



HAL
open science

Structure et fonction des réseaux sociaux dans les sociétés animales

Cédric Sueur

► **To cite this version:**

Cédric Sueur. Structure et fonction des réseaux sociaux dans les sociétés animales. Biologie animale. Université de Strasbourg, 2014. tel-04955843

HAL Id: tel-04955843

<https://hal.science/tel-04955843v1>

Submitted on 19 Feb 2025

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

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

Habilitation à Diriger les Recherches

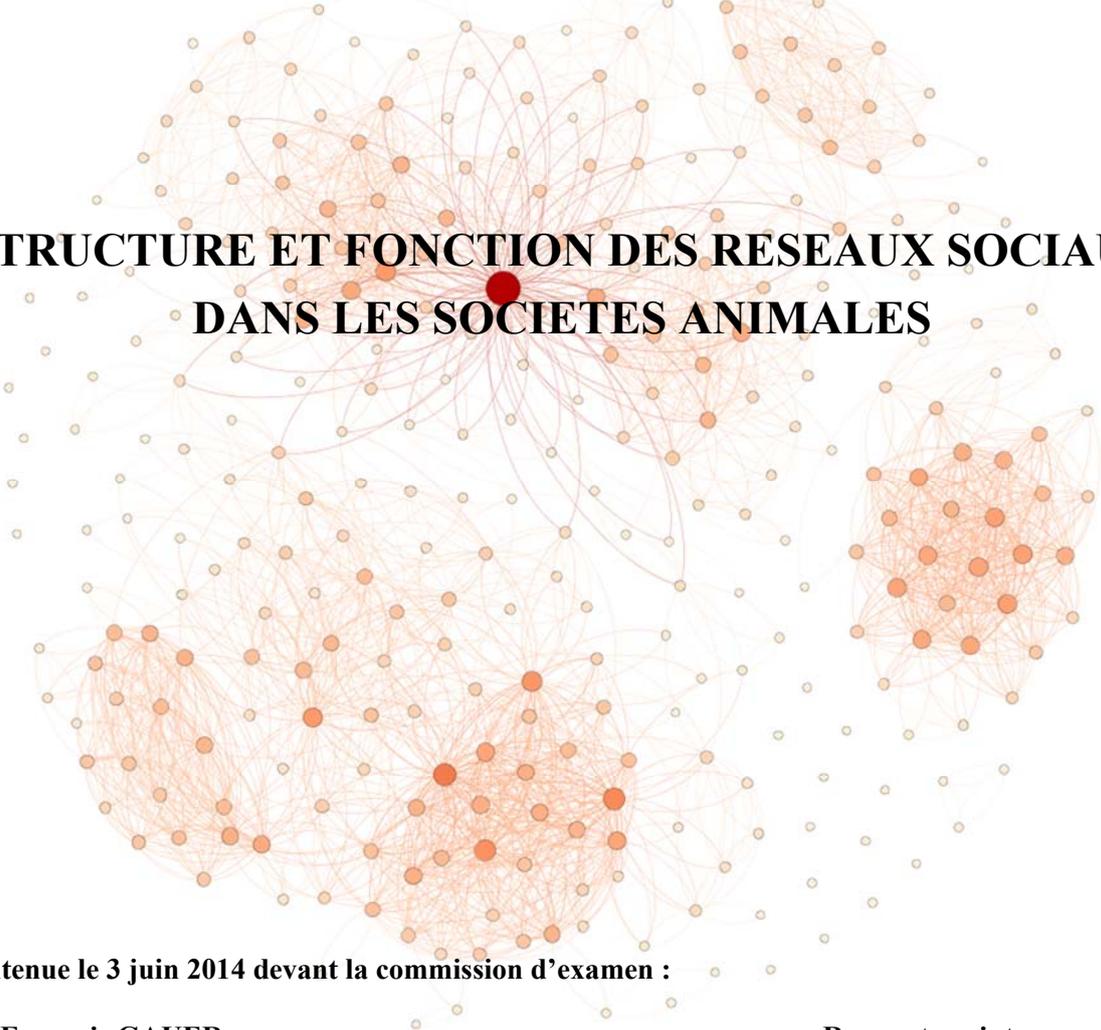
Université de Strasbourg

2014

PAR CEDRIC SUEUR

Maître de Conférences

A l'Institut Pluridisciplinaire Hubert Curien,
Département Ecologie, Physiologie et Ethologie



**STRUCTURE ET FONCTION DES RESEAUX SOCIAUX
DANS LES SOCIETES ANIMALES**

Soutenu le 3 juin 2014 devant la commission d'examen :

Pr. François GAUER
Dr. Nelly Ménard
Dr. Jean-Baptiste André
Pr. Jean-Louis DENEUBOURG
Dr. Odile Petit

Rapporteur interne
Rapporteur externe
Rapporteur externe
Examineur
Examineur

« I read somewhere that everybody on this planet is separated by only six other people. Six degrees of separation. Between us and everybody else on this planet.”

Ouisa, dans *Six degrees of Separation*

par John Guare

“Facebook cuts six degrees of separation to four”

By Emma Barnett, *The Telegraph*

1. Introduction

Si je vous dis « réseaux sociaux », vous devez sûrement penser à Facebook, Twitter, Youtube ou même ResearchGate et Academia pour n'en citer que quelques-uns. Avec le progrès informatique, les réseaux sociaux sont devenus un moyen de communication autonome et libre mais également un nouveau moyen pour les entreprises ou politiciens d'influencer nos décisions (Cross & Parker 2004; Sueur 2011). En effet, la plupart des informations que nous recevons en tant que décideurs viennent directement de notre réseau proche, notre famille, nos collègues de travail, et non pas de bases de données ou de rapports. Notre réseau social, nos connaissances, forment la première source d'information que nous utilisons pour prendre des décisions. Allen (1984) montra que des employés cherchant une information ont cinq fois plus de probabilités d'aller voir un collègue que d'aller chercher dans une base de données ou des documents. Cette théorie du centre de l'information (Danchin et al. 2004) est une des hypothèses de la vie en groupe chez les animaux (Krause & Ruxton 2002). De la même manière que les humains, les animaux interagissent et communiquent quant aux sites de nourriture ou pour la reproduction. Cependant, la façon dont ces animaux interagissent a également un impact sur la structure du réseau social qu'ils forment, structure plus ou moins dense, centralisée ou modulaire. Cette structure, à son tour, influence indirectement la fitness des membres du groupe ou de la population à travers par exemple la transmission des maladies (MacIntosh et al. 2011; Griffin & Nunn 2012a) ou de l'information (Battesti et al. 2012; Barrett et al. 2012; Sueur et al. 2014).

De nombreuses espèces animales vivent en groupe. En effet, cette socialité permet de nombreux avantages quant à la vie solitaire, tels qu'une diminution des risques de prédation, une meilleure protection des ressources alimentaires et un partage de l'information résultant en une meilleure efficacité de fourragement (Hamilton 1971; Alexander 1974; Wrangham 1980).

Inversement, la vie en groupe génère de la compétition intragroupe quand les ressources alimentaires sont limitées dans l'espace ou le temps (Janson & Goldsmith 1995), qui peut résulter en une augmentation du flux de transmission de maladies de par des contacts plus fréquents ou une plus grande proximité entre les membres du groupe (Freeland 1976, 1979; Nunn et al. 2006; Huffman & Chapman 2009). De plus, la vie en groupe peut être difficile à maintenir quand les différences interindividuelles en terme de besoins physiologiques et/ou nutritionnels deviennent trop importantes (Krause & Ruxton 2002; Sueur et al. 2010b; Sueur 2012). Dans ces conditions, les membres du groupe doivent faire un compromis (individuel et collectif, Petit & Bon 2010; King & Sueur 2011) entre les avantages et les inconvénients de la vie en groupe.

Ces compromis associés à la vie en groupe peuvent émerger au niveau individuel, du groupe ou de la population animale. Les coûts et les bénéfices liés aux compromis peuvent être mieux identifiés, analysés et compris en étudiant les interactions, les relations et la structure sociale des membres du groupe (Sueur et al. 2011a, 2011d). Espinas (1878) fût le premier à introduire l'importance des interactions des membres d'un groupe dans leur vie quotidienne dans sa publication *Des Sociétés Animales*. Hinde (1976) définit les interactions sociales comme les comportements des individus les uns par rapport aux autres à un moment donné. Ces interactions sont de différents types (agressif, affiliatif, coopératif, communicatif, etc.) et de fréquence et de durée variables. La répétition des interactions sociales forme la relation sociale entre deux individus, qualifiés de dyade. Enfin la structure sociale résulte de l'ensemble des relations sociales des membres du groupe (figure 1). L'étude de la structure sociale nécessite donc que l'identification des animaux du groupe ou de la population par l'observateur soit possible et que ce dernier soit capable d'identifier les comportements de l'espèce. Il est important de considérer que le réseau social n'est pas juste une somme des relations sociales mais que la distribution de ces relations entre les membres du groupe a également une influence

sur les relations elles-mêmes et sur les interactions, telle une boucle de rétroaction (Hinde, 1976). Ainsi, la structure sociale (nature, qualité et patterns des relations selon Hinde) est différente de l'organisation sociale, définie par Kappeler et van Schaik (2002) comme la taille, la composition sexuelle et la cohésion spatiotemporelle du groupe ou de la société étudié. Deux groupes ayant une même organisation sociale (même nombre de mâles et de femelles par exemple) peuvent avoir une structure sociale différente, dû à l'influence différente de variables sociales ou écologiques. En effet, d'autres facteurs peuvent affecter la structure sociale d'un groupe tels que les liens de parenté, de dominance, la distribution des classes d'âge ou le risque de prédation ou de compétition intragroupe. Des individus apparentés, de rang de dominance proche ou d'âge similaire ont plus de probabilités de développer de fortes relations sociales. De même, un risque élevé de prédation ou de compétition peut centraliser les relations autour de quelques membres du groupe. Ainsi, au lieu de focaliser les analyses sur les individus ou sur les dyades d'individus (relations), il peut être intéressant de combiner ces derniers en s'intéressant à un ensemble des relations d'un individu, ce que Flack et al. (2006) définissent comme niche sociale. Ce concept de niche sociale est similaire au concept de cercle inventé pour l'application de réseautage social *Google+* (<https://plus.google.com/>). Ce degré d'analyse – niche sociale - est pertinent puisque les relations d'un individu sont dépendantes les unes des autres et dépendantes des caractéristiques de l'individu en question (Whitehead 2008). Ces différents degrés d'analyses peuvent nous aider à mieux comprendre les phénomènes d'émergence d'un réseau social (Camazine et al. 2003; Couzin & Krause 2003; Thierry et al. 2004).

L'interaction sociale est un évènement physique, agressif, affiliatif, etc., à un moment donné, et observable. Cependant, la relation sociale et la structure sociale sont des niveaux déduits et non observés. Même si deux individus dans un groupe n'ont nul besoin d'être conscients de la relation qui les unit, certains auteurs suggèrent qu'ils doivent être cependant

capables de se reconnaître et de se souvenir des interactions passées pour définir une relation sociale (Cheney & Seyfarth 1990). Ces critères s'appliquent principalement aux mammifères sociaux mais ce critère n'est pas nécessaire en Analyse de Réseaux Sociaux (SNA, Social Network Analysis en anglais, Wasserman & Faust 1994; Watts 2004; Whitehead 2008) pour définir une relation sociale, cette dernière étant simplement la somme (réelle ou observée) des interactions positives ou négatives. De même, la structure sociale ou réseau social est un concept abstrait pour l'animal. En effet, il est encore difficile de savoir aujourd'hui si les individus des espèces mêmes les plus cognitivement avancées sont capables de percevoir l'ensemble de leur réseau social. Seul les chimpanzés auraient cette capacité et utiliseraient ce réseau social pour augmenter leur succès reproducteur ou ci-après fitness par des stratégies « d'accès au pouvoir » (Waal 2007). Hinde, en tant qu'éthologiste, a introduit une approche ascendante (bottom-up) dans l'étude des structures sociales, alors qu'Espinas (1878) ou encore Wilson dans son célèbre livre *La Sociobiologie* (1980) avaient une approche descendante (top-down) de la structure sociale, essayant de classer les réseaux et de comprendre le pourquoi de ces différences structurelles. En utilisant cependant l'analyse des réseaux sociaux, les deux approches, l'une plus mécanistique et l'autre plus évolutive, peuvent être intégrées en une seule étude (Newman 2003; Whitehead 2008). En effet, en analysant la structure du réseau social et des processus permettant l'émergence de cette structure, viendra naturellement la question « pourquoi cette structure, cette forme ? ». De la même façon, en analysant la structure dans sa globalité viendra naturellement la question des mécanismes sociaux permettant son émergence.

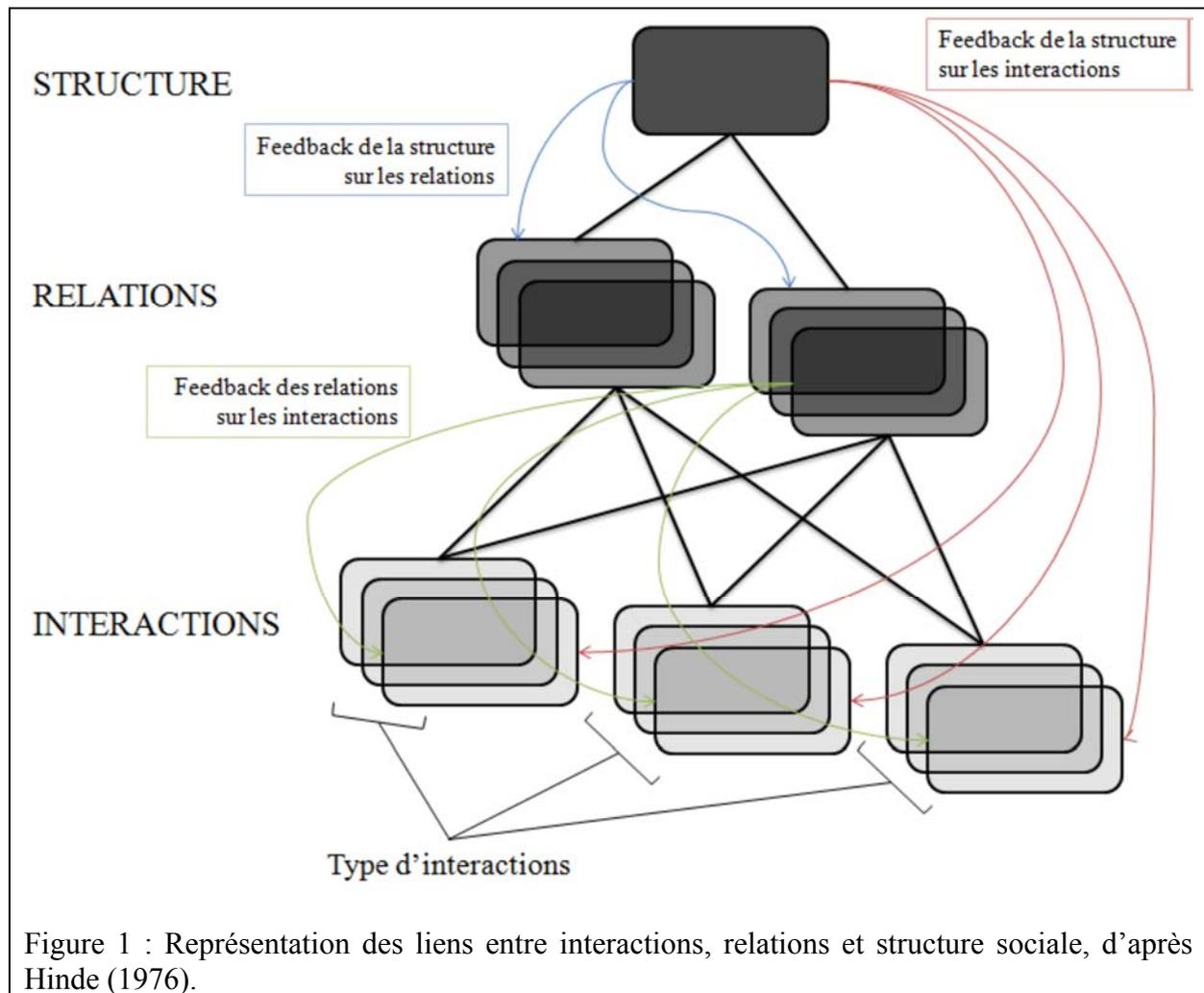
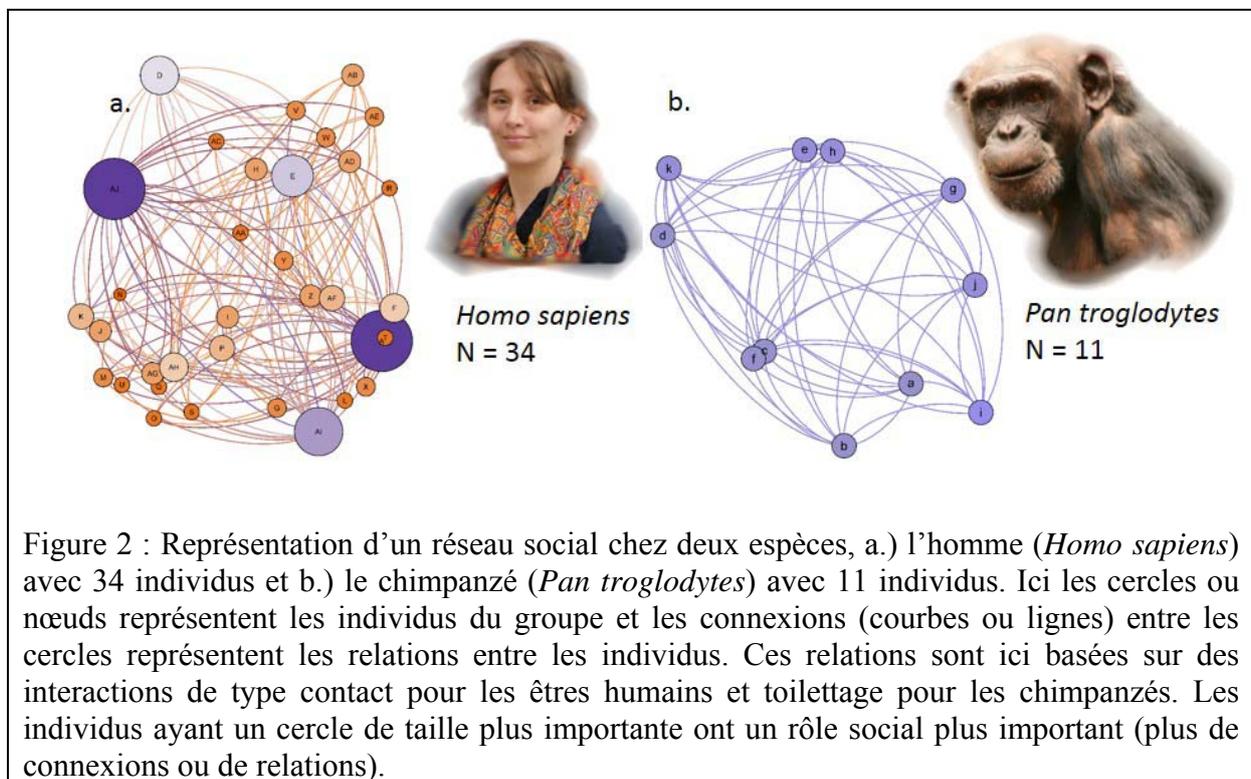


Figure 1 : Représentation des liens entre interactions, relations et structure sociale, d'après Hinde (1976).

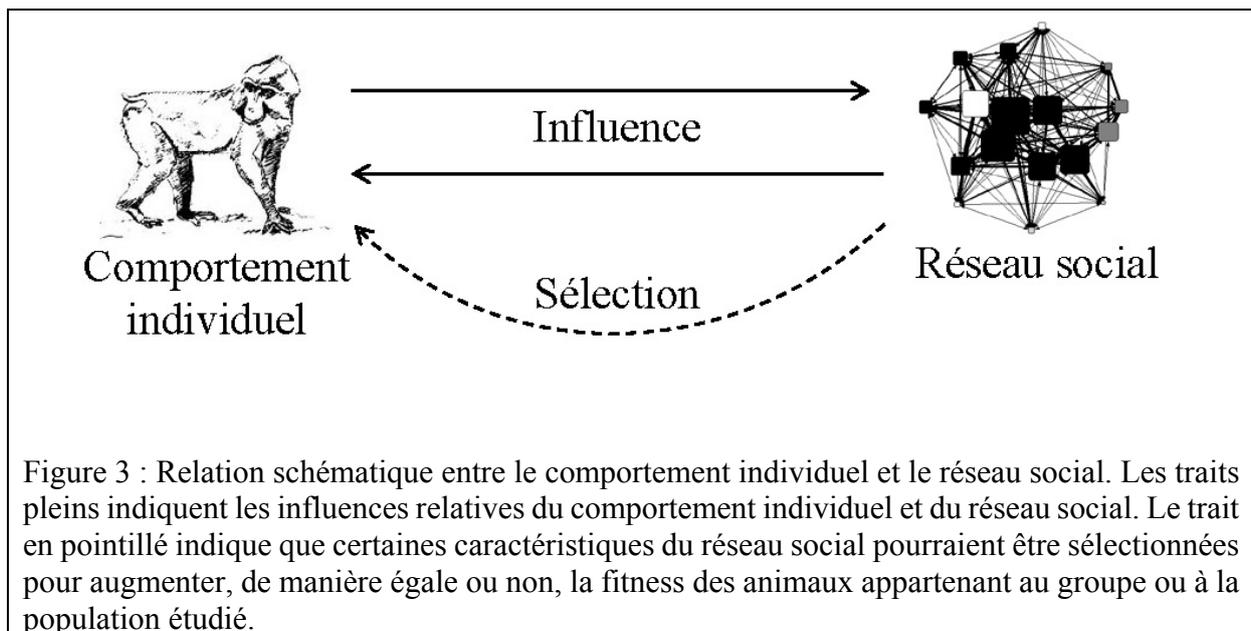
L'analyse des réseaux sociaux est un outil utilisé pour étudier la structure sociale des sociétés à toute échelle, de l'individu à la population (sous-groupes, groupes ou métagroupes d'individus). Un réseau social dans sa plus simple forme est un ensemble d'entités sociales (dits « nœuds » et représentant les individus) et de liens (aussi dits connexions ou relations) entre ces entités (Figure 2, Wasserman & Faust 1994). Cet outil réunit différents modules de visualisation graphique (e.g. sociogramme, DeJordy et al. 2007) ou d'algorithmes mathématiques permettant la détection et la quantification de patterns de réseaux sociaux, allant du niveau individuel (Borgatti 2006; Bonacich 2007) au niveau du groupe (Girvan & Newman 2002; Newman 2004). L'origine du concept de réseau est la théorie des graphes en mathématiques, dont les prémisses peuvent remonter à plusieurs siècles (Eure, 1736 dans Bigg et al. 1976) et son utilisation dans

l'analyse des réseaux sociaux émergea avec les sociologues et les psychologues dans la première moitié du XXème siècle (Scott 2000). Cependant, ces analyses et leur utilisation ont subi une rapide transformation avec le début des années 2000 du fait d'un progrès sur les technologies de calculs affectant directement l'analyse des réseaux sociaux mais également du fait du progrès sur les technologies de communication et de transport menant à une globalisation et une interconnexion globale. Le fait que nous soyons de plus en plus connectés, "Facebook cuts six degrees of separation to four", résulte en un intérêt grandissant de la compréhension et de l'analyse des réseaux sociaux.



Les réseaux sociaux humains ont été étudiés dans de nombreux domaines que sont les transports (réseaux aériens, ferroviaires ou routiers, Sen et al. 2003; Colizza et al. 2006), la communication (diffusion des rumeurs, Moreno et al. 2004 ; World Wide Web, Tadić 2001) ou la médecine (diffusion des pathogènes, Tuckwell et al. 1998; Pastor-Satorras & Vespignani 2001). Mais quel est l'intérêt de ces analyses dans l'étude du comportement animal ? L'analyse

des réseaux sociaux a permis pour la première fois de tester la structure sociale elle-même, dans son ensemble mais également à différents niveaux (Hinde 1976; Krause et al. 2009). Grâce aux analyses conventionnelles, nous avons exploré la structure sociale d'un groupe au niveau individuel, de la dyade ou du groupe. L'analyse des réseaux sociaux fait le pont entre ces différents niveaux, jusqu'à la population, et permet d'analyser des variables même entre ces niveaux (e.g. analyse des clusters ou agrégats, de la transitivité, des triades, etc.). De même, différentes interactions (sexuelle, agressive, affiliative, coopérative, inter-espèce tel que les relations proies-prédateurs ou de compétition) peuvent être étudiées avec les mêmes analyses ou la même méthode. Cette généralité signifie que nous pouvons, en tant que scientifiques, déterminer comment un individu et son comportement influence le réseau social, mais nous pouvons également étudier l'influence de ce réseau social, de ces propriétés, sur la fitness des animaux constituant le groupe ou la population (Figure 3). Ce type de boucle de rétroaction est essentiel dans la compréhension du rôle de l'auto-organisation dans l'émergence et la stabilité des systèmes sociaux (Camazine et al. 2003; Couzin & Krause 2003; Thierry et al. 2004).



Les caractéristiques du réseau social (modularité, centralisation, densité, etc.) peuvent donc avoir d'importantes répercussions sur la fitness des individus. Un individu va être en effet qualifié dans le réseau social par sa centralité. Différents indices de centralité existent, prenant en compte la force des relations sociales, le nombre ou encore la centralité des individus auxquels le sujet est connecté. Quels que soient ces indices, plusieurs études ont montré un lien entre la centralité des membres d'un groupe social et leur fitness. Ces individus centraux peuvent vivre plus longtemps (cas des mâles dauphins, *Tursiops truncatus*, Stanton & Mann 2012), avoir des juvéniles ayant une plus grande espérance de vie (cas des femelles babouins, *Papio ursinus*, Silk et al. 2003) ou avoir un succès reproducteur plus élevé (cas des mâles de l'espèce de coléoptère *Bolitotherus cornutus*, Formica et al. 2012). Mais la fitness des individus peut également être affectée négativement par la centralité sociale. Par exemple, les femelles centrales chez le macaque japonais (*Macaca fuscata*) ont un taux et une richesse en parasites intestinaux élevés, dus à une fréquence de contacts avec les partenaires plus importante (MacIntosh et al. 2012). La question se pose donc ici du compromis que les membres d'un groupe doivent faire entre les avantages ou les inconvénients d'être centraux.

Les individus de toutes les espèces animales, solitaires ou sociales (Aron & Passera 2000), interagissent, que ce soit pour la reproduction ou dans un contexte de compétition alimentaire. Les espèces grégaires tels que certaines espèces d'insectes (Amé et al. 2006; Bazazi et al. 2008), d'ongulés (Gautrais et al. 2007; Fischhoff et al. 2009) ou de poissons vivant en banc (Bonabeau & Dagorn 1995; Couzin et al. 2005) se regroupent pour diminuer le risque de prédation ou communiquer sur les ressources alimentaires, sans développer de relations spécifiques ou sans capacité de reconnaissance de l'ensemble des conspécifiques. Quoiqu'il en soit, la dynamique et la structure de leurs interactions restent importantes à étudier pour comprendre la socio-écologie de l'espèce (quelles sont les règles d'agrégation ? comment l'information ou les maladies sont transmises au sein des populations ? comment les facteurs

écologiques influencent la socialité de l'espèce). Dans les espèces plus sociales, les individus apportent un soin commun aux jeunes (espèces subsociales) ou peuvent présenter des comportements plus complexes de coopération dans la recherche alimentaire ou la protection des membres du groupe contre les prédateurs ou des groupes compétiteurs (espèces communales). Le niveau le plus complexe de la socialité est l'eusocialité, présente chez les hyménoptères (fourmis et abeilles) et les isoptères (termites). Chez ces espèces, les individus sont spécialisés en caste, chacune affectée à des tâches particulières (protection, fourragement, soin au nid, reproduction) au sein de la colonie ou de l'essaim. Chez ces dernières espèces, les individus ne se reconnaissent pas individuellement mais étudier comment les individus des différentes castes interagissent est crucial pour comprendre l'optimisation de la distribution de la nourriture par trophallaxie (régurgitation de la nourriture pré-digérée contenue dans le jabot social afin de nourrir d'autres insectes de la colonie) au sein de toute la colonie ou bien encore l'efficacité du transfert de l'information pour la recherche de ressources alimentaires (Buffin et al. 2009, 2011).

