bonds enhance the longevity of female baboons. *Current Biology*, **20**, 1359-1361.

Smith K, Alberts SC & Altmann J (2003) Wild female baboons bias their social behaviour towards paternal half-sisters. *Proceedings of the Royal Society of London B*, **270**, 503-510.

Smuts BB (1985) *Sex and friendship in baboons*. New York: Aldine Pub.

Smuts BB, Cheney DL, Seyfarth RM, Wrangham RW, Struhsaker TT et al. (1987) *Primate societies*. Chicago: The University of Chicago Press.

Soltis J (2004) Mating systems. In: *Macaque societies* (Eds. Thierry B, Singh M & Kaumanns W), pp. 135-151. Cambridge: Cambridge University Press.

Stammach E (1987) Desert, forest, and montane baboons: multilevel societies. In: *Primate societies* (Eds: Smuts BB, Cheney DL, Seyfarth RM, Wrangham RW, Struhsaker TT, et al), p. 112-120. Chicago: The University of Chicago Press.

Stevenson-Hinde J, Stillwell-Barnes R & Zunz M (1980) Individual differences in young rhesus monkeys: consistency and change. *Primates*, **21**, 498-509.

Stevenson-Hinde J & Zunz M (1978) Subjective assessment of individual rhesus monkeys. *Primates*, **19**, 473-482.

Stewart KJ & Harcourt AH (1987) Gorillas: variation in female relationships. In: *Primate societies* (Eds: Smuts BB, Cheney DL, Seyfarth RM, Wrangham RW, Struhsaker TT, et al), p. 155-164. Chicago: The University of Chicago Press.

Stewart KJ & Harcourt AH (1994) Gorilla's vocalizations during rest periods: signals of impending departure? *Behavior*, **130**, 29-40.

Strelau J (1983) *Temperament, personality and arousal*. London: Academic Press.

Struhsaker TT (1981) Polyspecific associations among tropical rainforest 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 (2011) A non-Levy random walk in chacma baboons: what does it mean? *Plos One*, **6**, e16131.

Sueur C (2011) Group decision-making in chacma baboons: leadership, order and communication during movement. *BMC Ecology*, **11**:26.

Sueur C (2012) Viability of decision-making systems in human and animal groups. *Journal of Theoretical Biology*, **306**, 93-103.

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 Primatology*, **29**, 1085-1098.

- Sueur C, Deneubourg J-L & Petit O** (2009) Selective mimetism at departure in collective movements of *Macaca tonkeana* : an experimental and theoretical approach. *Anim. Behav*, **78**, 1087-1095.
- Sueur C, Deneubourg JL, Petit O** (2010a) Sequence of quorums during collective decision making in macaques. *Behavioural Ecology and Sociobiology*, **64**, 1875-1885.
- Sueur C, Petit O, Deneubourg JL** (2010b) Short-term group fission processes in macaques: a social network approach. *Journal of Experimental Biology*, **213**, 1338-1346.
- Sueur C, Deneubourg J-L, Petit O & Couzin ID** (2010b) Differences in nutrient requirements imply a non-linear emergence of leaders in animal groups. *PLoS Computational Biology*, **6**, e1000917.
- Sueur C, Petit O, De Marco A, Jacobs AT, Watanabe K, et al.** (2011a) A comparative network analysis of social style in macaques. *Animal Behaviour*, **82**, 845-852.
- Sueur C, Jacobs A, Amblard F, Petit O, King AJ** (2011b) How can social network analysis improve the study of primate behavior? *American Journal of Primatology*, **73**, 703-719.
- Sueur C, Deneubourg JL, Petit O, Couzin ID** (2011c) Group size, grooming and fission in primates: a modeling approach based on group structure. *Journal of Theoretical Biology*, **273**, 156-166.
- Sueur C, Briard L & Petit O** (2011d) Individual analyses of Lévy walk in semi-free ranging Tonkean macaques (*Macaca tonkeana*). *Plos One*, **6**, e26788.
- Sueur C, MacIntosh AJJ, Jacobs AT, Watanabe K & Petit O** (2012) Predicting leadership using nutrient requirements and dominance rank of group members. *Behavioural Ecology and Sociobiology*, **67**, 457-470.
- Sueur C, Deneubourg JL, Petit O** (2012a) From social network (centralized vs. decentralized) to collective decision-making (unshared vs. shared consensus). *Plos One*, **7**, e32566.
- Sueur C, King AJ, Pelé M, Petit O** (2012b) Fast and accurate decisions as a result of scale-free network properties in two primate species. *Proceedings of the European Conference on Complex Systems*, 579-584.
- Sueur C, MacIntosh AJJ, Jacobs AT, Watanabe K, Petit O** (2013) Predicting leadership using nutrient requirements and dominance rank of group members. *Behavioural Ecology and Sociobiology*, **67**, 457-470.
- Sumpster DJT** (2006) The principles of collective animal behaviour. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, **361**, 5-22.
- Sundaresan SR, Fischhoff IR, Dushoff J, Rubenstein DI** (2007) Network metrics reveal differences in social organization between two fission-fusion species, Grevy's zebra and onager. *Oecologia*, **151**, 140-149.
- Supriatna J, Froehlich JW, Erwin JM & Suthwick CH** (1992) Population habitat and conservation status of *M. maurus*, *M. tonkeana* and their putative hybrids. *Tropical Biodiversity*, **1**, 31-48.

