

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À MONTRÉAL

ÉTUDE DES FACTEURS INFLUENÇANT LA STRUCTURE
SOCIALE DES FEMELLES D'UNE POPULATION
NATURELLE DE CHÈVRES DE MONTAGNE (*Oreamnos
americanus*)

MÉMOIRE

PRÉSENTÉ

COMME EXIGENCE PARTIELLE

DE LA MAÎTRISE EN BIOLOGIE

PAR

SOPHIE GODDE

MARS 2011

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À MONTRÉAL
Service des bibliothèques

Avertissement

La diffusion de ce mémoire se fait dans le respect des droits de son auteur, qui a signé le formulaire *Autorisation de reproduire et de diffuser un travail de recherche de cycles supérieurs* (SDU-522 – Rév.01-2006). Cette autorisation stipule que «conformément à l'article 11 du Règlement no 8 des études de cycles supérieurs, [l'auteur] concède à l'Université du Québec à Montréal une licence non exclusive d'utilisation et de publication de la totalité ou d'une partie importante de [son] travail de recherche pour des fins pédagogiques et non commerciales. Plus précisément, [l'auteur] autorise l'Université du Québec à Montréal à reproduire, diffuser, prêter, distribuer ou vendre des copies de [son] travail de recherche à des fins non commerciales sur quelque support que ce soit, y compris l'Internet. Cette licence et cette autorisation n'entraînent pas une renonciation de [la] part [de l'auteur] à [ses] droits moraux ni à [ses] droits de propriété intellectuelle. Sauf entente contraire, [l'auteur] conserve la liberté de diffuser et de commercialiser ou non ce travail dont [il] possède un exemplaire.»

REMERCIEMENTS

Je souhaiterais tout d'abord remercier mes co-directeurs, Denis Réale et Steeve Côté, pour leurs précieux conseils et pour leur soutien. Je remercie également Hal Whitehead qui m'a aidée pour la construction du nouvel indice d'association utilisé dans cette étude, ainsi que les membres de mon comité pour leurs remarques éclairées. Merci également à Lionel pour sa collaboration et sa patience, à tous les étudiants du laboratoire de Denis Réale sans qui ces deux années de dur labeur n'auraient pas été aussi agréables, en particulier Leïla et Caroline. Merci aux étudiants du laboratoire de Steeve Côté. Je n'oublie pas non plus tous les étudiants qui se sont succédé sur le terrain pour nous permettre d'avoir une base de données aussi complète sur les chèvres de montagne. Finalement, ce projet n'aurait pas vu le jour sans les organismes qui m'ont financée et qui ont financé les travaux de Caw Ridge : le Conseil de Recherches en Sciences Naturelles et en Génie du Canada, Alberta Fish and Wildlife Division, Alberta Conservation Association et Alberta Wildlife Enhancement Fund.

TABLE DES MATIÈRES

LISTE DES FIGURES	v
LISTE DES TABLEAUX	vi
RÉSUMÉ	vii
INTRODUCTION	1
NOTE SUR LE CHAPITRE	13
CHAPITRE I	
FEMALE MOUNTAIN GOATS (<i>OREAMNOS AMERICANUS</i>) ASSOCIATE ACCORDING TO KINSHIP AND REPRODUCTIVE STATUS	14
1.1 Introduction	15
1.2 Methods	18
1.2.1 Study species	18
1.2.2 Structure of the social network of female mountain goats	19
1.2.3 Factors influencing the strength of female associations	20
1.3 Results	22
1.4 Discussion	28
CONCLUSION	34
APPENDICE A	
CORRECTION DES BIAIS INDUITS PAR LE GRÉGARISME SUR LE « HALF- WEIGHT INDEX » (HWI) DANS LES ANALYSES DE RÉSEAUX SOCIAUX	40
A.1 Méthodes	40
A.1.1 Calcul des indices	40
A.1.2 Comparaison entre le HWI et le HWIG	41
A.2 Résultats	45
BIBLIOGRAPHIE	52

LISTE DES FIGURES

0.1	Exemple de réseau social issu de Krause, Croft & James (2007)	4
1.1	Factors influencing the social structure of female mountain goats from Caw Ridge (2005-2008) as shown by a regression tree	24
1.2	Factors influencing the social structure of female mountain goats >3 years from Caw Ridge (2005-2008) as shown by a regression tree	27
A.1	Détection d'un sous-groupe d'individus d'une population ayant des préférences d'association entre eux par le HWIG et le HWI selon plusieurs scénarios de gréganisme et une force croissante d'association entre compagnons . .	50
A.2	Corrélations entre les matrices contenant les valeurs des indices d'association pour chaque dyade d'une population et une matrice binaire	51

LISTE DES TABLEAUX

1.1	Comparison between the standard deviations of observed and random association matrices of females from 2005 to 2008	23
1.2	Mean association strength between mothers and daughters for 2005-2008	25
A.1	Définition des différentes classes de force d'association utilisées afin de créer un sous-groupe de compagnons dans une population	44
A.2	Pourcentage de fois qu'un individu est vu dans le premier groupe d'une observation selon la force d'association des compagnons et leur grégarisme	48

RÉSUMÉ

La vie en groupe impose à la fois des contraintes et confère des avantages aux individus. Lorsque les bénéfices supplantent les coûts, il peut y avoir formation d'un mode de vie social, dont les structures diffèrent selon les populations. Or, la structure sociale peut jouer un rôle déterminant sur la structure génétique, l'aptitude phénotypique des individus, ainsi que la diffusion de l'information ou la transmission de maladies. Nous avons utilisé une approche d'analyse des réseaux sociaux pour étudier la structure sociale d'une population naturelle de chèvres de montagne, en Alberta. Plus particulièrement nous souhaitions tester si les femelles apparentées s'associaient plus entre elles que des femelles non apparentées. De plus, nous voulions vérifier si les femelles s'associaient en fonction de leur similarité de masse corporelle, d'âge et de statut reproducteur. Nous basant sur les données de composition de groupes de chèvres entre 2005 et 2008, nous avons développé un nouvel indice, le « half-weight index corrigé » (HWIG) corrigeant les effets du grégarisme sur l'estimation de la force des associations. À l'aide de simulations, nous montrons que le HWIG produit des estimations beaucoup moins biaisées que l'indice le plus fréquemment utilisé, le « half-weight index ». Nous avons ensuite utilisé des arbres de régression pour déterminer l'effet des différents facteurs testés ainsi que leurs interactions sur la force des associations entre femelles. L'apparement et la similitude du statut reproducteur influençaient les associations entre femelles, mais leur importance différait selon leur classe d'âge : tandis que les femelles immatures s'associaient fortement avec leur mère, les femelles adultes qui s'étaient reproduites s'associaient principalement entre elles. Par contre, les dyades de femelles adultes non reproductrices et les dyades de femelles de statut reproducteur différent s'associaient en fonction de leur degré de parenté. Le HWIG nous a permis d'étudier les associations des individus sur plusieurs années indépendamment des différences individuelles et populationnelle de grégarisme selon les années. Nous avons utilisé pour la première fois, à notre connaissance, une approche multivariée pour décrire les associations entre individus. Nos résultats montrent que cette approche peut être pertinente lorsque l'on étudie la structure sociale d'une population, car elle apporte des informations sur la complexité des associations en mettant en évidence les interactions entre les facteurs qui les influencent. Mots clés : structure sociale, réseau social, chèvre de montagne, apparement, statut reproducteur, indice d'association.

INTRODUCTION

La vie en groupe impose des contraintes sur chaque individu. Par exemple, elle peut favoriser la compétition directe pour les ressources et provoquer l'apparition de situations conflictuelles. Par ailleurs, la transmission de maladies et de parasites est accrue par la proximité entre individus (Krause & Ruxton, 2002). Il existe cependant des avantages sélectifs à la vie en groupe. Les principaux bénéfices directs – en terme de survie et de reproduction de l'individu – sont la réduction du risque de prédation par l'augmentation des capacités de détection des prédateurs et l'effet de dilution, une meilleure exploitation des ressources par l'amélioration de la recherche de nourriture ou la chasse en groupe qui permet de tuer de plus grosses proies, et la facilitation de la recherche d'un partenaire sexuel (Krause & Ruxton, 2002). Comme le montrent certains de ces exemples, vivre en groupe peut favoriser la coopération entre les individus (Perrin, Coulon & Berre, 1993; Stander, 1992). L'altruisme peut également évoluer au sein de groupes. La sélection de parentèle permet d'expliquer l'évolution de tels comportements altruistes, qui augmentent généralement avec l'apparentement des individus (Hamilton, 1964a,b). L'altruisme peut évoluer car ces individus accroissent leur aptitude inclusive, qui est l'aptitude phénotypique d'un individu incluant son propre succès reproducteur et celui des individus qui lui sont apparentés (Hamilton, 1964a,b). L'évolution d'un acte altruiste est possible si le gain lié à cet acte en terme de bénéfices indirects est supérieur à son coût sur l'aptitude phénotypique directe individuelle; le gain est augmenté en fonction du coefficient d'apparentement entre l'émetteur et le récepteur de l'acte altruiste (Hamilton, 1964a,b).

Les individus peuvent former des groupes en s'associant de manière aléatoire, comme lors d'agrégations selon les ressources ou peuvent s'associer de manière non aléatoire, en montrant des préférences d'association (Whitehead, 2008). Or, les interactions ou

les associations entre individus forment la base des relations entre les membres d'une population, et l'ensemble de ces relations définit la structure sociale d'une population (Hinde, 1976). Les interactions répétées entre les individus d'un groupe peuvent mener, par exemple, au développement de relations de coopération, d'une hiérarchie de dominance qui peut réduire les conflits liés à la compétition, ou de transmission culturelle (Sundaresan *et al.*, 2007), pouvant permettre le maintien de la socialité. Ainsi, améliorer nos connaissances sur les patrons d'association et d'interaction interindividuelles et sur la manière dont ceux-ci affectent la structure des populations peut nous permettre d'approfondir notre compréhension de la fonction, de l'évolution et des implications des organisations sociales (Croft, James & Krause, 2008). L'analyse de réseaux sociaux, méthode statistique récente, permet justement d'étudier ce type particulier de relations, soit les interactions et/ou associations qui lient les individus de la même espèce vivant à proximité les uns des autres (Whitehead, 1997). Cette analyse permet de déterminer l'existence de structure dans un réseau social, les préférences d'association des individus dans ce réseau, ainsi que la position des individus dans la structure sociale et leur importance dans la stabilité de cette structure (Lusseau & Newman, 2004). L'analyse de réseaux sociaux permet de quantifier les différents aspects de la structure sociale (Sih, Hanser & McHugh, 2009), en plus d'apporter plus d'information sur les relations entre individus que les mesures traditionnelles de la structure sociale telles que la taille de groupe et le système de reproduction (Wey *et al.*, 2008). Contrairement à l'analyse de réseaux sociaux, ces mesures traditionnelles sont également limitées par le fait qu'elles présupposent que les individus ont tous le même impact sur la structure sociale (Wey *et al.*, 2008).

Principes de l'analyse des réseaux sociaux

Un réseau social synthétise les interactions entre individus. Il permet d'obtenir des analyses quantitatives et une représentation visuelle qui aident à la compréhension de la structure sociale des groupes (Croft, James & Krause, 2008). La relation (interaction ou association) au sein de chaque dyade est estimée par un indice de relation et est

présentée sous la forme d'une matrice dont les lignes et les colonnes sont les individus. L'indice d'association présent dans chaque cellule de la matrice décrit la force de la relation entre deux individus d'une dyade. Le réseau peut également être représenté graphiquement (figure 0.1) : les individus sont des points (appelés nœuds), et la relation qui les unit est indiquée par un lien entre les deux (Croft, James & Krause, 2008). L'un des principaux intérêts de l'analyse des réseaux sociaux est qu'elle permet de déterminer quantitativement si la manière dont s'associent les individus au sein d'une population est aléatoire ou pas (Whitehead, 2008), ce qui est le point de départ de toute étude sur la structure sociale d'une population. Il est possible ensuite d'obtenir différentes mesures sur cette structure, à différentes échelles : au niveau des groupes, sous-groupes, et individus (Wey *et al.*, 2008). Au niveau des groupes, par exemple, la cohésion du réseau détermine à quel point les individus d'une population sont reliés entre eux (Croft, James & Krause, 2008). Il est également possible de vérifier la présence de sous-groupes dans le réseau, encore appelés communautés, soit un ensemble d'individus fortement reliés entre eux et qui ont peu de liens avec les autres individus (Whitehead, 2008). Enfin, il existe des mesures individuelles qui permettent de déterminer la position des individus dans le réseau et l'effet potentiel qu'ils pourraient avoir sur les autres individus du réseau (Wey *et al.*, 2008). Finalement, grâce notamment à des analyses comme les tests de Mantel (Mantel, 1967), il est possible d'identifier les facteurs qui influencent les associations entre individus (Whitehead, 2008).

Applications de l'analyse des réseaux sociaux

L'analyse des réseaux sociaux a été conçue pour étudier les réseaux sociaux humains (Wasserman & Faust, 1994). Le livre de Marsden & Lin (1982) souligne l'importance de cette approche et son potentiel dans les études sociologiques. Cette technique est appliquée actuellement dans des domaines aussi variés que la sociologie (Rosenquist *et al.*, 2010), la santé humaine (Christakis & Fowler, 2007) et l'économie (Gürsakal *et al.*, 2009). L'analyse de réseaux sociaux a récemment été transposée aux sociétés animales avec des résultats très prometteurs, ouvrant de nouvelles perspectives et permettant un

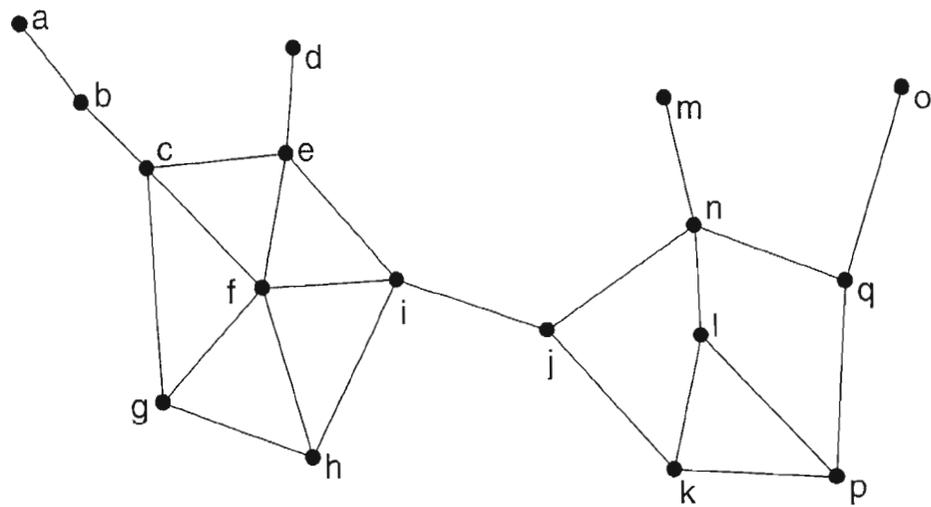


Figure 0.1 Exemple de réseau social issu de Krause, Croft & James (2007). Les individus sont représentés par des cercles, les segments reliant les individus correspondent aux associations entre individus.

regain d'intérêt pour les comportements sociaux (Krause, Croft & James, 2007). Ainsi, de récentes recherches ont appliqué cet outil et montré que, chez des groupes aussi variés que des poissons, des dauphins et des zèbres, les groupes avaient une structure sociale non aléatoire et fortement structurée (Croft *et al.*, 2005; Lusseau, 2003; Sundaresan *et al.*, 2007). Un nombre croissant d'études utilise cette technique afin de mieux comprendre les sociétés animales. Jusqu'à présent, les études ayant utilisé l'analyse des réseaux sociaux sont restées très descriptives, sans relier la structure du réseau social à des conséquences biologiques ou évolutives (Wey *et al.*, 2008). De plus, peu d'études ont comparé l'importance de différents facteurs et leurs interactions sur les associations entre les individus.