Les primates ou les cétacés, présentant des relations sociales complexes (reconnaissance individuelle, distinction des individus en fonction de la parenté, de la dominance, de leur âge ou d'autres caractéristiques), font partie des espèces communales mais les critères de classification de la socialité des espèces sont encore discutées, certains chercheurs les classent dans les espèces eusociales. Chez ces dernières espèces, les relations qui se développent entre chaque dyade d'individus peuvent se voir comme des stratégies individuelles de coopération ou de compétition afin d'augmenter la fitness de ces derniers (Byrne & Whiten 1988). Ainsi, l'étude des réseaux sociaux est souvent une clé déterminante dans la compréhension de la biologie et la distribution des populations influençant la valeur sélective des individus (Silk et al. 2003; Formica et al. 2012; Stanton & Mann 2012), le flux de gènes, de maladies ou encore l'émergence de culture (Griffin & Nunn 2012a; Cantor & Whitehead 2013). L'analyse des

réseaux sociaux devient de cette façon un outil essentiel dans le management et la conservation des espèces. Par exemple, la vaccination des individus centraux dans une population de chimpanzés permet une limitation des épidémies de pathogènes comme le virus Ebola (Rushmore et al. 2013). Connaître les individus agressifs ou les individus centraux permet également de mieux manager un groupe captif en enlevant ou en laissant tel individu et permet ainsi de diminuer le stress de l'ensemble des membres du groupe (McCowan et al. 2008).

Etant donné que les taux de mortalité, le succès reproducteur ou la dispersion des individus d'un groupe sont fortement affectés par la structure d'un réseau social, ce réseau pourrait donc évoluer en des formes efficaces, c'est-à-dire adaptatives pour les membres du groupe. Il pourrait également influencer l'évolution d'autres traits sociaux. Par exemple, les interactions avec les apparentés peuvent influencer l'évolution de la socialité en impactant la valeur sélective inclusive (Hamilton 1964) et l'évolution de la coopération parmi les individus non apparentés dépend également de la structure sociale (Trivers 1985). La structure sociale aurait également une forte influence sur l'évolution des dimorphismes sexuels (Lindenfors et al. 2002), de la communication (Bradbury & Vehrencamp 1998) ou de la cognition (Byrne & Whiten 1988; Lehmann & Dunbar 2009). Les propriétés du réseau pourraient évoluer afin de diminuer les risques de transmission de pathogènes entre les membres du groupe (Freeland 1976, 1979; Altizer et al. 2003; Nunn & Altizer 2006). Les réseaux sociaux méritent donc que les scientifiques s'y attardent et les étudient. Quoique l'origine et le support de cette évolution reste encore indéterminés, l'étude de l'influence du réseau social sur la fitness des membres du groupe est primordiale pour comprendre l'évolution des sociétés, spécifiquement l'évolution des cultures et du conformisme très peu étudiés dans les réseaux non humains. Ces avancées se feront conjointement aux avancées dans les domaines de l'épigénétique (Jensen 2013; Dias & Ressler 2014) ou de la sélection multi-niveaux (Bijma et al. 2007; Gintis 2011; van Schaik et al. 2012; Molleman et al. 2013).

Articles de Cédric Sueur cités dans cette partie

Sueur, C. 2011. Social Network, Information Flow and Decision-Making Efficiency: A Comparison of Humans and Animals. In: *Social Networking and Community Behavior Modeling*,

Sueur, C. 2012. Viability of decision-making systems in human and animal groups. *Journal of Theoretical Biology*, **306**, 93–103.

Sueur, C., Deneubourg, J.-L., Petit, O. & Couzin, I. D. 2010. Differences in Nutrient Requirements Imply a Non-Linear Emergence of Leaders in Animal Groups. *PLoS Computational Biology*, **6**, e1000917.

Sueur, C., King, A. J., Conradt, L., Kerth, G., Lusseau, D., Mettke-Hofmann, C., Schaffner, C. M., Williams, L., Zinner, D. & Aureli, F. 2011a. Collective decision-making and fission–fusion dynamics: a conceptual framework. *Oikos*, **120**, 1608–1617.

Sueur, C., Deneubourg, J.-L., Petit, O. & Couzin, I. D. 2011b. Group size, grooming and fission in primates: A modeling approach based on group structure. *Journal of Theoretical Biology*, **273**, 156–166.

Sueur, C., King, A. J., Pelé, M. & Petit, O. 2014. Fast and Accurate Decisions as a Result of Scale-Free Network Properties in Two Primate Species. In: *Proceedings of the European Conference on Complex Systems 2012*, Springer Proceedings in Complexity (Ed. by T. Gilbert, M. Kirilionis, & G. Nicolis), pp. 579–584. Springer International Publishing.

2. De l'utilité de l'analyse des réseaux sociaux dans l'étude du comportement animal

Une des propriétés émergentes les plus importantes pour une population animale est le réseau social. Le réseau social incarne une part significative des interactions entre organismes, celles se faisant entre conspécifiques, individus de la même espèce. Même si il est vrai que l'analyse des réseaux sociaux peut être effectuée sur des interactions ou associations interspécifiques (relation de compétition, proie-prédateur ou groupe mixtes d'espèces), elle est majoritairement réalisée sur des populations de la même espèce. Le réseau social influence les paramètres sociodémographiques de la population tels que la dispersion des individus, le flux de gènes ou la transmission de comportements (Krause et al. 2007a; Whitehead 2008). Elle est une caractéristique importante à prendre en compte dans la conservation et la gestion des espèces (McCowan et al. 2008; Rushmore et al. 2013).

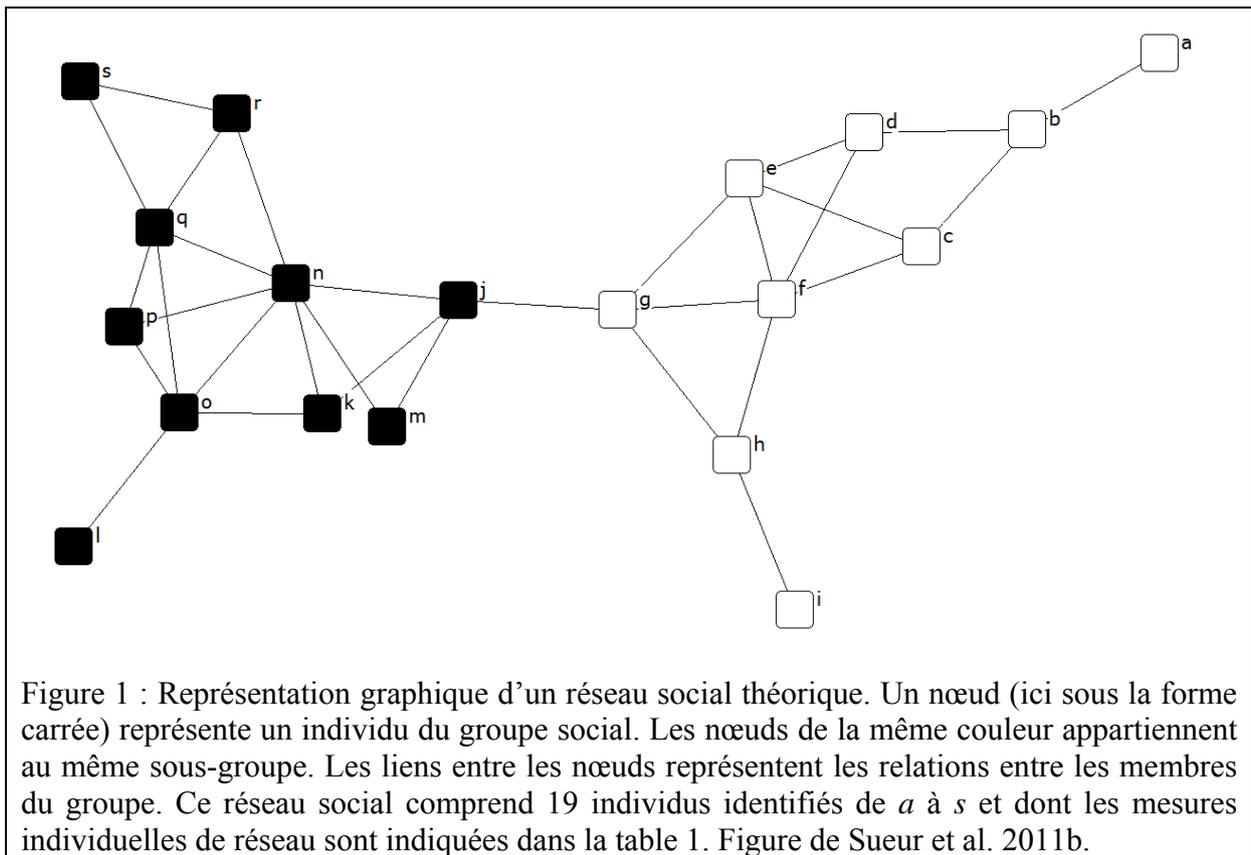
Les relations sociales qui caractérisent un réseau peuvent être définies par différents traits comportementaux, catégorisés sous les termes « interactions » et « associations » (Sueur et al. 2011b). Le terme « interaction » est défini comme un comportement dirigé d'un individu (émetteur) vers un autre (receveur), tel que le toilettage ou une agression. Le terme « association » décrit deux ou plusieurs individus qui sont au même endroit au même moment. Les dauphins sont par exemple observés en sous-groupes variables en composition. Des primates sont dits associés s'ils sont observés à proximité, c'est-à-dire à une distance généralement définie comme inférieure à un ou trois mètres. La somme de ces interactions ou de ces associations détermine la relation sociale. Chez la plupart des espèces sociales, les animaux s'associent de manière non aléatoire (abeilles *Apis mellifera*, Naug 2009 ; guppies *Peocilia reticulata*, Croft et al. 2004 ; chiens de prairie *Spermophilus columbianus*, Manno 2008 ; éléphants africains *Loxodonta africana*, Wittemyer & Getz 2007, chauve-souris *Myotis*

bechsteinii, Kerth et al. 2011 ; corbeaux de Nouvelle Calédonie *Corvus moneduloides*, Rutz et al. 2012), résultant en une distribution inégale des interactions ou des associations entre les membres du groupe ou de la population. L'étude de cette distribution particulière et unique à chaque groupe nous aide donc à comprendre comment les facteurs écologiques et sociaux influencent les comportements (Thierry et al. 2004; Whitehead 2008) et finalement à saisir l'évolution de la socialité. Les patterns de relations émergent comme le résultat d'interactions entre individus partageant des motivations identiques ou similaires (besoins nutritionnels ou réponse à une menace). Cette hétérogénéité des relations peut ainsi réduire les coûts liés à la socialité (Ramos-Fernández et al. 2009; Sueur et al. 2011a), puisque la cohésion d'un groupe social augmente avec la diminution des conflits d'intérêt (Conradt & Roper 2003; Sueur 2012). Cependant, lorsque la socialité résulte en des bénéfices asymétriques entre les individus du groupe (lorsque les individus doivent se regrouper pour réduire le risque de prédation mais qu'il y a une forte compétition alimentaire par exemple), les interactions répétées mèneraient à des relations sociales stables diminuant la compétition alimentaire. Ainsi, la variabilité des réseaux sociaux reflèterait l'adaptation des individus à leur environnement écologique et social. L'analyse des réseaux sociaux permet l'étude de cette variabilité, à différents niveaux, et ainsi de faire le lien entre l'individu, la structure sociale et l'environnement. Elle permet donc d'apporter de nouveaux éléments de compréhension à l'évolution de la socialité.

2.1. Définition d'un réseau social

La table de contingence ou sociomatrice est la base de la création et de l'analyse d'un réseau social. Cette matrice contient des lignes et des colonnes définissant des individus, sous-groupes d'individus ou groupes d'une même espèce ou d'espèces différentes, et communément dénommés acteurs. Les données contenues dans la matrice décrivent les relations entre ces acteurs. La théorie des graphes représente ces acteurs (appelés sommets ou nœuds) et les

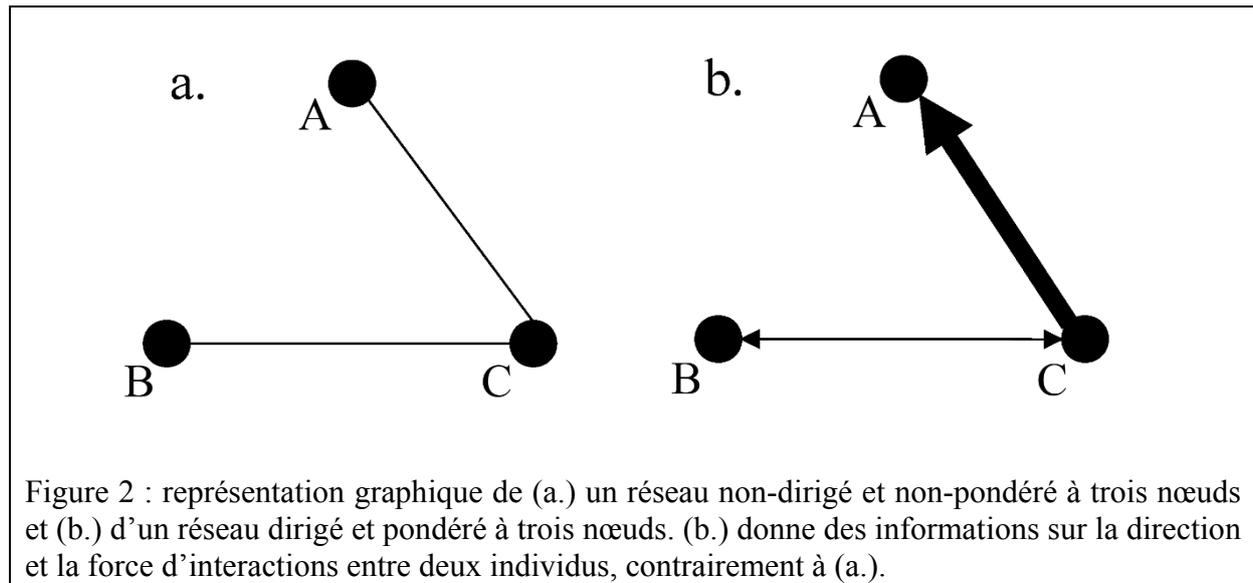
relations entre ces acteurs (appelées liens ou connexions) comme un réseau (Figure 1). Les attributs individuels tels que l'âge, le sexe, la taille corporelle ou le rang de dominance hiérarchique (également des catégories telles que proie ou prédateur pour des réseaux inter-espèces) peuvent être attribués aux nœuds d'un réseau. Par exemple, les individus en noir sur la figure 1 peuvent désigner les mâles alors que les individus en blancs seraient les femelles. Les individus de la même couleur peuvent également appartenir à la même matriliné. Les liens entre les individus peuvent être de nature positive (affiliative) ou négative (agonistique) ou représenter la transmission de maladies ou d'informations entre les congénères. Cette méthodologie et cette visualisation du réseau sont donc très flexibles et peuvent donc être utilisées pour répondre à une variété de questions concernant la socialité animale.



2.2. Propriétés globales d'un réseau social

Il existe différentes modalités de représentation d'un réseau. Dans un réseau dit non-dirigé, les liens montrent seulement que les individus sont connectés (Figure 2a). Les relations représentées dans un réseau non-dirigé sont donc symétriques. Au contraire, dans un réseau dirigé, un lien est orienté d'un émetteur vers un receveur et la table de contingence correspondante est donc asymétrique. Dans certains réseaux, deux liens orientés peuvent donc être présents pour une dyade d'individus, l'un montrant le nombre d'interactions de A vers B et le second de B vers A. Le fait qu'un réseau soit dirigé ou non-dirigé dépend majoritairement du type d'interaction collectée et représentée. L'expérimentateur peut également choisir de symétriser la sociomatrice et de rendre son réseau non-dirigé pour des raisons scientifiques (questions de recherche) ou pratiques (logiciels utilisés ne prenant pas en compte les asymétries). Les associations spatiotemporelles (contacts, proximités entre individus) sont symétriques et le réseau qui les représente est non-dirigé. Par contre, le réseau dirigé représente des interactions où un émetteur et un receveur peuvent être identifiés telles qu'un toilettage, une agression ou bien encore un échange de nourriture et les relations de ce réseau sont majoritairement asymétriques. Cependant, un réseau dirigé peut contenir des relations symétriques si le nombre d'interactions observées de A vers B est le même que celui de B vers A. Le réseau de la figure 2b illustre ceci où la relation entre l'individu B et l'individu C est symétrique.

Un réseau peut également être qualifié de pondéré ou de non-pondéré. Dans un réseau non-pondéré (Figure 2a et Figure 3b), une valeur binaire est attribuée à chaque lien : 0 si aucune interaction n'a été observée (et alors il n'y a pas de lien), 1 si au moins une interaction a été observé entre deux individus. Cependant, un réseau pondéré représente des relations de force différente quand la fréquence ou la durée des interactions peut être enregistrée (Figure 3a).



2.3. Logiciels utilisés en analyses des réseaux sociaux

Les logiciels utilisés pour analyser ou dessiner les réseaux sociaux sont Socprog (Whitehead 2009, <http://myweb.dal.ca/hwhitehe/social.htm>), UCINET (Borgatti et al. 2002, (<http://www.analytictech.com/ucinet/>)) ou encore Gephi (Bastian et al. 2009, <https://gephi.org/>). Des modules complémentaires sont aussi disponibles pour R (R core team, 2005) ou encore Matlab (Guide 1998).

Socprog permet grâce au test 'avoided/preferred associations' de transformer un réseau pondéré en réseau non-pondéré. Le seuil de préférence d'associations (ou filtre) peut être fixé à une valeur de significativité α de 0.05 ou choisi par l'expérimentateur. Socprog génère alors des sociomatrices aléatoires selon un nombre d'itérations choisi ; ces matrices seront comparées à la matrice observée intégrée dans Socprog. Si une valeur d'association de la matrice observée est supérieure dans 95% des cas ($\alpha = 0.05$) aux valeurs des matrices aléatoires, alors l'association est considérée comme préférée.

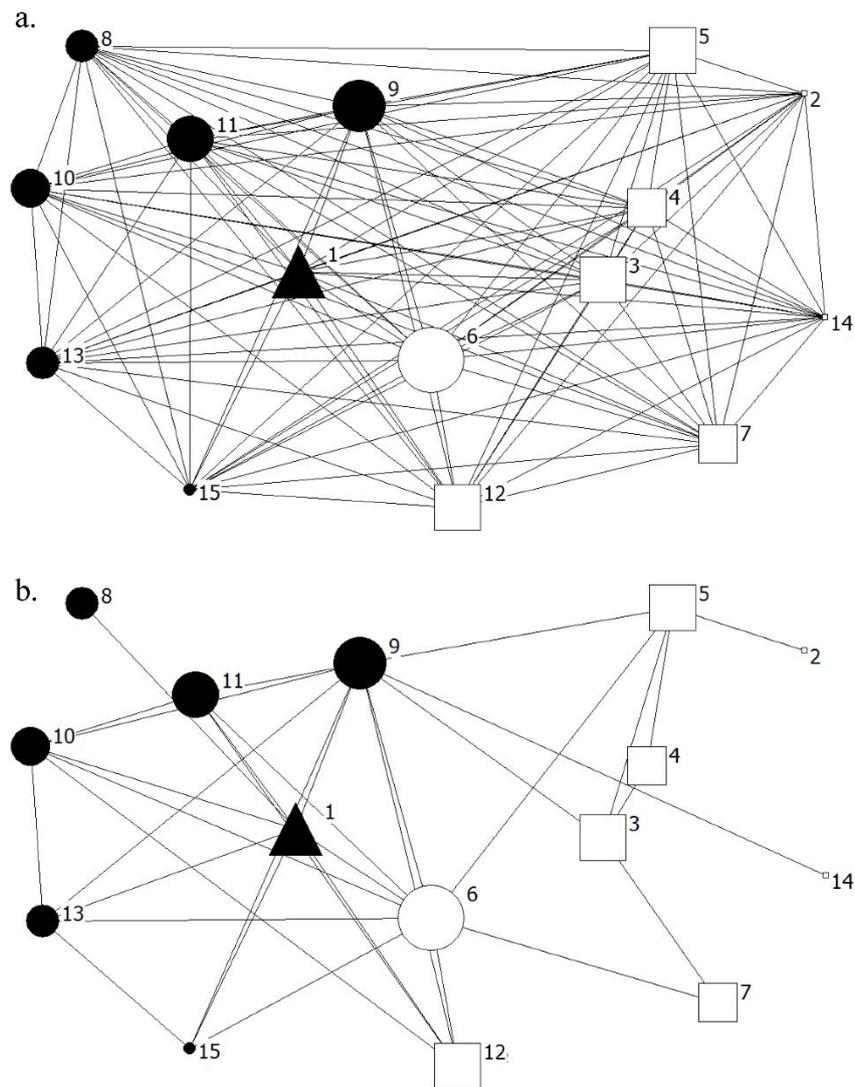


Figure 3 : Réseau d'associations suiveur-suivi durant des déplacements collectifs chez un groupe de macaque rhesus (voir Sueur & Petit 2008 pour les détails de l'étude). (A) réseau pondéré : toutes les relations sont représentées. (B) réseau non-pondéré : seules les relations préférées sont représentées. Ces dernières ont été calculées en utilisant le test 'avoided/preferred associations' dans Socprog (Whitehead 2009). Les réseaux ont été dessinés avec Netdraw de UCINET 6.0 (Borgatti et al. 2002).

2.4. Mesurer les attributs et rôles des individus

Bien que les éthologues aient longtemps été intéressés par le rôle des membres d'un groupe social, en mesurant les interactions affiliatives ou agonistiques et en calculant les rangs de dominance hiérarchique, nous sommes maintenant en position de quantifier rigoureusement ses rôles grâce à l'analyse des réseaux sociaux. Ces mesures individuelles sont souvent qualifiées de mesures de centralité car elles déterminent l'importance structurale d'un individu au sein du réseau. Cependant ces mesures sont multiples et ont différentes significations. La mesure la plus simple est le degré d'un individu. Ce degré est défini par le nombre de connexions (relations) qu'un nœud (individu) a au sein du réseau (voir la table 1 pour les mesures individuelles du réseau de la figure 1). Pour les réseaux dirigés représentant des relations asymétriques, le degré entrant (nombre de relations pour lesquelles l'individu est le receveur) peut être différencié du degré sortant (nombre de relations pour lesquelles l'individu est l'émetteur). Cette distinction est importante lors de l'étude de la réciprocité des interactions telles que pour le toilettage ou les agressions. Une autre mesure simple est la force (strength en anglais) qui est la somme des valeurs des liens d'un individu. Pour un réseau non-pondéré, la force d'un individu est similaire à son degré (voir table 1) étant donné que chaque relation a une valeur unique de 1.

Le degré et la force d'un individu prennent en compte les relations directes de ce dernier. Cependant, d'autres indices de centralité permettent le calcul de l'impact d'un individu sur le réseau social en entier et non plus sur ses connexions directes. Par exemple, l'individu n sur la figure 1 peut être considéré comme l'individu le plus central parce qu'il est connecté au plus grand nombre de membres du groupe (et a donc la valeur de degré la plus élevée). Cependant, l'individu le plus central peut aussi être l'individu j ou g , du fait de leur importance conséquente dans le maintien de la cohésion et de la structure du groupe. En effet, même si ces deux

individus (j et g) ont une valeur de degré plus faible que leur congénère n , le groupe fissionne en deux clusters (i.e. agrégats) si ces derniers sont retirés théoriquement du groupe.

Table 1 : Mesures individuelles du réseau de la figure 1.

Nœud/individu	Degré	Force	Betweenness	Eigenvector	Clustering
a	1	1	0	0	-
b	3	3	17.5	0.02	0
c	3	3	19.667	0.04	0.33
d	2	3	10.333	0.04	0.33
e	3	4	12.833	0.06	0.5
f	5	5	41.667	0.07	0.4
g	4	4	81	0.11	0.33
h	3	3	17	0.05	0.33
i	1	1	0	0.01	-
j	4	4	81.833	0.27	0.33
k	4	3	16.5	0.29	0.67
l	2	1	0	0.1	-
m	3	2	8.333	0.19	1
n	7	7	46.333	0.51	0.33
o	5	5	6.667	0.39	0.4
p	2	3	0	0.32	1
q	4	5	8	0.4	0.5
r	4	3	9.333	0.26	0.67
s	2	2	0	0.16	1

Comme mentionné ci-dessus, les indices de centralité ont donc différentes significations et sont utilisés pour différentes questions ou selon le type de données collectées. Il est donc important que l'expérimentateur émette les hypothèses principales de son étude, imagine en conséquence quelles analyses il devrait faire et quels indices il devrait calculer ; puis adapte sa méthode d'échantillonnage des comportements et de collecte des données en fonction de ses hypothèses et de ses futures analyses. Il existe trois indices de centralité prenant en compte les relations indirectes d'un individu. Le coefficient de centralité *betweenness* est défini comme le

nombre de plus courts chemins passant par l'individu considéré. Le plus court chemin est défini comme la plus courte distance en termes de connexions entre deux individus. Le coefficient de centralité *eigenvector* détermine la connectivité d'un individu au sein de son réseau ; il est calculé en fonction du nombre et de la force des relations que l'individu a avec ses congénères mais également en fonction de la centralité des individus auxquels il est connecté (Wasserman & Faust 1994). Enfin, le coefficient de *clustering* (voir table 1) détermine quels individus tendent à se regrouper au sein du groupe et donc la cohésion de ce dernier. Il mesure la transitivité, c'est-à-dire si les congénères auxquels un individu est connecté sont eux-mêmes connectés. Ainsi, si tous les congénères liés à un individu sont eux-mêmes connectés, le coefficient de clustering de ce dernier aura une valeur de 1. Si aucun d'entre eux n'est connecté, la valeur sera de 0. Les trois coefficients peuvent être très informatifs sur les rôles des membres dans leur groupe et leur lien avec leurs caractéristiques individuelles (âge, sexe, rang de dominance, personnalité, etc.).

Le coefficient de *betweenness* est important lorsque les connexions dans le réseau représentent, par exemple, une transmission active de l'information ou des pathogènes et permet d'identifier les individus clés dans le processus de diffusion. Suivant la définition de ce coefficient, retirer empiriquement ou théoriquement les individus du groupe ayant une forte valeur de *betweenness* résulterait en une rapide fragmentation du groupe en différents clusters. Cependant, les conséquences d'un tel retrait des membres du groupe dépendront de la variance interindividuelle du coefficient de *betweenness*. Si la variance est faible (peu de différences entre les valeurs donnant un réseau aléatoire de type Erdos-Renyi), alors le retrait des individus centraux aura peu d'impact sur la fragmentation du réseau. Au contraire, si la variance est importante, montrant une disparité au sein de la distribution (réseau dit *scale-free* du fait d'une distribution non linéaire de type puissance), alors le réseau sera grandement affecté par le retrait des individus les plus centraux. Le réseau de la figure 1 illustre le cas typique d'une distribution

non linéaire où le retrait de quelques individus (ici j et g) mènera à la fission du groupe du fait de leur haute valeur de betweenness. Lusseau et Newman (2004) utilisèrent ce coefficient pour mesurer la centralité des individus d'une population de grands dauphins *Tursiops truncatus* et trouvèrent que quelques individus avaient une centralité élevée et connectaient différents sous-groupes au sein de cette population. Ils s'avère en fait que ces individus avaient une connaissance plus accrue de l'environnement et étaient leaders des différents sous-groupes les conduisant ainsi aux différents sites de nourriture (Lusseau & Conradt 2009).