Sutherland MA, Rogers AR & Verkerk GA (2012) The effect of temperament and responsiveness towards humans on the behavior, physiology and milk production of multiparous dairy cows in a familiar and novel milking environment. *Physiology & Behavior*, **107**, 329-337.

Swedell L (2002) Affiliation among females in wild hamadryas baboons (*Papio hamadryas hamadryas*). *International Journal of Primatology*, **23**, 1205-1226.

Swedell L (2010) African papionins: diversity of social organization and ecological flexibility. In: *Primates in perspective* (Eds. Campbell CJ, Fuentes A, MacKinnon KC, Panger M & Bearder SK), pp. 241-277. New York: Oxford University Press.

Swedell L & Schreier A (2009) Male aggression towards females in hamadryas baboons: conditioning, coercion, and control. In: *Sexual coercion in primates: an evolutionary perspective on male aggression against females* (Eds Muller M & Wrangham R). Cambridge: Harvard University Press.

Swedell L, Saunders J, Schreier A, Davis B, Tesfaye T & Pines M (2011) female “dispersal” in hamadryas baboons: transfer among social units in a multilevel society. *American Journal of Physical Anthropology*, **145**, 360-370.

T

Taylor RJ (1993) Observations on the behaviour and ecology of the common wombat *Wombatus ursinus* in northeast Tasmania. *Australian mammalogy*, **16**, 1-7.

Theraulaz G, Bonabeau E, Nicolis SC, Solé RV, Fourcassié V, Blanco S, Fournier R, Joly JL, Fernández P, Grimal A, Dalle P & Deneubourg JL (2002) Spatial patterns in ant colonies. *PNAS*, **99**, 9645-9649.

Thierry B (1990) Feedback loop between kinship and dominance: the macaque model. *Journal of Theoretical Biology*, **145**, 511-521.

Thierry B (2000) Covariation of conflict management patterns across macaque species. In: Aureli F & de Waal FBM (Eds), *Natural conflict resolution* (pp. 267-289). Berkeley: University of California Press.

Thierry B (2004) Social epigenesis. In: *Macaque societies: a model for the study of social organization* (Eds. Thierry B, Singh M & Kaumanns W), pp. 267-289. Cambridge: Cambridge University Press.

Thierry B (2007) Unit in diversity: lessons from macaque societies. *Evolutionary Anthropology*, **16**, 224-238.

Thierry B, Bynum EL, Baker S, Kinnaird MF, Matsumura S, Muroyama Y, O'Brien TG, Petit O & Watanabe K (2000) The social repertoire of Sulawesi macaques. *Primate Research*, **16**, 203-226.

Thierry B, Singh M, Kaumanns W (2004) *Macaque societies: a model for the study of social organization*. Cambridge: Cambridge University Press. 440p.

Thierry B, Aureli F, Nunn CL, Petit O, Abegg C & de Waal FBM (2008) A comparative study of conflict resolution in macaques: insights into the nature of trait covariation. *Animal Behaviour*, **75**, 847-860.

Tomasello M & Call J (1997) *Primate cognition*. Oxford: Oxford University Press.

Trillmich J, Fichtel C & Kappeler PM (2004) Coordination of group movements in wild Verreaux's sifakas *Propithecus verreauxi*. *Behaviour*, **141**, 1103-1120.

U

Uher J & Asendorpf JB (2008) Personality assessment in the Great Apes: comparing ecologically valid behavior measures, behavior ratings, and adjective ratings. *Journal of Research in Personality*, **42**, 821-838.