Phénomènes écologiques et réseaux sociaux

L'analyse de réseaux sociaux procure des mesures individuelles qui mettent en évidence le fait que tous les individus n'ont pas la même importance dans la structure sociale d'une population (Wey *et al.*, 2008). Ainsi, Lusseau & Newman (2004) ont établi chez les dauphins (*Tursiops spp*) que les individus qui avaient un « entregent » élevé – mesure de la centralité d'un individu dans son réseau social – étaient ceux qui faisaient les liens entre les communautés. De plus, grâce à la plus grande précision des analyses de réseaux sociaux, il est possible de mettre en évidence des liens entre les relations sociales et certains facteurs écologiques jusqu'alors insoupçonnés. Sundaresan *et al.* (2007) ont montré que la structure sociale des zèbres de Grévy (*Equus grevyi*) n'était pas aléatoire comme elle l'avait été précédemment décrite (Wittenberger, 1981), mais que les zèbres avaient de fortes préférences d'association et formaient au contraire des sous-groupes stables. Sundaresan *et al.* (2007) ont également utilisé cet outil pour comparer la structure sociale de deux espèces différentes. Ils ont comparé les structures sociales entre les zèbres de Grevy et les onagres (*Equus hemionus khur*). On pensait ces structures sociales très proches l'une de l'autre, mais cette étude a montré que ce n'était pas le cas ; les différences entre les deux structures sociales seraient liées aux différences environnementales entre les habitats des deux espèces. Autre exemple, Lusseau & Newman

(2004) ont comparé un réseau de dauphins (*Tursiops spp.*) aux réseaux sociaux humains ; ils ont trouvé des similitudes entre les deux réseaux, comme le fait que les deux espèces s'associaient en fonction de leur sexe et de leur âge. Par contre, contrairement aux humains, les dauphins qui avaient le plus de liens dans le réseau ne s'associent pas entre eux. D'autres études encore se sont focalisées sur l'analyse de la durée des associations et leurs liens potentiels avec des contraintes écologiques. Par exemple, Lusseau *et al.* (2003) ont montré que de telles relations chez des dauphins (*Tursiops spp.*) existaient et étaient peut-être liées à des contraintes écologiques : dans un système peu productif, les relations à long terme seraient privilégiées afin de permettre une coopération entre les individus. Enfin, certaines recherches se sont concentrées sur le lien entre la structure sociale et la transmission de maladies. Corner, Pfeiffer & Morris (2003) ont montré que la position sociale d'un individu influençait son risque d'être infecté par une maladie chez le phalanger renard (*Trichosurus vulpecula*). Hamede *et al.* (2009) ont montré, quant à eux, que le réseau social d'une population de diables de Tasmanie (*Sarcophilus harrisi*), réseau basé sur les contacts entre individus, montrait que tous les individus étaient connectés entre eux, ce qui rendait plus difficile l'éradication du cancer facial, maladie qui se transmet par contacts.

Relations entre classes d'individus

L'analyse de réseaux sociaux permet également d'étudier les relations entre classes d'individus (*e.g.*, liens de parenté, sexe, statut reproducteur, classes d'âge). Le lien de parenté est le facteur le plus naturellement impliqué dans les associations entre individus (Archie, Moss & Alberts, 2006; Gero, Engelhaupt & Whitehead, 2008; Widdig *et al.*, 2006). La sélection naturelle pourrait favoriser l'augmentation de la tolérance entre individus apparentés, car toute association entre individus procurerait une augmentation de leur aptitude phénotypique inclusive. De même, le regroupement entre apparentés pourrait évoluer car il permettrait d'améliorer la survie des individus qui sont proches génétiquement – par la coopération entre ces individus ou par les avantages de la vie en groupe tel que l'effet de dilution par exemple (Krause & Ruxton, 2002, voir plus haut).

D'un autre côté, chez certaines espèces, les individus évitent leurs apparentés. Cette stratégie permettrait d'éviter la consanguinité ou de limiter la compétition entre individus apparentés lorsque ceux-ci vivent dans un environnement où les ressources sont peu abondantes (Pollock, 1996). Plusieurs études ont ainsi vérifié si les indices d'association entre les individus étaient corrélés avec le lien de parenté entre les membres d'un réseau social, en utilisant notamment des tests de Mantel. Ainsi, Gero, Engelhaupt & Whitehead (2008) ont montré que les cachalots (*Physeter macrocephalus*) s'associaient de préférence avec des individus apparentés. Les éléphants d'Afrique (*Loxodonta africana*) forment des sociétés matriarcales dans lesquelles les fusions et les fissions sont influencées par l'apparentement génétique : au cours des événements de fission, les femelles restent avec leurs proches parents maternels, et les fusions se produisent entre les groupes dont les matriarches sont génétiquement liées (Archie, Moss & Alberts, 2006). Enfin, les lions de mer des Galàpagos (*Zalophus wollebaeki*) montrent une tolérance accrue envers les individus qui sont génétiquement proches d'eux (Wolf & Trillmich, 2008). Par contre, une étude sur les porcs a montré que ces derniers ne s'associaient pas avec leurs parents (Durrell *et al.*, 2004), mais selon les auteurs, ce résultat pouvait être causé par une trop faible proportion d'individus apparentés dans leur analyse.

D'autres facteurs que l'apparentement peuvent influencer la force des associations entre les individus (*i.e.* la propension de deux individus à être dans un même groupe). Ainsi chez de nombreuses espèces, notamment chez les Ongulés, les mâles et les femelles forment des groupes distincts (Côté & Festa-Bianchet, 2003; Ruckstuhl, 2007; Ruckstuhl & Neuhaus, 2002). Selon Ruckstuhl (1998), un fort dimorphisme sexuel pourrait causer cette ségrégation en créant une désynchronisation du budget temps des individus selon leur masse (différences inter-individuelles entre le temps passé à manger et le temps passé à ruminer, par exemple). Il est donc possible que la masse corporelle joue un rôle majeur dans l'association d'individus (Ruckstuhl, 1998, 1999; Ruckstuhl & Festa-Bianchet, 2001). De la même manière, des différences de masse pourraient expliquer la formation de groupes en fonction de l'âge (Ruckstuhl, 2007). Les différences de statut reproducteur entre femelles pourraient aussi influencer la manière dont celles-ci s'associent. Par exem-

ple, Ruckstuhl & Neuhaus (2002) ont montré que les femelles allaitantes passaient plus de temps à s'alimenter que les femelles non allaitantes chez quatre espèces d'ongulés (bouquetins, *Capra ibex* ; oryx, *Oryx gazella* ; mouflon d'Amérique, *Ovis canadensis* ; zèbre de Burchell, *Equus burchelli*). Une ségrégation des femelles en fonction de leur statut reproducteur pourrait résulter d'un manque de synchronisation causé par des différences de budget temps. Une sélection d'habitat différente par les femelles allaitantes pourrait également entraîner une ségrégation entre femelles de différents statuts reproducteurs (Barten, Bowyer & Jenkins, 2001; Walker, Parker & Gillingham, 2006). À l'aide d'une analyse de réseaux sociaux, Croft *et al.* (2005) ont montré que les guppies (*Poecilia reticulata*) interagissaient davantage avec des individus de taille similaire. Lusseau & Newman (2004) ont montré que les dauphins (*Tursiops spp.*) s'associaient en fonction de leur sexe mais aussi de leur âge. Gero *et al.* (2005), quant à eux, se sont demandé si la structure du réseau social de dauphins (*Physeter macrocephalus*) était liée à différentes activités comme la recherche de nourriture, le repos, les déplacements. Ils ont conclu que l'organisation sociale et le système d'accouplement imposaient des contraintes relationnelles qui différaient chez les mâles et les femelles, ce qui empêchait les individus de s'associer avec des partenaires de sexe opposé : les femelles s'associaient sur le court terme avec des femelles qui avaient le même statut reproducteur, et les mâles sur le long terme avec d'autres mâles.

Objectif de recherche et animal étudié

L'objectif principal de ce projet était d'étudier le réseau social des femelles de la population marquée de chèvres de montagne (*Oreamnos americanus*) de Caw Ridge (Alberta), une population qui est étudiée depuis 1988 (Festa-Bianchet & Côté, 2008). Les chèvres sont des individus sociaux qui forment des groupes instables, de type fusion-fission, c'est-à-dire que les groupes changent de composition et de taille régulièrement (Connor, Heithaus & Barre, 2001; Festa-Bianchet & Côté, 2008). La mise en évidence d'une structure sociale non aléatoire chez cette espèce ne peut passer que par l'analyse de réseaux sociaux. La chèvre de montagne est un ongulé alpin. Les mâles et les femelles adultes

sont discernables en raison de leur différence de masse, les mâles étant environ 30% plus gros que les femelles (Festa-Bianchet & Côté, 2008). Les chèvres de montagne se retrouvent parmi les régions les plus inhospitalières d'Amérique du Nord, soit les zones alpines proches des falaises où elles peuvent échapper aux prédateurs (Festa-Bianchet & Côté, 2008). Les femelles mettent bas entre la mi-mai et le début du mois de juin dans les populations naturelles. Dans la population de Caw Ridge, les femelles ont généralement leur premier petit à l'âge de quatre ou cinq ans et ne produisent qu'un chevreau par an (Côté & Festa-Bianchet, 2001). Les deux tiers des mâles et des femelles survivent jusqu'à l'âge d'un an (Festa-Bianchet & Côté, 2008). Le taux de survie est plus élevé entre un an et deux ans (il est de 84,7% chez les femelles et de 73,5% chez les mâles, Festa-Bianchet & Côté, 2008). Passé cet âge, le taux de survie des femelles est très élevé (Festa-Bianchet & Côté, 2008). Il y a une forte ségrégation spatiale entre les mâles et les femelles en dehors des périodes de rut, les femelles formant des groupes appelés « nurseries » avec les petits et les jeunes de 1 à 3 ans des deux sexes (Festa-Bianchet & Côté, 2008). Les chevreaux restent toujours très proches de leur mère (Festa-Bianchet & Côté, 2008). Les femelles s'isolent pour la mise bas et commencent à former de petits groupes début juin, après les naissances. La taille des groupes qu'elles forment est maximale au milieu de l'été (Festa-Bianchet & Côté, 2008). Seules les femelles ont été intégrées dans cette étude.

L'indice d'association le plus utilisé dans l'étude des réseaux sociaux est le « half-weight index » (HWI, Gero *et al.*, 2005; Lusseau *et al.*, 2003; Manno, 2008). Il est calculé à partir de la composition des groupes d'individus, de la manière suivante, pour chaque dyade d'individus « a » et « b » :

$$HWI_{ab} = \frac{x}{\frac{1}{2}(n_a + n_b)} \quad (1)$$

où x est le nombre de fois où deux individus « a » et « b » ont été vus ensemble, n_a est le nombre de fois où l'individu « a » a été observé, et n_b le nombre de fois où l'individu « b » a été observé (Cairns & Schwager, 1987). Il permet de contrôler certains types de

biais liés à l'échantillonnage (Cairns & Schwager, 1987), mais ne tient pas compte des différences de grégarisme, défini ici comme la taille moyenne des groupes dans lesquels un individu se retrouve. Ainsi, deux individus grégaires ont beaucoup de chances de se retrouver ensemble dans un grand groupe. Leur indice d'association calculé avec le HWI sera élevé. Le HWI indiquera donc que ces deux individus s'associent ensemble plus qu'aléatoirement. À l'inverse, deux individus peu grégaires auront tendance à être vus dans divers petits groupes, donc leur HWI sera peu élevé. Ceci a pour conséquence que deux individus grégaires auront automatiquement un indice d'association élevé, alors que deux individus peu grégaires auront un indice faible, même s'ils se retrouvent dans les mêmes petits groupes plus souvent qu'aléatoirement. Ainsi, à cause de ce phénomène de grégarisme, des facteurs autres que le grégarisme pouvant influencer les associations entre individus pourraient ne pas être détectés par le HWI.

Comme les femelles de la chèvre de montagne forment des groupes de tailles très diverses (de 1 à plus de 100 individus), à partir du HWI nous avons créé un nouvel indice d'association, le HWIG, qui tient compte des effets liés au grégarisme. Il se calcule de la manière suivante, pour chaque dyade d'individus « a » et « b » :

$$HWIG_{ab} = HWI_{ab} * \frac{\sum HWI}{\sum HWI_a * \sum HWI_b} \quad (2)$$

où $\sum HWI_a$ est la somme des indices d'association entre un individu « a » et tous les autres membres de la population, et $\sum HWI_b$ est la somme des indices d'association entre l'individu « b » et tous les autres membres de la population. Ces valeurs sont des estimations du grégarisme de l'individu cible (Whitehead, 2008). $\sum HWI$ correspond à la somme des indices d'association de toutes les dyades de la population et est une estimation du grégarisme de la population dans son ensemble. Si le HWIG entre deux individus est égal à un, alors ces individus s'associent de manière aléatoire, compte tenu de leur grégarisme. Si leur HWIG est supérieur à un, les deux individus montrent une préférence d'association l'un pour l'autre : ils sont plus souvent ensemble qu'aléatoirement. Enfin, si leur HWIG est inférieur à un, les deux individus se retrouvent

moins ensembles dans un même groupe par rapport à une association aléatoire.