Le coefficient de centralité eigenvector a une toute autre signification structurale. Les individus ayant des valeurs d'eigenvector élevées ont soit des relations fortes et nombreuses avec leurs congénères, soit peu de relations mais avec des individus qui sont eux-mêmes fortement connectés (voir table 1). Ce coefficient varie de 0 (moins central) à 1 (plus central) et, contrairement aux coefficients de betweenness et de clustering, ou au degré, il prend en compte la force des relations sociales. L'eigenvector est donc un indice intéressant pour les réseaux pondérés et permet de montrer l'influence des individus centraux sur le comportement des autres membres du groupe. Kanngiesser et al. (2011) montrèrent dans un groupe de chimpanzés (*Pan troglodytes*) que des individus ayant le même nombre d'interactions de toilettage (même nombre de connexions et même force) avaient cependant des coefficients différents de centralité eigenvector, du fait que les individus auxquels ils étaient connectés avaient des relations différentes. Le chimpanzé ayant l'eigenvector le plus élevé était le mâle alpha, c'est-à-dire l'individu ayant le rang de dominance hiérarchique le plus élevé. Chez les macaques de Tonkean (*Macaca tonkeana*) et les macaques rhésus (*Macaca mulatta*), les individus ayant les coefficients d'eigenvector les plus élevés dans les réseaux de contacts sont également les individus qui sont leaders lors des déplacements collectifs, permettant une adhésion plus rapide et un plus grand nombre d'individus adhérant au déplacement (Sueur & Petit 2008; Sueur et al. 2009, 2014). Ces macaques ont par contre des caractéristiques

différentes selon les espèces, reflétant le style social de ces dernières (Sueur & Petit 2008; Sueur et al. 2011e). En effet, la centralité est fortement influencée par la dominance et la parenté chez les macaques rhésus alors que ce n'est pas le cas chez le macaque de Tonkean, espèce considérée plus tolérante et moins népotique que l'espèce voisine (Sueur & Petit 2008; Sueur et al. 2011e).

2.5. Entre l'individu et le groupe : mesures intermédiaires ou de communauté

La mesure d'indices de centralité tels que la *betweenness* ou le coefficient de clustering détermine l'importance de certains individus dans la cohésion du groupe ou la structuration en sous-groupes. Chez les primates, de nombreuses études ont montré que le sexe, l'âge ou la parenté étaient des facteurs influençant les patterns de clusterisation des individus (voir exemple de la figure 1). L'homophilie est le fait que des individus appartenant à la même communauté (même sous-groupe) ont plus de probabilités de partager des caractéristiques similaires ou de se comporter de la même façon que des individus appartenant à des communautés différentes. L'homophilie (ou à l'opposé, l'hétérophilie) d'un groupe par rapport à certains facteurs (âge, sexe, parenté, etc.) peut être déterminé en calculant le ratio E/I de Krackhardt (Krackhardt & Stern 1988) qui compare la densité relative de liens entre individus de caractéristique similaire (même sexe par exemple) au nombre de liens total du groupe. Des individus de sexe ou d'âge similaire interagiraient et s'associeraient plus fréquemment que des individus de classes différentes et ces sous-groupes montrent alors une synchronisation des activités et une cohésion plus importantes car les intérêts ou besoins individuels convergent vers des états énergétiques ou reproductifs similaires (Ruckstuhl & Kokko 2002; Ruckstuhl 2007; Sueur 2012). Cette homophilie permettrait donc une augmentation de la fitness des individus en diminuant les coûts de la socialité (Krause & Ruxton 2002; Sueur et al. 2011a).

La méthode de la modularité permet également d'identifier l'existence de clusters dans un réseau. Cette méthode compare la distribution des relations observées à une distribution théorique aléatoire de ces mêmes relations (Newman 2006). Sueur et Petit (2008) trouvèrent ainsi que les associations suivi-suiveurs durant les déplacements collectifs étaient structurées en clusters chez deux espèces de macaques. Ces clusters étaient dépendants de la parenté des membres du groupe chez les macaques rhésus et de l'affiliation chez les macaques de Tonkean avec un sous-groupe de mâles périphériques. Ces résultats furent démontrés grâce à la comparaison de différentes matrices : la matrice de suivis a été comparée aux matrices de parenté et d'affiliation en utilisant un test de comparaison de matrices R de Dietz (Dietz 1983). D'autres tests de comparaisons de matrices (test Z de Mantel ou Kr et Rr de Hemelrijk) existent également sous Socprog (Hemelrijk 1990; Whitehead 2009) afin de déterminer le lien entre un réseau social et un autre.

Différentes options telles que la méthode d'échelle multidimensionnelle (multidimensional scaling) sont utiles à la visualisation des clusters sur un graph de réseau social (voir figure 1 et figure 3 dont les graphes sont ainsi représentés). L'analyse hiérarchique de clusters (*Hierarchical cluster analysis*) est une approche plus quantitative donnant un dendrogramme des relations des membres d'un groupe (figure 4).

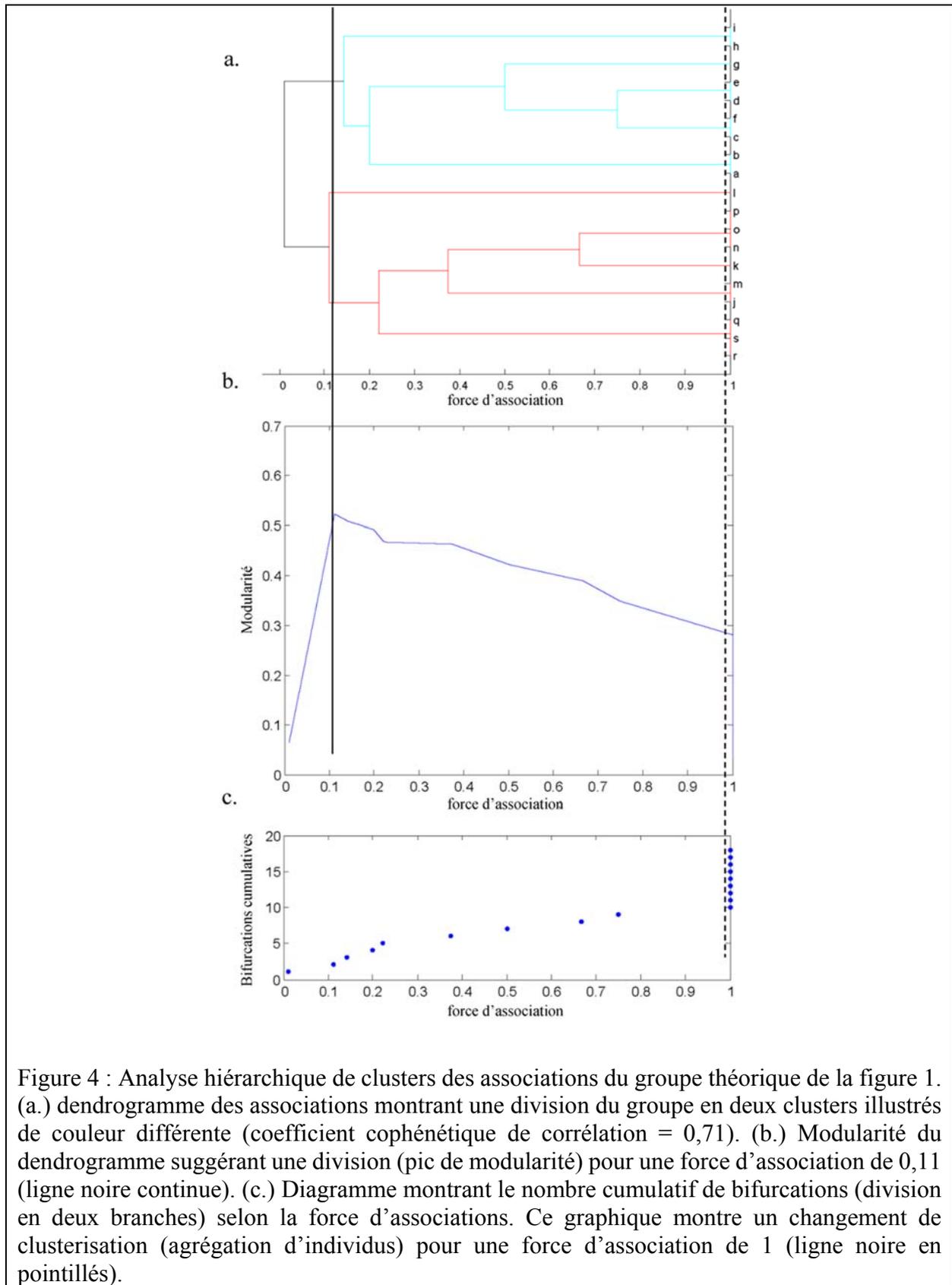


Figure 4 : Analyse hiérarchique de clusters des associations du groupe théorique de la figure 1. (a.) dendrogramme des associations montrant une division du groupe en deux clusters illustrés de couleur différente (coefficient cophénétique de corrélation = 0,71). (b.) Modularité du dendrogramme suggérant une division (pic de modularité) pour une force d'association de 0,11 (ligne noire continue). (c.) Diagramme montrant le nombre cumulatif de bifurcations (division en deux branches) selon la force d'associations. Ce graphique montre un changement de clusterisation (agrégation d'individus) pour une force d'association de 1 (ligne noire en pointillés).

En utilisant cette analyse hiérarchique de clusters, Wittemyer et al. (2005) ont ainsi montré que les patterns de sous-groupements et la dynamique de fission-fusion d'une population d'éléphants d'Afrique (*Loxodonta africana*) variaient en fonction des saisons. Plus précisément, les éléphants vivent en petits groupes lors des saisons humides alors qu'ils se regroupent en plus grands groupes de plusieurs dizaines d'individus lors des saisons sèches. Ce regroupement a pour avantage le partage d'information quant aux points d'eau non asséchés.

Une autre mesure pouvant être qualifiée d'intermédiaire, entre le niveau individuel et le groupe, est celle de la réciprocité (ou de la symétrie) des interactions. La symétrie des interactions (ou de la force des relations) ne peut être analysée par définition que pour des réseaux dirigés et pondérés tels que pour le comportement de toilettage ou d'agression unidirectionnelle. Grâce au test de réciprocité, nous pouvons mieux comprendre la fonction sociale du toilettage et si les membres d'un groupe toilettent un congénère en retour d'un toilettage donné (Dufour et al. 2009; Kanngiesser et al. 2011) ou en échange d'autres services ou commodités (tolérance aux sites de nourriture, coalitions, etc.), ce qui sous-tend l'hypothèse du marché biologique (Noë & Hammerstein 1995; Fruteau et al. 2009). Test de réciprocité et tests de symétrie sont différents dans le sens où le premier test ne prend pas en compte les interactions nulles (aucun toilettage de A vers B et de B vers A). Cependant, ces deux tests disponibles sous Socprog comparent les deux demi-matrices d'une matrice unique d'interactions (Hemelrijk 1990). L'intensité d'asymétrie d'un comportement au sein d'un groupe reflète généralement les propriétés du système social (ou style social ; Sueur et al. 2011e) de l'espèce. Par exemple, une espèce dite non tolérante ou à hiérarchie stricte telle que le macaque rhésus (*Macaca mulatta*) ou le macaque japonais (*M. fuscata*) montrera une plus grande asymétrie quant aux interactions agonistiques qu'une espèce dite tolérante comme le macaque de Tonkean (*M. tonkeana*) (Thierry et al. 2004). Cette asymétrie, reflet du style social d'une espèce, n'est cependant pas

limitée aux agressions mais se retrouve également dans les relations de toilettage ou de leadership du groupe.

2.6. Propriétés de la structure sociale à l'échelle du groupe

Les mesures de groupe concernent la structure sociale dans son entièreté et sont utiles quand l'expérimentateur se pose des questions à propos de la cohésion du groupe ou sa dynamique ou quand il veut comparer différents groupes. Deux mesures très simples et couramment utilisées en analyse des réseaux sociaux sont la densité d'un réseau et son diamètre. La densité est définie comme le nombre observée de relations d'un groupe divisé par le nombre possible de relations dans ce dernier. Par exemple, la densité du réseau de la figure 1 est de 0.18 (ou 18%, 31 relations observées divisé par $(n^2 - n)/2$ relations possibles, n étant le nombre d'individus dans le groupe). Plus la densité est élevée, plus les membres d'un groupe sont connectés entre eux (quelle que soit la force des relations) et plus le groupe est donc cohésif et le réseau stable. En effet, plus les individus sont connectés entre eux, moins le retrait ou la mort d'un individu aura une importance structurale sur la cohésion ou la stabilité du groupe.

Le diamètre est défini comme le plus long des courts chemins dans le réseau, un court chemin (*short path*) étant le plus petit nombre de relations entre deux individus. Par exemple, le diamètre du réseau de la figure 1 est de 8, c'est-à-dire le nombre de relations séparant les individus les plus distants, a et l ou a et s . Cet indice est également un bon indice de la cohésion du groupe. Ainsi un diamètre de 1 indiquera que tous les individus sont connectés entre eux car une seule relation sépare chaque dyade. Un diamètre de 2 indiquera qu'au moins une dyade d'individus i et j n'a pas de relation directe mais est connectée indirectement pas un congénère k (soit deux relations séparant les individus i et j , la relation ik et la relation kj). De la même manière, plus le diamètre est petit, plus la probabilité pour qu'une information ou une maladie soit transmise dans tout le groupe sera élevée. Un faible diamètre, c'est-à-dire une cohésion

importante, peut dépendre de différents facteurs tels que les contraintes de structure sociale (Sueur et al. 2011e), des contraintes démographiques (les individus partagent les mêmes caractéristiques physiologiques, Croft et al. 2004; Ramos-Fernández et al. 2009) ou encore des contraintes de l'environnement. Par exemple, les groupes vivant en captivité ont souvent une cohésion plus importante que les groupes vivant en milieu naturel du fait d'un manque d'espace et d'un temps plus important voué aux activités sociales. De même, la densité et le diamètre du groupe varient en fonction du type d'interactions ou d'associations relevées. En effet, il est plus probable d'observer une proximité entre deux individus, qu'un contact corporel ou bien encore qu'un toilettage. Des indices modifiés du diamètre et de la densité existent également pour les réseaux pondérés, prenant alors en compte la force des relations sociales.

La modularité (Newman 2006), nommée dans le paragraphe ci-dessus, est un indice variant de 0 à 1 et indiquant la force de clusterisation du groupe, c'est-à-dire la probabilité qu'un groupe soit divisé en deux ou plusieurs sous-groupes. Plus la modularité tend vers 1 et plus la probabilité est grande, avec une modularité de 0.3 indiquant une division probable et fiable du groupe considéré. Ce paramètre, lié à l'homophilie d'un groupe, est intéressant à calculer lorsque nous étudions la diffusion d'une entité telle que l'information ou un pathogène. En effet, il a été montré que plus la modularité d'un groupe était grande, moins l'information ou le pathogène avait de probabilité d'être transmis à l'ensemble des membres du groupe (Weng et al. 2013). Cependant cette modularité favorise la diffusion de l'entité et la coopération des individus au sein des sous-groupes (Clune et al. 2013; Marcoux & Lusseau 2013). La modularité peut être également corrélée à l'indice de centralisation du groupe, comme montré dans une méta-analyse des réseaux sociaux de primates (Pasquaretta et al., soumis) où la modularité augmente avec la centralisation du groupe. L'indice de centralisation du groupe peut-être calculé pour tout indice de centralité (degré, coefficient de clustering, eigenvector ou encore betweenness). Ce coefficient augmente en valeur lorsque le réseau est centralisé sur un

ou plusieurs individus (comme c'est le cas pour les espèces non tolérantes) et décroît lorsque le réseau est décentralisé (comme pour les espèces tolérantes). Par exemple, un réseau dit étoile, où tous les membres du groupe ne sont connectés qu'à un seul et même congénère central, a l'indice de centralisation le plus élevé. Par contre, si tous les congénères sont connectés entre eux (densité de 1) alors l'indice de centralité aura une valeur de 0. La centralisation d'un réseau est très étudiée dans les réseaux de communication (Saramäki et al. 2014) ou dans la performance des firmes en lien avec le type de leadership (Sparrowe et al. 2001). En effet, la centralisation d'un réseau va également avoir une influence importante sur la diffusion de l'information ou de pathogènes de par des individus centraux appelés *super-diffuseurs* ou bien encore *super-spreaders* (Pastor-Satorras & Vespignani 2001; Centola 2010; Griffin & Nunn 2012b).

La vitesse et la probabilité auxquelles une information est transmise au sein d'un réseau peut être également comparée à l'efficacité de ce dernier (Latora & Marchiori 2007; Waters & Fewell 2012a). L'efficacité d'un réseau est définie comme la meilleure transmission en termes de vitesse et de précision (i.e. pas d'erreur de transmission) avec le minimum de connexions/rerelations possibles. Cette notion d'efficacité, parfois nommée optimalité, se retrouvent à toutes les échelles du Vivant (Oltvai & Barabási 2002), des gènes et protéines (Barabási & Oltvai 2004; Leclerc 2008) aux écosystèmes et grands réseaux humains (Borgatti et al. 2009; Newman 2010; Apicella et al. 2012). Cette efficacité est directement dépendante chez les primates de la modularité et de la centralisation des réseaux (Pasquaretta et al. soumis). Elle diminue également avec la taille des groupes, montrant un nouveau désavantage ou une nouvelle limite à l'augmentation de la taille du groupe, outre la compétition alimentaire ou les limites cognitives à la reconnaissance de l'ensemble des partenaires (Kudo & Dunbar 2001; Lehmann & Dunbar 2009).

2.7. Comparer les réseaux

L'analyse des réseaux sociaux permet de comprendre la structure d'un réseau mais également de comparer plusieurs réseaux. Nous avons déjà vu un exemple ci-dessus en comparant une matrice d'interactions à une matrice de différence d'âge ou de sexe, ce qui revient à comparer deux réseaux de nature différente au sein d'un même groupe ou d'une même population. Des réseaux d'interactions de différentes natures, toilettage vs. agression, proximité vs. parenté, etc. peuvent également être comparés au sein d'un groupe. Il peut s'avérer également intéressant, selon la question qu' l'on se pose, de comparer des réseaux de même nature mais de groupes différents (de même espèce ou d'espèces différentes). Comparer des matrices n'est pas une nouvelle méthode, bien au contraire, mais la façon dont la représentation graphique des réseaux aide à comprendre les liens entre différentes interactions ou paramètres sociodémographiques a mené à une importante restructuration de notre réflexion quant à ces comparaisons de matrices et est maintenant une boîte à outils importante dans les logiciels d'analyse des réseaux sociaux.

Au sein d'un même groupe, la comparaison de réseaux d'interactions ou d'associations à des paramètres sociodémographiques conduit à mieux comprendre comment ce groupe est structuré et quel est l'avantage évolutif, s'il y en a un, de cette structuration. Par exemple, Kanngiesser et al. (2011) montrèrent que le réseau de toilettage chez un groupe de chimpanzés était corrélé aux relations de parenté et de similitude d'âge. En effet, selon (Hamilton 1964), les liens renforcés entre individus apparentés (et ainsi les comportements sous-jacents) augmenteraient la valeur sélective de ces mêmes individus. De la même façon, les interactions préférentielles entre juvéniles diminueraient le risque de blessure grave par interaction avec des adultes, plus forts physiquement, et permettraient par le jeu entre juvéniles d'apprendre les règles sociales du groupe ; ce qui a également été démontré chez un autre groupe de chimpanzés par Shimada et Sueur (2014) : les juvéniles jouent préférentiellement entre eux ou avec leur

mère et, alors qu'ils ne sont pas centraux dans le réseau de toilettage, ils le sont alors dans le réseau de jeu social montrant l'importance de cette interaction dans l'apprentissage de la vie en groupe. D'un autre côté, Levé et al. (2013) montrèrent que l'origine, captive ou sauvage, des individus appartenant à un même groupe de chimpanzés n'avait pas d'influence sur leur centralité dans le réseau de toilettage. Un individu ayant passé ainsi sa vie en captivité n'aurait pas moins d'aptitudes sociales à interagir avec ses congénères.

Les indices de centralité des membres du groupe peuvent être également comparés afin d'explorer les différences ou les similitudes entre différents réseaux. Par exemple, le coefficient eigenvector de chaque individu peut être calculé pour des réseaux de nature différente (toilettage et intervention dans des conflits) puis la distribution de ces coefficients peut être corrélée à la distribution des coefficients de l'autre réseau afin de déterminer si les individus centraux sont les mêmes, quelle que soit le type d'interaction. Par exemple, le réseau de proximité n'a pas la même forme ou la même densité que le réseau de contacts d'un groupe, du fait de la probabilité de relever l'une ou l'autre des associations. Cependant, les individus qui sont centraux pour l'un des réseaux sont généralement centraux pour l'autre, tel qu'il l'a été démontré dans un groupe de mandrills (*Mandrillus sphinx*, Petit et al. 2013; Bret et al. 2013).

Un des défis les plus importants à l'heure actuelle dans l'analyse des réseaux sociaux est l'analyse temporelle ou la dynamique de ces derniers (Snijders 2001; Holme & Saramäki 2012; Pinter-Wollman et al. 2013). Les méthodes décrites ci-dessus analysent la vue statique d'un réseau d'interactions dont, cependant, l'ordre et la séquence peuvent avoir eu une influence importante pour certains paramètres tels que la transmission de l'information, la réciprocité des comportements de toilettage ou bien encore les échanges de nourriture. Il est donc important de mettre au point des méthodes qui permettent d'étudier la dynamique d'un réseau et sa stabilité (ou résilience) par rapport à des événements perturbateurs prédictibles (changements écologiques ou sociaux saisonniers) ou imprédictibles (mort d'un individu,

dispersion du sexe non phylopatrique ou encore changement de dominance). La méthode la plus simple pour étudier les changements dans le réseau dus à un évènement est d'étudier le réseau avant et après ce dernier. D'un réseau statique, nous passons à plusieurs réseaux qui peuvent être corrélés, par des corrélations matricielles ou des corrélations d'indices de centralité. Ainsi, Wittemyer et al. (2005) étudièrent pendant quatre ans une population d'éléphants et montrèrent que l'agrégation de la population dépendait de contraintes écologiques, particulièrement de la disponibilité en eau. Hansen et al. (2009) étudièrent les changements de cohésion d'un groupe de loutres (*Lontra canadensis*) après capture et placement dans un enclos et montrèrent que cette cohésion diminuait avec le temps après capture et était donc le reflet du stress des individus. Dufour et al. (2011) étudièrent également la réaction sociale et la cohésion de deux groupes de primates, des singes capucins (*Sapajus apella*) et des singes écureuils (*Saimiri sciureus*), après changement d'enclos. Les individus des deux groupes montrèrent un temps plus important passé à proximité des congénères, avec donc une cohésion du réseau accentuée. Les juvéniles semblaient également plus affectés par le changement d'enclos que les individus adultes chez les singes capucins.

L'ensemble de ces études citées ci-dessus, cependant, ne reposent que sur des « clichés instantanés » des interactions au cours de la période d'observation. D'autres méthodes sont plus pertinentes pour l'étude de la dynamique des réseaux tels que les outils *time-aggregated* ou *time-ordered networks*, littéralement réseaux agrégés ou rangés dans le temps (Blonder & Dornhaus 2011; Hobson et al. 2013; Pinter-Wollman et al. 2013). Ainsi l'analyse temporelle du réseau d'associations d'une population de dauphins de Guyane (*Sotalia guianensis*) a mis en évidence l'existence de trois types de modules d'associations qui n'auraient pas pu être mis en évidence par une analyse statique du réseau du fait d'une superposition dans le temps de ces modules (Cantor et al. 2012). Ce type d'analyse a également pu mettre en évidence le processus de transmission de l'information chez la drosophile (Battesti et al. 2012). En étudiant la

séquence d'interactions entre sujets informés et sujets naïfs sur une durée de quatre heures, les auteurs ont pu éclaircir certains éléments quant aux mécanismes de transmission de l'information chez ces diptères. Les sujets informés auraient un rôle actif dans la transmission d'une information en augmentant leurs interactions avec les sujets naïfs (Battesti et al., en prep).

Enfin, pour en finir avec la paragraphe sur les comparaisons, les réseaux sociaux statiques de groupes différents ou d'espèces différentes peuvent être comparés. L'étude comparative de groupes ou d'espèces est une des méthodes clés dans la compréhension des processus évolutifs. L'intérêt de l'analyse des réseaux sociaux est la possibilité de comparer des groupes de taille ou de socio-démographie différente grâce aux mesures de groupe telles que la densité, l'efficacité ou bien encore la forme de la distribution des indices de centralité. Sueur et al. (2010a) comparèrent la clusterisation de deux groupes de macaques lors de fissions à court terme et montrèrent que la dynamique de fission-fusion était plus importante chez les macaques rhésus, comparés aux macaques de Tonkean. Sueur et al. (2011e) comparèrent les réseaux de contact de 12 groupes de quatre espèces différentes de macaques. Il s'avéra que la structure du réseau social reflète bien le style social de cette dernière. La centralisation et la modularité du réseau sont plus élevées chez les espèces non tolérantes et népotiques que chez les espèces tolérantes. Cependant, la densité est plus importante chez les espèces tolérantes montrant les relations entre tous les congénères. Une étude similaire a été effectuée sur le comportement de toilettage de 14 groupes de deux espèces différentes de capucins, le capucin brun et le capucin moine (*Cebus capucinus*) et les auteurs montrèrent que, par contre, aucune différence au niveau des indices classiques d'analyse des réseaux sociaux n'était significative (Polizzi et al. 2013). Cependant, les variabilités interindividuelles au niveau du coefficient de clustering étaient plus importantes chez les capucins bruns, montrant une cohésion moindre dans ces groupes : il y a plus de différences sociales chez les capucins bruns que chez les capucins moines. De plus, la réciprocité du toilettage était également moins importante chez les

capucins bruns. Enfin, Matsuda et al. (2012, 2014) étudièrent la distribution des indices de centralité dans des réseaux de toilettage d'espèces de type fission-fusion (Nasique, *Nasalis larvatus* ; Rhinopithèque de Roxellane, *Rhinopithecus roxellana* ; babouin hamadryas, *Papio hamadryas* et gelada *Theropithecus gelada*), c'est-à-dire des groupes d'individus qui peuvent former des sous-groupes de taille et de composition variables toute la journée. Chez ces espèces, les mâles et les femelles présentent des indices différents et dépendants du système de dispersion de l'espèce. Lorsque les femelles émigrent et quittent le groupe à l'âge adulte, les mâles ont des indices eigenvector plus importants mais des coefficients de clustering plus faibles que ces dernières. Lorsque les mâles émigrent, le résultat inverse est observé. Des réseaux théoriques peuvent être également comparés entre eux ou à des réseaux observés de groupes d'animaux afin de mieux comprendre les propriétés d'un réseau favorisant tel ou tel processus, particulièrement les processus de transmission ou les phénomènes collectifs. Ainsi Voelkl & Noë (2008) comparèrent la probabilité de transmission d'une information dans différents réseaux théoriques et observés. De la même façon, Sueur et al. (2012) étudièrent comment les propriétés d'un réseau social affectaient l'efficacité des décisions collectives dans des groupes artificiels et naturels de primates. La modélisation des réseaux sociaux et des règles sous-jacentes aux décisions collectives permirent également, par comparaison des données observées aux données simulées, de comprendre que l'adhésion des individus à un déplacement collectif dépendait des relations sociales que l'individu en question avait avec les individus déjà en mouvement. Ceci a été montré chez trois espèces différentes de primates, les macaques de Tonkean (Sueur et al. 2009), les lémurs bruns (*Eulemur fulvus*, Jacobs et al. 2011) et les babouins de savane (King et al. 2011).