V

Van Horn RC, Buchan JC, Altmann J & Alberts SC (2007) Divided destinies: group choice by female savannah baboons during social group fission. *Behavioural Ecology and Sociobiology*, **61**, 1823-1837.

van Schaik CP, van Noordwijk MA, Warsono B & Sutriano E (1983) Party size and early detection of predators in Sumatran forest primates. *Primates*, **24**, 211-212.

van Schaik cp & van Noordwijk MA (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.

Van Schaik CP & Aureli F (2000) The natural history of valuable relationships in primates. In: *Natural conflict resolution* (Eds Aureli F & de Waal FBM), pp. 307-333. Berkeley: University of California Press.

Van Vugt M & Ronay R (2014) The evolutionary psychology of leadership: theory, review and roadmap. *Organizational Psychology Review*, **4**, 74-95.

Vehrencamp SL (1983) A model for the evolution of despotic versus egalitarian societies. *Animal Behaviour*, **31**, 667-682.

W

Wasserman S, Faust K (1994) *Social network analysis: methods and applications*. New York: Cambridge University Press. 825p.

Watanabe K (1979) Alliance formation in a free-ranging troop of Japanese macaques. *Primates*, **20**, 459-474.

- Watanabe NM, Stahlman WD, Blaisdell AP, Garlick D, Fast CD & Blumstein DT** (2012) Quantifying personality in the terrestrial hermit crab: different measures, different inferences. *Behavioural Processes*, **91**, 133-140.
- Watson S & Ward J** (1996) Temperament and problem solving in the small-eared bushbaby. *Journal of Comparative Psychology*, **110**, 377-385.
- Watts DP** (1997) Agonistic interventions in wild mountain gorilla groups. *Behaviour*, **134**, 23-57.
- Watts DP** (2000) Mountain gorilla habitat use strategies and group movements. In: Boinski S, Garber PA, editors. *On the Move*. Chicago: University of Chicago Press. pp. 351-374.
- Watts DP** (2012) The apes: taxonomy, biogeography, life histories, and behavioural ecology. In: *The evolution of primate societies* (Eds. Mitani JC, Call J, Kappeler PM, Palombit RA & Silk JB), pp. 113-142. Chicago: The University of Chicago Press.
- Weiss A, Inoue-Murayama M, Hong KW, Inoue E, Udono S, Ochiai T & King JE** (2009) Assessing chimpanzee personality and subjective well-being in Japan. *American Journal of Primatology*, **71**, 283-292.
- Weiss A, Adams MJ, Widdig A & Gerald MS** (2011) Rhesus macaques (*Macaca mulatta*) as living fossils of Hominoid personality and subjective well-being. *Journal of Comparative Psychology*, **125**, 72-83.
- Weiss A, Inoue-Murayama M, King JE, Adams MJ & Matsuzawa T** (2012) All too human? Chimpanzee and orang-utan personalities are not anthropomorphic projections. *Animal Behaviour*, **83**, 1355-1365.
- Welsh DA** (1975) Population, behavioural and grazing ecology of the horses of Sable island. PhD thesis, Dalhousie University, Halifax.
- 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.
- Wey TW, Blumstein DT** (2010) Social cohesion in yellow-bellied marmots is established through age and kin structuring. *Animal Behaviour*, **79**, 1343-1352.
- Whitehead H** (2007) Programs for analyzing social structure.
- Whitehead H** (2008) *Analyzing animal societies*. Chicago: University of Chicago Press. 320p.
- Whitehead H** (2009) SOCPROG programs: analyzing animal social structures. *Behavioural Ecology and Sociobiology*, **63**, 765-778.
- Whitten AJ, Mustafa M & Henderson GS** (1987) *The ecology of Sulawesi*. Yogyakarta: Gadjah Mada University Press.