Dans un premier temps, nous avons réalisé des simulations (en collaboration avec Lionel Humbert) pour tester la validité des deux indices HWI et HWIG. Le modèle de simulation de données sur les associations et les principaux résultats de cette étude sont présentés dans l'Appendice A. Ces résultats nous montrent que le HWIG est plus approprié à l'étude d'un réseau social montrant des différences marquées dans la taille des groupes. Nous avons ensuite étudié la structure sociale de femelles de la chèvre de montagne en utilisant le nouvel indice d'association HWIG. À partir des données de composition de groupes, nous avons construit un réseau social par année entre 2005 et 2008. La première étape de ce projet consistait à effectuer une étude exploratrice visant à confirmer l'existence d'un réseau social structuré. Selon nous, il existerait des préférences d'association entre les femelles au sein de la population. Pour chaque année, l'écart type entre les indices d'association observés chez les femelles devrait être supérieur à l'écart type des associations issues d'un réseau aléatoire. Cela indiquerait qu'il y a plus de dyades dont l'indice d'association observé est plus bas ou plus élevé que ce à quoi l'on pourrait s'attendre par un processus aléatoire (Lusseau *et al.*, 2003; Whitehead, 2008). En présence d'un réseau social des chèvres non aléatoire, il est possible d'étudier les différents facteurs qui pourraient influencer les différences d'associations entre dyades d'individus. Nous avons décidé de tester l'hypothèse selon laquelle l'apparement entre deux chèvres pourrait augmenter leur degré d'association. Des études précédentes indiquaient que les chèvres de montagne ne semblaient pas s'associer à long terme avec des individus apparentés (Festa-Bianchet & Côté, 2008). Cependant, il s'agissait d'informations qualitatives qu'il serait intéressant de vérifier de manière quantitative, d'autant plus que des associations allant jusqu'à quelques années sont possibles entre les mères et leurs jeunes (Festa-Bianchet & Côté, 2008). En effet, les relations mères-jeunes semblent plus longues dans le cas des chèvres de montagne que dans celui des mouflons, où l'on n'observe pas d'associations mère-jeunes après que ces derniers aient dépassé l'âge d'un an (Festa-Bianchet, 1991). Notre hypothèse est que les associations sont influencées par la proximité génétique. Nous nous attendons à ce qu'il y ait une corrélation positive

entre les indices d'association (HWIG) et les indices d'apparement : les dyades ayant des indices d'association élevés devraient être les dyades composées d'individus qui sont proches génétiquement. Enfin, au fil du temps, la force des associations peut changer. Ainsi, d'autres facteurs que l'apparement peuvent influencer la force des liens unissant deux individus. Nous nous attendons à ce qu'au moins un des facteurs suivants affecte la force de l'association entre deux individus et donc la valeur de leur indice d'association : la masse des individus, leur âge, et leur similitude au niveau de leur statut reproducteur. Les individus similaires devraient s'associer plus entre eux que des individus différents.

NOTE SUR LE CHAPITRE

Ce mémoire est présenté sous la forme d'un article scientifique qui sera soumis pour publication. Les auteurs sont Sophie Godde, Denis Réale et Steeve Côté.

CHAPITRE I

FEMALE MOUNTAIN GOATS (*OREAMNOS AMERICANUS*) ASSOCIATE ACCORDING TO KINSHIP AND REPRODUCTIVE STATUS

Social network approach is a useful tool to study associations and social structure in a population. We applied parts of this method to a population of marked female mountain goats (*Oreamnos americanus*), characterized by a fusion-fission social system in which associations between individuals are assumed to be weak. Despite the fluid social dynamic of fusion-fission species, individuals may show non-random associations. We analysed the composition of nursery groups of mountain goats from the Caw Ridge (Alberta, Canada) population from 2005 to 2008 to test whether kinship, reproductive status, age and differences in body mass may affect associations. We hypothesized that close kin should associate more than unrelated individuals. Furthermore, we expected females of similar reproductive status, age, or body mass to associate more than dissimilar individuals. We used the half-weight index correcting for differences in gregariousness (HWIG) to calculate associations between dyads of females. We tested for the effect of each factor and their interactions using a random-effect regression tree analysis. Females did not associate at random. Relatedness and similarity of reproductive status influenced female associations, but their importance differed according to age-class; whereas immature females associated strongly with their mothers, adult females associated mainly with females of similar reproductive status. However, non-reproductive adult females and females with different reproductive status associated according to their relatedness.

Reproductive females may associate because they share similar needs during lactation. Body mass did not influence associations between females. The HWIG index allowed us to carry out long-term monitoring of associations between individuals regardless of individual differences in gregariousness and year to year population variations in gregariousness. To our knowledge, this is the first time that a multivariate approach has been used to describe association preferences and our results revealed how this approach can be relevant when studying the social structure of a population, as it highlights the interactions between factors influencing associations.

1.1 Introduction

The social structure of a population can be defined as the set of relations between individuals within groups (Hinde, 1976). It describes the relations (*i.e.* associations and/or interactions) between individuals living near each other in a population (Whitehead, 1997). Therefore, repeated interactions between individuals within a group can lead, for example, to the development of cooperative relations, dominance hierarchy or cultural transmission (Croft *et al.*, 2006; Wey *et al.*, 2008). Social structure may also influence the biology of individuals or populations, for example by affecting individual fitness, gene flow or spatial distribution (Whitehead, 1997). In addition, the speed of transmission of information or diseases depends on the social structure of a population (Hamede *et al.*, 2009; Voelkl & Noë, 2008; Wey *et al.*, 2008). Social network approach is a powerful tool to describe the social structure of a population. It was originally developed to study human social networks (Wasserman & Faust, 1994), and has recently been applied to animals with very promising results, opening new perspectives and creating a resurgence of interest into the study of social behaviours (Krause, Croft & James, 2007).

The main question related to social network analysis is why and how individuals associate. Group stability varies between species. When groups are fluid, such as in species characterized by a fusion-fission system (Kummer, 1971), the mechanisms of association are not fully understood, though recent studies have shown that in taxa as diverse

as fishes, dolphins and zebras, social structure was non-random and highly structured (Croft *et al.*, 2005; Lusseau *et al.*, 2003; Sundaresan *et al.*, 2007). In fusion-fission social systems, associations are generally weak, but animals can show preferred associations. For example, the benefits/costs ratio of living in groups may be higher for kin than for non-kin individuals, and kin selection may have led to the evolution of stronger associations between kins than between non-kins (Hamilton, 1964a,b). For example, African elephants (*Loxodonta africana*) form matriarchal societies in which fusion and fission are influenced by genetic relatedness : during fission events females remain with their first order maternal relatives, and fusions occur most likely between groups whose matriarchs are genetically related (Archie, Moss & Alberts, 2006). In other species such as the striped dolphin (*Stenella coeruleoalba*, Gaspari *et al.*, 2007) and the red deer (*Cervus elaphus*, Albon *et al.*, 1992), females form groups according to their relatedness. However, individuals do not associate with kin in all gregarious species (pigs, Durrell *et al.*, 2004, ; long-tailed manakins, *Chiroxiphia linearis*, McDonald 2009 ; big brown bats, *Eptesicus fuscus*, Metheny *et al.* 2008). This association between close kin may be favoured when the level of aggressive interactions between individuals is high. Galapagos sea lions (*Zalophus wollebaeki*), for example, are aggressive and also show a higher tolerance for genetically similar individuals (Wolf & Trillmich, 2008). Female mountain goats (*Oreamnos americanus*) show very high levels of aggressiveness relative to other ungulates (Côté, 2000) and, as in sea lions, females may show higher tolerance towards their close kin than towards unrelated individuals.

Other factors than kin selection may explain non-random associations. Differences in body size between sexes could create differences in time budgets, which may in turn affect the synchronization of individuals and prevent them from forming cohesive groups (Ruckstuhl, 1998, 1999). Differences in body mass and size can also explain why individuals sometimes segregate by age (Ruckstuhl, 2007). Croft *et al.* (2005) showed that guppies (*Poecilia reticulata*) interacted more with individuals of similar body length than with other individuals. Differences in body mass and size may thus play a role in the association between individuals (Ruckstuhl, 1998, 1999; Ruckstuhl & Festa-Bianchet,

2001). Reproductive status (RS) could also influence female associations and group formation. Pregnant female bottlenose dolphins (*Tursiops spp.*) associate and stay together after their calves are born (Wells, Scott & Irvine, 1987). Ruckstuhl & Neuhaus (2002) showed that lactating females foraged longer than non-lactating females in four ungulate species (ibex, *Capra ibex*; oryx, *Oryx gazella*; bighorn sheep, *Ovis canadensis*; zebra, *Equus burchelli*), and so did female mountain goats (Hamel & Côté, 2008). Therefore, segregation of females of different reproductive status may result from a lack of synchronization generated by their different time budgets. Moreover, lactating females sometimes select different habitat than non-lactating females, which can lead to segregation as for example in Stone's sheep (*Ovis dalli stonei*, Walker, Parker & Gillingham, 2006) and caribou (*Rangifer tarandus*, Barten, Bowyer & Jenkins, 2001).

We used a long-term data set on group composition in the Caw Ridge mountain goat population to examine whether females show non-random associations and to determine which factors could affect preferences in their associations, if any. We investigated the role of relatedness, reproductive status, age, and body mass differences on association patterns. We first determined if the social structure of females was random or not. We then studied associations between dyads of females based on group membership (Lusseau, 2003; Sundaresan *et al.*, 2007). Although female mountain goats do not seem to show any strong long-term kin associations, some females have been seen in associations with their daughters for up to several years (Festa-Bianchet & Côté, 2008), and we expected that females would associate preferentially with close relatives. In addition, we expected that reproductive status and differences in age and body mass between females would affect their association patterns : similar individuals should associate more than dissimilar individuals. To analyse the social network of mountain goats we applied a random effect regression tree analysis, a multivariate method that also permitted to show interactions between the variables tested.

1.2 Methods

1.2.1 Study species

The study was conducted at Caw Ridge (54° N, 119° W), west-central Alberta, in the Canadian Rocky Mountains, between 1750 m and 2170 m elevation. The area used by the unhunted native population is about 28 km². The long-term study of mountain goats at Caw Ridge was initiated in 1988. Population size increased from 95 individuals in 1989 to 149 individuals in 2008 (S. Côté, unpublished data). Goats were captured from late May to mid-September each year in box traps. Individuals were weighed at capture and/or without being handled using electronic platform scales baited with salt (Bassano *et al.*, 2003). Individuals three years and older were chemically immobilized during capture. Kids have not been captured since 1998 because of a high risk of abandonment (Côté, Festa-Bianchet & Fournier, 1998). Thus, since 1993, 98% of individuals older than one year (100% of females) have been marked, and their age known. Ear tissue samples were taken for DNA analysis to confirm the relationship between a kid and its mother that was first determined in the field from visual observations (Mainguy, Côté & Coltman, 2009). Females generally produce their first kid at the age of four or five, and produce one kid annually (Côté & Festa-Bianchet, 2001). The intraspecific aggression rate in female mountain goats is the highest ever measured in nature for female ungulates (Fournier & Festa-Bianchet, 1995). Groups of goats are easily observable and are defined as associations of individuals whose nearest neighbour is at a maximum distance of 100 m. Females form small groups in early June, after giving birth; group sizes increase during the season until they reach their maximum size in the middle of summer (Festa-Bianchet & Côté, 2008). Groups were noted and their members were identified each day between mid-May and mid-September using spotting scopes (15-45 x) at distances ranging from 200 to 700 m (Festa-Bianchet & Côté, 2008). Adult males very rarely overlap with females during summer and, thus, were not included in the analyses.

1.2.2 Structure of the social network of female mountain goats

We studied associations between females that were at least one year old. Kids were not considered because they were always associated with their mothers (Festa-Bianchet & Côté, 2008). We used group composition data from 2005 to 2008 to build one network per year because the mean number of observed associations per dyad was large enough to obtain representative patterns of social relationships for each year (Whitehead, 2008). Group observations were carried out from 19 May 2005 to 18 September 2005, 9 May 2006 to 12 September 2006, 13 May 2007 to 13 September 2007 and 13 May 2008 to 15 September 2008. We only considered for the analyses groups in which all individuals were identified (427 groups in 2005, 394 in 2006, 282 in 2007 and 335 in 2008; Chilvers & Corkeron 2002; Lusseau *et al.* 2003) and females that were seen at least 15 times during each summer. Two animals were considered associated if they were seen in the same group.

To estimate the association between two individuals “a” and “b”, we first calculated the half-weight index (HWI) :

$$HWI_{ab} = \frac{x}{\frac{1}{2}(n_a + n_b)} \quad (1.1)$$

where x is the number of times individuals “a” and “b” were seen in the same group; n_a and n_b are the total number of times individuals “a” and “b” were seen (Whitehead, 2008). As gregariousness – defined as mean group size experienced by an individual – varied considerably during summer, between individuals during a summer, and between years (mean group size for 2005 : 42 ± 7 , 2006 : 30 ± 5 ; 2007 : 55 ± 12 ; 2008 : 54 ± 12), we used a new association index (HWIG) derived from HWI but correcting for the bias caused by gregariousness (Godde *et al.* unpublished data) :

$$HWIG_{ab} = HWI_{ab} * \frac{\sum HWI}{\sum HWI_a * \sum HWI_b} \quad (1.2)$$

where HWI_{ab} and $HWIG_{ab}$ are HWI and HWI corrected for gregariousness for the pair of individuals “a” and “b”, respectively. $\sum HWI_a$ and $\sum HWI_b$ represent the sum of all HWIs for individuals “a” and “b” including all individuals in the population, respectively (*i.e.* $\sum HWI_a$ is a measure of the gregariousness of individual “a”) and $\sum HWI$ is the sum of HWIs for all dyads of the population (*i.e.* a measure of the gregariousness of the whole population) (Whitehead, 2008). When HWIG for a dyad equals 1, the association between the two individuals is random given their gregariousness. If HWIG is <1 , the two individuals avoid each other, and when HWIG is >1 , the two individuals show association preference. To obtain an unbiased estimation of the gregariousness of a female, we calculated HWIGs by including all individuals. We then removed young males and females that were seen less than 15 times for the following analyses. We used weighted networks rather than binary networks (Franks, Ruxton & James, 2010; Whitehead, 2009), considering HWIG as a measure of the strength of the association between two individuals.

For each year, Monte Carlo permutation tests (Bejder, Fletcher & Bräger, 1998) modified by Whitehead, Bejder & Ottensmeyer (2005) were used to test for the randomness of the network. By permuting associations within samples we corrected for gregariousness, consequently for this analysis HWI was used instead of HWIG. Other factors such as demographic aspects – dispersion or death of individuals during the study period – were also taken into consideration by the permutation tests. Each observed association matrix (one per year between 2005 and 2008) was randomized 25,000 times using 1,000 flips per permutation. We compared the standard deviation of the observed association indices versus randomized ones to test (two-tailed test) for the null hypothesis that the network structure of females (each year) was random.

1.2.3 Factors influencing the strength of female associations

The same dyads were present during several years. Moreover, association data were not independent within years because transitivity could occur. For example, individuals “a” and “b” were often in the same groups and so were individuals “a” and “c”. As a

consequence, individuals “b” and “c” were also often in the same groups. With such kind of dependence, using mixed models or ANOVAs was not possible. That is why, using HWIGs, we constructed two regression trees (De’ath, 2002) with random effects (EM algorithm Sela & Simonoff, 2009), the first including all females, the second including only sexually mature, > 3 year old females. We carried out this second test to verify if mother-daughter associations remained significant after young females were removed from the data set. This allowed us to assess if adult females associated strongly with their mothers and to verify if the factors affecting associations between females of all ages were the same as those determining associations between adults only. The random effect multivariate regression tree is a non-parametric dichotomous approach to separate data according to the variable best explaining their distribution. For each new branch, the regression tree renews the calculation and separates data on the basis of the new variable best explaining the separation (Sela & Simonoff, 2009). Dyads were observed over several years, thus we included both members of a dyad as random effects as well as year (2005 to 2008). For each dyad, relatedness, age and body mass of each female, age and body mass differences, and similarity/difference in reproductive status were included as fixed effects in the model. Relatedness is the ‘minimal’, true genetic relatedness as calculated by Mainguy, Côté & Coltman (2009) (*i.e.* pedigree for a mother and her daughter = 0.5, for two sisters = 0.25, etc). For mass, only that of females ≥ 3 years old was used for the analyses. Mass was adjusted to July 15th according to the average growth rate over the summer and according to five age groups (3, 4, 5, 6 and > 7 years) and taking into account female reproductive status (Festa-Bianchet & Côté, 2008). Similarity in reproductive status was a categorical variable with five categories (“kid” = both females produced a kid which survived that particular summer; “kid dead” = both females produced a kid, but both kids died during that particular summer; “no kid” = neither of the females produced a kid; “mixed” = one female produced a kid (whatever the kid survived or not) and the other did not; and “mixed kid” = the two females produced a kid, one that survived, the other not). We created a category for females whose kid died because each year 90% of kid deaths occurred at the same period (within two weeks in late May-early June). The size of the trees (*i.e.* number of

nodes) was chosen according to the minimum cross-validation relative error (De'ath & Fabricius, 2000). We tested the significance of the nodes of the regression trees with post hoc Mantel tests (Mantel, 1967) because they take into account the non-independence of relationships within a group or population (Schnell, Watt & Douglas, 1985). For each year we tested correlations between HWIGs and variables identified by regression trees. We used the false discovery rate method to control for multiple tests (Benjamini & Hochberg, 1995). Calculations of the significance of the networks, HWIs, HWIGs, Monte Carlo permutation tests and Mantel tests were carried out using Socprog version 2.4 in Matlab v. 7.01 (The Mathworks, Inc. 2002). Random effect regression tree analyses were carried out using the procedure RE/EM in R v. 2.10 (CRAN, 2010).