2.8. Conclusion

Ce chapitre nous a permis de comprendre l'intérêt des réseaux sociaux dans l'étude de la socialité et du comportement animal. Cet outil nous permet d'étudier différents niveaux de la structure sociale, de l'individu à la population, mais il est également utile pour comparer des réseaux de nature différente. Les indices utilisés permettent d'apporter des corrections quant à la variabilité qu'il pourrait y avoir au niveau de la méthodologie d'observation de deux structures. Cette variabilité peut être due à des temps d'observation différents, une méthode d'échantillonnage différente mais également des paramètres comportementaux ou sociodémographiques différents (taille de groupe essentiellement). Les indices alors utilisés permettent de diminuer l'imprécision des mesures et de comparer les différents réseaux sociaux. Cependant, avec l'intérêt grandissant de l'analyse des réseaux sociaux, une méthodologie commune émerge, se basant sur les études antérieures. L'analyse des réseaux sociaux redéfinit le groupe et l'individu. Nous pouvons alors étudier comment les propriétés d'un réseau social et les centralités des individus influencent la valeur sélective de chaque membre du groupe. Ainsi, cet outil a différentes fonctions, que ce soit en recherche fondamentale, pour mieux comprendre l'évolution des sociétés animales, ou en recherche appliquée, pour aider à la gestion et au management de groupes captifs ou sauvages dans la conservation d'espèces en danger d'extinction.

Articles de Cédric Sueur cités dans cette partie

Battesti, M., Pasquaretta, C., Klenschi, E., Moreno, C., Joly, D., Petit, O., **Sueur, C.**, Mery, F. 2014. Social network analysis of information transmission in *Drosophila*. En préparation

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**, e83015.

Dufour, V., **Sueur, C.**, Whiten, A. & Buchanan-Smith, H. m. 2011. The impact of moving to a novel environment on social networks, activity and wellbeing in two new world primates. *American Journal of Primatology*, **73**, 802–811.

Jacobs, A., **Sueur C.**, Deneubourg, J.L. & Petit, O. 2011. Social network influences decision making during collective movements in brown lemurs. *International Journal of Primatology*, **32**, 721-736.

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.

King, A.J., **Sueur, C.**, Cowlshaw, G. 2011. A Rule-Of-Thumb Based On Social Affiliation Explains Collective Movements In Desert Baboons. *Animal Behaviour*, **82**, 1337-1345.

Leve, M., **Sueur, C.**, Petit, O., Hirata, S. & Matsuzawa, T. 2013. Grooming Network in a Group of Captive Chimpanzees: Effect of the Wild or Captive Origin of Members. In: Vol 84 pp. 296–296.

Matsuda, I., Zhang, P., Swedell, L., Mori, U., Tuuga, A., Bernard, H., **Sueur, C.** 2012. Comparisons of Inter-individual Relationships among Non-human Primates Living in Multi-level Social Systems. *International Journal of Primatology*, **33**, 1038-105.

Matsuda, I., Fukaya, K., Pasquaretta, C., **Sueur, C.** 2014. Grooming in Colobines: Insight into Effects of Group Size and Individual Dispersal Patterns. In: J Yamagiwa, F Aureli, T Furuichi, eds. *Dispersing primate females - Life history and social strategy in male-philopatric groups*. Springer, sous presse

Pasquaretta, C., Levé, M., Claidière, N., van de Waal, E., Whiten, A., MacIntosh, A.J.J., Pelé, M., Bergstrom, M.L., Borgeaud, C., Brosnan, S.F., Crofoot, M.C., Fedigan, L.M., Fichtel, C., Hopper, L.M., Marenco, M.C., Petit, O., Schnoell, A.V., Polizzi di Sorrentino, E., Thierry, B., Tiddi, B. & **Sueur, C.** 2014. Social network in primates: smart and tolerant species have more efficient networks. *Proceedings of the National Academy of Sciences, U.S.A.*, soumis

Petit, O., Bret, C., **Sueur, C.**, Verrier, D. & Deneubourg, J.-L. 2013. Social Structure of a Semi-Free Ranging Group of Mandrills *Mandrillus sphinx*: What Role for Central Individuals? In: Vol 84 pp. 311–311.

Shimada, M. & **Sueur, C.** 2014. The importance of social play network for infant or juvenile wild chimpanzees of Mahale Mountains National Park, Tanzania. *American Journal or Primatology*, sous presse.

- Sueur, C.** 2012. Viability of decision-making systems in human and animal groups. *Journal of Theoretical Biology*, **306**, 93–103.
- Sueur, C. & Petit, O.** 2008. Organization of Group Members at Departure Is Driven by Social Structure in Macaca. *International Journal of Primatology*, **29**, 1085–1098.
- Sueur, C., Petit, O. & Deneubourg, J. L.** 2009. Selective mimetism at departure in collective movements of *Macaca tonkeana*: an experimental and theoretical approach. *Animal Behaviour*, **78**, 1087–1095.
- Sueur, C., Petit, O. & Deneubourg, J. L.** 2010. Short-term group fission processes in macaques: a social networking approach. *The Journal of Experimental Biology*, **213**, 1338–1346.
- Sueur, C., Jacobs, A., Amblard, F., Petit, O. & King, A. J.** 2011a. How can social network analysis improve the study of primate behavior? *American Journal of Primatology*, **73**, 703–719.
- Sueur, C., King, A. J., Conrard, L., Kerth, G., Lusseau, D., Mettke-Hofmann, C., Schaffner, C. M., Williams, L., Zinner, D. & Aureli, F.** 2011b. Collective decision-making and fission–fusion dynamics: a conceptual framework. *Oikos*, **120**, 1608–1617.
- Sueur, C., Petit, O., De Marco, A., Jacobs, A. T., Watanabe, K. & Thierry, B.** 2011c. A comparative network analysis of social style in macaques. *Animal Behaviour*, **82**, 845–852.
- Sueur, C., Deneubourg, J.-L. & Petit, O.** 2012. From Social Network (Centralized vs. Decentralized) to Collective Decision-Making (Unshared vs. Shared Consensus). *PLoS ONE*, **7**, e32566.
- Sueur, C., King, A. J., Pelé, M. & Petit, O.** 2014. Fast and Accurate Decisions as a Result of Scale-Free Network Properties in Two Primate Species. In: Proceedings of the European Conference on Complex Systems 2012, Springer Proceedings in Complexity (Ed. by T. Gilbert, M. Kirkilionis, & G. Nicolis), pp. 579–584. Springer International Publishing.

3. Fonction et évolution des réseaux sociaux

Excepté pour les organismes solitaires asexués, les congénères sont un élément vital de l'environnement, servant tout au moins à assurer les fonctions de reproduction, et allant jusqu'aux fonctions de nutrition dans les systèmes sociaux les plus évolués (Aron & Passera 2000; Krause & Ruxton 2002). Dans certaines organisations sociales, les individus d'une même espèce sont en compétition pour l'accès aux ressources. Dans d'autres organisations, ils peuvent coopérer pour l'accès aux ressources mais également pour la défense des ressources contre des conspécifiques ou des individus d'espèces différentes. La structure sociale du groupe est, dans ces conditions, un élément déterminant de la biologie des populations, affectant la fitness de chaque membre, le flux des gènes, les patterns spatiaux (domaine vital, dispersion, cohésion, fission, etc.) des groupes (Wilson 1980, Sueur & Maire, 2014). Ces différents patterns étant donc affectés par le réseau social d'un groupe, on peut émettre l'hypothèse que ces réseaux pourraient évoluer en des formes adaptatives pour les membres du groupe, mais également que ces formes pourraient influencer l'évolution de traits comportementaux et sociaux de ces mêmes individus. Par exemple, les interactions avec les individus apparentés affectent positivement la valeur sélective globale (descendants directs et indirects) et influencent donc l'évolution de composantes sociales (Hamilton 1964). Cependant, l'évolution de la coopération entre individus non-apparentés dépend également de la forme du réseau social (Trivers 1985).

D'un point de vue évolutif, nous pouvons donc nous demander si une interaction ou une relation particulière, voire un ensemble de relations sociales, est adaptatif pour des membres du groupe et, si oui, comment est-ce adaptatif. Cependant, nous pouvons aussi considérer que le réseau social est une simple propriété émergente des interactions entre les membres du groupe et que ce réseau n'est donc en rien adaptatif. Il n'est alors que le reflet d'un ensemble d'interactions d'un ensemble d'individus, et ces derniers, en tant qu'acteurs individuels, ne

peuvent avoir une grande influence sur la structure de leur réseau. La question se pose donc : le réseau social d'un groupe n'est-il que la simple somme des interactions de ses membres ou possède-t-il des propriétés émergentes adaptatives supérieures à cette simple somme et permettant donc d'augmenter, non pas la fitness de certains individus, mais bien celle de l'ensemble des membres du groupe ?

Les organismes s'adaptent à leur environnement et, suivant ce principe, les relations sociales peuvent être considérées comme n'importe quel autre trait comportemental. Cependant, étant donné que le comportement social implique deux ou plusieurs individus, chacun faisant partie de l'environnement de ses conspécifiques, il devient alors difficile pour un individu d'optimiser le système global et il devient également difficile en tant que scientifiques, de comprendre, comment les comportements de chaque individu évolueraient afin d'optimiser ce réseau social. Malgré ces challenges évolutifs, il a été démontré que des facteurs non-sociaux (environnementaux) pouvaient être des déterminants majeurs dans l'évolution des réseaux sociaux. La prédation est un facteur clé dans la vie en groupe des individus (Alexander 1974; Krause & Ruxton 2002). Cette pression a pu conduire du solitarisme à la socialité, permettant ainsi une vigilance partagée, une dilution par le nombre d'individus par groupe ou bien encore une confusion du prédateur par synchronisation des membres du groupe. Une prédation importante engendre donc une agrégation ou une cohésion plus importante des individus, qui peut se traduire par un réseau social plus dense avec peu de différence de centralité entre les membres du groupe.

L'efficacité de recherche alimentaire est également un facteur clé du regroupement des individus d'une même espèce. Le groupe ou la colonie est alors vu comme un centre de partage d'information (Danchin et al. 2004; Dall et al. 2005). Cependant, selon comment l'information est acquise et donc qui et combien de membres du groupe possèdent cette information, cette pression d'acquisition d'information et de recherche alimentaire peut avoir des influences

contraires sur la structure sociale. Dans le cas où il faut trouver chaque jour une nouvelle source de nourriture et que ces informations sont plus ou moins aléatoirement possédées par différents individus au jour le jour, la structure sociale du groupe sera relativement décentralisée (ou égalitaire) car chaque individu aura un intérêt à être connecté à l'ensemble de ses congénères et ainsi maximiser ses chances d'acquérir une information quant à la localisation de sites de nourriture. C'est le cas par exemple des agrégats ou colonies d'oiseaux (Aron & Passera 2000). Si par contre, l'information est plus complexe à acquérir car il s'agit d'une séquence d'actions permettant d'avoir accès à un item spécifique, alors seuls certains individus du groupe posséderont cette information et un membre naïf aura tout intérêt à être à proximité des individus informés, conduisant le réseau à être centralisé autour de ces individus clés (Voelkl & Noë 2008; Sueur et al. 2014). Chez les primates par exemple, des comportements complexes sont apparus afin d'avoir accès à l'amande de fruits à coques tels que les noix (Boesch & Boesch 1984; Visalberghi 1987; Whiten et al. 1999). Le cassage de noix, se faisant à l'aide d'un marteau et d'une enclume, met des années à être appris par les individus les plus jeunes. Ces mêmes espèces de primates présentant des comportements innovants, on peut émettre l'hypothèse que les individus présentant le plus de comportements innovants aient une plus grande centralité au sein de leur réseau (Whiten & Schaik 2007; Schaik & Burkart 2011). Fruteau et al. (2009) montrèrent que chez des singes vervets (*Chlorocebus pygerythrus*), des individus ayant l'exclusivité de l'ouverture d'une boîte appâtée devenaient plus centraux au sein de leurs réseaux en recevant plus de toilettage et une tolérance également plus importante de la part de leurs congénères. Chez les grands dauphins, les individus centraux auraient également de meilleures informations que leurs congénères et seraient leaders lors des déplacements collectifs, menant ainsi le groupe vers des sites spécifiques de nourriture (Lusseau & Conradt 2009). Un gradient se crée donc, d'un réseau social décentralisé à un réseau social centralisé selon la difficulté d'accès à certaines ressources et donc selon le nombre potentiel d'individus

possédant l'information pour accéder ces ressources. Les espèces citées ci-dessus ont cependant une communication visuelle ne nécessitant pas une proximité ou un contact important. Le contact entre les individus est crucial et même vital pour les espèces à communication tactile, telles que les fourmis ou les drosophiles. Chez les fourmis, l'évolution en castes (partage des tâches) a conduit les individus à s'échanger la nourriture par trophallaxie (de bouche à bouche) (Aron & Passera 2000; Detrain & Deneubourg 2006). En effet, les ouvrières restant à l'intérieur de la colonie reçoivent la nourriture de la part des individus fourrageurs, et ces ouvrières, spécialement celles qui s'occupent du couvain, doivent transmettre la nourriture aux larves. Il y a donc une cascade de trophallaxies de l'extérieur vers l'intérieur de la colonie et les interactions entre les fourmis, soit la structure du réseau social, reflète les besoins nutritionnels de l'ensemble des membres de la colonie (Buffin et al. 2009, 2011). Waters & Fewell (2012b) stipulent ainsi que chez les fourmis, la structure du réseau aurait été sélectionnée pour maximiser le fonctionnement de la colonie plus que le succès individuel. Les variations individuelles dans la connectivité et la centralité créeraient des centres d'interactions qui favoriseraient le flux d'information et le transfert de nourriture (Pinter-Wollman et al. 2013).

A l'inverse de la communication et donc de la transmission d'information favorisant la proximité entre les individus, la transmission des pathogènes conduirait, évolutivement parlant, vers une limitation des interactions entre individus. La transmission des pathogènes pourrait donc être également un facteur déterminant de l'évolution des réseaux sociaux (Freeland 1976, 1979; Altizer et al. 2003). Chez les êtres humains, la théorie du stress parasitaire (Thornhill et al. 2009) expliquerait les différences de socialité et de centralité au sein d'un groupe ainsi que les patterns de philopatrie, de xénophobie et d'ethnocentrisme (comportement social amenant à surestimer le groupe auquel on appartient et aboutissant parfois à des préjugés en ce qui concerne les autres groupes, Taguieff 2013) en fonction de la pression d'infection. Bien que controversée (Fincher & Thornhill 2012), cette théorie stipule que, sous un fort taux de

transmission de pathogènes, les comportements des hommes évolueraient vers une réduction des contacts physiques et la philopatrie ainsi que la méfiance envers les autres groupes seraient accentuées, modifiant ainsi la structure des réseaux sociaux. En combinant cette pression de transmission des pathogènes à la pression d'acquisition et de transmission de l'information, se dessine donc un nouveau gradient, de réseaux centralisés et clustérisés à des groupes décentralisés et homogènes, en fonction des pressions respectives à acquérir une information et à éviter une infection par un pathogène. Pasquaretta et al. (soumis) ont ainsi montré dans une étude incluant 78 groupes de primates qu'une grande variabilité était observée dans l'efficacité des réseaux sociaux de ces derniers. Cette efficacité du réseau représente la probabilité qu'une entité (information ou pathogène) soit rapidement et efficacement transmise à l'ensemble des membres du groupe, tout en optimisant le nombre de connexions entre ces membres (Latora & Marchiori 2007; Sueur 2011). Ainsi, d'un point de vue théorique, des réseaux non efficaces auraient pu évoluer dans des environnements où le partage d'information pour l'acquisition de nourriture n'est pas nécessaire mais où une forte pression d'infection par des pathogènes est présente. À l'inverse, les réseaux efficaces seraient la résultante d'une forte pression de partage de l'information contre une faible pression de transmission des maladies. Pasquaretta et al. (soumis) montrèrent également que les réseaux efficaces étaient non seulement observés chez des espèces tolérantes (réseaux décentralisés) mais que les espèces ayant un ratio de néocortex élevé (i.e. des capacités cognitives avancées) montraient des réseaux plus efficaces que les espèces avec une faible taille relative du néocortex. Ainsi, il y aurait une pression évolutive au niveau individuel qui pourrait sélectionner des propriétés du réseau social, c'est-à-dire à un niveau supérieur, augmentant la valeur sélective globale de chaque membre du groupe.

Les réseaux sociaux pourraient donc être définis comme adaptatifs étant donné que, comparés à des propriétés alternatives d'un même état (i.e. des réseaux sociaux ayant des propriétés différentes dans des conditions similaires), ils augmenteraient la valeur sélective des

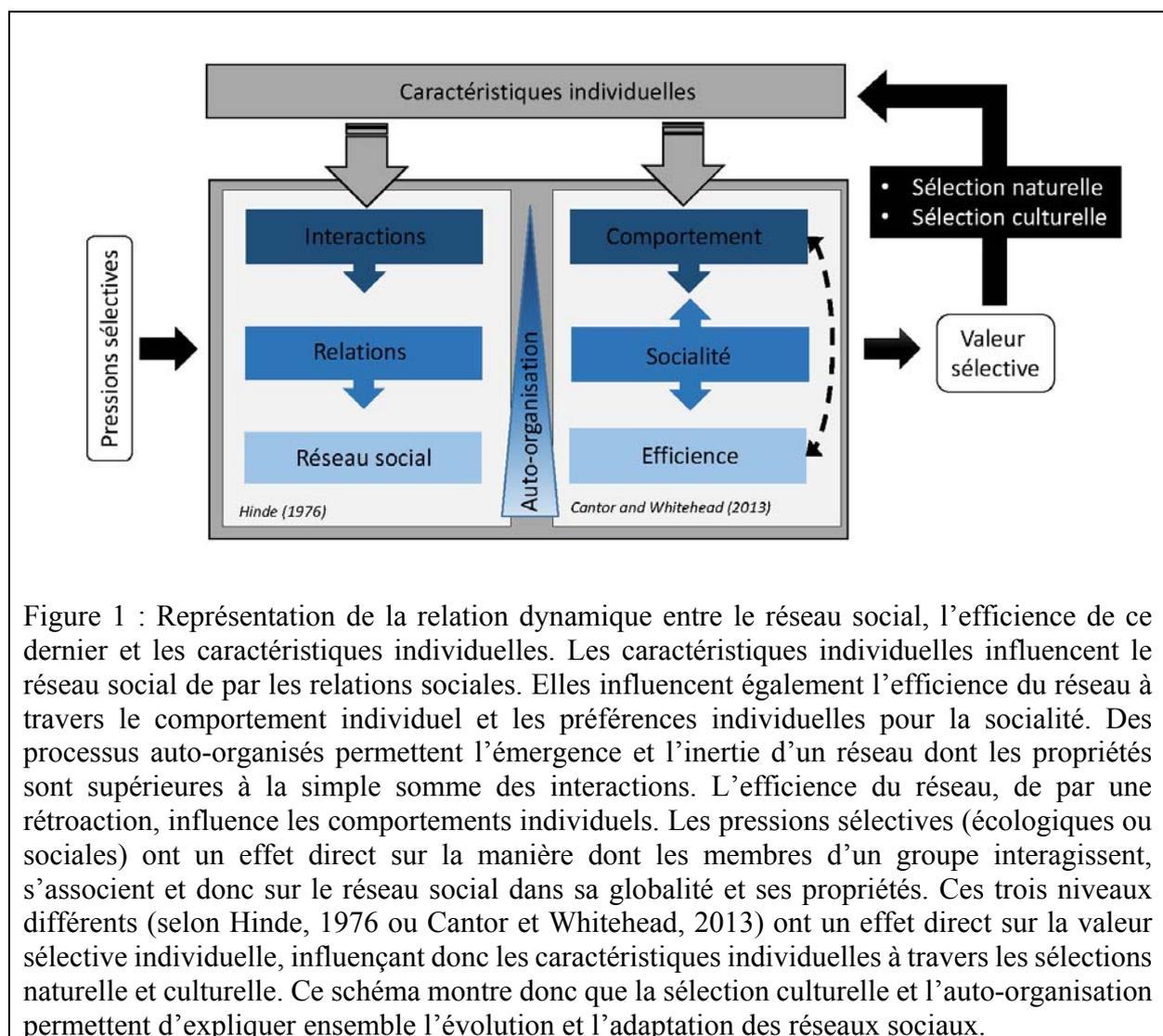
individus. L'évolution darwinienne (Darwin 1872, réédité en 2013) par sélection naturelle prédit que les traits sont généralement adaptatifs (Stearns & Hoekstra 2005). Mais ceci signifie « adaptatif » au niveau de la structure répliquatrice de l'unité d'information du trait, c'est-à-dire du gène, et non nécessairement à des niveaux supérieurs telles que les structures sociales. Bien que Martin Nowak (Ohtsuki et al. 2006; Nowak 2006) stipule que : « la coopération a besoin de la coopération » pour être en mesure de construire de nouveaux niveaux d'organisation (c'est-à-dire que la coopération à un niveau supérieur a besoin de coopération au niveau inférieur : les gènes collaborent dans les cellules, les cellules collaborent dans les organismes, les organismes collaborent dans les sociétés), plus nous nous éloignons du gène vers des niveaux supérieurs, plus la notion d'adaptation décroît. Dans cette optique, les individus (the selfish herd, Hamilton 1971), voire les gènes (the selfish gene, Dawkins 2006), seraient en compétition pour augmenter leur propre valeur sélective et le réseau social ne pourrait en aucun cas être adaptatif mais représenterait simplement la somme des intérêts de chaque membre du groupe en fonction des pressions évolutives présentes. Afin que les propriétés des réseaux sociaux soient adaptatives, les groupes ou les communautés devraient être des répliqueurs eux-mêmes. Ceci s'appelle de la sélection de groupe, sélection dont les conditions d'application ont peu de probabilités d'apparaître selon ce qui est communément et actuellement accepté (Stearns & Hoekstra 2005), excepté dans le cas de populations structurées socialement (Boyd & Richerson 1992; Ohtsuki et al. 2006; Traulsen & Nowak 2006) ou dans le cas de la sélection culturelle ('group cultural selection', Soltis et al. 1995; Molleman et al. 2013). Dans la sélection culturelle, la transmission des traits se fait par la transmission d'information et l'apprentissage social plus que par la transmission des gènes (Soltis et al. 1995; Whiten & Schaik 2007). La culture peut être définie comme un ou plusieurs comportements ou informations partagés par une population d'animaux et acquis des conspécifiques par apprentissage social. La culture constitue donc une transmission autre que génétique d'un comportement d'un individu à un

autre. Le support de l'information est alors appelé « même » (Ball 1984; Blackmore 2000). Contrairement à la transmission génétique, l'apprentissage social peut venir de n'importe quel membre du groupe ou de la population et ce, à tout moment de la vie. Ce comportement peut également être modifié avant une nouvelle transmission alors que ceci arrive rarement avec l'information génétique. L'évolution culturelle est donc intrinsèquement liée au réseau social puisque c'est cette structure du réseau qui va déterminer comment les membres du groupe acquièrent les nouveaux comportements ou nouvelles informations (Ohtsuki et al. 2006). L'évolution culturelle est donc, sur plusieurs aspects, bien différente de l'évolution génétique et ceci inclut une plus grande probabilité de comportements apparemment non adaptés, plus de possibilités pour de la sélection de groupe (par des comportements de police ou de punition), de possibilités de conformisme et de différences intergroupes (Boyd & Richerson 1992; Henrich & Boyd 1998, 1998; Richerson & Boyd 2008). Des comportements apparemment non-adaptés ont également été observés dans les mœurs sociales des chimpanzés où ces derniers présentent des comportements lors des séances de toilettage (tels que le fait de lever le bras) n'apportant aucun bénéfice à l'un ou l'autre des protagonistes (Whiten et al. 1999). Le comportement de conformisme a été montré pour la première fois chez des singes vervets où des mâles émigrants adoptaient le comportement du groupe dans lequel ils migraient alors que ce même comportement avait une valeur négative dans leur groupe d'origine (van de Waal et al. 2013a). Ce conformisme peut tendre à homogénéiser les comportements au sein d'une communauté. Whitehead (2008) suggère donc que la non détection de différences dans les taux d'associations ou d'interactions dans un groupe pourrait être interprétée comme le résultat d'un conformisme comportemental induit culturellement.

Un autre argument en faveur de l'adaptation des réseaux sociaux vient de la théorie de l'auto-organisation (Deneubourg & Goss 1989; Camazine et al. 2003; Sueur & Deneubourg 2011). Cette théorie stipule que de nombreux comportements sociaux complexes, chez de

nombreuses espèces, peuvent émerger de simples interactions locales entre individus. Sumpter (2006) utilise le mot adaptatif en parlant de phénomènes collectifs tels que la danse des abeilles ou les traces de phéromones des fourmis pour un fourragement optimal, ou bien encore en parlant des patterns complexes des vols d'étourneaux lors d'évitement de prédateur. C'est également le cas des structures complexes que sont les fourmilières ou les termitières et ces exemples illustrent bien le concept d'auto-organisation ou comment une structure émergente d'interactions locales peut augmenter la valeur sélective de toute la colonie. Une fourmilière ou une termitière est un ensemble de galeries et de chambres agencées permettant les déplacements des individus, la protection de la reine et du couvain et une bonne aération de ces chambres. Cet agencement est donc optimisé pour assurer l'ensemble de ces fonctions (déplacement, protection et aération), cependant aucune fourmi ne possède une connaissance globale de la structure ou un plan de construction de ce nid. Il y a bien une sélection et une adaptation de la fourmilière aux contraintes environnementales mais ceci passe par la sélection des comportements des ouvrières (et d'ailleurs de la reine et des mâles qui sont les seuls à se reproduire) permettant une optimisation de leurs comportements individuels et sociaux résultant au niveau supérieur en une construction efficace. Il y a donc un feedback, ou rétroaction, du niveau supérieur (la fourmilière) sur les comportements et la valeur sélective des individus (Deneubourg et al. 2002). Si la théorie de l'auto-organisation peut s'appliquer au niveau de la sélection des constructions collectives, elle pourrait également s'appliquer à celle de certaines propriétés des réseaux sociaux. Ces rétroactions existent aussi chez les primates (Thierry 1990; Thierry et al. 2004) et résultent en des contraintes du système social sur les comportements des membres du groupe. Il a été ainsi démontré, chez les macaques, une inertie phylogénétique de leurs structures sociales (Thierry et al. 2000). Des espèces telles que les macaques rhésus présentent des systèmes à hiérarchie stricte et à népotisme élevé, tandis que les macaques de Sulawesi ont un style social beaucoup plus tolérant (hiérarchie moins stricte)

et moins népotique (Sueur et al. 2011e). Chez les macaques rhésus, un risque de blessure important conduit les mères à être moins permissives envers leur descendance, limitant ainsi les interactions avec les individus non-apparentés et accentuant le népotisme. Effet cascade, ces descendants limiteront également les contacts de leurs jeunes avec les individus non-apparentés, perpétuant ainsi le népotisme élevé du groupe ou de l'espèce. Nous retrouverons ici l'idée du conformisme (Henrich & Boyd 1998; Boyd & Richerson 2004; Richerson & Boyd 2008), développée ci-dessus dans la théorie de la sélection culturelle, et ceci montre que, quoique divisées en deux parties, la théorie de la sélection culturelle et la théorie de l'auto-organisation sont assez intriquées et permettent d'expliquer ensemble l'évolution et l'adaptation des réseaux sociaux (Figure 1).