- Wickings EJ, Dixson AF** (1992) Development from birth to sexual maturity in a semi-free ranging colony of mandrills (*Mandrillus sphinx*) in Gabon. *Journal of Reproduction and Fertility*, **95**, 129-138.
- Widdig A, Nurnberg P, Krawczak M, Streich WJ & Bercovitch FB** (2001) Paternal relatedness and age proximity regulate social relationships among adult female rhesus macaques. *PNAS*, **98**, 13769-13773.
- Widdig A, Nurnberg P, Krawczak M, Streich WJ & Bercovitch FB** (2002) Affiliation and aggression among adult female rhesus macaques: a genetic analysis of parental cohorts. *Behaviour*, **139**, 371-391.
- Widdig A, Bercovitch B, Streich WJ, Suaermann U, Nürnberg P & Krawczak MA** (2004) A longitudinal analysis of reproductive skew in male rhesus macaques. *Proceedings of the Royal Society of London B*, **271**, 819-826.
- Widdig A, Streich WJ, Nurnberg P, Croucher PJP, Bercovitch FB & Krawczak M** (2006) Paternal kin bias in the agonistic interventions of adult female rhesus macaques (*Macaca mulatta*). *Behavioural Ecology and Sociobiology*, **61**, 205-2014.
- Williams R & Lusseau D** (2006) A killer whale social network is vulnerable to targeted removals. *Biology Letters*, **2**, 497-500.
- Wilson OE** (1975) *Sociobiology, the modern synthesis*. Cambridge: Harvard University Press.
- Wilson DS** (1998) Adaptive individual differences within single populations. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B*, **353**, 199-205.
- Wilson DS, Clark AB, Coleman K & Dearstyne T** (1994) Shyness and boldness in humans and other animals. *Trends in Ecology and Evolution*, **9**, 442-446.
- Wittemyer G, Douglas-Hamilton I & Getz WM** (2005) The socioecology of elephants: analysis of the processes creating multitiered social structures. *Animal Behaviour*, **69**, 1357-1371.
- Wittig RM, Crockford C, Wikberg E, Seyfarth RM & Cheney DL** (2007) Kin-mediated reconciliation substitutes for direct reconciliation in female baboons. *Proceedings of the Royal Society B*, **274**, 1109-1115.
- Wittig RM, Crockford C, Lehmann J, Whitten PL, Seyfarth RM & Cheney DL** (2008) Focused grooming networks and stress alleviation in wild female baboons. *Hormones and Behavior*, **54**, 170-177.
- Wolf M & Weissing FJ** (2010) An explanatory framework for adaptive personality differences. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, **365**, 3959-3968.
- Wrangham RW** (1980) An ecological model of female-bonded primate groups. *Behaviour*, **75**, 262-300.
- Wrangham RW & Smuts BB** (1980) Sex differences in the behavioral ecology of chimpanzees in the Gombe National Park, Tanzania. *Journal of Reproduction and Fertility*, **28**, 13-31.

Wu HMH, Holmes WG, Medina SR & Sackett GP (1980) Kin preference in infant *Macaca nemestrina*. *Nature*, **285**, 225-227.

Z

Zuberbühler K (2001) Predator-specific alarm calls in Campbell's monkeys, *Cercopithecus campbelli*. *Behavioural Ecology and Sociobiology*, **50**, 414-422.

Déterminants individuels de la position sociale et du rôle dans la cohésion de groupe chez trois espèces de Cercopithecinae

Résumé

La vie en groupe fascine les scientifiques depuis longtemps et la question des mécanismes en jeu permettant à un groupe social de rester cohésif est largement étudiée. Dans ce travail, je me suis intéressée à l'implication des relations sociales dans le maintien de la cohésion chez trois espèces de Cercopithecinae. Pourquoi certains individus occupent une place particulière au sein du réseau de relations sociales d'un groupe ? Ces individus ayant un statut social particulier ont-ils un rôle de ciment social ? D'après les résultats de ce travail, les relations de parenté, en relation avec le style social de l'espèce, semblent être le facteur prédominant sous-tendant l'accession des individus à un statut social élevé. De plus, les individus occupant une position sociale élevée jouent un rôle primordial dans la stabilité du groupe, et ont également une influence importante sur les décisions prises quotidiennement, leur conférant *in fine* un avantage en termes de survie et de reproduction.

Mots-clés : mandrills, macaques, dominance, centralité, leadership, succès

Abstract

The comprehension of the mechanisms allowing a social group to stay cohesive throughout their environment and across seasons is a fascinating question. In this work, I studied the implication of social relationships in maintaining group cohesion in three Cercopithecinae species. Why some individuals occupy specific positions within the social relationships network? Have these individuals a particular role in the stability of social groups? According to our results, kinship seems to be an important variable underlying the access to a high social status for group members, in respect with the social style displayed by the considered species. Moreover, Individuals occupying such high social positions play a crucial role for the group stability. They also have a great influence on decisions took on a daily basis by the group. This high social status is therefore advantageous for individuals in terms of survival and reproduction.

Key words: mandrills, macaques, dominance, social centrality, leadership, success