1.3 Results

Each year, the standard deviation of the observed association matrix was higher than expected if the females associated at random (Table 1.1). This indicated that there were more extreme associations than what could be expected by chance alone; hence the networks were not random. All nodes of the regression tree were significant when all females were included in the model, and the mean HWIG of each category selected by the regression tree was higher than one (Figure 1.1). Relatedness explained the largest proportion of variation in HWIGs (Figure 1.1). Highly related females such as mothers and daughters had the strongest associations and thus relatedness appeared at the first node of the tree. This association was especially strong for <9 year old mothers (Figure 1.1; mean HWIG = 1.65). Mothers ≥ 9 years old associated less with their daughters than did younger mothers (Figure 1.1; mean HWIG = 1.21; Table 1.2). Daughters' age did not affect the strength of mother-daughters' associations as this variable was not selected by the regression tree (Figure 1.1).

Tableau 1.1 Comparison between the standard deviations of observed and random association matrices of female mountain goats at Caw Ridge (Alberta, Canada) from 2005 to 2008. p-value is the probability that the standard deviation of the observed matrix is higher than the random one.

Year	Standard deviation		p-value
	Observed	Random	
2005	0.15	0.14	0.99
2006	0.14	0.11	0.99
2007	0.15	0.14	1
2008	0.14	0.13	1

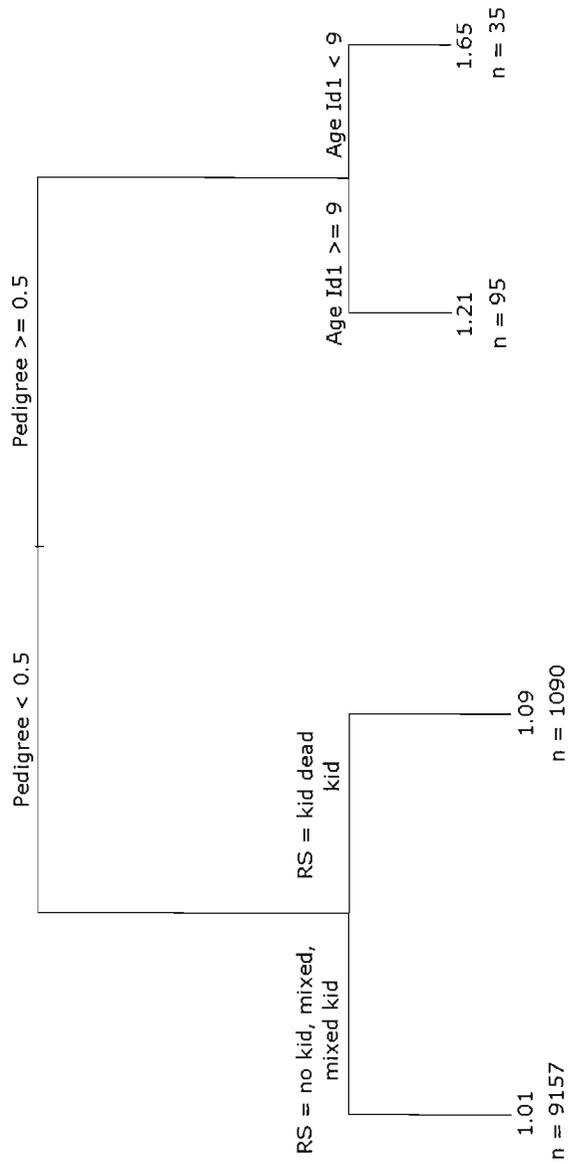


Figure 1.1 Factors influencing the social structure of female mountain goats from Caw Ridge (Alberta, Canada) (for 2005-2008) as shown by a regression tree. Values at the extremity of each branch stand for mean half-weight index correcting for gregariousness (HWIG) for the subgroup determined by the tree, and n provides the number of dyads in that category. Pedigree is the ‘minimal’ true genetic relatedness. RS indicates reproductive status : “kid” indicates that both individuals of a dyad reproduced and their kid survived; “kid dead” that both individuals of a dyad reproduced and lost their kids; “no kid” that both females of a dyad did not reproduce; “mixed” that one individual of the dyad reproduced while the other did not; and “mixed kid” that both females reproduced but one of the kid died. Age Id1 : age of the oldest female of the dyad.

Tableau 1.2 Mean association strength between mothers and daughters in female mountain goats from Caw Ridge (Alberta, Canada) as calculated with the half-weight index correcting for gregariousness (HWIG) for 2005-2008. \bar{m} refers to the averaged HWIG (standard deviation) and n refers to the number of dyads.

	Mothers \geq 9 years old		Mothers < 9 years old	
	yearling daughters	2 and 3 year old daughters	yearling daughters	2 and 3 year old daughters
\bar{m}	1.29 (0.41)	1.18 (0.32)	1.22 (0.61)	1.87 (0.70)
n	11	32	52	16
				17
				2

For less related females, the strongest associations were found for those whose kids survived and for those that both lost their kid (Figure 1.1 mean HWIG = 1.09). On the contrary, reproductive status did not influence associations between females of other reproductive status categories (*i.e.*, no kid, mixed, and mixed kid; mean HWIG = 1.01; Figure 1.1). In particular associations between two females which produced a kid but experienced different kid survivals associated less together than two females who produced a kid and experienced the same kid survival (*i.e.* both kids survived or both kids died) (“mixed kid” vs “kid” and “kid dead”; Figure 1.1 and Figure 1.2). Body mass did not influence the strength of associations (or it was less important than other factors) because this variable was not selected by the regression tree. Females did not associate according to age similarity.

In Figure 1.2, only adult females (≥ 4 years old) were included. Mantel tests were all significant except when testing for the second node in the left of the regression tree (Figure 1.2), for 2005 and 2007 ($p = 0.06$ for 2005 and $p = 0.1$ for 2007 vs $p < 0.001$ for 2006 and $p = 0.001$ for 2008). As in Figure 1.1, similarity of reproductive status and relatedness explained most of the variation in HWIGs, but the order in which they appeared in the model was reversed. Females with kids first associated based on the similarity of their reproductive status (Figure 1.2, right part of the regression tree, mean HWIG = 1.09. Females with dissimilar reproductive status and females that did not reproduce associated with each other independently of their reproductive status (mean HWIG = 1.01, left part of the regression tree; Figure 1.2). Among these females, mothers and daughters showed stronger associations than unrelated females (mean HWIG = 1.20, Figure 1.2), but this association was only significant for 2006 and 2008 ($p < 0.001$ for 2006 and $p = 0.001$ for 2008 vs $p = 0.06$ for 2005 and $p = 0.1$ for 2007). Thus, at least for some years, mothers and adult daughters associate more than unrelated individuals. Body mass did not influence the strength of associations because this variable was not selected by the regression tree. Moreover, individuals did not associate according to their age similarity.

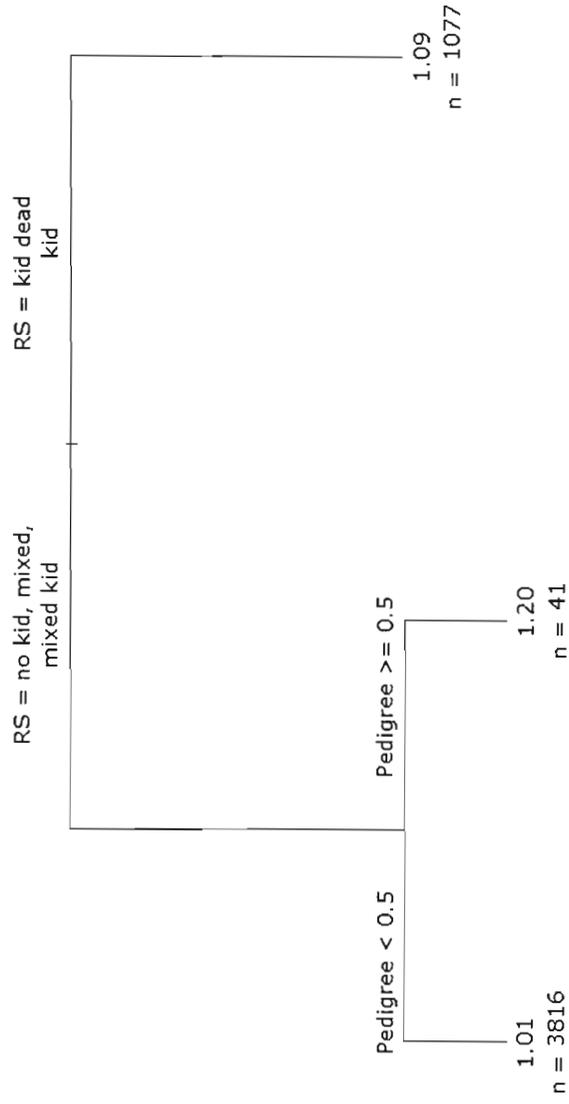


Figure 1.2 Factors influencing the social structure of female mountain goats > 3 years from Caw Ridge (Alberta, Canada) (for 2005-2008) as shown by a regression tree. Values at the extremity of each branch stand for mean half-weight index correcting for gregariousness (HWIG) for the subgroup determined by the tree, and n provides the number of dyads in that category. Pedigree is the ‘minimal’ true genetic relatedness. RS indicates reproductive status : “kid” indicates that both individuals of a dyad reproduced and their kid survived ; “kid dead” that both individuals of a dyad reproduced and lost their kids ; “no kid” that both females of a dyad did not reproduce ; “mixed” that one individual of the dyad reproduced while the other did not ; and “mixed kid” that both females reproduced but one of the kid died.

1.4 Discussion

We showed that the social network of female mountain goats was not random. Among all variables tested, genetic relatedness and similarity of reproductive status were the variables that best explained female associations, but their importance varied for sexually immature and adult females. Indeed, when all females were included in the model, mother-daughter associations showed the highest HWIG (Figure 1.1). When only adult females were included in the model, similarity of reproductive status became the most important variable explaining female association differences (Figure 1.2). Excluding younger females decreased dyad numbers by half and thus associations of immature females had a great influence on the results shown in Figure 1.1. These females were also less constrained by their reproductive status because they had not started to reproduce.

We tested kin associations because we hypothesized that a female would associate strongly with related females. Fitness benefits of being associated are higher for kin than for non kin individuals (Archie, Moss & Alberts, 2006). Such bonds between relatives, however, only occurred between mothers and daughters, and these associations may not be strong enough to occur between sisters or between more distant kin (Le Pendu *et al.*, 1995). In mountain goats, it is possible that daughters could benefit from associating with their mothers as females are very aggressive (Festa-Bianchet & Côté, 2008). Being in the same group as its mother could then provide a direct advantage in terms of protection from agonistic interactions with other group members. For example, Green, Griswold & Rothstein (1989) studied associations in bison (*Bison bison*) between mothers and daughters up to three years of age and showed that when mothers and daughters were in the same group, daughters were more often in the centre of the group and were less displaced by other individuals, which could decrease predation risk and increase foraging efficiency.

As for bison, immature female mountain goats associated with their mothers, whereas no such associations were observed when young were more than one year old in a bighorn

sheep population located in Southwestern Alberta (Festa-Bianchet, 1991). Our results confirm observations in which some female mountain goats have been seen in associations with their daughters for up to several years (Festa-Bianchet & Côté, 2008). Our study also provides new insights into mother-mature daughter associations : if associations between mothers and their adult daughters were weaker than associations between mothers and immature daughters, daughter's age should have replaced mothers's age in the second node on the right of the regression tree (Figure 1.1). This was not the case : mother-daughter associations showed high HWIG, independently of the age of the daughters. Thus, mothers and daughters associated strongly even when adults, especially when at least one of them did not reproduce (Figure 1.2; significant for 2006 and 2008). This result is interesting because it was only known that mother and daughter mountain goats remained associated during the first 2-3 years of life and not for a longer period (Festa-Bianchet & Côté, 2008).

Another interesting aspect of mother-daughter associations is that maternal age had an impact on the strength of associations with daughters, females < 9-year-old showing stronger associations with their daughters than older ones. Mother-daughter associations may be stronger for mothers < 9-year-old because older mothers had on average older daughters, and because associations may decline with daughters' age – as for indian ocean bottlenose dolphins (*Tursiops aduncus*; Smolker *et al.*, 1992) and red deer (Albon *et al.*, 1992). This hypothesis, however, does not hold, because mothers \geq 9-year-old associated less with their daughters than did younger mothers whatever daughters' age (*i.e.* daughter's age had no effect in the analyses). The same pattern of associations was found in a red deer population : bonds between old red deer mothers and daughters were weaker than those between young mothers and their daughters, but only at high population density (Albon *et al.*, 1992). The Caw Ridge goat population size has increased since 1989 (from 95 individuals in 1989 to 149 in 2008; S. Côté, unpublished data), so density was high during our study period (2005-2008), as for the red deer population. Density also influenced associations between mothers and yearling bighorn sheep but differently ; at low density, no bond between mothers and yearlings was observed,

whereas at high density mothers and yearlings showed strong association, particularly when mothers lost their kid (L'Heureux *et al.*, 1995).

Similarity of reproductive status also greatly influenced the strength of female associations, especially for adult females. We predicted that females of the same reproductive status would have stronger associations than females with different reproductive status. Adult females associated more together when both members of a dyad produced a kid that survived ("kid") and when both produced a kid that died ("kid dead"), but not when both members of a dyad were barren ("no kid"). Association preferences between reproducing females could lead to a reduction of predation risk, for example through the dilution effect (Hamilton, 1971). Indeed, if several kids are in the same group, the probability for a given kid to be preyed upon is diminished. Lactating females could also choose safer habitat (Ruckstuhl, 2007), which could lead to segregation between lactating and non-lactating females (Barten, Bowyer & Jenkins, 2001). Lactating mountain goats did stay approximately 20 meters closer to escape terrain than non-lactating females in June when kids are vulnerable (Hamel & Côté, 2007), but this distance was not large enough for lactating females to form separate groups. Previous studies on the same population have shown that lactating females spent more time foraging than non-reproductive females, reducing their time spent lying down (Hamel & Côté, 2008); this difference in activity budget could lead lactating females to associate and could generate segregation between lactating and non-reproductive females. On the other hand, lactating females foraged in the same areas and had a higher biting rate than non-lactating females (Hamel & Côté, 2009), which could allow females of both reproductive status to be in the same groups. Thus, lactating female mountain goats and non-reproductive ones did not segregate, even if lactating females seemed to prefer to associate with each other. Moreover, non-reproductive females associated with their mothers or daughters even if the latter had a kid (Figure 1.2), indicating that females who reproduced and females who did not could be in the same groups.