La sélection culturelle et la sélection naturelle (dans le sens génétique) ne sont pas deux processus parallèles ne montrant aucune connexion. La capacité des individus à interagir et à apprendre socialement influence la structure des réseaux sociaux et l'évolution des cultures, et en retour cette structure et la culture du groupe vont influencer par le biais de l'auto-organisation les actions et interactions des individus et donc leurs capacités cognitives (Pasquaretta et al. soumis). Ainsi Reader & Laland (2002) montrèrent un lien positif entre la taille du cerveau exécutif (neocortex et striatum) et l'existence d'apprentissage social chez les primates. Ils émirent l'hypothèse d'une intelligence sociale alternative à celle de l'intelligence machiavélique et égoïste des primates (Byrne & Whiten 1988). Des cultures complexes, de même que des réseaux sociaux efficaces, peuvent façonner les capacités cognitives des primates, et probablement d'autres espèces sociales, lors du développement post-natal jusqu'au stade adulte, afin de permettre un meilleur apprentissage social et une meilleure transmission de l'information. L'enculturation des chimpanzés est peut-être l'exemple le plus évident de cet effet, ces derniers étant capables après apprentissage avec l'homme de montrer des capacités de langage symbolique très avancées (Savage-Rumbaugh & Lewin 1994; Tomasello & Call 2004). Cette hypothèse est également avancée pour les hommes par Krubitzer & Stolzenberg (2014) qui suggèrent l'importance des processus épigénétiques dans le développement des capacités cognitives. Ainsi, par rétroaction positive, la fitness de l'ensemble des membres du groupe peut être favorisée par cette sélection culturelle. Cependant, à l'intérieur de ce groupe, les individus ayant des capacités cognitives plus développées par des avantages génétiques auront toutefois une valeur sélective plus importante (Whiten & Schaik 2007; Schaik & Burkart 2011). Grâce à cette évolution simultanée et conjointe, les réseaux sociaux peuvent donc être sélectionnés et tendre vers une structure optimale quant aux pressions environnantes. Cette hypothèse permettrait d'expliquer, entre autres, l'hyperculture et l'hyperconnectivité des êtres humains.

Articles de Cédric Sueur cités dans cette partie

Pasquaretta, C., Levé, M., Claidière, N., van de Waal, E., Whiten, A., MacIntosh, A.J.J., Pelé, M., Bergstrom, M.L., Borgeaud, C., Brosnan, S.F., Crofoot, M.C., Fedigan, L.M., Fichtel, C., Hopper, L.M., Mareno, M.C., Petit, O., Schnoell, A.V., Polizzi di Sorrentino, E., Thierry, B., Tiddi, B. & **Sueur, C.** 2014. Social network in primates: smart and tolerant species have more efficient networks. *Proceedings of the National Academy of Sciences, U.S.A.*, soumis

Sueur, C. 2011. Social Network, Information Flow and Decision-Making Efficiency: A Comparison of Humans and Animals. In: *Social Networking and Community Behavior Modeling*.

Sueur, C. & Deneubourg, J.-L. 2011. Self-Organization in Primates: Understanding the Rules Underlying Collective Movements. *International Journal of Primatology*, **32**, 1413–1432.

Sueur, C. & Maire, A. 2014. Modelling Animal Group Fission Using Social Network Dynamics. *Plos ONE*, sous presse.

Sueur, C., Petit, O., De Marco, A., Jacobs, A. T., Watanabe, K. & Thierry, B. 2011. A comparative network analysis of social style in macaques. *Animal Behaviour*, **82**, 845–852.

Sueur, C., King, A. J., Pelé, M. & Petit, O. 2014. Fast and Accurate Decisions as a Result of Scale-Free Network Properties in Two Primate Species. In: *Proceedings of the European Conference on Complex Systems 2012*, Springer Proceedings in Complexity (Ed. by T. Gilbert, M. Kirkilionis, & G. Nicolis), pp. 579–584. Springer International Publishing.

4. Projet de recherche

Les réseaux sociaux comme compromis entre décision optimale, transmission de l'information et réduction de la transmission des maladies

Résumé

Vivre en groupes sociaux apporte de nombreux avantages mais implique également certains inconvénients tels qu'une transmission accrue des maladies et la nécessité de synchroniser les activités journalières, et donc de prendre des décisions collectives. Des paramètres tels que l'efficacité des décisions et le risque de contagion varient selon des caractéristiques individuelles (ex : masse corporelle ou rang de dominance) et selon le degré d'interactions entre les membres, c'est-à-dire le réseau social du groupe. En théorie, les propriétés du réseau social qui augmentent l'efficacité des décisions ou de la transmission d'information augmentent également le taux de contagion entre les membres. Ce réseau social serait donc le résultat d'un compromis entre l'efficacité décisionnelle et le taux de transmission de maladies. Dans ce projet, nous voulons étudier ce compromis en analysant les propriétés du réseau social d'un groupe, telles que la densité du réseau ou la centralité de ses membres, et observer comment ces interactions permettraient une maximisation de l'efficacité de la transmission d'information et une minimisation du risque de contagion. Nous proposons d'étudier ce trade-off à travers une approche multidisciplinaire combinant une étude expérimentale sur des insectes (fourmis et drosophiles) et des primates non-humains et une étude théorique impliquant la modélisation de la dynamique de ces réseaux sociaux. Ce projet est innovant et multidisciplinaire de par (1) sa comparaison entre la transmission de l'information et la transmission des maladies, (2) l'utilisation d'insectes et de primates non humains comme modèles, (3) une approche combinant observations, expérimentation et modélisation.

Introduction

Comprendre le lien entre le comportement d'un individu, humain ou animal, et l'organisation et le fonctionnement d'une population a longtemps été un enjeu central en écologie et en biologie évolutive (Krause et al. 2007b). L'expression d'un comportement est une réponse aux changements de facteurs intrinsèques et extrinsèques incluant l'état physiologique, les facteurs écologiques ou les interactions sociales. Dans un groupe, chaque individu peut être considéré comme appartenant à un réseau d'interactions sociales, ces interactions variant par leur force, leur type ou leur dynamique (Sueur et al. 2011c). La structure de ce réseau social peut fortement impacter l'écologie et la survie des individus, des populations d'individus et l'évolution des espèces (Sih et al. 2009). La transmission sociale des comportements et des maladies au sein d'un groupe animal peut prendre plusieurs formes (mécanismes de transmission) et peut fortement affecter la fitness de chaque membre de ce groupe (Nunn et al. 2006; Cantor & Whitehead 2013). En théorie, les propriétés du réseau social qui augmentent la diffusion de l'information et l'efficacité des décisions mènent également à augmenter le taux de transmission des maladies, résultant en un compromis entre transmission de l'information et risque d'infections.

La particularité de ce projet est l'utilisation de l'analyse des réseaux sociaux et de la modélisation chez les insectes et les primates non-humains pour analyser et prédire l'efficacité de la transmission de l'information tout en limitant les risques de contagion. L'analyse des réseaux sociaux n'apportera pas seulement une meilleure compréhension des mécanismes de transmission au sein d'un groupe social (est-ce que les individus informés/infectés et les individus non-informés/sains interagissent aléatoirement ? Des individus particuliers sont-ils responsables de la majorité du flux d'information ou de la transmission des maladies ?), mais précisera également comment la structure et la dynamique des réseaux sociaux varient en

fonction de différents facteurs tels que la taille ou la composition du groupe ou bien encore la nécessité de partager l'information ou le risque de transmission de maladies. La composante expérimentale du projet apportera des évidences concernant les facteurs affectant la transmission sociale (composition du groupe, conflit d'information, rôle des hydrocarbures cuticulaires dans la reconnaissance chez les insectes ou signaux visuels ou auditifs chez les primates, etc.) tandis que la partie portant sur la modélisation de la transmission apportera de nouveaux éléments concernant les mécanismes de transmission et l'évolution des réseaux sociaux en fonction des pressions sélectives environnantes. Ce projet suit l'évolution actuelle de la recherche scientifique, requérant une approche beaucoup plus pluridisciplinaire et intégrative que par le passé. Cette approche combinant expériences comportementales et modélisation est innovante et mène à une meilleure compréhension du comportement animal et de l'évolution des sociétés. La méthodologie et les résultats sur les réseaux sociaux pourront être ainsi appliqués à toute espèce animale, des invertébrés aux vertébrés sociaux, incluant l'espèce humaine et mettront ainsi en lumière des conclusions quant à des sujets sociétaux que sont le management des entreprises et les performances des organisations de ces dernières (Allen 1984; Cross & Parker 2004; Vugt & Ronay 2013).

Objectifs

Les objectifs de ce projet peuvent être déclinés en trois points distincts (Figure 1) :

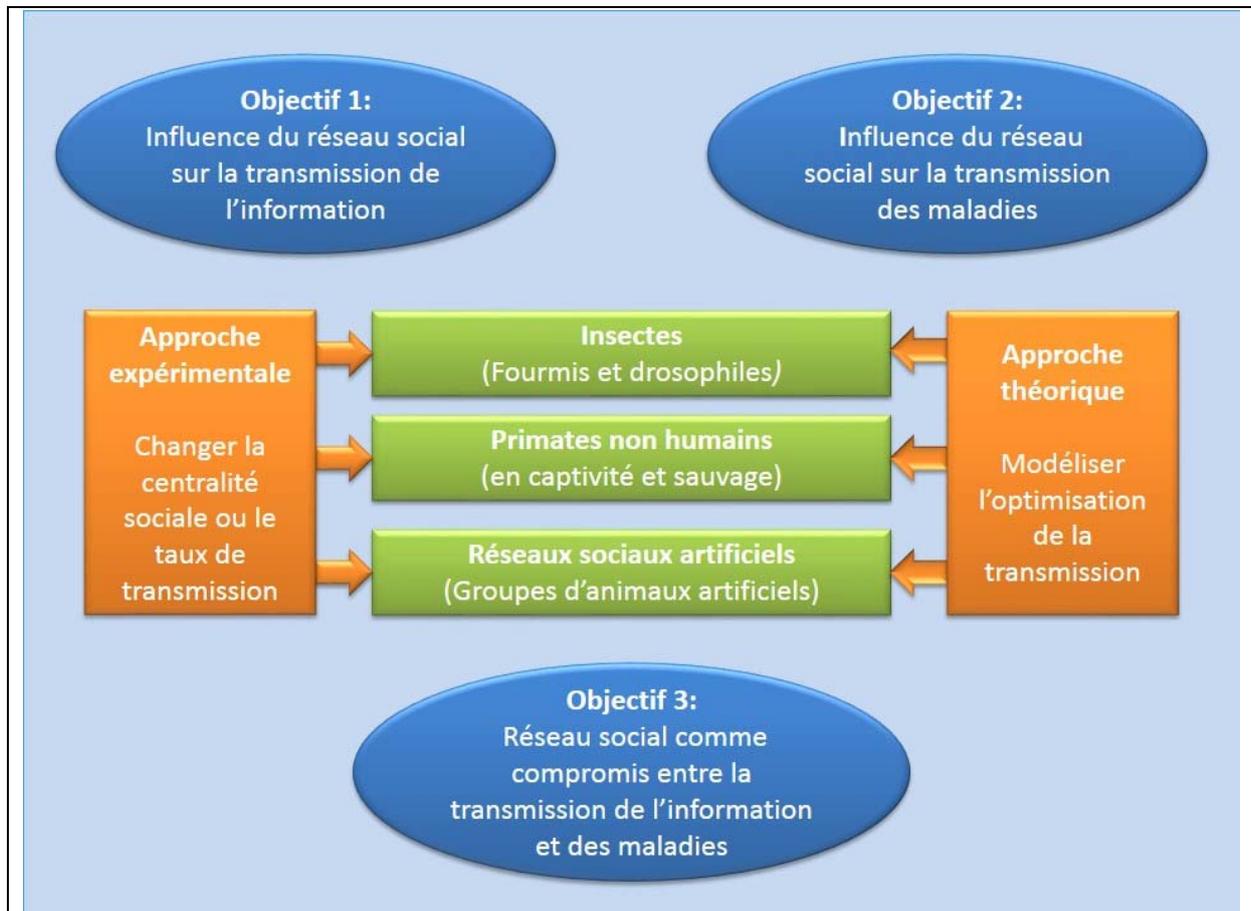


Figure 1 : représentation schématique des objectifs du projet ainsi que des approches et modèles utilisés.

Les objectifs de ce projet sont d'analyser les facteurs clés affectant la transmission de l'information et des maladies, ceci en utilisant des approches parallèles et complémentaires : une approche expérimentale où nous allons changer la centralité sociale des individus et les taux de transmission de l'information et des maladies et une approche théorique de modélisation de l'optimisation des réseaux sociaux (Bryson et al. 2007; Farmer & Foley 2009; Bode et al. 2010; Sueur et al. 2011c), c'est-à-dire les réseaux sociaux maximisant la transmission de l'information tout en minimisant la transmission des maladies (Kashima et al. 2013). Les trois objectifs principaux du projet se déclinent en différentes tâches.

Expériences comportementales chez les insectes

La transmission de l'information par l'apprentissage social a surtout été étudiée chez les poissons, oiseaux et mammifères, dont les humains (Danchin et al. 2004; Dall et al. 2005; Czaczkes et al. 2011). Chez les insectes, l'apprentissage social a été démontré chez les hyménoptères sociaux mais de récentes études ont montré que même des insectes non-eusociaux, tels que la drosophile, pouvaient 'copier', imiter des comportements de congénères (Franks & Richardson 2006; Detrain & Deneubourg 2006; Mery et al. 2009; Battesti et al. 2012). La transmission de l'information et des maladies a déjà été étudiée chez de nombreuses espèces sociales, dont les mammifères, mais ces études manquent de détails concernant l'influence de la composition du groupe et de la structure des réseaux, éléments essentiels pour comprendre les mécanismes de transmission. Ces éléments de compréhension peuvent être obtenus en étudiant les fourmis (ici, *Leptothorax albipennis*) et les drosophiles *Drosophila melanogaster*, diptères grégaires, sujets dont la composition des groupes peut être facilement modifiée.

Concernant la transmission de l'information, différentes expériences seront réalisées où des individus naïfs (observateurs) seront mis en présence d'individus informés (démonstrateurs). L'information pourra concerner le choix d'un site de ponte (pour les drosophiles exclusivement, Mery et al. 2009) ou de nourriture pour les deux espèces. Ces expériences pourront différer par le nombre d'observateurs et de démonstrateurs et leur ratio. L'état du démonstrateur (état physiologique, qualité de l'information) ainsi que le profil cuticulaire ou autre mécanisme permettant la reconnaissance et la communication entre les individus pourront également varier en fonction des expériences. Les sujets, démonstrateurs et observateurs, seront individuellement identifiables grâce à des marques alaires pour les drosophiles ou des marques de couleurs pour les fourmis. La technique de marquage RFID (Radio Frequency Identification System) pourra également être utilisée pour l'indentification

des individus. Plusieurs lecteurs RFID, statiques ou dynamiques, localiseront ainsi les différents individus dans l'espace et la proximité interindividuelle permettant un relevé automatisé des réseaux sociaux durant toute la durée d'une expérience (Jeanson 2012).

Concernant la transmission des maladies, les expériences consisteront à infecter, en lien ou non avec l'expérience de transmission de l'information, les sujets. Après un temps déterminé, le taux d'infestation de chaque individu sera analysé et mis en lien avec leurs centralités sociales. Ces expériences de transmission de maladies seront exclusivement faites sur les fourmis étant donné l'impossibilité de suivre précisément et à long terme les interactions chez les drosophiles. Cependant nous pourrons tester la transmission de l'information chez les drosophiles et les fourmis lorsqu'un ou plusieurs individus, informés ou non, seront infectés par un pathogène. Nous manipulerons également la centralité des individus en modifiant la diffusion de l'information, en manipulant par exemple les supports de communication, via de la glue sur l'abdomen des fourmis, des inhibiteurs empêchant la transmission de phéromones ou des souches de drosophiles génétiquement modifiées afin de manipuler la reconnaissance individuelle. Le taux d'infection pourra être manipulé en utilisant des pathogènes avec différents types ou temps de transmission ou en utilisant des poisons spécifiques et leurs antidotes imitant le processus d'infestation, d'incubation et de rémission.

En manipulant la façon dont les sujets transmettent l'information et les maladies, nous comprendrons ainsi le compromis inhérent à la transmission de l'information et le risque de contagion par des pathogènes et donc comment un réseau social peut maximiser le flux d'information tout en minimisant celui des maladies. Ces expériences comportementales seront réalisées en collaboration avec Frédéric Méry et le LEGS (CNRS, Gif-sur-Yvette) en ce qui concerne les drosophiles. Un financement ANR est déjà obtenu (DROSONET, 2012-2016) et un chercheur postdoctoral recruté à cet effet (Cristian Pasquaretta). L'étude sur les fourmis se réalisera en collaboration avec Jean-Louis Deneubourg et l'unité d'Ecologie Sociale

(Université libre de Bruxelles). Un doctorant sera co-supervisé à cet effet (financement FRIA obtenu pour 2014-2018 par Olivier Bles).

Expériences comportementales chez les primates non humains

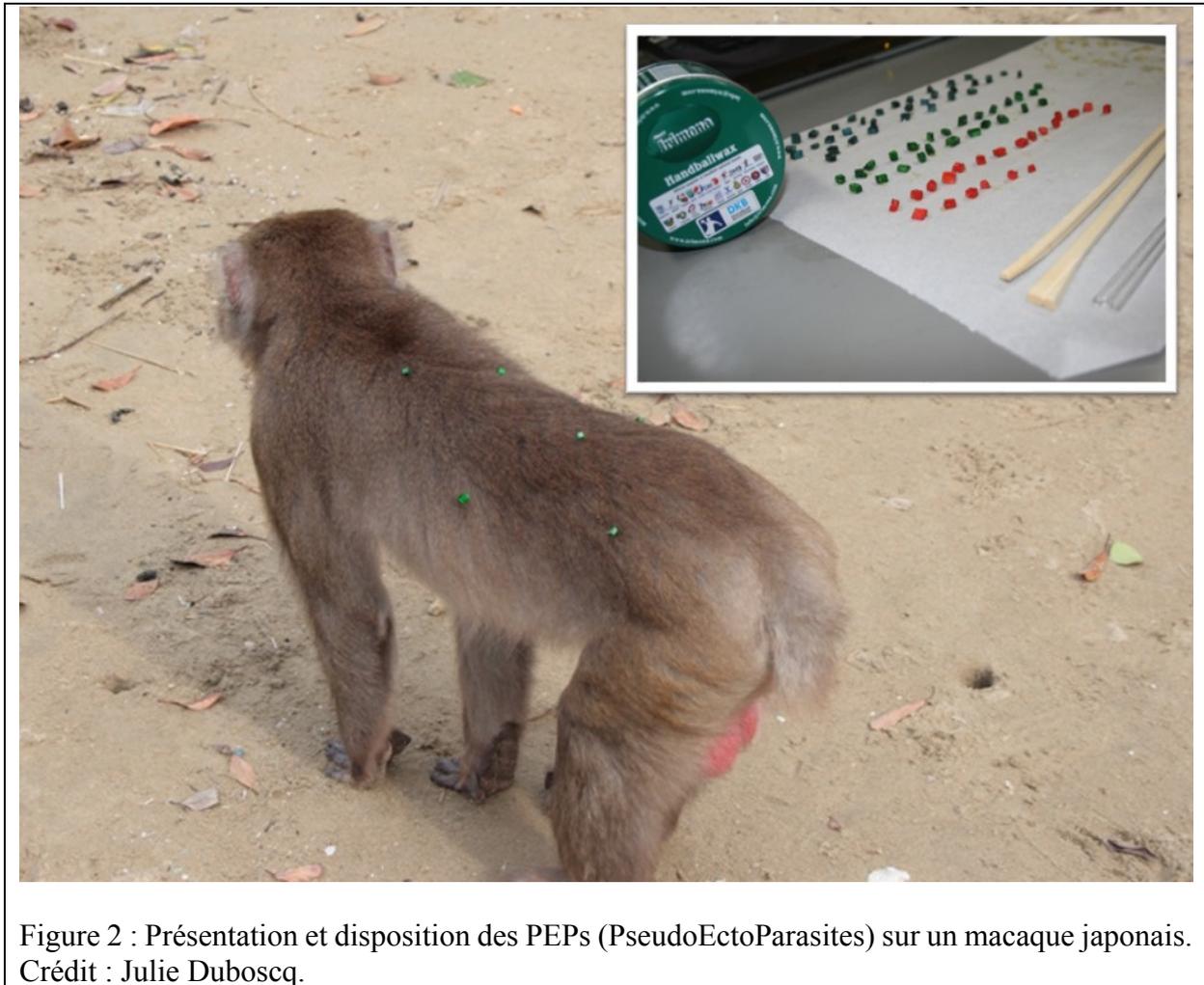
La structure sociale d'un groupe de primates influence la transmission d'information et l'émergence de phénomènes culturels (Claidière et al. 2013; Cantor & Whitehead 2013) mais régule également le risque d'infection via l'exposition aux pathogènes par les contacts sociaux ou la proximité spatiale des membres du groupe (Nunn et al. 2006; MacIntosh et al. 2012). Une étude sur des macaques japonais sauvages a en effet montré que les femelles centrales au niveau du réseau de toilettage montrent une grande richesse spécifique et une plus grande intensité d'infection par transmission directe de parasites nématodes gastro-intestinaux (MacIntosh et al. 2012). Les réseaux sociaux régulent donc le flux de pathogènes dans les populations animales, et ce qu'elles que soient le niveau de socialité des espèces (Huffman & Chapman 2009; Bull et al. 2012; Griffin & Nunn 2012a; Godfrey 2013). Dans cette partie du projet, nous voulons tester comment le réseau social de groupes de primates et les attributs des membres des groupes influencent la diffusion de nouveaux comportements (comme un proxy de l'information) et la diffusion de parasites (par l'étude de parasites intestinaux et de pseudoectoparasites).

Les groupes étudiés seront des groupes semi-captifs à la station d'étude de la biodiversité (macaques de Tonkean *Macaca tonkeana*, Université de Strasbourg) et au Primate Research Institute (macaques japonais, *Macaca fuscata*, Université de Kyoto). Des groupes sauvages de macaques japonais seront également étudiés, un sur l'île de Koshima et un sur l'île de Yakushima, au Japon. Ces groupes sont étudiés depuis plusieurs dizaines d'années par le WRC (Wildlife Research Center, Université de Kyoto) et les caractéristiques individuelles et sociales (dominance et parenté) sont connues pour chaque groupe. Les données de contacts, toilettage, agression et de proximités spatiales, nécessaires à la construction des réseaux

sociaux, seront collectées par de l'échantillonnage par individu, toutes les 15 minutes. Ces données sont déjà relevées depuis deux ans, pour chaque groupe, par Andrew Macintosh (Primate Research Institute).

La transmission des parasites sera d'abord étudiée en collectant les fèces des sujets et en analysant la richesse spécifique et l'intensité d'infection par des parasites nématodes intestinaux. Ces taux d'infection seront mis en lien avec les centralités sociales des membres du groupe. Une première expérience sera effectuée en utilisant des PEPs (PseudoEctoParasites, figure 2), développés par (Sarasa et al. 2009) et désignés pour imiter les ectoparasites. Ces PEPs seront faits de grains de riz de différentes couleurs (MacCormick®) et recouverts de cires (Trimona Handball Wax®, Sarasa et al., 2009). Les PEPs sont préparés pour une adhérence optimale à la fourrure des macaques mais restent facilement transmissible par contacts entre ces derniers. Ces PEPs sont non-toxiques, hypoallergéniques, biodégradables, légers et sans-odeurs conformément aux exigences du WRC. Les PEPs seront déposés sur la fourrure, dos et épaules, de plusieurs animaux cibles selon trois expériences consécutives, les macaques japonais étant vraiment habitués à l'homme et se laissant approcher à moins d'un mètre. La première expérience consistera à 'infecter' (déposer des PEPs) sur des individus avec une centralité sociale élevée et d'autres avec une centralité faible. La seconde expérience consistera à déposer des PEPs sur les individus ayant été 'infectés' par les individus de la première expérience afin de suivre la transmission et la corrélérer au réseau social des groupes. Dans la troisième expérience, les individus ayant été sélectionnés et entraînés pour les expériences de diffusion de l'information seront également 'infectés' par des PEPs. La transmission des PEPs (nombre de PEPs transmis) sera relevée deux fois par jour, de même que durant les échantillonnages de comportement par individu. La transmission des parasites sera également étudiée en médicamentant des individus cibles, à faible et haute centralité sociale, afin d'éliminer les parasites intestinaux de ces derniers. Après avoir vérifié que ces parasites ont

disparu, le traitement sera arrêté et les fèces de ces individus récoltés afin d'étudier la vitesse de réinfection en parasites intestinaux de ces derniers ainsi que le taux de parasites. Ces variables seront corrélées avec les centralités des individus testés.



La transmission de l'information sera étudiée en utilisant un protocole de nouvelles techniques alimentaires ('novel foraging techniques') ou encore dites fruits artificiels ('artificial fruit box') (Dindo et al. 2008; Claidière et al. 2013; van de Waal et al. 2013b). Ces fruits artificiels consistent en des boîtes contenant des fruits ou autres sources de nourriture et ne pouvant être accessibles qu'en apprenant une technique d'ouverture d'une trappe en deux actions (exemples : appuyer sur un bouton et glisser la trappe ou appuyer sur un bouton et lever

la trappe, Figure 3). Au total, la boîte pourra être ouverte par quatre techniques différentes. Une technique sera apprise à un individu de haute centralité sociale lors d'une phase d'entraînement. Une autre technique sera apprise à un individu de faible centralité sociale. Ces individus seront isolés du reste de groupe et l'expérimentateur montrera la technique d'ouverture à chacun jusqu'à ce que ces derniers puissent ouvrir la boîte et accéder aux fruits (une session par jour avec plusieurs tests par jour). Les deux dernières techniques ne seront pas apprises aux macaques et serviront à voir le taux d'innovation des membres du groupe. Un contrôle d'accès à distance permettra l'ouverture et la fermeture de la boîte pour que les individus cibles apprennent la technique d'ouverture souhaitée par l'expérimentateur et afin d'éviter l'ouverture accidentelle par d'autres individus durant le test d'entraînement. Cette technique de contrôle à distance permettra également la non-monopolisation de la boîte par les individus dominants (Fruteau et al. 2013). Après la phase d'entraînement, aura lieu la phase de test où la boîte sera accessible à tous les individus et la transmission sociale des techniques d'ouverture de la boîte sera relevée. Le temps de chaque individu passé au niveau de la boîte et à un et trois mètres autour de cette dernière (dernière l'individu testé), le succès d'ouverture et la technique d'ouverture de la boîte seront relevés. Un groupe semi-captif servira également de contrôle en laissant les individus apprendre par eux-mêmes à ouvrir la boîte (ils seront isolés afin d'éviter tout apprentissage social) et en relevant le taux d'ouverture pour chaque technique afin de corriger tout biais éventuel.

La réalisation simultanée des deux types d'expériences (transmission des maladies par les PEPs et transmission de l'information par la nouvelle technique de fourragement) permettront de mesurer au même moment la transmission de différents paramètres et de comparer la diffusion de ces derniers entre eux et aux réseaux sociaux des groupes étudiés (contacts ou proximités par exemple). Ce protocole permettra également de vérifier si l'une des expériences

de diffusion modifie plus ou moins le réseau social en fonction des avantages (ou inconvénients) que cette dernière apporte à l'individu cible et au reste du groupe.

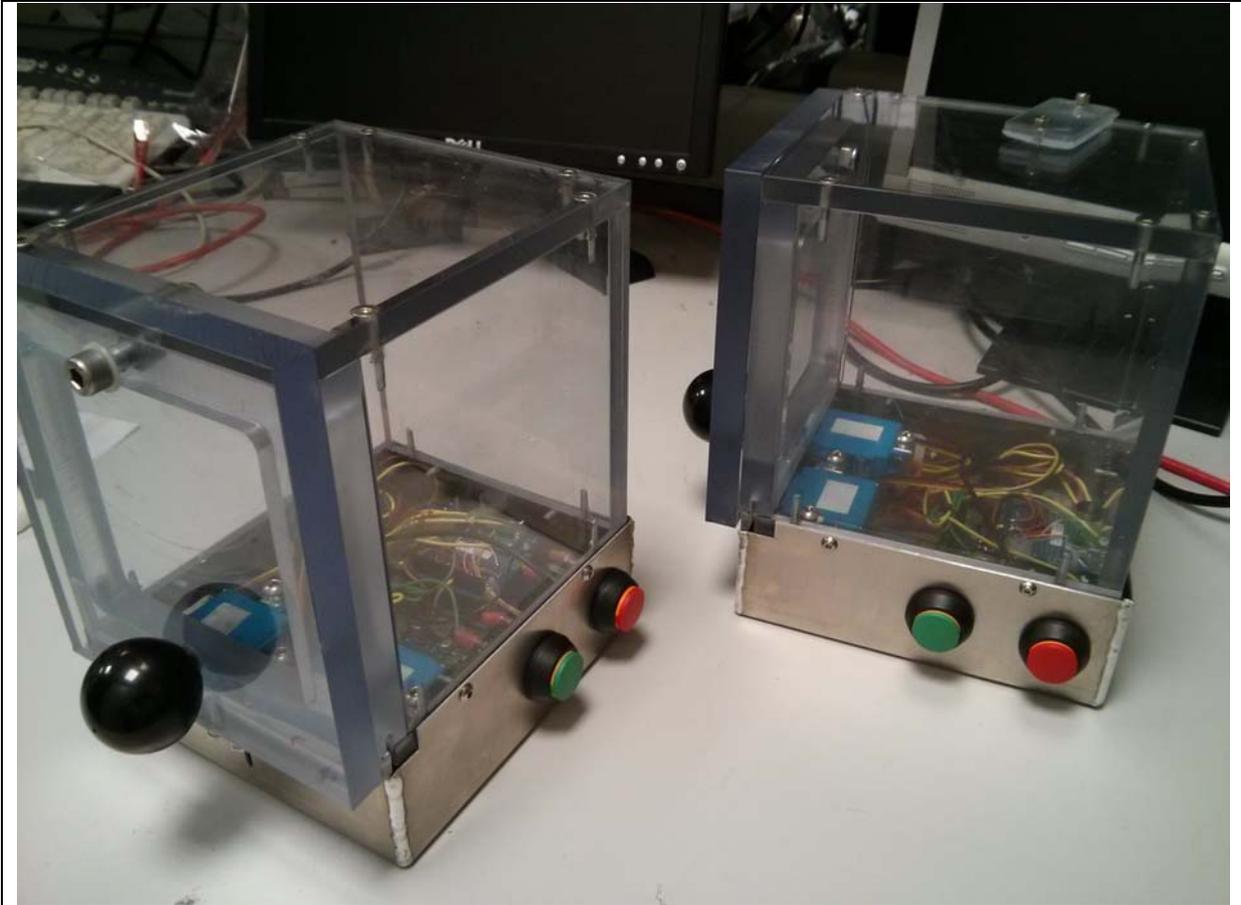


Figure 3 : Photographie des boîtes dont l'ouverture se fait par l'apprentissage de deux techniques (appuyer sur un bouton et glisser la trappe ou appuyer sur un bouton et lever la trappe).

Cette partie expérimentale sur les primates non humains se fait en collaboration avec Andrew MacIntosh du Primate Research Institute, Université de Kyoto. Elle est financée par l'USIAS (University of Strasbourg Institute for Advanced Study) et la JSPS (Japan Society for the Promotion of Science). Pour la réalisation de cette étude, un chercheur postdoctoral (Julie Duboscq) et un doctorant (Valeria Romano de Paula, financée par une bourse CAPES, Brésil) ont été recrutés.

Etude théorique sur les réseaux sociaux artificiels et modélisation du processus de transmission sociale

Les relations entre l'efficacité de la transmission de l'information ou la minimisation de la diffusion des pathogènes et les mécanismes sociaux affectant ces deux transmissions sont encore peu connus. Les écologistes comportementaux ont récemment proposé l'approche des réseaux sociaux pour étudier la transmission de l'information et des pathogènes (Wey et al. 2008; Sueur et al. 2011c). Il y a de nombreuses évidences montrant que les propriétés d'un réseau social seraient liées aux fonctions de ce dernier et que celui-ci serait donc sélectionné afin d'augmenter la fitness des membres du groupe (basé sur des mécanismes de sélection culturelle et d'auto-organisation) (Krause et al. 2007b; Waters & Fewell 2012a; Pinter-Wollman et al. 2013). Les objectifs de cette partie théorique sont 1.) de quantifier les effets de la structure du réseau sur la transmission de l'information ou des maladies à l'ensemble du groupe, 2.) de déterminer si les mesures individuelles de réseau social prédisent son importance dans le processus de diffusion et 3.) d'examiner les corrélations entre les traits individuels et les mesures du réseau social et comprendre comment ces corrélations impactent la transmission de l'information ou des maladies. Tester différents réseaux en changeant le nombre de membres du groupe ou leurs caractéristiques et mesurer les indices de réseaux sociaux est nécessaire, mais peu ou non réalisables sur des groupes d'animaux, pour comprendre comment l'information, la culture ou les maladies sont transmises et maintenues entre les individus de la même génération ou de générations successives.

Les études expérimentales mettent en lumière des corrélations entre les variables étudiées, mais ne permettent pas de comprendre les relations causales et les mécanismes sous-jacents à la transmission sociale. Cependant, modéliser ces variables et recréer artificiellement les processus naturels observés permet de mieux comprendre le degré de causalité des différents facteurs étudiés sur la transmission de l'information ou des maladies. Une composante

importante des relations dans le réseau social est que ces dernières ne sont pas continues ; les individus n'interagissent pas tout le temps et/ou interagissent dans un ordre temporel pouvant avoir une importance cruciale dans le processus de diffusion. Alors que les corrélations statistiques sont faites sur des réseaux sociaux statiques, l'information ou les maladies ne diffusent que par des événements de communication discrets (non continus), les interactions, qui ne sont pas distribuées de manière uniforme dans le temps. Cette distribution non-uniforme des interactions sociales résulte en une transmission sociale peu ou non prédictible avec les tests statistiques classiques. Cependant la modélisation de la dynamique des interactions mène à une meilleure compréhension du processus de diffusion. En modélisant le réseau social des groupes étudiés dans ce projet ou de groupes artificiels et en simulant l'influence de ce réseau social sur la transmission sociale (par une chaîne de Markov appliquée aux réseaux sociaux, Voelkl & Noë 2008; Sueur et al. 2011d), nous serons en mesure d'évaluer précisément comment les interactions sociales (ou le réseau social dynamique) influencent la transmission sociale entre les membres du groupe. Nous serons également capables de simuler l'effet des caractéristiques sociales de chaque individu sur le processus de diffusion alors que nos expériences comportementales ne permettent de tester que quelques individus cibles. Nous mesurerons la probabilité et le temps de transmission de l'information ou des pathogènes sur l'ensemble des membres des groupes étudiés. Les données simulées seront comparées aux données empiriques afin de préciser si les résultats obtenus sont valables et donc d'entériner le modèle avec l'implémentation de tel ou tel mécanisme. Différents paramètres (Voelkl & Noë 2008; Hoppitt et al. 2010) seront ainsi inclus dans les modèles tels que :

- le taux de diffusion, c'est-à-dire la probabilité de transmission d'une information ou d'une maladie (sans erreur ou distorsion). Ce taux sera corrigé par la force des relations sociales.
- le taux d'innovation ou de contamination non sociale

- le taux de distorsion en ce qui concerne l'information ou le taux de mutation pour un pathogène
- le taux d'oubli pour l'information ou de rémission pour un pathogène

La comparaison du temps du taux de transmission en fonction du réseau social entre les données simulées et les données empiriques nous permettront donc de mieux comprendre les mécanismes sous-jacents au processus de diffusion. Nous déterminerons également quelles sont les propriétés du réseau social menant à l'optimalité de ce dernier, c'est-à-dire résultant en une transmission rapide et durable de l'information mais en un faible taux de diffusion des pathogènes entre les membres du groupe.

Un second modèle sera développé afin de comprendre l'optimisation des réseaux sociaux et la diversité de ces derniers. En effet, nous pouvons faire l'hypothèse que les réseaux sociaux reflètent les pressions de sélection plus ou moins importante de différents facteurs environnementaux, en particulier l'importance de la transmission sociale et du partage d'information et la probabilité de mortalité due à la transmission de pathogènes. Ainsi, dans ce modèle, chaque individu aura une valeur sélective qui dépendra de deux pressions de sélection, une liée à la transmission de l'information et l'autre liée à la transmission des maladies. Ces paramètres varieront entre les simulations de manière à obtenir des pressions plus ou moins fortes et des corrélations positives, négatives ou nulles entre ces pressions. Les individus du groupe auront des relations sociales qui pourront évoluer afin d'augmenter la fitness de chaque individu. A chaque simulation, ces relations sociales changeront ou seront gardées selon si le réseau social apporte une fitness plus importante à l'ensemble des membres du groupe. Ainsi, nous serons en mesure grâce à ce modèle de déterminer les caractéristiques des réseaux sociaux permettant de maximiser le flux d'information tout en minimisant la diffusion des pathogènes.

Perspectives

La socialité aurait évolué en tant que stratégie afin que les animaux puissent répondre aux pressions de leur environnement. La structure sociale du groupe refléterait donc l'adaptation des membres du groupe à leur environnement socio-écologique (Sterck et al. 1997). Cependant, les études sur les réseaux sociaux ne sont focalisées que sur l'effet de la centralité sur la fitness individuelle et non l'effet de la structure du réseau social et de son optimisation sur l'ensemble des membres du groupe. Les mécanismes de sélection et d'évolution des réseaux sociaux et des efficacités résultantes restent cependant inconnus et de nombreuses questions sont en suspens. Ce projet se révèle être multidisciplinaire, pouvant à la fois apporter des éléments de réponse en épidémiologie et science de l'information et des décisions mais également en biologie évolutive avec l'optimisation et la sélection des réseaux. Plus précisément, les résultats de ce projet contribueront à la compréhension des influences relatives des facteurs écologiques (maladies par exemple) et culturelles (innovation et apprentissage social) ayant mené à nos sociétés humaines actuelles.

5. Curriculum Vitae

Docteur des Universités – Ethologie, Primatologie
Maître de Conférences, Université de Strasbourg
Membre de l'Institut des Etudes Avancées de Strasbourg

Diplômes :

2008 : Doctorat des Universités, en Ethologie, supervisé par O. Petit & J.L. Deneubourg
Université Louis Pasteur, Strasbourg / Université libre de Bruxelles
2005 : Diplôme d'Etudes Approfondies « Ecophysiologie, Energétique et Comportement »
Université Louis Pasteur, Strasbourg. Mention bien
2004 : Maîtrise de Biologie des Populations et des Ecosystèmes, mention Ecophysiologie et
Ecologie comportementale. Université Louis Pasteur, Strasbourg
Major de promotion, mention bien

Emplois :

Depuis 2011 : Maître de Conférences, Faculté des Sciences de la Vie, Université de Strasbourg
Depuis 2008 : Collaborateur scientifique, USE, Université Libre de Bruxelles, Belgique
2010- 2011 : Associé de recherche, Primate Research Institute, Université de Kyoto, Japon
2009- 2010 : Associé de recherche, Université de Princeton, Etats-Unis
2007-2008: Attaché temporaire à l'Enseignement et à la Recherche, Université de Strasbourg

Prix et Honneurs:

Prix Jeune Chercheur de la Société Française d'Etude de Comportement Animal (SFECA 2013)
Fellow of the University of Strasbourg Institute for Advanced Study (USIAS 2012)
Marie Curie Fellow (Belgium Science Policy, CFP7 people-cofund-2008)
JSPS alumni (Japan Society for the Promotion of Science, 2010)
Fulbright alumni (2009)
Prix de Thèse de la Société de Biologie de Strasbourg (2009)
Prix Le Monde de la Recherche universitaire (2009)

Financements :

Fonds de Mobilité « Groupe Japon » Université de Strasbourg-Université de Kyoto (2014)
Bourse de recherche CAPES (Brésil) pour doctorant (Romano V. 2013)

Bourse de recherche FRQS (Fonds de Recherche Santé Québec) pour doctorant (Naud A. 2013)
Subvention de Recherches de la Fondation Fyssen (2013)
Financements pour l'appel à réseaux 2012 du Réseau National des Systèmes Complexes (2013)
ANR (Agence National de la Recherche) Programme blanc DROSONET (PI : Frédéric Méry)
Fond de mobilité Egide PHC TOURNESOL FR (2012)
Bourse de recherches postdoctorales de la JSPS, Japan Society for the Promotion of Science (2010)
Bourse d'études postdoctorales de la Fondation Fyssen (2009-2010)
Bourse Fulbright de la commission franco-américaine et de la région Alsace (2009)
Bourse de Recherche d'Excellence du Wallonie-Bruxelles International (mars-mai 2009)
Bourse relais du Collège Doctoral Européen des Universités de Strasbourg (2008)
Bourse de l'ASAB (Association for the Study of Animal Behaviour) pour la participation à un colloque international (2008)
Bourse de la Société Française pour l'Etude du Comportement Animal pour la participation à un colloque international (2008)
Bourse d'Excellence Lavoisier Cotutelle de thèse du Ministère des Affaires Etrangères (2007)
Bourse de la Société Française pour l'Etude du Comportement Animal (2007)
Bourse d'aide à la mobilité – Cotutelle internationale de thèse du Ministère de l'Education Nationale, de l'Enseignement Supérieur et de la Recherche (2006)

Enseignements :

Depuis 2012 : Responsable du Semestre 4 (Stages de Recherche ou Professionnel) du Master Ecophysiologie et Ethologie. Faculté des Sciences de la Vie, Université de Strasbourg.

Depuis 2011 : Maître de Conférences à l'université de Strasbourg. Responsable des unités d'enseignement 'Cognition et Organisation Sociale' et 'Economie et Gestion de l'Environnement' (Master Ecophysiologie et Ethologie) et de 'Introduction à l'Ecologie Comportementale', License de BCPO. Faculté des Sciences de la Vie, Université de Strasbourg.

2013: 7th French Complex Systems Summer School. 'Where Next? Group Coordination and Decision Making in Animals'. Le Havre, 9-18 Juillet.

2012: 4th Thematic school on Complex Systems. 'Using Social Network Analysis in Ethology and Ecology'. 8-11 Octobre, Rennes, France.

2008-2009 Université Libre de Bruxelles / Vrije Universitet Brussel. Cours magistral "How can social network analysis be used in the study of animal Behavior", Master 1 de Biologie des Organismes

2007-2008 Université Louis Pasteur, Strasbourg. Attaché temporaire à l'enseignement et à la recherche (ATER), profil Ethologie

2006-2007 Université Louis Pasteur, Strasbourg. Vacances en License et Master d'Ecophysiologie et Ethologie (32heqTD) et formation à l'expérimentation animale, niveau I et II, DEPULP.

2005-2006 Université Louis Pasteur, Strasbourg. Vacances en License et Master d'Ecophysiologie et Ethologie (57heqTD)

Encadrement :

Depuis 2011 : Comité de suivi et d'encadrement des doctorants du Département d'Ecologie, Physiologie, Ethologie, IPHC, Strasbourg

Post-doctorants

Julie Duboscq (2013-2015), stage postdoctoral « Social networks as a trade-off between optimal decision-making, information transmission and reduced disease transmission », USIAS, IPHC.

Cristian Pasquaretta (2013-2015), stage postdoctoral « Analyse des réseaux sociaux chez la drosophile », ANR Blanc Drosonet, IPHC.

Christophe Bousquet (2013-2014), stage postdoctoral « Personal information and group decision-making in a fission-fusion society, the mallard (*Anas platyrhynchos*) », Swiss National Science Foundation, IPHC.

Eugenia Polizzi di Sorrentino (janv-juin 2013), stage postdoctoral « Comparing Affiliative Relationships of Cebus and Sapajus Species: A Social Networking Approach », Université de Strasbourg et Université de Rome.

Marie Pelé (janv-août 2011), stage postdoctoral « Influence of social network on collective decisions in japanese macaques », Primate Research Institute, Kyoto University.

Doctorants

Olivier Bles (2013-2017), co-encadrement de thèse « Dynamique et mécanismes de régulation de la gestion des ressources alimentaires chez les fourmis » avec Jean-Louis Deneubourg, Université de Strasbourg et Université libre de Bruxelles

Valéria Paula de Romano (2013-2017), encadrement de thèse « A model for exploring the optimal trade-off between information and disease transmission », Université de Strasbourg.

Xavier Meyer (2013-2016), co-encadrement de thèse « Un comportement complexe est-il adapté pour faire face à une perturbation du système chez les oiseaux marins ? » avec Yan Ropert-Coudert et Andrew Macintosh, Université de Strasbourg et Université de Kyoto.

Etudiants de Master

2013-2014

Elizabeth Klenschi, stage obligatoire de Master 2, Université de Strasbourg, de janvier à juin

Noëlle Ahr, stage obligatoire de Master 2, Université de Strasbourg, de janvier à juin

Mathilde Gamp, stage obligatoire de Master 1, Université de Strasbourg, de septembre à décembre

Coline Jean-Louis, stage obligatoire de Master 1, Université de Strasbourg, de septembre à décembre

2012-2013

Amandine Ramos, stage obligatoire de Master 2, Université de Strasbourg, de janvier à juin

Claudia Canedoli, stage obligatoire de Master 2, Erasmus Placement, Université de Pavia, Italie, de janvier à avril

Hélène Amert-Orluc, stage obligatoire de Master 2, Université de Strasbourg, de novembre à avril

Mylène Hentz, stage obligatoire de Master 2, Université de Strasbourg, de novembre à avril

Marine Levé, stage volontaire, 2ème année Ecole Normale Supérieure, Lyon, de janvier à février

Florence Gaime, stage obligatoire de Master 1, Université de Saint-Etienne, de février à avril

Noëlle Ahar, stage obligatoire de Master 1, Université de Strasbourg, de septembre à décembre

Vincent Jourdain, stage obligatoire de Master 1, Université de Strasbourg, de septembre à décembre

2011-2012

Anaïs Maire, stage obligatoire de Master 2, Université Henry Poincaré Nancy 1, de février à juin.

Mohammed Akodad, stage obligatoire de Master 1, Université de Strasbourg, de juin à aout.

Charlène Hamm, stage obligatoire de Master 1, Université de Strasbourg, de septembre à décembre.

Xavier Meyer, stage obligatoire de Master 1, Université de Strasbourg, de septembre à décembre.

Barbara Class, stage obligatoire de Master 1, Université de Strasbourg, de septembre à décembre.

Publications scientifiques :

Battesti, M., Pasquaretta, C., Klenschi, E., Moreno, C., Joly, D., Petit, O., Sueur, C., Mery, F. 2014. Social network analysis of information transmission in *Drosophila*. En préparation

Pasquaretta, C., Levé, M., Claidière, N., van de Waal, E., Whiten, A., MacIntosh, A.J.J., Pelé, M., Bergstrom, M.L., Borgeaud, C., Brosnan, S.F., Crofoot, M.C., Fedigan, L.M., Fichtel, C., Hopper, L.M., Mareno, M.C., Petit, O., Schnoell, A.V., Polizzi di Sorrentino, E., Thierry, B., Tiddi, B. & Sueur, C. 2014. Social network in primates: smart and tolerant species have more efficient networks. *Proceedings of the National Academy of Sciences, U.S.A.*, soumis

Sueur, C. & Maire, A. 2014. Modelling Animal Group Fission Using Social Network Dynamics. *Plos One*, sous presse.

- Shimada, M. & Sueur, C. 2014. The importance of social play network for infant or juvenile wild chimpanzees of Mahale Mountains National Park, Tanzania. *American Journal of Primatology*, sous presse.
- Bret C, Sueur C, Ngoubangoye B, Verrier D, Deneubourg J-L, et Petit, O. 2013 Social Structure of a Semi-Free Ranging Group of Mandrills (*Mandrillus sphinx*): A Social Network Analysis. *PLoS ONE* 8(12): e83015. Doi:10.1371/journal.pone.0083015
- Sueur, C., King, A.J., Pelé, M. Petit, O. 2013. Fast and accurate decisions as a result of scale-free network properties in two primate species. *Proceedings of the European Conference on Complex Systems 2012, Springer Proceedings in Complexity 2014*, pp 579-58. Doi: 10.1007/978-3-319-00395-5_71
- Pelé, M. and Sueur, C. 2013. Decision-making theories: linking the disparate research areas of individual and collective cognition. *Animal Cognition*, 16, 543-556. Doi: 10.1007/s10071-013-0631-1
- Sueur, C., Class, B., Hamm, C., Meyer, X. & Pelé, M. 2013. Different risk thresholds in pedestrian road crossing behaviour: a comparison of French and Japanese approaches. *Accident Analysis & Prevention*, 58, 59-63. Doi: 10.1016/j.aap.2013.04.027
- Sueur, C., MacInstosh A.J.J., Jacobs A.T., Watanabe, K., Petit, O. 2013. Predicting leadership using nutrient requirements and dominance rank of group members. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 67, 457-470. Doi: 10.1007/s00265-012-1466-5
- Matsuda, I., Zhang, P., Swedell, L., Mori, U., Tuuga, A., Bernard, H., Sueur, C. 2012. Comparisons of Inter-individual Relationships among Non-human Primates Living in Multi-level Social Systems. *International Journal of Primatology*, 33(5): 1038-1053. Doi: 10.1007/s10764-012-9616-1
- Sueur, C. 2012. Viability of decision-making systems in human and animal groups. *Journal of Theoretical biology*, 306, 93-103. Doi: 10.1016/j.jtbi.2012.04.020
- Sueur, C., Deneubourg, J.L., Petit, O. 2012. From social network (centralized vs. decentralized) to collective decision making (unshared vs. shared consensus). *PLoS ONE* 7(2): e32566. Doi:10.1371/journal.pone.0032566
- King, A. J. & Sueur, C. 2011. Where next? Group coordination and decision making by primate. *International Journal of Primatology*, 32: 1245-1267. Doi: 10.1007/s10764-011-9526-7
- Pyritz, L., King, A.J., Sueur, C. Fitchel, C. 2011. Reaching a consensus: terminology used in coordination and decision-making research. *International Journal of Primatology*, 32: 1268-1278. Doi: 10.1007/s10764-011-9524-9
- Sueur, C., Deneubourg, J.L. 2011. Self-organization in Primates: understanding the rules underlying collective movements. *International Journal of Primatology*, 32: 1414-1432. Doi: 10.1007/s10764-011-9520-0
- King, A.J., Sueur, C., Cowlshaw, G. 2011. A Rule-Of-Thumb Based On Social Affiliation Explains Collective Movements In Desert Baboons. *Animal Behaviour*: 82, 1337-1345. Doi: 10.1016/j.anbehav.2011.09.017
- Sueur, C. King, A.J., Conradt, L., Kerth, G., Lusseau, D., Mettke-Hoffmann, C., Schaffner, C.M., Williams, L., Zinner, D., Aureli, F. 2011. Collective decision-making and fission-fusion dynamics: a conceptual framework. *Oikos* 120: 1608–1617, Doi: 10.1111/j.1600-0706.2011.19685.x

- Sueur, C., Briard, L., Petit, O. 2011. Individual analyses of Lévy walk in semi-free ranging Tonkean macaques (*Macaca tonkeana*). Plos One 6(10): e26788. Doi:10.1371/journal.pone.0026788
- Sueur, C. 2011. Group decision-making in chacma baboons: leadership, progression order and communication at departure of group movement. BMC Ecology 2011, 11:26. Doi:10.1186/1472-6785-11-26
- Sueur C., O. Petit, A. De Marco, A. Jacobs, K. Watanabe, B. Thierry. 2011. A comparative network analysis of social style in macaques. Animal behaviour, 82: 845-852. Doi: 10.1016/j.anbehav.2011.07.020
- Jacobs, A., Sueur C., Deneubourg, J.L. & Petit, O. 2011. Social network influences decision making during collective movements in brown lemurs. International Journal of Primatology, 32: 721-736. Doi: 10.1007/s10764-011-9497-8
- Dufour, V., Sueur, C., Whiten, A., Buchanan-Smith, H. 2011. The impact of moving to a novel environment on social networks, activity and wellbeing in two new world primates. American Journal of Primatology, 73, 802-811. Doi: 10.1002/ajp.20943
- Kanngiesser, P., Sueur, C., Riedl, K., Grossmann, J, Call, J. 2011. Grooming networking and the role of individuals in a group of chimpanzees. American Journal of Primatology, 73, 758-773. doi: 10.1002/ajp.20914
- Sueur, C., Jacobs, A., Petit, O., Amblard, F, King, A.J. 2011. How can social network analysis improve the study of primate behaviour? American Journal of Primatology, 73, 703-709. Doi: 10.1002/ajp.20915
- Sueur, C., Petit, O., Deneubourg, J.L. & Couzin, I.D. 2011. Group size, grooming and social cohesion in primates: a modeling approach based on group structure. Journal of Theoretical Biology, 273: 156-166. Doi: 10.1016/j.jtbi.2010.12.035
- Sueur, C. 2011. A non-Lévy random walk in chacma baboons: What does it mean exactly? Plos One 6(1): e16131. Doi:10.1371/journal.pone.0016131
- Sueur, C., Deneubourg, J.L., Petit, O. 2011. From the first intention movement to the last joiner: Macaques combine mimetic rules to optimize their collective decisions. Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences, 278: 1697-1704. Doi: 10.1098/rspb.2010.2084
- Sueur, C., Salze, P., Weber, C. & Petit, O. 2011. Land use in semi-free ranging Tonkean macaques (*Macaca tonkeana*) depends on environmental conditions: a Geographical Information System approach. Current Zoology, 57, 8-17.
- Sueur, C., Deneubourg, J.L., Petit, O., Couzin, I.D. 2010. Differences in nutrient requirements imply a non-linear emergence of leaders in animal groups. Plos Computational Biology 6(9): e1000917. Doi:10.1371/journal.pcbi.1000917
- Sueur, C., Deneubourg, J.L. & Petit, O. 2010. Sequence of quorums during collective decision-making in macaques. Behavioral Ecology and Sociobiology, 64, 1885-1895. Doi: 10.1007/s00265-010-0999-8
- Sueur, C., Petit, O. & Deneubourg, J.L. 2010. Short-term group fission processes in macaques: a social networking approach. Journal of Experimental Biology, 213, 1338-1346. Doi:10.1242/jeb.039016

Bourjade, M. & Sueur, C. 2010. Shared or unshared consensus for collective movement? Towards methodological concerns. Behavioural processes, special issue: leadership and group decision making in animals, 84, 648-652. Doi:10.1016/j.beproc.2010.02.027

Sueur, C. & Petit, O. 2010. Signals used by leaders in *Macaca tonkeana* and *Macaca mulatta*: group-mate recruitment and behaviour monitoring. Animal Cognition, 13, 239-248. Doi: 10.1007/s10071-009-0261-9

Sueur, C., Petit, O. & Deneubourg, J.L. 2009. Selective mimetism at departure in collective movements of *Macaca tonkeana*: a theoretical and experimental approach. Animal Behaviour, 79 (5), 1087-1095. Doi: 10.1016/j.anbehav.2009.07.029

Sueur, C. & Petit, O. 2008. Organization of group members at departure of joint movements is driven by social structure in macaques. International Journal of Primatology, 29, 1085-1098. Doi: 10.1007/s10764-008-9262-9

Sueur, C. & Petit, O. 2008. Shared or unshared consensus decision in macaques? Behavioural Processes, 78 (1), 84-92. Doi:10.1016/j.beproc.2008.01.004

Books - Book chapters:

Matsuda I, Fukaya K, Pasquaretta C, Sueur C. 2014. Grooming in Colobines: Insight into Effects of Group Size and Individual Dispersal Patterns. In: J Yamagiwa, F Aureli, T Furuichi, eds. Dispersing primate females - Life history and social strategy in male-philopatric groups. Springer, in press

Sueur, C. 2012. Fils d'Alcool. Editions Thot. ISBN 978-2-84921-237-0

Sueur, C. 2012. Social network, information flow and decision making efficiency: comparing humans to animals. In: Safar, Maytham, and Khaled Mahdi. "Social Networking and Community Behavior Modeling: Qualitative and Quantitative Measures." IGI Global, 164-177. Doi:10.4018/978-1-61350-444-4

Sueur, C. 2010. Influence des relations sociales sur les prises de décisions. Editions universitaires européennes, Saarbrucken. ISBN-13: 978-6131524837

Résumés publiés :

Petit O., Bret C., Sueur C., Verrier D. & Deneubourg J.-L. 2013. Social structure of a semi-free ranging group of mandrills (*Mandrillus sphinx*): what role for central individuals? Folia Primatologica, 84, 311-311

Levé, M. Sueur, C. Petit, O. Hirata, S., Matsuzawa, T. 2013. Grooming network in a group of captive chimpanzees: effect of the wild or captive origin of members. Folia Primatologica, 84, 296-296

Polizzi di Sorrentino, E., Bergstrom, M., Crofoot, M., Fedigan, L., Izar, P., Tokuda, M., Petit, O., Perry, S., Thierry, B., Tiddi, B., Verdenare, M., Wheeler, B., Sueur, C. 2013. Comparing affiliative relationships of Cebus and Sapajus species: a social networking approach. Folia Primatologica, 84, 313-313

Sueur, C., Deneubourg, J.L., Petit, O., Couzin, I.D. 2010. The influence of nutrient requirements on activity budget and movements patterns in primates. *Primate Research*, 26 (suppl) 742.