It is also interesting to note that two females who reproduced but had different reproductive status (*i.e.* one of the kids died or "mixed kid") associated less together than two

females who reproduced and had the same reproductive status (*i.e.* two females whose both kids survived or two females whose both kids died). Moreover, females whose kid died associated more together than with non-reproductive females. This suggests that females whose kid died showed different association behaviour than females whose kid survived and non-reproductive females. This suggests that the production of a kid has long-term effects over the summer on females time budget and energy needs, which may in turn affect association patterns among females. This is also a crucial methodological point, as some researchers studying associations or differences in foraging behaviour or segregation between females, separated females in only two categories – non-lactating vs lactating – without any precision on how they classified females who lost their kids (Bon & Campan, 1996) or classified them as non-lactating as soon as they lost their kid (Ruckstuhl, 1998; Ruckstuhl, Festa-Bianchet & Jorgenson, 2003). Bertrand *et al.* (1996) decided not to include females whose kid died in their analyses because they did not know how to classify them – lactating or not lactating. One should be cautious when including females whose kid died in another category instead of treating them as a separate class of individuals.

We also tested for the effect of body mass on patterns of association in female mountain goats because in many species animals associate according to phenotypic characteristics. For example, many fish species form shoals consisting of fishes with similar body length (Krause *et al.*, 2000). For most of these fish species, association preference for similar body length increase with predation risk. Grouping with individuals of similar body length could thus be a response against predators. Moreover, similar individuals in term of body mass may be more synchronised, which may thus enhance their foraging efficiency (Ruckstuhl, 1998, 1999). As there was large variation in adult female mass ($70 \pm 8\text{kg}$), we hypothesized that differences in body mass would lead adult females of similar body masses to associate more with each other. This was not the case. It is possible that female mass differences were not large enough for females to adopt different behaviours that could lead to changes in synchronization which would affect their associations. For example, Ruckstuhl & Neuhaus (2002) showed that there was a

threshold that male-female body mass differences should exceed for sexes to segregate. Alternatively, female differences in body mass may be highly heritable as in many other ungulate species (Pelletier *et al.*, 2007; Wilson & Réale, 2006), and associations between mothers and daughters may hide potential association patterns of females with different body masses.

We predicted that strong bonds would link individuals of the same age. Lactating bottlenose dolphins associate, so that their calves are raised together. This creates familiarity between calves, which leads to association by age in this population (Wells, Scott & Irvine, 1987). In polygynous species, a few males generally sire most of the offspring born in a particular year (McElligott *et al.*, 2001), so that paternal sisters of the same age are frequent. These same aged females may associate because of their relatedness or because of familiarity if they were raised together. Female rhesus macaques (*Macaca mulatta*) associate according to paternal sisterhood and age proximity (Widdig *et al.*, 2001). Mountain goats are polygynous (Mainguy *et al.*, 2009) and associate when they are lactating. They could thus show the same associations according to age. This was not the case. We already showed that female mountain goats did not associate with their paternal sisters, and they did not associate with same age individuals. These results suggest that female mountain goats did not associate according to their familiarity. As females associated strongly with their mothers, it is possible that females followed the group of their mother rather than following familiar individuals, which could prevent associations by age.

Finally, we did not use the HWI index, which is the most commonly used index to estimate association strength between individuals. We showed previously that HWIG was more appropriate than HWI because it was less biased than the former in the presence of strong differences in gregariousness between individuals or years (Godde *et al.*, unpublished data). This is the first time regression trees, to our knowledge, have been used to describe associations. Our results show how this approach can be relevant when studying the social structure of a population and when data are not independent. Our multivariate approach allowed us to show that relatedness and similarity of reproductive

status influenced the strength of the associations between female mountain goats. It also allowed us to test interactions between these factors, for example reproductive status influenced associations only for non mother-daughter dyads. However, our study was based on group composition data. By doing so, we implicitly assumed that all individuals in a group were associated and interacted together at a uniform rate and in the same manner (Whitehead & Dufault, 1999), which may not be the case as we do not know if females within a group were distributed randomly or formed sub-units determined by the factors studied. It would be interesting to test the same factors as in this study with a network built from associations defined as the nearest neighbor (Risenhoover & Bailey, 1985), for example, or from aggressive interactions. This would provide more precise information about the type of behaviours that shape relations within dyads – for example aggressive interaction or play behaviour.

The HWIG index allowed us to carry out long-term monitoring of associations between individuals regardless of individual differences in gregariousness and year to year population variations in gregariousness, which are major improvements for social structure analysis. Using regression trees, we highlighted an association pattern over several years in female mountain goats. This pattern was also verified for each year of the study, between 2005 and 2008. We validated some assumptions made from previous observations, such as the strong associations between females and their immature daughters or between lactating females. We also revealed new insights into the social structure of mountain goats : strong associations were found between females and their adult daughters, and the strength of the association between females and their daughters decreased with mother's age. This provides new orientations for future studies on this species, especially on the link between mothers and daughters. More research is needed, for example, to determine why the strength of association between mothers and daughters decreased in older mothers.

CONCLUSION

L'analyse des réseaux sociaux est une approche très efficace pour décrire la structure sociale d'une population. Elle permet d'étudier les associations entre dyades d'individus, qui sont les éléments clés de la structure sociale selon Hinde (1976). Cet outil offre plus d'informations sur la structure sociale d'une population que les méthodes traditionnelles telles que la taille des groupes et le système d'appariement, car il permet de quantifier les liens entre dyades d'individus alors que les autres méthodes supposaient une uniformité dans les relations entre individus (Wey *et al.*, 2008). La plupart des études ayant utilisé cette approche s'est limitée à une simple description de la structure sociale de population (Wey *et al.*, 2008). De plus, la puissance des résultats de l'analyse de réseau peut être limitée par le nombre de données disponibles (Whitehead, 2008), elle requiert donc souvent l'utilisation de grosses bases de données. Les possibilités d'analyses de la structure sociale d'une population dépendent de la qualité de l'information que l'on possède sur elle : si l'on ne peut identifier chaque individu, si l'âge, le sexe et les relations de parenté ne sont pas connus et la possibilité de rencontre de ces animaux est rare, alors peu d'analyses peuvent être réalisées. Inversement, lorsque plusieurs paramètres individuels sont connus, le champ de possibilités d'analyses devient énorme. Cependant, ce n'est souvent le cas que pour de petites populations ou des populations dans des habitats non naturels à partir desquelles il est difficile de généraliser (Whitehead, 2008). Nous disposons d'un nombre suffisant de données entre 2005 et 2008 pour que nos indices d'association soient représentatifs de la réalité. De plus, les nombreuses informations individuelles que nous possédions sur les femelles nous ont permis d'investiguer l'effet de plusieurs facteurs sur les associations des femelles ainsi que les interactions entre ces facteurs à l'aide d'un arbre de régression, ce que la plupart des études effectuées jusqu'à présent sur des populations naturelles ne pouvaient pas réaliser faute de données. L'objectif de notre étude était ainsi d'étudier la structure sociale des femelles de la

chèvre de montagne afin de déterminer si elles s'associaient de manière aléatoire ou si les groupes qu'elles formaient étaient influencés par des facteurs tels que l'apparentement, les similarités du statut reproducteur, leur masse, ou leur âge. Pour ce faire, nous avons utilisé les données de composition de groupes de 2005 à 2008 de la population de Caw Ridge, en Alberta. Nous avons construit un réseau annuel d'associations entre dyades de femelles. Pour chaque année, le réseau des femelles n'était pas aléatoire, ce qui nous a permis d'approfondir notre recherche et de vérifier si les différences d'associations entre les femelles étaient liées aux différents facteurs énoncés plus haut.

Les femelles de la chèvre de montagne forment des groupes dont la taille change au cours de l'été (Festa-Bianchet & Côté, 2008). De petits groupes se forment au printemps et laissent progressivement place à des groupes de plus en plus gros, pouvant rassembler l'ensemble des femelles de la population au mois d'août (Festa-Bianchet & Côté, 2008). Ces changements importants de taille de groupe ont pour conséquence que les femelles n'ont pas le même grégarisme. Or, les indices d'association utilisés dans la littérature, notamment le HWI (Gero *et al.*, 2005; Lusseau *et al.*, 2003; Schnell, Watt & Douglas, 1985), sont peu appropriés pour l'analyse des associations de ce type de population dans la mesure où ils ne prennent pas en compte ces différences de grégarisme entre individus. C'est pourquoi nous avons pris l'initiative de créer un nouvel indice d'association à partir du HWI, mais contrôlant pour les différences de grégarisme, le HWIG. Dans un premier temps, il nous a semblé primordial de vérifier la pertinence de notre nouvel indice et de déterminer en quelles circonstances celui-ci était plus approprié que le HWI (Appendice A). Nous avons donc simulé des populations dont une partie des individus montrait une préférence d'association entre eux (dits compagnons) alors que le reste de la population s'associait de manière aléatoire. Nous avons ensuite fait varier le grégarisme des compagnons. Les résultats montrent, dans le cas particulier où il n'y avait pas de différence de grégarisme entre les individus, que le HWIG détectait légèrement mieux l'existence du sous-groupe composé de compagnons. Ce résultat est étonnant car nous ne nous attendions pas à ce qu'en absence de différences de grégarisme entre les deux groupes d'individus, le HWI puisse déjà montrer des biais. Cependant, les différences

aléatoires de placement des individus dans des groupes de tailles différentes dans un modèle de population aléatoire sont suffisantes pour créer un biais de calcul de HWI. Le HWIG était moins influencé par le gréganisme que ne l'était le HWI puisqu'il accentuait moins les préférences d'association du sous groupe de compagnons lorsque ceux-ci étaient plus grégaires que le reste de la population. Enfin, le HWIG arrivait à détecter ces préférences d'association même lorsque les compagnons étaient moins grégaires que le reste de la population, alors que le HWI n'était pas capable de les détecter dans ce cas précis (Appendice A). Ainsi, il a été judicieux d'utiliser le HWIG car il a permis de faire ressortir des associations que le HWI n'aurait peut-être pas pu détecter.

Le fait d'estimer les associations de femelles de la chèvre de montagne pour chaque année entre 2005 et 2008 nous a permis de tester l'effet de variables qui diffèrent selon les années pour un même individu, par exemple son statut reproducteur, ce qui est impossible lorsque plusieurs années sont regroupées (Gero *et al.*, 2005; Lusseau *et al.*, 2003), comme c'est le cas lorsque le nombre de données par année est insuffisant pour obtenir un réseau représentatif de la structure réelle d'une population. Ceci nous a également permis de vérifier si les tendances que l'on identifiait sur les quatre années étaient observables à l'intérieur de chaque année, ce qui nous donnait une information supplémentaire sur la stabilité des facteurs qui influencent les associations selon les années. Grâce au HWIG et à une approche multivariée, nous avons montré que l'apparentement et le statut reproducteur étaient les variables qui influençaient le plus les associations entre les femelles de la chèvre de montagne, alors que la masse des individus et la proximité d'âge n'influençaient pas la force des associations. L'effet de l'apparentement se limite principalement aux associations mère-fille, des degrés plus faibles d'apparentement ne semblant pas favoriser d'associations entre individus. Ces résultats vont dans le même sens que ceux obtenus pour divers ongulés (Green, Griswold & Rothstein, 1989; Le Pendu *et al.*, 1995). Il est possible que comme chez les bisons (Green, Griswold & Rothstein, 1989), les filles soient moins agressées par les autres individus en présence de leur mère qu'en son absence. Nous avons également montré que l'apparentement et le statut reproducteur n'avaient pas la même importance pour toutes les femelles. L'ap-

parentement expliquait le mieux les associations des femelles sexuellement immatures, ces femelles s'associant préférentiellement avec leur mère. À l'inverse, pour les adultes, la similitude du statut reproducteur expliquait mieux la séparation des données d'associations, même si la force des relations mères-filles restait élevée. Les femelles adultes s'associaient d'abord en fonction de leur similitude de statut reproducteur : les femelles s'étant reproduites et dont le chevreau avait survécu à l'été s'associaient entre elles. Les femelles s'étant reproduites mais dont le juvénile est mort s'associaient également fortement entre elles, indiquant que ces individus ont un comportement différents des femelles dont le chevreau a survécu et des femelles qui ne se sont pas reproduites. Ce résultat montre que les femelles qui ont perdu leur jeune ont un comportement d'association différent par rapport aux autres femelles, ce qui est généralement négligé dans les études (Bon & Campan, 1996, mais voir Bertrand *et al.*, 1996). Nous recommandons la prudence lors de la catégorisation des femelles qui ont perdu leur jeune ; nous conseillons de les traiter comme une catégorie distincte des femelles allaitantes et des femelles non reproductrices.

Notre recherche montre la pertinence d'utiliser une approche multivariée non paramétrique lorsque l'on étudie la structure sociale d'une population. À notre connaissance, c'est la première fois que des arbres de régression sont utilisés pour décrire les associations entre individus et nos résultats montrent que ce type d'analyse peut être pertinent lorsque l'on étudie la structure sociale d'une population : notre approche multivariée a permis de montrer non seulement les facteurs qui ont influencé la force des associations entre les femelles de la chèvre de montagne – l'apparentement et la similitude du statut reproducteur – mais aussi les interactions entre ces facteurs – par exemple le statut reproducteur n'influence les associations que pour les dyades autres que mère-filles. Cela a permis de faire ressortir la complexité des liens entre individus de part les interactions des facteurs qui influencent leurs associations.

Notre étude est fondée sur des données de composition de groupe. Ce faisant, nous supposons implicitement que tous les individus dans un groupe étaient associés et interagissaient ensembles de la même manière et à un taux uniforme (Whitehead & Dufault,

1999), ce qui peut ne pas être le cas. En effet, en utilisant uniquement les données de composition de groupe, nous ne pouvions pas déterminer si les individus se répartissaient au sein des groupes de manière aléatoire ou formaient des sous-groupes déterminés par les facteurs étudiés (apparemment, statut reproducteur, etc.). Ceci est la principale limitation de cette étude. Il serait donc intéressant de tester les mêmes facteurs que dans notre étude, mais dans des réseaux construits à partir d'associations définies non plus par la présence dans un même groupe mais par la méthode du plus proche voisin (Risenhoover & Bailey, 1985) ou par les interactions entre les individus. Ceci permettrait, par exemple, de vérifier l'hypothèse selon laquelle les filles se tiendraient proches de leur mère afin de limiter les comportements agressifs qui pourraient être dirigés contre elles par d'autres femelles (Côté, 2000). Malgré cette limitation, nous avons posé les bases de la structure sociale chez les femelles de la chèvre de montagne. Il serait intéressant de déterminer si ces préférences d'associations observées apportent un avantage sélectif aux individus. De futures études pourraient s'intéresser à la question de savoir si la force des associations mères-filles (*i.e.* la valeur du HWIG, soit la propension des deux individus à être dans un même groupe indépendamment de leur grégarisme) affecte l'aptitude phénotypique des jeunes femelles en termes de survie ou de reproduction. Pour répondre à cette question, ces recherches pourraient comparer la relation entre la durée et la force du lien mère-fille pour chaque dyade mère-fille et l'aptitude phénotypique des filles mesurée par leur survie et leur succès reproducteur. Finalement, la taille de la population de chèvres à Caw Ridge a beaucoup augmenté depuis le début de son suivi – de 95 individus en 1989 à 149 individus en 2008. Or, la densité pouvant avoir un effet sur la taille des groupes (Raman, 1997), elle peut également avoir un impact sur les associations entre individus, comme le montrent Green, Griswold & Rothstein (1989). Il serait intéressant de vérifier si la force des associations entre les mères de plus de neuf ans et leurs filles était plus élevée au début des années 1990, lorsque la densité de la population était plus faible, que lors de notre étude. Ceci permettrait de confirmer l'influence de la densité de population sur la force des associations mères-filles. Cette comparaison sera facilitée par l'utilisation du HWIG qui est robuste aux biais liés aux différences de grégarisme qui pourraient être liées au changement de

densité de la population.