King, A.J., Sueur, C. 2010. Where next? Group coordination and decision-making in primates. *Primate Research*, 26 (suppl) 214

Sueur, C., Deneubourg, J.L. 2010. Self-organization in biological systems: from individual decision to population structure. *Primate Research*, 26 (suppl) 249

Sueur, C. & Petit, O. 2007. Influence of the social system of the rhesus macaque on the organisation of its collective moves. *Folia Primatologica* 78:196–208

Vulgarisation :

Dis-moi comment tu traverses. 2013. DNA, Dernières Nouvelles d'Alsace, 6 juin.

67%. 2013. LeMonde, 29 mai

Culture Influences Pedestrian Behavior at Crosswalks, Study Says. 2013. Planetizen, 10 mai

How You Cross the Street Largely Depends on Where You're From. 2013. TheAtlanticcities, 8 mai

Wanna be the leader? You gotta have friends. 2012. New Scientist, 29 juin

Sueur, C. Les décisions collectives chez les animaux sociaux : comprendre les origines de la démocratie et du leadership. 2011. Les mardis du CNRS, Campus CNRS Cronenbourg, 29 novembre

For baboons it pays to be sociable. 2011. Earthtimes, Nature

Baboons follow the leader to breakfast. 2011. Planet Earth Online. Natural Environment Research Council's research news, 1er novembre

Sueur, C. & Petit, O. Les élections chez les macaques. Fête de la Science 2011, L'Illiadé, Illkirch.

De la démocratie chez les macaques. 2011. Le Journal du CNRS, 354 (mars), p44

Les macaques, ces grands démocrates. 2011. L'architecture aujourd'hui. Février-mars, p167

Les macaques pouvaient prendre des décisions collectives. 2010. RTBF, Journal télévisé de 13h, 31 décembre

Le vote chez les primates. 2010. Continent Sciences, France Culture. 27 décembre

Un certain esprit de groupe. 2010. LeSoir, 19 novembre, p31

Sueur C. 2010. Vote et démocratie chez les macaques : entre l'humain et la. *Actualités scientifiques dans les Hautes Alpes*, 71, 11-13

Sueur, C. 2009. A kind of democracy in baboons. *The Post*, SA, décembre

Sueur, C. 2009. De la démocratie participative chez les. *LeMonde*, 15 octobre

Les singes ont un système de vote. 2009. *Eos Sciences*, 6 octobre

La démocratie des singes. 2008. Les années lumières, Radio-Canada. December, 7 décembre

Monkey Democracy. 2008. Felix, 1, 414, p7, Imperial College of London

Des singes démocrates. 2008. Science X, France 2. 8 novembre

Monkey Business. 2008. Letters, Hare house News, The Voter, Summer 2008, p26

Pourquoi étudier les macaques de Tonkean. 2008. l'Alsace, 11 septembre

Bei Makaken entscheidet die Mehrheit. 2008. Der Tagesspiegel, 21 août

Monkeys make decisions in a democratic way. 2008, BigNewsDay, 21 août

Spreading democracy, monkey style. 2008, Newsweek, Lab Notes

Macaques abide by the will of the majority. 2008, New scientist, issue 2670 page 15

Sueur C. 2008. L'intérêt de la modélisation dans l'étude du comportement animal. Lemensuel, 24

Conférences et posters :

Sueur, C. 2014. Structure and function of social networks. Séminaire de l'Institut des Etudes Avancées de l'Université de Strasbourg, 17 février.

Sueur, C. 2013. Les mécanismes de décision collective et de leadership dans les sociétés animales. Conférence plénière. Congrès SFECA, 19-22 novembre, Dijon, France.

Petit O., Bret C., Sueur C., Verrier D. & Deneubourg J.-L. 2013. Faut-il reconsidérer le rôle du mâle dominant chez le mandrill ? Congrès SFECA, 19-22 novembre, Dijon, France.

Pasquaretta, C., Battesti, M., Moreno, C., Joly, D., Petit, O., Sueur, C., Méry, F. 2013. Analyse de réseaux sociaux chez la drosophile. Congrès SFECA, 19-22 Novembre, Dijon, France.

Bret, C., Sueur, C. Deneubourg, J.L., Petit, O. 2013. Does personality influence collective decision-making in macaques? International conference on individual differences, 20th KNDV Zoological conference, 1-3 Novembre, Groningen, Pays-Bas.

Bousquet, C. Sueur, C. Petit, O. 2013. Information transfer and leadership in the mallard (*Anas platyrhynchos*). International conference on individual differences, 20th KNDV Zoological conference, 1-3 Novembre, Groningen, Pays-Bas.

Petit O., Bret C., Sueur C., Verrier D. & Deneubourg J.-L. 2013. Social structure of a semi-free ranging group of mandrills (*Mandrillus sphinx*): what role for central individuals? European Federation for Primatology meeting, 10-13 Septembre, Anvers, Belgique.

Levé, M. Sueur, C. Petit, O. Hirata, S., Matsuzawa, T. 2013. Grooming network in a group of captive chimpanzees: effect of the wild or captive origin of members. Poster, European Federation for Primatology meeting, Anvers, Belgique.

Polizzi di Sorrentino, E., Bergstrom, M., Crofoot, M., Fedigan, L., Izar, P., Tokuda, M., Petit, O., Perry, S., Thierry, B., Tiddi, B., Verdenare, M., Wheeler, B., Sueur, C. 2013. Comparing affiliative relationships of Cebus and Sapajus species: a social networking approach. European Federation for Primatology meeting, Anvers, Belgique.

- Bret, C., Sueur, C., Verrier, D., Deneubourg, J.L., Petit, O. 2013. Social structure of a group of mandrills (*Mandrillus sphinx*): which role for central individuals? International Ethological Conference 2013, 4-8 Août, Newcastle, Royaume-Uni.
- Sueur, C. 2013. Structure and Function of Social Networks. Opening lecture, Workshop SNAAS, 3-4 Juillet, Strasbourg, France.
- Canedoli C., Sueur C., Brambilla A., von Hardenberg A., Bassano B., Bogliani G. 2013. Social network dynamics of Alpine ibex (*Capra ibex*) at the Gran Paradiso National Park. Poster. Workshop SNAAS, 3-4 Juillet, Strasbourg, France.
- 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?. Workshop SNAAS, 3-4 Juillet, Strasbourg, France.
- Battesti, M., Pasquaretta, C., Moreno, C., Joly, D., Sueur, C., Méry, F. 2013. Diffusion of social information within drosophila group: Natural genetic variation for social transmission. Workshop SNAAS, 3-4 Juillet, Strasbourg, France.
- Sueur, C., Levé, M 2013. Efficience des réseaux sociaux chez les primates. Poster. Workshop SNAAS, 3-4 Juillet, Strasbourg, France.
- Pasquaretta, C., Battesti, M., Moreno, C., Joly, D., Petit, O., Sueur, C., Méry, F. 2013. Social Network Analysis in Drosophila. Workshop SNAAS, 3-4 Juillet, Strasbourg, France.
- Sueur, C. 2013. Patterns et coordination des déplacements collectifs chez les animaux sociaux. Orateur invité. Journée Ecologie du déplacement, Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive, 6 Juin, Montpellier, France.
- Sueur, C. 2013. La Politique chez les animaux : étude des prises de décisions collectives dans les sociétés animales. Séminaire à la Maison Universitaire Franco-Japonaise, 6 Mai, Strasbourg, France.
- Canedoli C., Sueur C., Brambilla A., von Hardenberg A., Bassano B., Bogliani G. 2013. Social network dynamics of Alpine ibex (*Capra ibex*) at the Gran Paradiso National Park. Poster. 9th Ecology and Behaviour Congress, 22-26 Avril, Strasbourg, France.
- Bret, C., Sueur, C., Verrier, D., Deneubourg, J.L., Petit, O. 2013. Social structure of a group of mandrills (*Mandrillus sphinx*): which role for central individuals? Poster, 9th Ecology and Behaviour Congress, 22-26 Avril, Strasbourg, France.
- Sueur, C. 2013. Structure and Function of Social Networks. Plénière, 9th Ecology and Behaviour Congress, 22-26 Avril, Strasbourg, France.
- Canedoli C., Sueur C., Brambilla A., von Hardenberg A., Bassano B., Bogliani G. 2013. Social network dynamics of Alpine ibex (*Capra ibex*) at the Gran Paradiso National Park. Poster. Complex Network Dynamics workshop, 25-26 Mars, Montpellier, France.
- Shimada, M. & Sueur, C. 2012. The social network that wild chimpanzees form through social play. Congress of the Japan Ethological Society, 23-25 Novembre, Nara, Japon.
- Sueur, C. 2012. Optimal decisions as a result of social network properties: evidence in primate species. Séminaire au German Primate Center, DPZ, Goettingen, 1er Novembre, Allemagne.
- Sueur, C., King, A.J., Pelé, M. Petit, O. 2012. Fast and accurate decisions as a result of scale-free network properties in two primate species. European Conference on Complex Systems. 3-7 Septembre, Bruxelles, Belgique.

- Matsuda, I., Zhang, P., Swedell, L., Mori, U., Tuuga, A., Bernard, H. & Sueur, C. 2012. A comparison of intra-unit relationships between colobines and the cercopithecines with multi-level social systems: Effects of female dispersal patterns. The 24rd Congress of the International Primatological Society. 12-17 Juillet, Cancun, Mexique.
- King, A.J., Sueur, C. 2012. Embedded leadership in primate groups. The 24rd Congress of the International Primatological Society. 12-17 Juillet, Cancun, Mexique.
- Matsuda, I., Zhang, P., Swedell, L., Mori, U., Tuuga, A., Bernard, H. & Sueur, C. 2012. Comparisons of Intra-Unit Relationships in Non-human Primates Living in Multi-level Social Systems. Congress of the Japan Society of Primatology, 06-12 Juillet, Nagoya, Japon.
- Briard L., Sueur C., Jacobs A. & Petit O. 2012. Influence du réseau social sur la prise de décision lors des déplacements collectifs chez le capucin moine (*Cebus capucinus*). Colloque de la Société Française pour l'Etude du Comportement Animal, 9-11 Mai, Saint-Etienne, France.
- Sueur, C., Deneubourg, J.L., Petit, O., Couzin, I.D. 2010. The influence of nutrient requirements on activity budget and movements patterns in primates. Communication orale. 23th International Primatological Congress, 12-18 Septembre, Kyoto, Japon.
- King, A.J., Sueur, C., Cowlishaw, G. 2010. A follow-a-friend" rule determines baboon collective movement. Communication orale. 23th International Primatological Congress, 12-18 Septembre, Kyoto, Japon.
- Sueur, C., Deneubourg, J.L. 2010. Self-organization in biological systems: from individual decision to population structure. Communication orale. 23th International Primatological Congress, 12-18 Septembre, Kyoto, Japon.
- Sueur, C. 2010. Group fissions in macaques. Communication orale, Invité. INCORE meeting, 14-18 avril, Liverpool, Royaume-Uni.
- Sueur, C., Deneubourg, J.L. Petit, O. 2010. Séquence de quorum et vote au cours des décisions collectives chez les macaques. Communication orale. Colloque de la Société Française pour l'Etude du Comportement Animal, 31 Mars-2 Avril, Museum d'Histoire Naturelle, Toulouse, France.
- Sueur, C. 2010. Affiliation and self-organized processes in primates. Communication orale, Invité. Groupement de Recherche 2822 Ethologie, 29-30 mars, Museum d'Histoire Naturelle, Toulouse, France.
- Sueur, C. 2009. Influence of nutrient requirements and social network on group decision and cohesion. Communication orale. Séminaire au Department of Ecology and Evolutionary Biology, Princeton university, 12 Novembre, Princeton, Etats-Unis.
- Sueur, C. 2009. Self-organization underlies decision-making in macaques. Communication orale. 31st Congress of the International Ethological Society, 19-25 Août, Rennes, France.
- Sueur, C. 2009. Influence of group size on group cohesion and decision-making: a field study in baboons. Communication orale. Séminaire à la Wildcliff nature reserve, 17 mai, Afrique du Sud.
- Sueur, C. 2009. How can social network analysis improve the study of primate behaviour. Communication orale. Séminaire au Max-Planck Institute for Evolutionary Anthropology, 26 Mars, Leipzig, Allemagne

Sueur, C. & Petit, O. 2008. True votes to choose the direction to move in Tonkean macaques. Communication orale. 4th biennial European Conference on Behavioural Biology, 18-20 juillet, Dijon, France.

Sueur, C. & Petit, O. 2008. Shared or unshared Consensus in Macaques. Communication orale. 22th Congress of the International Primatological Society, 3-8 Août, Edimbourg, Ecosse.

Sueur, C. & Petit, O. 2007. Etude comparative de l'initiation des déplacements collectifs chez deux espèces de macaques : le macaque de Tonkean et le macaque rhésus. Communication orale. 14ème Colloque de la Société Française pour l'Etude du Comportement Animal, 18-20 Avril. Paris, France.

Salze, P., Sueur, C. & Petit, O. 2006. Mise en place et utilisation d'un Système d'Information Géographique (SIG) : Application à une étude sur l'utilisation de l'espace par un groupe de macaques de Tonkean (*Macaca tonkeana*). Communication affichée. 19ème Colloque de la Société Française De Primatologie, 18-20 Octobre, Strasbourg, France.

Sueur, C. & Petit, O. 2006. Coopération dans une tâche de pierres appâtées chez le capucin moine. Atelier scientifique. 19ème Colloque de la Société Française De Primatologie, 18-20 Octobre, Strasbourg, France.

Sueur, C. & Petit, O. 2006. Influence du système social du macaque rhésus sur l'organisation de ses déplacements collectifs. Communication orale. 19ème Colloque de la Société Française De Primatologie, 18-20 Octobre, Strasbourg, France.

Sueur, C. & Petit, O. 2006. Les facteurs favorisant le succès des déplacements collectifs chez le macaque de Tonkean. Communication orale. 13ème Colloque de la Société Française pour l'Etude du Comportement Animal, 29-31 Mars, Biron, France.

Sueur, C. & Petit, O. 2006. The influence of the social system of the Tonkean macaque on the organization of their collective moves. Communication orale. 2nd Congress of Ecology and Behaviour, 17-20 Mars, Strasbourg, France.

Sueur, C. & Petit, O. 2005. Relation entre la structure sociale et l'organisation des déplacements collectifs chez le macaque de Tonkean. Communication orale. 18ème Colloque de la Société Française De Primatologie, 19-21 Octobre, Besançon, France.

Edition et organisation de conférences :

Porteur du réseau SNAAS (Social Network Analysis in Animal Societies) au sein du Réseau National des Systèmes Complexes (RNSC)

Co-organisateur de REHAB2014, premières rencontres autour de la réhabilitation animale, 20 juin 2014, Université de Strasbourg, France.

Organisateur du Workshop SNAAS (Social Network Analysis in Animal Societies), 3-4 Juillet 2013, Université de Strasbourg, France.

Organisateur (avec Valérie Dufour). "Behaving with a social network in mind". Symposia, European Congress of Behavioral Biology 2012. 20-22 Juillet, Essen, Allemagne.

Organisateur (avec Andrew J King). "Where next? Group coordination and decision-making in primates". Double symposiums, 23rd Congress of the International Primatological Society. 12-18 Septembre 2010, Kyoto, Japon

Editeur d'une issue spéciale sur les réseaux sociaux chez les primates (Social networks in primates). Publié dans American Journal of Primatology, vol 73 issue 8, Août 2011

Editeur d'une issue spéciale sur les décisions collective et la coordination de group chez les primates. Publié dans International Journal of Primatology, vol 32 issue 6, Décembre 2011

Evaluateur Scientifique pour la Fondation Européenne de la Science (ESF)
Evaluateur Scientifique pour la Commission Franco-Américaine Fulbright

Editeur Académique pour PLoS One
Editeur Académique pour ScienceJet
Editeur Associé pour PLoS Computational Biology

Reviewer pour le Ministère Français de l'Enseignement et de la Recherche, le Fonds National Belge de Recherche Scientifique, le Conseil de recherches en sciences naturelles et en génie du Canada, la Fondation Leakey et pour plusieurs journaux scientifiques (Current Biology, Proceedings of the Royal Society, Plos Computational Biology, Plos One, Animal Behaviour, Behavioral Ecology and Sociobiology, American Journal of Primatology, International Journal of Primatology, etc.)

Autres compétences :

Depuis 2011 : Membre du conseil d'administration de la Société française pour l'Etude du Comportement Animal, en charge de la réhabilitation des animaux de laboratoire, lien Graal/Sfeca

Depuis 2012 : Membre du Conseil de la Société des Systèmes Complexes (CSS)

2011-2012 : Membre du Comité Régional d'Ethique en Matière d'Expérimentation animale de Strasbourg

2010-2012 : Administrateur et membre du conseil scientifique de l'association Graal

2005-2008 : Représentant des doctorants, membre du Conseil Scientifique et du Conseil Pédagogique de l'Ecole Doctorale des Sciences de la Vie et de la Santé de Strasbourg

6. Références

Alexander, R. D. 1974. The Evolution of Social Behavior. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **5**, 325–383.

Allen, T. J. 1984. Managing the flow of technology: Technology transfer and the dissemination of technological information within the R&D organization. *MIT Press Books*, **1**,

Altizer, S., Nunn, C. L., Thrall, P. H., Gittleman, J. L., Antonovics, J., Cunningham, A. A., Cunnningham, A. A., Dobson, A. P., Ezenwa, V. & Jones, K. E. 2003. Social organization and parasite risk in mammals: integrating theory and empirical studies. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 517–547.

Amé, J.-M., Halloy, J., Rivault, C., Detrain, C. & Deneubourg, J. L. 2006. Collegial decision making based on social amplification leads to optimal group formation. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **103**, 5835–5840.

Apicella, C. L., Marlowe, F. W., Fowler, J. H. & Christakis, N. A. 2012. Social networks and cooperation in hunter-gatherers. *Nature*, **481**, 497–501.

Aron, S. & Passera, L. 2000. *Les sociétés animales: évolution de la coopération et organisation sociale*. De Boeck Supérieur.

Ball, J. A. 1984. Memes as replicators. *Ethology and Sociobiology*, **5**, 145–161.

Barabási, A.-L. & Oltvai, Z. N. 2004. Network biology: understanding the cell's functional organization. *Nature Reviews Genetics*, **5**, 101–113.

Barrett, L., Henzi, S. P. & Lusseau, D. 2012. Taking sociality seriously: the structure of multi-dimensional social networks as a source of information for individuals. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, **367**, 2108–2118.

Bastian, M., Heymann, S. & Jacomy, M. 2009. Gephi: An Open Source Software for Exploring and Manipulating Networks.

Battesti, M., Moreno, C., Joly, D. & Mery, F. 2012. Spread of Social Information and Dynamics of Social Transmission within Drosophila Groups. *Current Biology*, **22**, 309–313.

Battesti, M., Pasquaretta, C., Klenschi, E., Moreno, C., Joly, D., Petit, O., Sueur, C., Mery, F. 2014. Social network analysis of information transmission in Drosophila. En préparation

Bazazi, S., Buhl, J., Hale, J. J., Anstey, M. L., Sword, G. A., Simpson, S. J. & Couzin, I. D. 2008. Collective motion and cannibalism in locust migratory bands. *Current Biology: CB*, **18**, 735–739.

Bigg, N. L., Lloyd, E. K. & Wilson, R. J. 1976. *Graph Theory: 1736-1936*. Oxford University Press.

- Bijma, P., Muir, W. M. & Arendonk, J. A. M. V.** 2007. Multilevel Selection 1: Quantitative Genetics of Inheritance and Response to Selection. *Genetics*, **175**, 277–288.
- Blackmore, S.** 2000. *The Meme Machine*. Oxford University Press.
- Blonder, B. & Dornhaus, A.** 2011. Time-Ordered Networks Reveal Limitations to Information Flow in Ant Colonies. *PLoS ONE*, **6**, e20298.
- Bode, N. W. F., Wood, A. J. & Franks, D. W.** 2010. Social networks and models for collective motion in animals. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **65**, 117–130.
- Boesch, C. & Boesch, H.** 1984. Mental map in wild chimpanzees: An analysis of hammer transports for nut cracking. *Primates*, **25**, 160–170.
- Bonabeau, E. & Dagorn, L.** 1995. Possible universality in the size distribution of fish schools. *Physical Review E*, **51**, R5220.
- Bonacich, P.** 2007. Some unique properties of eigenvector centrality. *Social Networks*, **29**, 555–564.
- Borgatti, S. P.** 2006. Identifying sets of key players in a social network. *Computational & Mathematical Organization Theory*, **12**, 21–34.
- Borgatti, S., Everett, M. & Freeman, L.** 2002. UCINET 6 For Windows: Software for Social Network Analysis.
- Borgatti, S. P., Mehra, A., Brass, D. J. & Labianca, G.** 2009. Network Analysis in the Social Sciences. *Science*, **323**, 892–895.
- Boyd, R. & Richerson, P. J.** 1992. Punishment allows the evolution of cooperation (or anything else) in sizable groups. *Ethology and Sociobiology*, **13**, 171–195.
- Boyd, R. & Richerson, P. J.** 2004. *The Origin and Evolution of Cultures*. Oxford University Press.
- Bradbury, J. W. & Vehrencamp, S. L.** 1998. *Principles of animal communication*. Sinauer Associates.
- 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**, e83015.
- Bryson, J. J., Ando, Y. & Lehmann, H.** 2007. Agent-based modelling as scientific method: a case study analysing primate social behaviour. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, **362**, 1685–1699.
- Buffin, A., Denis, D., Van Simaey, G., Goldman, S. & Deneubourg, J.-L.** 2009. Feeding and Stocking Up: Radio-Labelled Food Reveals Exchange Patterns in Ants. *PLoS ONE*, **4**, e5919.
- Buffin, A., Deneubourg, J.-L. & Goldman, S.** 2011. Food flow and stock management in an ant colony/Flux alimentaire et gestion des stocks dans une colonie de fourmis.

- Bull, C. M., Godfrey, S. S. & Gordon, D. M.** 2012. Social networks and the spread of Salmonella in a sleepy lizard population. *Molecular Ecology*, **21**, 4386–4392.
- Byrne, R. W. & Whiten, A.** 1988. *Machiavellian intelligence: social expertise and the evolution of intellect in monkeys, apes, and humans*. Clarendon Press.
- Camazine, S., Deneubourg, J.-L., Franks, N. R., Sneyd, J., Theraula, G. & Bonabeau, E.** 2003. *Self-organization in biological systems*. Princeton University Press.
- Cantor, M. & Whitehead, H.** 2013. The interplay between social networks and culture: theoretically and among whales and dolphins. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, **368**,
- Cantor, M., Wedekin, L. L., Guimarães, P. R., Daura-Jorge, F. G., Rossi-Santos, M. R. & Simões-Lopes, P. C.** 2012. Disentangling social networks from spatiotemporal dynamics: the temporal structure of a dolphin society. *Animal Behaviour*, **84**, 641–651.
- Centola, D.** 2010. The Spread of Behavior in an Online Social Network Experiment. *Science*, **329**, 1194–1197.
- Cheney, D. & Seyfarth, R.** 1990. Attending to behaviour versus attending to knowledge: examining monkeys' attribution of mental states. *Animal Behaviour*, **40**, 742–753.
- Claidière, N., Messer, E. J. E., Hoppitt, W. & Whiten, A.** 2013. Diffusion Dynamics of Socially Learned Foraging Techniques in Squirrel Monkeys. *Current Biology*, **23**, 1251–1255.
- Clune, J., Mouret, J.-B. & Lipson, H.** 2013. The evolutionary origins of modularity. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **280**, 20122863.
- Colizza, V., Barrat, A., Barthélemy, M. & Vespignani, A.** 2006. The role of the airline transportation network in the prediction and predictability of global epidemics. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **103**, 2015–2020.
- Conradt, L. & Roper, T. J.** 2003. Group decision-making in animals. *Nature*, **421**, 155–158.
- Couzin, I. D. & Krause, J.** 2003. Self-Organization and Collective Behavior in Vertebrates. In: Vol Volume 32 pp. 1–75. Academic Press.
- Couzin, I. D., Krause, J., Franks, N. R. & Levin, S. A.** 2005. Effective leadership and decision-making in animal groups on the move. *Nature*, **433**, 513–516.
- Croft, D. P., Krause, J. & James, R.** 2004. Social networks in the guppy (*Poecilia reticulata*). *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, **271**, S516–S519.
- Cross, R. & Parker, A.** 2004. *The hidden power of social networks: Understanding how work really gets done in organizations*. Harvard Business Press.
- Czaczkes, T. J., Grüter, C., Jones, S. M. & Ratnieks, F. L. W.** 2011. Synergy between social and private information increases foraging efficiency in ants. *Biology Letters*, **7**, 521 – 524.