D'une manière plus générale, notre étude fait la lumière sur un problème lié aux indices d'associations utilisés dans l'analyse des réseaux sociaux que peu de recherches ont pris en compte (mais voir Pepper, Mitani & Watts, 1999, ainsi que Gero, Engelhaupt & Whitehead, 2008) : les différences de grégarisme entre individus et les différences de grégarisme pouvant exister au niveau de la population selon les années. Nous avons montré que le HWIG pouvait corriger les biais liés au grégarisme lors de l'estimation de la force d'association entre dyades. Nous recommandons son utilisation aux futures études qui s'intéresseront à la recherche des facteurs qui influencent la structure sociale des populations, comme cela a été le cas dans notre étude. Cet indice s'avèrera également pertinent lors de comparaisons d'une même population à différentes périodes de temps ou lors de comparaisons entre deux populations. Par contre, le HWIG ne sera pas approprié pour des recherches dont le grégarisme est un élément clé. Ainsi, par exemple, les études portant sur la transmission de maladie ne devraient pas utiliser un indice qui ôte l'effet du grégarisme. En effet, plus un individu est grégaire, plus il sera en contact avec les autres individus de la population et plus il aura de chances de contracter une maladie qui se propage par le contact. L'indice d'association qui devrait être utilisé dans ce cas-ci serait donc le HWI. Enfin, une approche non paramétrique multivariée comme les arbres de régression pourrait également être utilisée par de futures recherches, car ces derniers mettent en avant la complexité des associations en montrant les interactions entre les facteurs qui influencent ces associations, et offrent une représentation visuelle des résultats.

APPENDICE A

CORRECTION DES BIAIS INDUITS PAR LE GRÉGARISME SUR LE « HALF-WEIGHT INDEX » (HWI) DANS LES ANALYSES DE RÉSEAUX SOCIAUX

A.1 Méthodes

A.1.1 Calcul des indices

Le « half-weight index » (HWI) entre deux individus « a » et « b » est calculé comme suit :

$$HWI_{ab} = \frac{x}{\frac{1}{2}(n_a + n_b)} \quad (\text{A.1})$$

où x est le nombre de fois que les individus « a » et « b » ont été vus dans le même groupe, et n_a et n_b sont les nombres totaux de fois où « a » et « b » ont été vus pendant la période d'échantillonnage (Cairns & Schwager, 1987).

Quant au « half-weight index » corrigé pour le grégarisme (HWIG), il se calcule comme suit, pour deux individus « a » et « b » :

$$HWIG_{ab} = HWI_{ab} * \frac{\sum HWI}{\sum HWI_a * \sum HWI_b} \quad (\text{A.2})$$

où $\sum HWI_a$ et $\sum HWI_b$ sont la somme de tous les HWI pour les individus « a » et

« b », que l'on peut également considérer comme une mesure du grégarisme des individus « a » et « b » (Whitehead, 2008). $\sum HWI$ est la somme des HWI de toutes les dyades de l'étude. Le HWIG est égal à un quand l'association entre les deux individus est aléatoire compte tenu de leur grégarisme, il est inférieur à un quand les individus s'évitent et il est supérieur à un quand les individus montrent une préférence d'association l'un pour l'autre.

A.1.2 Comparaison entre le HWI et le HWIG

Afin de comparer les fiabilités des deux indices, nous avons simulé des populations dont le grégarisme des individus variait. Pour chaque population, un sous-groupe d'individus ayant des préférences entre eux – que nous nommerons compagnons – a été créé, le reste de la population n'ayant pas de préférences d'association. Nous avons simulé des situations dans lesquelles le grégarisme des compagnons différait comparé au reste de la population. Nous avons également fait varier la force des associations entre les compagnons, c'est-à-dire leur propension à se retrouver ensemble dans un même groupe. Finalement, nous avons vérifié si les deux indices étaient capables de détecter les compagnons dans chacune des situations. Ceci nous a permis de vérifier leur fiabilité et de tester si les variations de grégarisme les influençaient.

Pour chaque simulation, 1000 périodes d'observation d'une population de 100 individus ont été générées. Les périodes d'observation peuvent, par exemple, être considérées comme des journées d'observation dans une population. Le nombre de périodes et le nombre d'individus sont modifiables dans le modèle. Le modèle que nous avons mis en place fonctionne en créant des groupes de tailles variables pour chaque période d'observation en suivant une loi uniforme de probabilité, groupes dont la somme cumulée ne dépasse pas la taille de la population. La taille maximale et minimale des groupes sont des paramètres ajustables dans le modèle. Lors de la création du dernier groupe d'une période d'observation, si le nombre d'individus restant est plus faible que la taille de groupe minimale, alors ces individus sont considérés comme non observés durant cette période d'observation. Pour nos tests, la taille de groupe minimale a été fixée à deux

pour éviter d'avoir des observations d'individus isolés.

Les individus de la population ont été affectés aux groupes un à un. Le premier individu de chaque groupe a été choisi en fonction d'une loi normale de probabilité, sans remplacement. La moyenne des probabilités était de un sur la population (soit 0.01) avec un écart-type de un-demi sur la population (soit 0.005). Les autres individus ont été choisis selon la même probabilité pour les non-compagnons, ou selon une probabilité accrue pour les compagnons si un des individus précédemment affectés au groupe était un compagnon. Cette probabilité accrue, présentée au Tableau A1, correspond à une probabilité de base (loi normale avec les mêmes paramètres que pour le premier tirage) additionnée d'une force d'association telle que fixée au lancement du modèle. Cette force d'association correspond à la force du lien qui unit les compagnons, soit leur propension à se retrouver ensembles dans un même groupe. Quatre forces d'association ont été testées, allant de très faible (catégorie A) à très forte (catégorie D), tel qu'indiqué dans le Tableau A1. Ces forces d'associations ont été choisies pour avoir la plus grande amplitude possible afin de déterminer si une valeur seuil pour la détection des compagnons par les indices existait. Plus le nombre de compagnons augmentait dans un groupe, plus la probabilité qu'un autre compagnon soit choisi pour intégrer le groupe augmentait : la probabilité pour un compagnon d'être choisi correspondait à sa force d'association avec le dernier compagnon entré dans le groupe multiplié par le nombre de compagnons déjà présents dans le groupe. Nous avons simulé deux types de populations, l'une contenant 10% de compagnons, l'autre 30%. Ceci nous a permis de déterminer si la taille du sous-groupe de compagnons affectait la capacité des indices à détecter des associations non-aléatoires.

Nous avons simulé différents scénarios dans lesquels le grégarisme pouvait affecter la distribution des individus au sein des groupes. Dans le premier, les groupes ont été triés du plus grand au plus petit, avant la distribution des individus dans les groupes. Cette situation favorisait le regroupement des compagnons dans les grands groupes (donc les compagnons étaient plus grégaires que le reste de la population). Ensuite, en triant les groupes du plus petit au plus grand, nous avons forcé les compagnons à se regrouper

dans les petits groupes (c'est-à-dire les compagnons étaient moins grégaires que le reste de la population). Enfin, nous avons effectué un témoin dans lequel les groupes n'ont pas été classés selon leur taille, le grégarisme des compagnons étant alors similaire au reste de la population. Pour toutes ces situations, la matrice d'association n'a pas changé, ni le nombre ou l'identité des compagnons.

Le modèle ainsi décrit a été lancé 300 fois (simulant ainsi 300 populations) pour chacune des trois situations de grégarisme. Des tests préliminaires nous ont permis de vérifier l'effet de la taille de la population, du nombre de périodes d'observation et du nombre d'itérations sur la stabilité des résultats. À chaque itération, les probabilités liées aux individus ainsi que l'identité des compagnons changeaient, mais la force de leur association restait la même, de telle sorte que les différentes populations avaient les mêmes caractéristiques. À l'issue de chaque simulation, nous avons évalué si le HWI et le HWIG détectaient les compagnons pour chaque situation de grégarisme. Pour ce faire, les deux indices ont été calculés et les résultats ont été mis sous forme matricielle (individus x individus). Puis, un test de Mantel (Mantel, 1967, en suivant la méthode proposée par Legendre & Legendre 1998) était effectué entre une matrice binaire – affectant 1 pour les dyades de compagnons et 0 pour le reste des dyades – et chacune des deux matrices d'associations, calculées avec le HWI et le HWIG. Ceci nous a permis de tester si les indices d'association étaient plus élevés pour les associations entre les compagnons que pour les autres dyades. Nous avons également vérifié la fonctionnalité du modèle en calculant le pourcentage de fois où les compagnons et les non compagnons étaient présents dans le premier groupe pour tous les scénarios. Ceci nous a permis de vérifier si les compagnons se retrouvaient plus dans les premiers groupes que les autres individus. Les simulations et les statistiques ont été conduites avec le logiciel R (v. 2.11.1, CRAN 2010).

Tableau A.1 Définition des différentes classes de force d'association utilisées afin de créer un sous-groupe d'individus associés entre eux (dits compagnons) dans une population. Chaque classe correspond à une probabilité particulière d'affecter un compagnon à un groupe lorsqu'un autre compagnon vient juste d'être placé dans ce groupe (probabilité résultante). La probabilité résultante est estimée à partir de 100000 itérations avec remise des individus tirés. La première et la seconde colonne donnent les différentes classes de force d'association utilisées avec les valeurs ajoutées aux probabilités de tirages. Les deux colonnes suivantes donnent les probabilités résultantes pour les compagnons en fonction de leur représentation dans la population : plus ces probabilités sont élevées, plus la probabilité que des compagnons soient affectés à un même groupe augmente. La probabilité de base que deux individus soient dans un même groupe est issue d'une loi normale (moyenne : 0.01, écart type : 0.005)

Classes de force d'association	Probabilités résultantes	
	Probabilité ajoutée aux compagnons dans le modèle	10% de compagnons 30% de compagnons
0	0	0.04
A	0.01	0.09
B	0.05	0.22
C	0.2	0.47
D	0.9	0.74

A.2 Résultats

Pour tous les scénarios, le modèle s'est comporté tel qu'attendu, les compagnons étant intégrés aux groupes selon leurs probabilités d'association et leur grégarisme. En effet, le pourcentage de compagnons dans le premier groupe augmentait en fonction de la force d'association qui les unissait : plus la force qui les unissait augmentait, plus leur agrégation dans le premier groupe devenait forte car dès qu'un compagnon était tiré dans le premier groupe, les autres étaient choisis avec une probabilité plus forte (Tableau A2). Ainsi, dépendamment du tri effectué sur les groupes, les compagnons étaient bien plus grégaires (quand les groupes étaient triés du plus grand au plus petit), moins grégaires (quand les groupes étaient classés du plus petit au plus grand) ou sans différence de grégarisme par rapport au reste de la population (groupes non triés). De plus, les résultats pour les situations témoins (force d'association ajoutée aux compagnons égale à zéro) montrent que presque aucun sous-groupe de compagnons n'était alors détecté : dans toutes les situations étudiées, au maximum 8% des tests de Mantel étaient significatifs pour les deux indices (Figure 1A). Les résultats montrent que le HWIG permet une meilleure détection des compagnons que le HWI, surtout lorsque les compagnons sont peu grégaires. La capacité des deux indices à détecter les compagnons augmente avec la force d'association de ces individus entre eux (Figures A1 et A2). Cette augmentation de capacité de détection se traduit à la fois par un plus grand nombre de tests de Mantel significatifs (Figure A1) et par une augmentation de la corrélation entre la matrice 0-1 et la matrice contenant les valeurs des indices (Figure A2).

Quand le pourcentage de compagnons dans la population est faible (10%), le HWI et le HWIG répondent globalement de la même façon quand le grégarisme ne change pas et lorsque les compagnons ont un plus grand grégarisme que le reste de la population (Figures A1a et A1b partie gauche) : la détection des compagnons reste proche de zéro jusqu'à ce qu'un seuil de détection soit atteint. Une fois ce seuil atteint, la détection passe rapidement à 100%. Ce seuil de détection est différent pour les deux indices, le HWIG détectant plus facilement l'existence de compagnons lorsqu'il n'y a pas de

différence de grégarisme entre les compagnons et les non compagnons (98% de détection dès la force d'association de classe B contre 58% pour le HWI) alors que le HWI permet une meilleure détection des compagnons quand le grégarisme est plus important chez les compagnons (78% de détection pour la force d'association de classe A contre 61% pour le HWIG) (Figures A1a et A1b partie gauche). Pour les forces d'association qui se situent au-dessus de ces seuils, la détection est de 100% pour les deux indices. Le HWI semble donc surestimer de beaucoup les associations lorsque les compagnons sont grégaires, puisqu'il les détecte beaucoup mieux que lors de la situation témoin dans laquelle il n'y a aucune différence de grégarisme. Le HWIG est plus constant dans son estimation des associations et donc dans la détection des compagnons. Quand le grégarisme des compagnons est plus faible, seul le HWIG est capable de détecter les compagnons, cette détection n'étant de 100% qu'à partir d'une force d'association de classe C (Figure A1c partie gauche). L'utilisation du HWI ne permet pas de détecter les compagnons dans ce scénario. Le HWIG, encore une fois, est plus constant dans la détection des compagnons. Les corrélations entre les matrices de valeurs des indices et les matrices binaires augmentent graduellement avec la force d'association (Figure A2 partie gauche). Les corrélations ont des valeurs similaires pour les deux indices lorsqu'il n'y a pas de différence de grégarisme et lorsque le grégarisme est fort (Figures A2a et A2b partie gauche). Dans le cas où le grégarisme des compagnons est plus faible que le reste de la population, les valeurs de corrélation pour les deux indices restent faibles (Figure A2c partie gauche). Ces résultats montrent que le HWIG est plus constant dans sa détection des compagnons que ne l'est le HWI, dont la capacité de détection varie grandement en fonction du grégarisme des compagnons, lorsque ceux-ci correspondent à 10% de la population. C'est surtout vrai lorsque les compagnons sont moins grégaires que le reste de la population : dans ce cas, seul le HWIG est capable de les détecter.