- Dall, S. R. X., Giraldeau, L.-A., Olsson, O., McNamara, J. M. & Stephens, D. W.** 2005. Information and its use by animals in evolutionary ecology. *Trends in Ecology & Evolution*, **20**, 187–193.
- Danchin, E., Giraldeau, L.-A., Valone, T. J. & Wagner, R. H.** 2004. Public information: from nosy neighbors to cultural evolution. *Science (New York, N.Y.)*, **305**, 487–491.
- Darwin, C.** 2013. *L'origine des espèces*. Seuil.
- Dawkins, R.** 2006. *The Selfish Gene: 30th Anniversary edition*. Oxford University Press.
- DeJordy, R., Borgatti, S. P., Roussin, C. & Halgin, D. S.** 2007. Visualizing Proximity Data. *Field Methods*, 239–263 vol. 19:
- Deneubourg, J. L. & Goss, S.** 1989. Collective patterns and decision-making. *Ethology Ecology & Evolution*, **1**, 295–311.
- Deneubourg, J. L., Lioni, A. & Detrain, C.** 2002. Dynamics of Aggregation and Emergence of Cooperation. *The Biological Bulletin*, **202**, 262–267.
- Detrain, C. & Deneubourg, J.-L.** 2006. Self-organized structures in a superorganism: do ants “behave” like molecules? *Physics of Life Reviews*, **3**, 162–187.
- Dias, B. G. & Ressler, K. J.** 2014. Parental olfactory experience influences behavior and neural structure in subsequent generations. *Nature Neuroscience*, **17**, 89–96.
- Dietz, E. J.** 1983. Permutation Tests for Association between Two Distance Matrices. *Systematic Zoology*, **32**, 21.
- Dindo, M., Thierry, B. & Whiten, A.** 2008. Social diffusion of novel foraging methods in brown capuchin monkeys (*Cebus apella*). *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **275**, 187–193.
- Dufour, V., Pelé, M., Neumann, M., Thierry, B. & Call, J.** 2009. Calculated reciprocity after all: computation behind token transfers in orang-utans. *Biology Letters*, **5**, 172–175.
- Dufour, V., Sueur, C., Whiten, A. & Buchanan-Smith, H. m.** 2011. The impact of moving to a novel environment on social networks, activity and wellbeing in two new world primates. *American Journal of Primatology*, **73**, 802–811.
- Espinas, A. V.** 1878. *Des sociétés animales*. G. Bailliére et cie.
- Farmer, J. D. & Foley, D.** 2009. The economy needs agent-based modelling. *Nature*, **460**, 685–686.
- Fincher, C. L. & Thornhill, R.** 2012. Parasite-stress promotes in-group assortative sociality: The cases of strong family ties and heightened religiosity. *Behavioral and Brain Sciences*, **35**, 61–79.
- Fischhoff, I., Dushoff, J., Sundaesan, S., Cordingley, J. & Rubenstein, D.** 2009. Reproductive status influences group size and persistence of bonds in male plains zebra (*Equus burchelli*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **63**, 1035–1043.

- Flack, J. C., Girvan, M., de Waal, F. B. M. & Krakauer, D. C.** 2006. Policing stabilizes construction of social niches in primates. *Nature*, **439**, 426–429.
- Formica, V. A., Wood, C. W., Larsen, W. B., Butterfield, R. E., Augat, M. E., Hougen, H. Y. & Brodie Iii, E. D.** 2012. Fitness consequences of social network position in a wild population of forked fungus beetles (*Bolitotherus cornutus*). *Journal of Evolutionary Biology*, **25**, 130–137.
- Franks, N. R. & Richardson, T.** 2006. Teaching in tandem-running ants. *Nature*, **439**, 153–153.
- Freeland, W. J.** 1976. Pathogens and the Evolution of Primate Sociality. *Biotropica*, **8**, 12–24.
- Freeland, W. J.** 1979. Primate Social Groups as Biological Islands. *Ecology*, **60**, 719–728.
- Fruteau, C., Voelkl, B., Damme, E. van & Noë, R.** 2009. Supply and demand determine the market value of food providers in wild vervet monkeys. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **106**, 12007–12012.
- Fruteau, C., Van Damme, E. & Noë, R.** 2013. Vervet Monkeys Solve a Multiplayer “Forbidden Circle Game” by Queuing to Learn Restraint. *Current Biology*,
- Gautrais, J., Michelena, P., Sibbald, A., Bon, R. & Deneubourg, J.-L.** 2007. Allelomimetic synchronization in Merino sheep. *Animal Behaviour*, **74**, 1443–1454.
- Gintis, H.** 2011. Gene–culture coevolution and the nature of human sociality. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, **366**, 878–888.
- Girvan, M. & Newman, M. E. J.** 2002. Community structure in social and biological networks. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **99**, 7821–7826.
- Godfrey, S. S.** 2013. Networks and the ecology of parasite transmission: A framework for wildlife parasitology. *International Journal for Parasitology: Parasites and Wildlife*, **2**, 235–245.
- Griffin, R. H. & Nunn, C. L.** 2012a. Community structure and the spread of infectious disease in primate social networks. *Evolutionary Ecology*, **26**, 779–800.
- Griffin, R. H. & Nunn, C. L.** 2012b. Community structure and the spread of infectious disease in primate social networks. *Evolutionary Ecology*, **26**, 779–800.
- Guide, M. U.** 1998. The mathworks. *Inc., Natick, MA*, **5**,
- Hamilton, W. D.** 1964. The genetical evolution of social behaviour. II. *Journal of theoretical biology*, **7**, 17–52.
- Hamilton, W. D.** 1971. Geometry for the selfish herd. *Journal of Theoretical Biology*, **31**, 295–311.

- Hansen, H., McDonald, D. B., Groves, P., Maier, J. A. K. & Ben-David, M.** 2009. Social Networks and the Formation and Maintenance of River Otter Groups. *Ethology*, **115**, 384–396.
- Hemelrijk, C. K.** 1990. A matrix partial correlation test used in investigations of reciprocity and other social interaction patterns at group level. *Journal of Theoretical Biology*, **143**, 405–420.
- Henrich, J. & Boyd, R.** 1998. The Evolution of Conformist Transmission and the Emergence of Between-Group Differences. *Evolution and Human Behavior*, **19**, 215–241.
- Hinde, R. A.** 1976. Interactions, Relationships and Social Structure. *Man*, **11**, 1–17.
- Hobson, E. A., Avery, M. L. & Wright, T. F.** 2013. An analytical framework for quantifying and testing patterns of temporal dynamics in social networks. *Animal Behaviour*, **85**, 83–96.
- Holme, P. & Saramäki, J.** 2012. Temporal networks. *Physics Reports*, **519**, 97–125.
- Hoppitt, W., Boogert, N. J. & Laland, K. N.** 2010. Detecting social transmission in networks. *Journal of Theoretical Biology*, **263**, 544–555.
- Huffman, M. A. & Chapman, C. A.** 2009. *Primate parasite ecology: the dynamics and study of host-parasite relationships*. Cambridge University Press.
- Jacobs, A., Sueur, C., Deneubourg, J. L. & Petit, O.** 2011. Social Network Influences Decision Making During Collective Movements in Brown Lemurs (*Eulemur fulvus fulvus*). *International Journal of Primatology*, **32**, 721–736.
- Janson, C. H. & Goldsmith, M. L.** 1995. Predicting group size in primates: foraging costs and predation risks. *Behav. Ecol.*, **6**, 326–336.
- Jeanson, R.** 2012. Long-term dynamics in proximity networks in ants. *Animal Behaviour*, **83**, 915–923.
- Jensen, P.** 2013. Transgenerational epigenetic effects on animal behaviour. *Progress in Biophysics and Molecular Biology*, **113**, 447–454.
- 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.
- Kappeler, P. M. & Schaik, C. P. van.** 2002. Evolution of Primate Social Systems. *International Journal of Primatology*, **23**, 707–740.
- Kashima, K., Ohtsuki, H. & Satake, A.** 2013. Fission-fusion bat behavior as a strategy for balancing the conflicting needs of maximizing information accuracy and minimizing infection risk. *Journal of Theoretical Biology*, **318**, 101–109.
- Kerth, G., Perony, N. & Schweitzer, F.** 2011. Bats are able to maintain long-term social relationships despite the high fission–fusion dynamics of their groups. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **278**, 2761–2767.

- King, A. J. & Sueur, C.** 2011. Where Next? Group Coordination and Collective Decision Making by Primates. *International Journal of Primatology*, **32**, 1245–1267.
- King, A. J., Sueur, C., Huchard, E. & Cowlshaw, G.** 2011. A rule-of-thumb based on social affiliation explains collective movements in desert baboons. *Animal Behaviour*, **82**, 1337–1345.
- Krackhardt, D. & Stern, R. N.** 1988. Informal Networks and Organizational Crises: An Experimental Simulation. *Social Psychology Quarterly*, **51**, 123.
- Krause, J. & Ruxton, G. D.** 2002. *Living in groups*. Oxford University Press.
- Krause, J., Croft, D. P. & James, R.** 2007a. Social network theory in the behavioural sciences: potential applications. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **62**, 15–27.
- Krause, J., Croft, D. & James, R.** 2007b. Social network theory in the behavioural sciences: potential applications. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **62**, 15–27.
- Krause, J., Lusseau, D. & James, R.** 2009. Animal social networks: an introduction. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **63**, 967–973.
- Krubitzer, L. & Stolzenberg, D. S.** 2014. The evolutionary masquerade: genetic and epigenetic contributions to the neocortex. *Current Opinion in Neurobiology*, **24**, 157–165.
- Kudo, H. & Dunbar, R. I. M.** 2001. Neocortex size and social network size in primates. *Animal Behaviour*, **62**, 711–722.
- Latora, V. & Marchiori, M.** 2007. A measure of centrality based on network efficiency. *New Journal of Physics*, **9**, 188.
- Leclerc, R. D.** 2008. Survival of the sparsest: robust gene networks are parsimonious. *Molecular Systems Biology*, **4**, 213.
- Lehmann, J. & Dunbar, R. I. M.** 2009. Network cohesion, group size and neocortex size in female-bonded Old World primates. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **276**, 4417–4422.
- Leve, M., Sueur, C., Petit, O., Hirata, S. & Matsuzawa, T.** 2013. Grooming Network in a Group of Captive Chimpanzees: Effect of the Wild or Captive Origin of Members. In: Vol 84 pp. 296–296. KARGER ALLSCHWILERSTRASSE 10, CH-4009 BASEL, SWITZERLAND.
- Lindenfors, P., Tullberg, B. S. & Biuw, M.** 2002. Phylogenetic analyses of sexual selection and sexual size dimorphism in pinnipeds. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **52**, 188–193.
- Lusseau, D. & Conradt, L.** 2009. The emergence of unshared consensus decisions in bottlenose dolphins. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **63**, 1067–1077.
- Lusseau, D. & Newman, M. E. J.** 2004. Identifying the role that animals play in their social networks. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, **271**, S477–S481.

- MacIntosh, A. J. J., Alados, C. L. & Huffman, M. A.** 2011. Fractal analysis of behaviour in a wild primate: behavioural complexity in health and disease. *Journal of The Royal Society Interface*,
- MacIntosh, A. J. J., Jacobs, A., Garcia, C., Shimizu, K., Mouri, K., Huffman, M. A. & Hernandez, A. D.** 2012. Monkeys in the Middle: Parasite Transmission through the Social Network of a Wild Primate. *PLoS ONE*, **7**, e51144.
- Manno, T. G.** 2008. Social networking in the Columbian ground squirrel, *Spermophilus columbianus*. *Animal Behaviour*, **75**, 1221–1228.
- Marcoux, M. & Lusseau, D.** 2013. Network modularity promotes cooperation. *Journal of Theoretical Biology*, **324**, 103–108.
- Matsuda, I., Zhang, P., Swedell, L., Mori, U., Tuuga, A., Bernard, H. & Sueur, C.** 2012. Comparisons of Intraunit Relationships in Nonhuman Primates Living in Multilevel Social Systems. *International Journal of Primatology*, **33**, 1038–1053.
- 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.
- Mery, F., Varela, S. A. M., Danchin, É., Blanchet, S., Parejo, D., Coolen, I. & Wagner, R. H.** 2009. Public Versus Personal Information for Mate Copying in an Invertebrate. *Current Biology*, **19**, 730–734.
- Molleman, L., Quiñones, A. E. & Weissing, F. J.** 2013. Cultural evolution of cooperation: The interplay between forms of social learning and group selection. *Evolution and Human Behavior*, **34**, 342–349.
- Naug, D.** 2009. Structure and resilience of the social network in an insect colony as a function of colony size. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **63**, 1023–1028.
- Newman, M. E.** 2003. The structure and function of complex networks. *SIAM review*, **45**, 167–256.
- Newman, M. E. J.** 2004. Analysis of weighted networks. *Physical Review E*, **70**, 056131.
- Newman, M. E. J.** 2006. Modularity and community structure in networks. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **103**, 8577–8582.
- Newman, M.** 2010. *Networks: An Introduction*. Oxford University Press.
- Noë, R. & Hammerstein, P.** 1995. Biological markets. *Trends in Ecology & Evolution*, **10**, 336–339.
- Nowak, M. A.** 2006. Five Rules for the Evolution of Cooperation. *Science*, **314**, 1560–1563.
- Nunn, C. L. & Altizer, S.** 2006. *Infectious diseases in primates: Behavior, ecology and evolution*. Oxford University Press.

- Nunn, C. L., Altizer, S. & Altizer, S. M.** 2006. *Infectious diseases in primates: behavior, ecology and evolution*. Oxford University Press.
- Ohtsuki, H., Hauert, C., Lieberman, E. & Nowak, M. A.** 2006. A simple rule for the evolution of cooperation on graphs and social networks. *Nature*, **441**, 502–505.
- Oltvai, Z. N. & Barabási, A.-L.** 2002. Life's Complexity Pyramid. *Science*, **298**, 763–764.
- Pasquaretta, C., Levé, M., Claidière, N., van de Waal, E., Whiten, A., MacIntosh, A.J.J., Pelé, M., Bergstrom, M.L., Borgeaud, C., Brosnan, S.F., Crofoot, M.C., Fedigan, L.M., Fichtel, C., Hopper, L.M., Mareno, M.C., Petit, O., Schnoell, A.V., Polizzi di Sorrentino, E., Thierry, B., Tiddi, B. & Sueur, C.** 2014. Social network in primates: smart and tolerant species have more efficient networks. *Proceedings of the National Academy of Sciences, U.S.A.*, soumis
- Pastor-Satorras, R. & Vespignani, A.** 2001. Epidemic Spreading in Scale-Free Networks. *Physical Review Letters*, **86**, 3200–3203.
- Petit, O. & Bon, R.** 2010. Decision-making processes: the case of collective movements. *Behavioural Processes*, **84**, 635–647.
- Petit, O., Bret, C., Sueur, C., Verrier, D. & Deneubourg, J.-L.** 2013. Social Structure of a Semi-Free Ranging Group of Mandrills *Mandrillus sphinx*: What Role for Central Individuals? In: Vol 84 pp. 311–311. KARGER ALLSCHWILERSTRASSE 10, CH-4009 BASEL, SWITZERLAND.
- Pinter-Wollman, N., Hobson, E. A., Smith, J. E., Edelman, A. J., Shizuka, D., Silva, S. de, Waters, J. S., Prager, S. D., Sasaki, T., Wittemyer, G., Fewell, J. & McDonald, D. B.** 2013. The dynamics of animal social networks: analytical, conceptual, and theoretical advances. *Behavioral Ecology*,
- Polizzi, E., Bergstrom, M., Crofoot, M., Fedigan, L., Izar, P., Perry, S., Petite, O., Thierry, B., Tiddi, B. & Tokuda, M.** 2013. Comparing Affiliative Relationships of Cebus and Sapajus Species: A Social Networking Approach. In: Vol 84 pp. 313–313. KARGER ALLSCHWILERSTRASSE 10, CH-4009 BASEL, SWITZERLAND.
- Ramos-Fernández, G., Boyer, D., Aureli, F. & Vick, L. G.** 2009. Association networks in spider monkeys (*Ateles geoffroyi*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **63**, 999–1013.
- Reader, S. M. & Laland, K. N.** 2002. Social intelligence, innovation, and enhanced brain size in primates. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **99**, 4436–4441.
- Richerson, P. J. & Boyd, R.** 2008. *Not By Genes Alone: How Culture Transformed Human Evolution*. University of Chicago Press.
- Ruckstuhl, K. E.** 2007. Sexual segregation in vertebrates: proximate and ultimate causes. *Integrative and Comparative Biology*, **47**, 245–257.
- Ruckstuhl, K. E. & Kokko, H.** 2002. Modelling sexual segregation in ungulates: effects of group size, activity budgets and synchrony. *Animal Behaviour*, **64**, 909–914.

- Rushmore, J., Caillaud, D., Matamba, L., Stumpf, R. M., Borgatti, S. P. & Altizer, S.** 2013. Social network analysis of wild chimpanzees provides insights for predicting infectious disease risk. *Journal of Animal Ecology*,
- Rutz, C., Burns, Z. T., James, R., Ismar, S. M. H., Burt, J., Otis, B., Bowen, J. & St Clair, J. J. H.** 2012. Automated mapping of social networks in wild birds. *Current Biology*, **22**, R669–R671.
- Saramäki, J., Leicht, E. A., López, E., Roberts, S. G. B., Reed-Tsochas, F. & Dunbar, R. I. M.** 2014. Persistence of social signatures in human communication. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 201308540.
- Sarasa, M., Serrano, E., Gonzalez, G., Granados, J.-E., Soriguer, R. C., Pérez, J. M. & Joachim, J.** 2009. Pseudoectoparasites: a new tool for exploring the relationship between host behaviour and ectoparasites. *Animal Behaviour*, **77**, 1351–1356.
- Savage-Rumbaugh, E. S. & Lewin, R.** 1994. *Kanzi: the ape at the brink of the human mind*. New York: Wiley.
- Schaik, C. P. van & Burkart, J. M.** 2011. Social learning and evolution: the cultural intelligence hypothesis. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, **366**, 1008–1016.
- Scott, J.** 2000. *Social network analysis: a handbook*. SAGE.
- Sen, P., Dasgupta, S., Chatterjee, A., Sreeram, P. A., Mukherjee, G. & Manna, S. S.** 2003. Small-world properties of the Indian railway network. *Physical Review E*, **67**, 036106.
- Sih, A., Hanser, S. & McHugh, K.** 2009. Social network theory: new insights and issues for behavioral ecologists. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **63**, 975–988.
- Silk, J. B., Alberts, S. C. & Altmann, J.** 2003. Social bonds of female baboons enhance infant survival. *Science (New York, N.Y.)*, **302**, 1231–1234.
- Snijders, T. A. B.** 2001. The Statistical Evaluation of Social Network Dynamics. *Sociological Methodology*, **31**, 361–395.
- Soltis, J., Boyd, R. & Richerson, P. J.** 1995. Can group-functional behaviors evolve by cultural group selection?: An empirical test. *Current Anthropology*, 473–494.
- Sparrowe, R. T., Liden, R. C., Wayne, S. J. & Kraimer, M. L.** 2001. Social Networks and the Performance of Individuals and Groups. *Academy of Management Journal*, **44**, 316–325.
- Stanton, M. A. & Mann, J.** 2012. Early Social Networks Predict Survival in Wild Bottlenose Dolphins. *PLoS ONE*, **7**, e47508.
- Stearns, S. C. & Hoekstra, R. F.** 2005. *Evolution: an introduction*. Oxford University Press Oxford.
- Sterck, E. H. M., Watts, D. P. & van Schaik, C. P.** 1997. The evolution of female social relationships in nonhuman primates. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **41**, 291–309.

Sueur, C. 2011. Social Network, Information Flow and Decision-Making Efficiency: A Comparison of Humans and Animals. In: *Social Networking and Community Behavior Modeling*,

Sueur, C. 2012. Viability of decision-making systems in human and animal groups. *Journal of Theoretical Biology*, **306**, 93–103.

Sueur, C. & Deneubourg, J.-L. 2011. Self-Organization in Primates: Understanding the Rules Underlying Collective Movements. *International Journal of Primatology*, **32**, 1413–1432.

Sueur, C. & Petit, O. 2008. Organization of Group Members at Departure Is Driven by Social Structure in Macaca. *International Journal of Primatology*, **29**, 1085–1098.

Sueur, C., Petit, O. & Deneubourg, J. L. 2009. Selective mimetism at departure in collective movements of Macaca tonkeana: an experimental and theoretical approach. *Animal Behaviour*, **78**, 1087–1095.

Sueur, C., Petit, O. & Deneubourg, J. L. 2010a. Short-term group fission processes in macaques: a social networking approach. *The Journal of Experimental Biology*, **213**, 1338–1346.

Sueur, C., Deneubourg, J.-L., Petit, O. & Couzin, I. D. 2010b. Differences in Nutrient Requirements Imply a Non-Linear Emergence of Leaders in Animal Groups. *PLoS Comput Biol*, **6**, e1000917.

Sueur, C., King, A. J., Conradt, L., Kerth, G., Lusseau, D., Mettke-Hofmann, C., Schaffner, C. M., Williams, L., Zinner, D. & Aureli, F. 2011a. Collective decision-making and fission–fusion dynamics: a conceptual framework. *Oikos*, **120**, 1608–1617.

Sueur, C., Jacobs, A., Amblard, F., Petit, O. & King, A. J. 2011b. How can social network analysis improve the study of primate behavior? *American Journal of Primatology*, **73**, 703–719.

Sueur, C., Jacobs, A., Amblard, F., Petit, O. & King, A. J. 2011c. How can social network analysis improve the study of primate behavior? *American Journal of Primatology*, **73**, 703–719.

Sueur, C., Deneubourg, J.-L., Petit, O. & Couzin, I. D. 2011d. Group size, grooming and fission in primates: A modeling approach based on group structure. *Journal of Theoretical Biology*, **273**, 156–166.

Sueur, C., Petit, O., De Marco, A., Jacobs, A. T., Watanabe, K. & Thierry, B. 2011e. A comparative network analysis of social style in macaques. *Animal Behaviour*, **82**, 845–852.

Sueur, C., Deneubourg, J.-L. & Petit, O. 2012. From Social Network (Centralized vs. Decentralized) to Collective Decision-Making (Unshared vs. Shared Consensus). *PLoS ONE*, **7**, e32566.

Sueur, C., King, A. J., Pelé, M. & Petit, O. 2014. Fast and Accurate Decisions as a Result of Scale-Free Network Properties in Two Primate Species. In: *Proceedings of the European*

Conference on Complex Systems 2012, Springer Proceedings in Complexity (Ed. by T. Gilbert, M. Kirkilionis, & G. Nicolis), pp. 579–584. Springer International Publishing.

Sumpter, D. J. 2006. The principles of collective animal behaviour. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, **361**, 5–22.

Tadić, B. 2001. Dynamics of directed graphs: the world-wide Web. *Physica A: Statistical Mechanics and its Applications*, **293**, 273–284.

Taguieff, P.-A. 2013. *Dictionnaire historique et critique du racisme*. PUF.

Team, Rd. C. 2005. R: A language and environment for statistical computing.

Thierry, B. 1990. Feedback loop between kinship and dominance: the macaque model. *Journal of Theoretical Biology*, **145**, 511–522.

Thierry, B., Iwaniuk, A. N. & Pellis, S. M. 2000. The Influence of Phylogeny on the Social Behaviour of Macaques (Primates: Cercopithecidae, genus *Macaca*). *Ethology*, **106**, 713–728.

Thierry, B., Singh, M. & Kaumanns, W. 2004. *Macaque societies: a model for the study of social organization*. Cambridge University Press.

Thornhill, R., Fincher, C. L. & Aran, D. 2009. Parasites, democratization, and the liberalization of values across contemporary countries. *Biological Reviews*, **84**, 113–131.

Tomasello, M. & Call, J. 2004. The role of humans in the cognitive development of apes revisited. *Animal cognition*, **7**, 213–215.

Traulsen, A. & Nowak, M. A. 2006. Evolution of cooperation by multilevel selection. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **103**, 10952–10955.

Trivers, R. 1985. *Social evolution*. Benjamin/Cummings Publishing Company Menlo Park.

Tuckwell, H. C., Toubiana, L. & Vibert, J.-F. 1998. Spatial epidemic network models with viral dynamics. *Physical Review E*, **57**, 2163–2169.

Van de Waal, E., Borgeaud, C. & Whiten, A. 2013a. Potent social learning and conformity shape a wild primate's foraging decisions. *Science*, **340**, 483–485.

Van de Waal, E., Claidière, N. & Whiten, A. 2013b. Social learning and spread of alternative means of opening an artificial fruit in four groups of vervet monkeys. *Animal Behaviour*, **85**, 71–76.

Van Schaik, C. P., Isler, K. & Burkart, J. M. 2012. Explaining brain size variation: from social to cultural brain. *Trends in Cognitive Sciences*, **16**, 277–284.

Visalberghi, E. 1987. Acquisition of Nut-Cracking Behaviour by 2 Capuchin Monkeys (<i>Cebus apella</i>). *Folia Primatologica*, **49**, 168–181.

Voelkl, B. & Noë, R. 2008. The influence of social structure on the propagation of social information in artificial primate groups: A graph-based simulation approach. *Journal of Theoretical Biology*, **252**, 77–86.

- Vugt, M. van & Ronay, R.** 2013. The evolutionary psychology of leadership: Theory, review, and roadmap. *Organizational Psychology Review*,
- Waal, F. de.** 2007. *Chimpanzee Politics: Power and Sex among Apes*. JHU Press.
- Wasserman, S. & Faust, K.** 1994. *Social network analysis: methods and applications*. Cambridge University Press.
- Waters, J. S. & Fewell, J. H.** 2012a. Information Processing in Social Insect Networks. *PLoS ONE*, **7**, e40337.
- Waters, J. S. & Fewell, J. H.** 2012b. Information Processing in Social Insect Networks. *PLoS ONE*, **7**, e40337.
- Watts, D. J.** 2004. *Six degrees: the science of a connected age*. New York N.Y.: W. W. Norton & Company.
- Weng, L., Menczer, F. & Ahn, Y.-Y.** 2013. Virality Prediction and Community Structure in Social Networks. *Scientific Reports*, **3**,
- Wey, T., Blumstein, D. T., Shen, W. & Jordán, F.** 2008. Social network analysis of animal behaviour: a promising tool for the study of sociality. *Animal Behaviour*, **75**, 333–344.
- Whitehead, H.** 2008. *Analyzing animal societies: quantitative methods for vertebrate social analysis*. University of Chicago Press.
- Whitehead, H.** 2009. SOCPROG programs: analysing animal social structures. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **63**, 765–778.
- Whiten, A. & Schaik, C. P. van.** 2007. The evolution of animal “cultures” and social intelligence. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, **362**, 603–620.
- Whiten, A., Goodall, J., McGrew, W. C., Nishida, T., Reynolds, V., Sugiyama, Y., Tutin, C. E., Wrangham, R. W. & Boesch, C.** 1999. Cultures in chimpanzees. *Nature*, **399**, 682–685.
- Wilson, E.** 1980. *0.(1975) Sociobiology: The New Synthesis*. Cambridge: Harvard.
- Wittemyer, G. & Getz, W. M.** 2007. Hierarchical dominance structure and social organization in African elephants, *Loxodonta africana*. *Animal Behaviour*, **73**, 671–681.
- Wittemyer, G., Douglas-Hamilton, I. & Getz, W. M.** 2005. The socioecology of elephants: analysis of the processes creating multitiered social structures. *Animal Behaviour*, **69**, 1357–1371.
- Wrangham, R. W.** 1980. An Ecological Model of Female-Bonded Primate Groups. *Behaviour*, **75**, 262–300.