Lorsque le nombre de compagnons dans la population augmente (30%), les résultats suivent les mêmes patrons qu'avec 10% de compagnons (Figure A1 partie gauche vs Figure A1 partie droite). Cependant, les seuils de détection pour les deux indices sont atteints pour des forces d'association plus faibles. Pour 30% de compagnons dans la

population, comme pour 10%, le HWIG est plus constant dans sa capacité de détecter les compagnons, alors que le HWI est fortement influencé par le grégarisme des compagnons, surtout lorsque ces derniers sont peu grégaires. Dans ce cas, le HWI se montre incapable de détecter le sous-groupe de compagnons, alors que le HWIG y parvient presque aussi bien que lorsqu'il n'y a pas de différence de grégarisme entre les compagnons et le reste de la population. Les valeurs des corrélations augmentent pour les deux indices avec la force des associations lorsque les compagnons ne diffèrent pas des autres dans leur grégarisme (Figure A2a partie droite). Pour un faible grégarisme des compagnons, la corrélation reste faible (inférieur à 10% pour les deux indices sauf pour la plus forte valeur d'association des compagnons pour le HWIG : 29% ; Figure A2c partie droite). Par contre, lorsque le grégarisme des compagnons est plus élevé, le HWI montre des corrélations plus élevées d'environ 30% par rapport au HWIG (Figure A2b partie droite). De même que pour 10% de compagnons dans la population, le HWIG est plus constant que le HWI lorsque le nombre de compagnons atteint 30% de la population, surtout lorsque les compagnons sont peu grégaires. Là encore, le HWI ne les détecte pas, alors que le HWIG y parvient.

Tableau A.2 Pourcentage de fois (moyenne \pm é.-t.) qu'un individu est vu dans le premier groupe d'une observation selon la force d'association des compagnons et leur grégarisme, pour deux proportions de compagnons dans la population (10 et 30%). Chaque pourcentage est calculé à partir de 300 simulations de populations, les groupes de chacune de ces populations ayant été observé pendant 1000 périodes. Lorsque le grégarisme est aléatoire, les compagnons (individus plus associés ensemble que le reste de la population) ne diffèrent pas dans leur grégarisme par rapport au reste de la population (pour chaque observation, les groupes n'ont pas été triés). « Compagnons plus grégaire » signifie que ces derniers sont plus grégaire que le reste de la population (pour chaque observation, les groupes sont triés du plus grand au plus petit). « Compagnons moins grégaire » signifie que ces derniers sont moins grégaire que le reste de la population (pour chaque observation, les groupes sont triés du plus petit au plus grand). Les forces d'association sont réparties en cinq classes croissantes (0, A, B, C, D, voir Tableau A1).

Grégarisme des compagnons par rapport au reste de la population	Classes des forces d'association	% de fois qu'un individu est tiré dans le premier groupe			
		10% de compagnons		30% de compagnons	
		Compagnons	Autres	Compagnons	Autres
Aléatoire	0	21 (1)	22 (1)	22 (2)	22 (1)
	A	22 (2)	21 (1)	23 (2)	21 (1)
	B	25 (2)	21 (1)	28 (2)	19 (1)
	C	30 (2)	20 (1)	33 (2)	17 (1)
	D	38 (3)	20 (1)	37 (3)	15 (1)

Continue sur la page suivante

Tableau A.2: Pourcentage de fois qu'un individu est vu dans le premier groupe (suite)

Grégarisme	Force d'association	10% de compagnons		30% de compagnons	
		Compagnons	Autres	Compagnons	Autres
Compagnons plus grégaires	0	51 (3)	51 (2)	51 (2)	51 (2)
	A	53 (3)	51 (2)	55 (3)	49 (2)
	B	58 (3)	50 (2)	63 (4)	46 (2)
	C	67 (4)	49 (2)	72 (4)	42 (2)
	D	75 (5)	48 (2)	77 (5)	40 (2)
Compagnons moins grégaires	0	5 (1)	5 (1)	5 (1)	5 (1)
	A	5 (1)	5 (1)	5 (1)	5 (1)
	B	5 (1)	5 (1)	6 (1)	4 (1)
	C	7 (1)	4 (1)	7 (1)	4 (1)
	D	9 (1)	4 (5)	8 (1)	3 (1)

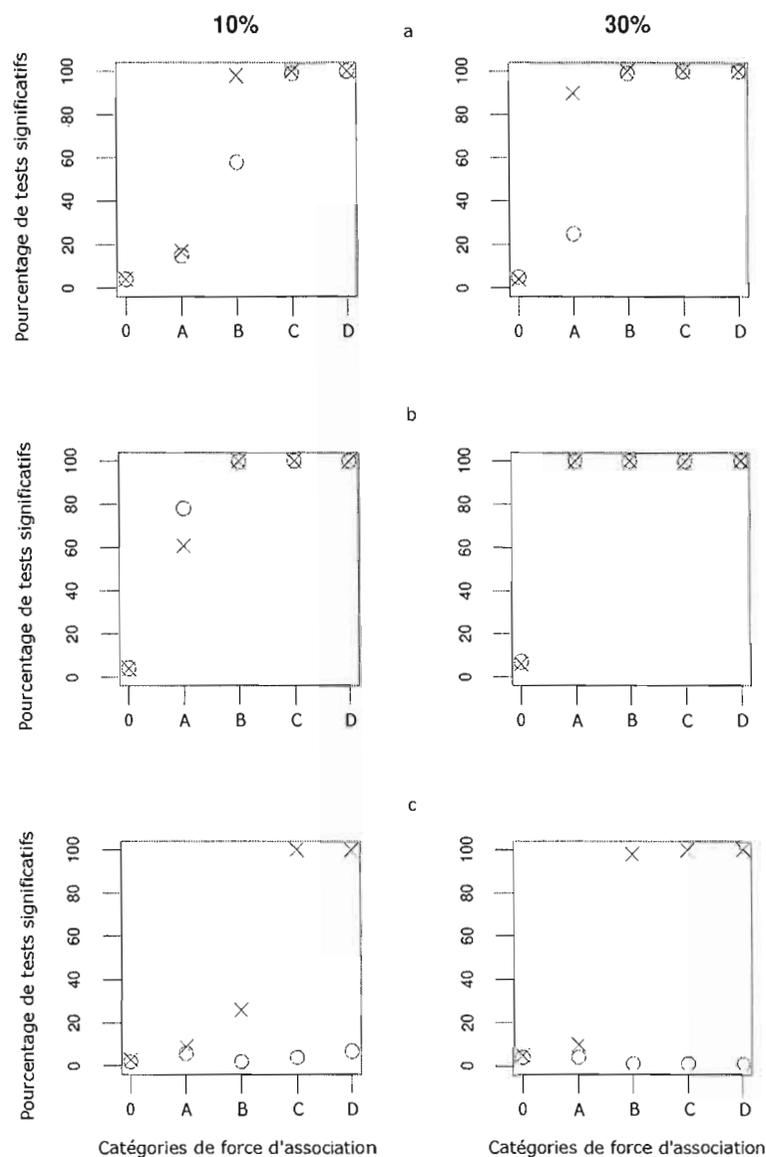


Figure A.1 Détection d'un sous-groupe d'individus d'une population ayant des préférences d'association entre eux (compagnons) par le HWIG (croix) et le HWI (cercles) selon plusieurs scénarios de grégairisme (a, b, et c) et une force croissante d'association entre compagnons (0, A, B, C, D, Tableau A.1). a = pas de différence de grégairisme entre compagnons et non-compagnons ; b = compagnons plus grégaires ; c = compagnons moins grégaires. À gauche 10% de compagnons, à droite 30%. L'axe des Y rapporte le pourcentage de tests de Mantel significatifs.

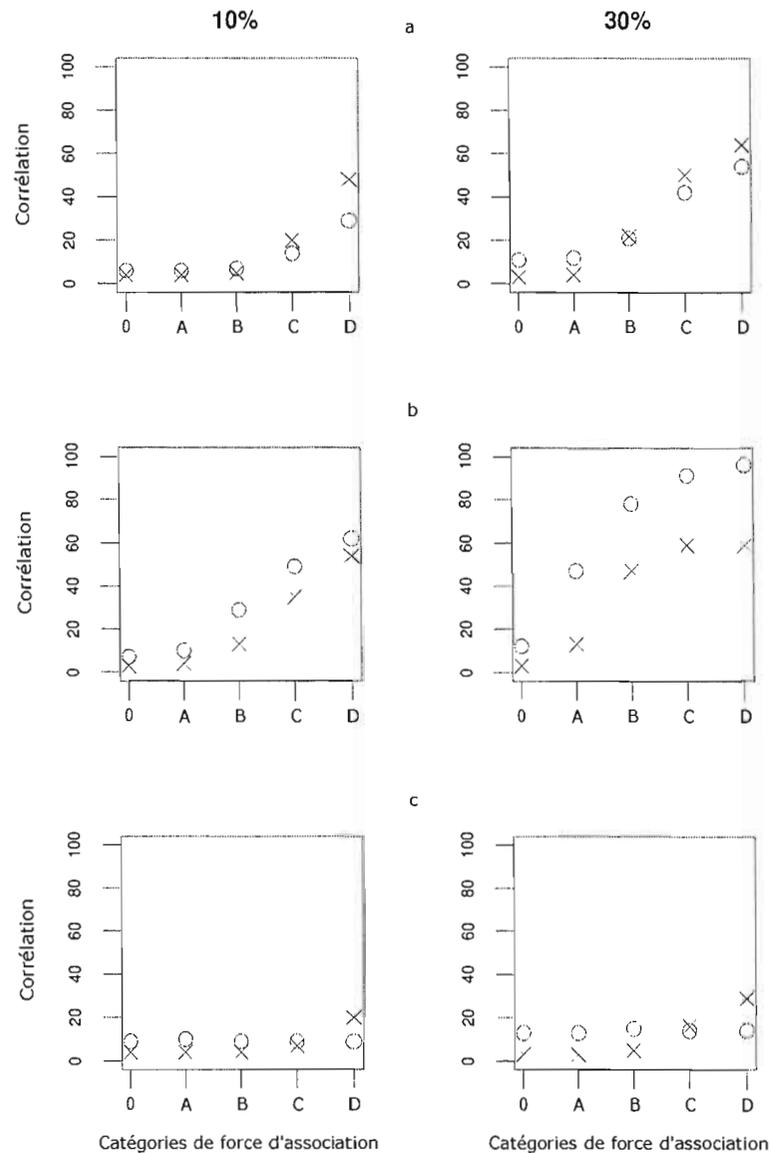


Figure A.2 Corrélations entre les matrices contenant les valeurs des indices d'association pour chaque dyade d'une population et une matrice binaire indiquant si les individus faisaient partie du groupe de compagnons (1) ou non (0) tel que rapporté par les tests de Mantel significatifs de la figure A.1. Cercles : HWI, croix : HWIG. a = pas de différence de grégarisme entre compagnons et non-compagnons ; b = compagnons plus grégaires ; c = compagnons moins grégaires. À gauche 10% de compagnons ; à droite 30%. La force de l'association entre compagnons varie de 0 à D (voir Tableau A.1).

Bibliographie

- Albon, S. D., H. J. Staines, F. E. Guinness, et T. H. Clutton-Brock. 1992. « Density-dependent changes in the spacing behaviour of female kin in red deer », *Journal of Animal Ecology*, no. 1, p. 131–137.
- Archie, E. A., C. J. Moss, et S. C. Alberts. 2006. « The ties that bind : genetic relatedness predicts the fission and fusion of social groups in wild African elephants », *Proceedings of the Royal Society of London. Series B : Biological Sciences*, vol. 273, no. 1586, p. 513–522.
- Barten, N. L., R. T. Bowyer, et K. J. Jenkins. 2001. « Habitat use by female caribou : tradeoffs associated with parturition », *The Journal of Wildlife Management*, vol. 65, no. 1, p. 77–92.
- Bassano, B., A. von Hardenberg, F. Pelletier, et G. Gobbi. 2003. « A method to weigh free-ranging ungulates without handling », *Wildlife Society Bulletin*, vol. 31, no. 4, p. 1205–1209.
- Bejder, L., D. Fletcher, et S. Bräger. 1998. « A method for testing association patterns of social animals », *Animal Behaviour*, vol. 56, no. 3, p. 719–725.
- Benjamini, Y. et Y. Hochberg. 1995. « Controlling the false discovery rate : a practical and powerful approach to multiple testing », *Journal of the Royal Statistical Society. Series B (Methodological)*, vol. 57, no. 1, p. 289–300.
- Bertrand, M. R., A. J. DeNicola, S. R. Beissinger, et R. K. Swihart. 1996. « Effects of parturition on home ranges and social affiliations of female white-tailed deer », *The Journal of Wildlife Management*, vol. 60, no. 4, p. 899–909.

- Bon, R. et R. Campan. 1996. « Unexplained sexual segregation in polygamous ungulates : a defense of an ontogenetic approach », *Behavioural Processes*, vol. 38, no. 2, p. 131–154.
- Cairns, S. J. et S. J. Schwager. 1987. « A comparison of association indices », *Animal Behaviour*, vol. 35, no. 5, p. 1454–1469.
- Chilvers, B. L. et P. J. Corkeron. 2002. « Association patterns of bottlenose dolphins (*Tursiops aduncus*) off Point Lookout, Queensland, Australia », *Canadian Journal of Zoology*, vol. 80, no. 6, p. 973–979.
- Christakis, N. A. et J. H. Fowler. 2007. « The spread of obesity in a large social network over 32 years », *New England Journal of Medicine*, vol. 357, no. 4, p. 370–379.
- Connor, R. C., M. R. Heithaus, et L. M. Barre. 2001. « Complex social structure, alliance stability and mating access in a bottlenose dolphin ‘super-alliance’ », *Proceedings of the Royal Society of London. Series B : Biological Sciences*, vol. 268, no. 1464, p. 263–267.
- Corner, L. A. L., D. U. Pfeiffer, et R. S. Morris. 2003. « Social-network analysis of *Mycobacterium bovis* transmission among captive brushtail possums (*Trichosurus vulpecula*) », *Preventive veterinary medicine*, vol. 59, no. 3, p. 147–167.
- Côté, S. D. 2000. « Dominance hierarchies in female mountain goats : stability, aggressiveness and determinants of rank », *Behaviour*, vol. 137, no. 11, p. 1541–1566.
- Côté, S. D. et M. Festa-Bianchet. 2001. « Reproductive success in female mountain goats : the influence of age and social rank », *Animal Behaviour*, vol. 62, no. 1, p. 173–181.
- . 2003. *Wild Mammals of North America : Biology, Management and Conservation*, chapitre Mountain goat (*Oreamnos americanus*), p. 1061–1075. John Hopkins University Press.

- Côté, S. D., M. Festa-Bianchet, et F. Fournier. 1998. « Life-history effects of chemical immobilization and radiocollars on mountain goats », *The Journal of Wildlife Management*, vol. 62, no. 2, p. 745–752.
- Croft, D. P., R. James, et J. Krause. 2008. *Exploring animal social networks*. Princeton University Press. 192 p.
- Croft, D. P., R. James, P. O. R. Thomas, C. Hathaway, D. Mawdsley, K. N. Laland, et J. Krause. 2006. « Social structure and co-operative interactions in a wild population of guppies (*Poecilia reticulata*) », *Behavioral Ecology and Sociobiology*, vol. 59, no. 5, p. 644–650.
- Croft, D. P., R. James, A. J. W. Ward, M. S. Botham, D. Mawdsley, et J. Krause. 2005. « Assortative interactions and social networks in fish », *Oecologia*, vol. 143, no. 2, p. 211–219.
- De'ath, G. 2002. « Multivariate regression trees : a new technique for modeling species-environment relationships », *Ecology*, vol. 83, no. 4, p. 1105–1117.
- De'ath, G. et K. E. Fabricius. 2000. « Classification and regression trees : a powerful yet simple technique for ecological data analysis », *Ecology*, vol. 81, no. 11, p. 3178–3192.
- Durrell, J. L., I. A. Sneddon, N. E. O'connell, et H. Whitehead. 2004. « Do pigs form preferential associations ? », *Applied Animal Behaviour Science*, vol. 89, no. 1-2, p. 41–52.
- Festa-Bianchet, M. 1991. « The social system of bighorn sheep : grouping patterns, kinship and female dominance rank », *Animal Behaviour*, vol. 42, no. 1, p. 71–82.
- Festa-Bianchet, M. et S. D. Côté. 2008. *Mountain goats : ecology, behavior, and conservation of an alpine ungulate*. Island Press. 265 p.
- Fournier, F. et M. Festa-Bianchet. 1995. « Social dominance in adult female mountain goats », *Animal Behaviour*, vol. 49, no. 6, p. 1449–1459.

- Franks, D. W., G. D. Ruxton, et R. James. 2010. « Sampling animal association networks with the gambit of the group », *Behavioral Ecology and Sociobiology*, vol. 64, no. 3, p. 493–503.
- Gaspari, S., A. Azzellino, S. Airoidi, et A. Hoelzel. 2007. « Social kin associations and genetic structuring of striped dolphin populations (*Stenella coeruleoalba*) in the Mediterranean Sea », *Molecular Ecology*, vol. 16, no. 14, p. 2922–2933.
- Gero, S., L. Bejder, H. Whitehead, J. Mann, et R. C. Connor. 2005. « Behaviourally specific preferred associations in bottlenose dolphins, *Tursiops spp.* », *Canadian Journal of Zoology*, vol. 83, no. 12, p. 1566–1573.
- Gero, S., D. Engelhaupt, et H. Whitehead. 2008. « Heterogeneous social associations within a sperm whale, *Physeter macrocephalus*, unit reflect pairwise relatedness », *Behavioral Ecology and Sociobiology*, vol. 63, no. 1, p. 143–151.
- Green, W. C. H., J. G. Griswold, et A. Rothstein. 1989. « Post-weaning associations among bison mothers and daughters », *Animal Behaviour*, vol. 38, no. 5, p. 847–858.
- Gürsakal, N., A. Oguzlar, Z. B. Aydin, et S. Tuzunturk. 2009. « Measuring trust in an intra-organisational context using Social Network Analysis », *International Journal of Management and Enterprise Development*, vol. 6, no. 4, p. 494–512.
- Hamede, R. K., J. Bashford, H. McCallum, et M. Jones. 2009. « Contact networks in a wild Tasmanian devil (*Sarcophilus harrisii*) population : using social network analysis to reveal seasonal variability in social behaviour and its implications for transmission of devil facial tumour disease », *Ecology letters*, vol. 12, no. 11, p. 1147–1157.
- Hamel, S. et S. D. Côté. 2007. « Habitat use patterns in relation to escape terrain : are alpine ungulate females trading off better foraging sites for safety ? », *Canadian Journal of Zoology*, vol. 85, no. 9, p. 933–943.
- . 2008. « Trade-offs in activity budget in an alpine ungulate : contrasting lactating and nonlactating females », *Animal Behaviour*, vol. 75, no. 1, p. 217–227.

- . 2009. « Foraging decisions in a capital breeder : trade-offs between mass gain and lactation », *Oecologia*, vol. 161, no. 2, p. 421–432.
- Hamilton, W. D. 1964a. « The genetical evolution of social behaviour, I », *Journal of Theoretical Biology*, vol. 7, no. 1, p. 1–16.
- . 1964b. « The genetical evolution of social behaviour, II », *Journal of Theoretical Biology*, vol. 7, no. 1, p. 17–52.
- . 1971. « Geometry for the selfish herd », *Journal of Theoretical Biology*, vol. 31, no. 2, p. 295–311.
- Hinde, R. A. 1976. « Interactions, relationships and social structure », *Man*, New Series, vol. 11, no. 1, p. 1–17.
- Krause, J., R. K. Butlin, N. Peuhkuri, et V. L. Pritchard. 2000. « The social organization of fish shoals : a test of the predictive power of laboratory experiments for the field », *Biological Reviews*, vol. 75, no. 4, p. 477–501.
- Krause, J., D. P. Croft, et R. James. 2007. « Social network theory in the behavioural sciences : potential applications », *Behavioral Ecology and Sociobiology*, vol. 62, no. 1, p. 15–27.
- Krause, J. et G. D. Ruxton. 2002. *Living in groups*. Oxford University Press. 210 p.
- Kummer, H. 1971. *Primate societies : group techniques of ecological adaptation*. Aldine. 160 p.
- Le Pendu, Y., L. Briedermann, J.-F. Gerard, et M. L. Maublanc. 1995. « Inter-individual associations and social structure of a mouflon population (*Ovis orientalis musimon*) », *Behavioural Processes*, vol. 34, no. 1, p. 67–80.
- Legendre, P. et L. Legendre. 1998. *Numerical Ecology*. Elsevier Science. 853 p.
- L'Heureux, N., M. Lucherini, M. Festa-Bianchet, et J. T. Jorgenson. 1995. « Density-dependent mother-yearling association in bighorn sheep », *Animal Behaviour*, vol. 49, no. 4, p. 901–910.

- Lusseau, D. 2003. « The emergent properties of a dolphin social network », *Proceedings of the Royal Society of London. Series B : Biological Sciences*, vol. 270, no. Suppl. 2, p. s186–s188.
- Lusseau, D. et M. E. J. Newman. 2004. « Identifying the role that animals play in their social networks », *Proceedings of the Royal Society of London. Series B : Biological Sciences*, vol. 271, no. Suppl. 6, p. s477–s481.
- Lusseau, D., K. Schneider, O. J. Boisseau, P. Haase, E. Slooten, et S. M. Dawson. 2003. « The bottlenose dolphin community of Doubtful Sound features a large proportion of long-lasting associations », *Behavioral Ecology and Sociobiology*, vol. 54, no. 4, p. 396–405.
- Mainguy, J., S. D. Côté, et D. W. Coltman. 2009. « Multilocus heterozygosity, parental relatedness and individual fitness components in a wild mountain goat, *Oreamnos americanus* population », *Molecular Ecology*, vol. 18, no. 10, p. 2297–2306.
- Mainguy, J., S. D. Côté, M. Festa-Bianchet, et D. W. Coltman. 2009. « Father-offspring phenotypic correlations suggest intralocus sexual conflict for a fitness-linked trait in a wild sexually dimorphic mammal », *Proceedings of the Royal Society B : Biological Sciences*, vol. 276, no. 1675, p. 4067–4075.
- Manno, T. G. 2008. « Social networking in the Columbian ground squirrel, *Spermophilus columbianus* », *Animal Behaviour*, vol. 75, no. 4, p. 1221–1228.
- Mantel, N. 1967. « The detection of disease clustering and a generalized regression approach », *Cancer research*, vol. 27, no. 2 Part 1, p. 209–220.
- Marsden, P. V. et N. Lin. 1982. *Social structure and network analysis*. Sage Publications Beverly Hills. 319 p.
- McDonald, D. B. 2009. « Young-boy networks without kin clusters in a lek-mating manakin », *Behavioral Ecology and Sociobiology*, vol. 63, no. 7, p. 1029–1034.

- McElligott, A. G., M. P. Gammell, H. C. Harty, D. R. Paini, D. T. Murphy, J. T. Walsh, et T. J. Hayden. 2001. « Sexual size dimorphism in fallow deer (*Dama dama*) : do larger, heavier males gain greater mating success? », *Behavioral Ecology and Sociobiology*, vol. 49, no. 4, p. 266–272.
- Metheny, J. D., M. C. Kalcounis-Rueppell, C. K. R. Willis, K. A. Kolar, et R. M. Brigham. 2008. « Genetic relationships between roost-mates in a fission–fusion society of tree-roosting big brown bats (*Eptesicus fuscus*) », *Behavioral Ecology and Sociobiology*, vol. 62, no. 7, p. 1043–1051.
- Pelletier, F., D. Réale, D. Garant, D. W. Coltman et M. Festa-Bianchet. 2007. « Selection on heritable seasonal phenotypic plasticity of body mass », *Evolution*, vol. 61, no. 8, p. 1969–1979.
- Pepper, J. W., J. C. Mitani, et D. P. Watts. 1999. « General gregariousness and specific social preferences among wild chimpanzees », *International Journal of Primatology*, vol. 20, no. 5, p. 613–632.
- Perrin, C., J. Coulon, et M. L. Berre. 1993. « Social behavior of alpine marmots (*Marmota marmota*) : seasonal, group, and individual variability », *Canadian Journal of Zoology*, vol. 71, no. 10, p. 1945–1953.
- Pollock, G. B. 1996. « Kin selection, kin avoidance and correlated strategies », *Evolutionary Ecology*, vol. 10, no. 1, p. 29–43.
- Raman, T. R. S. 1997. « Factors influencing seasonal and monthly changes in the group size of chital or axis deer in southern India », *Journal of Biosciences*, vol. 22, no. 2, p. 203–218.
- Risenhoover, K. L. et J. A. Bailey. 1985. « Relationships between group size, feeding time, and agonistic behavior of mountain goats », *Canadian Journal of Zoology*, vol. 63, no. 11, p. 2501–2506.
- Rosenquist, J. N., J. Murabito, J. H. Fowler, et N. A. Christakis. 2010. « The spread of

- alcohol consumption behavior in a large social network », *Annals of Internal Medicine*, vol. 152, no. 7, p. 426–433.
- Ruckstuhl, K., M. Festa-Bianchet, et J. Jorgenson. 2003. « Bite rates in Rocky Mountain bighorn sheep (*Ovis canadensis*) : effects of season, age, sex and reproductive status », *Behavioral Ecology and Sociobiology*, vol. 54, no. 2, p. 167–173.
- Ruckstuhl, K. E. 1998. « Foraging behaviour and sexual segregation in bighorn sheep », *Animal Behaviour*, vol. 56, no. 1, p. 99–106.
- . 1999. « To synchronise or not to synchronise : a dilemma for young bighorn males ? », *Behaviour*, vol. 136, no. 6, p. 805–818.
- . 2007. « Sexual segregation in vertebrates : proximate and ultimate causes », *Integrative and Comparative Biology*, vol. 47, no. 2, p. 245–257.
- Ruckstuhl, K. E. et M. Festa-Bianchet. 1998. « Do reproductive status and lamb gender affect the foraging behavior of bighorn ewes ? », *Ethology*, vol. 104, no. 11, p. 941–954.
- . 2001. « Group Choice by Subadult Bighorn Rams : Trade-offs between Foraging Efficiency and Predator Avoidance », *Ethology*, vol. 107, no. 2, p. 161–172.
- Ruckstuhl, K. E. et P. Neuhaus. 2002. « Sexual segregation in ungulates : a comparative test of three hypotheses », *Biological Reviews*, vol. 77, no. 1, p. 77–96.
- Schnell, G. D., D. J. Watt, et M. E. Douglas. 1985. « Statistical comparison of proximity matrices : applications in animal behaviour », *Animal Behaviour*, vol. 33, no. 1, p. 239–253.
- Sela, R. J. et J. S. Simonoff. 2009. « RE-EM Trees : A New Data Mining Approach for Longitudinal Data », *Statistic Working Paper Series of June 2009*. Available at SSRN : [http : //ssrn.com](http://ssrn.com).
- Sih, A., S. F. Hanser, et K. A. McHugh. 2009. « Social network theory : new insights and issues for behavioral ecologists », *Behavioral Ecology and Sociobiology*, vol. 63, no. 7, p. 975–988.

- Smolker, R. A., A. F. Richards, R. C. Connor, et J. W. Pepper. 1992. « Sex differences in patterns of association among Indian Ocean bottlenose dolphins », *Behaviour*, vol. 123, no. 1/2, p. 38–69.
- Stander, P. E. 1992. « Cooperative hunting in lions : the role of the individual », *Behavioral Ecology and Sociobiology*, vol. 29, no. 6, p. 445–454.
- Sundaresan, S. R., I. R. Fischhoff, J. Dushoff, et D. I. Rubenstein. 2007. « Network metrics reveal differences in social organization between two fission–fusion species, Grevy’s zebra and onager », *Oecologia*, vol. 151, no. 1, p. 140–149.
- Voelkl, B. et R. Noë. 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*, vol. 252, no. 1, p. 77–86.
- Walker, A. B. D., K. L. Parker, et M. P. Gillingham. 2006. « Behaviour, habitat associations, and intrasexual differences of female Stone’s sheep », *Canadian Journal of Zoology*, vol. 84, no. 8, p. 1187–1201.
- Wasserman, S. et K. Faust. 1994. *Social network analysis : Methods and applications*. Cambridge University Press. 825 p.
- Wells, R. S., M. D. Scott, et A. B. Irvine. 1987. « The social structure of free-ranging bottlenose dolphins », *Current Mammalogy*, vol. 1, p. 247–305.
- Wey, T., D. T. Blumstein, W. Shen, et F. Jordán. 2008. « Social network analysis of animal behaviour : a promising tool for the study of sociality », *Animal Behaviour*, vol. 75, no. 2, p. 333–344.
- Whitehead, H. 1997. « Analysing animal social structure », *Animal Behaviour*, vol. 53, no. 5, p. 1053–1067.
- . 2008. *Analyzing animal societies : quantitative methods for vertebrate social analysis*. University of Chicago Press. 336 p.

- . 2009. « SOCPROG programs : analysing animal social structures », *Behavioral Ecology and Sociobiology*, vol. 63, no. 5, p. 765–778.
- Whitehead, H., L. Bejder, et C. A. Ottensmeyer. 2005. « Testing association patterns : issues arising and extensions », *Animal Behaviour*, vol. 69, no. 5, p. e1–e6.
- Whitehead, H. et S. Dufault. 1999. « Techniques for analyzing vertebrate social structure using identified individuals : review and recommendations », *Advances in the Study of Behavior*, vol. 28, p. 33–74.
- Widdig, A., P. Nürnberg, F. B. Bercovitch, A. Trefilov, J. B. Berard, M. J. Kessler, J. Schmidtke, W. J. Streich, et M. Krawczak. 2006. « Consequences of group fission for the patterns of relatedness among rhesus macaques », *Molecular Ecology*, vol. 15, no. 12, p. 3825–3832.
- Widdig, A., P. Nürnberg, M. Krawczak, W. J. Streich, et F. B. Bercovitch. 2001. « Paternal relatedness and age proximity regulate social relationships among adult female rhesus macaques », *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, vol. 98, no. 24, p. 13769–13773.
- Wilson, A. J., et D. Réale. 2006. « Ontogeny of additive and maternal genetic effects : lessons from domestic mammals », *American Naturalist*, vol. 167, no. 1, p. e23–e38.
- Wittenberger, J. F. 1981. *Animal social behavior*. Duxbury Press. 722 p.
- Wolf, J. B. W. et F. Trillmich. 2008. « Kin in space : social viscosity in a spatially and genetically substructured network », *Proceedings of the Royal Society B : Biological Sciences*, vol. 275, no. 1647, p. 2063–2069.