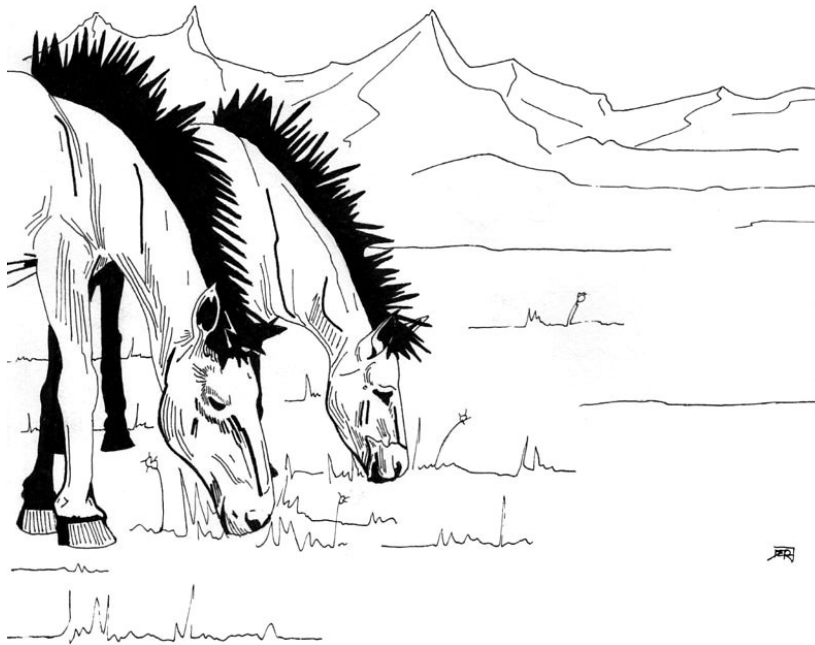


Thèse présentée pour obtenir le grade de
Docteur de l'Université Louis Pasteur Strasbourg

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

Par Marie Bourjade

Sociogénèse et expression des comportements individuels et collectifs chez le cheval



ulp
UNIVERSITÉ LOUIS PASTEUR
STRASBOURG

TAKH

**UNIVERSITÉ DE
RENNES 1**

CNRS
CENTRE NATIONAL
DE LA RECHERCHE
SCIENTIFIQUE

Soutenue publiquement le 23/11/2007 devant la commission d'examen :

M. Bernard Thierry

Directeur de recherches, IPHC Strasbourg

Codirecteur de thèse

M^{me} Martine Hausberger

Directeur de recherches, Université de Rennes 1

Codirectrice de thèse

M. François Gauer

Professeur, Université Louis Pasteur, Strasbourg

Rapporteur interne

M. Alain Boissy

Directeur de recherches, INRA Theix

Rapporteur externe

M. Richard Bon

Maître de Conférences, HDR, Université Paul Sabatier, Toulouse

Rapporteur externe

M^{me} Claudia Feh

Docteur, Association Takh pour le cheval de Przewalski, Arles

Examinatrice

RESUME

Ce travail porte sur l'influence des congénères dans la régulation du comportement social chez le cheval. Un premier aspect de l'étude développe l'influence de l'environnement social sur l'acquisition des compétences sociales des jeunes, puis leurs conséquences sur le succès reproducteur précoce des étalons. Nos résultats montrent que le comportement des jeunes chevaux de Przewalski peut être associé à certaines caractéristiques de leur groupe natal, comme le ratio jeune/adulte du groupe. Au sein de la famille, le développement de leur réseau de relations s'accompagne d'une différenciation des interactions sociales des jeunes avec leurs différents partenaires jeunes et adultes, susceptibles de constituer des voies d'influences sociales complémentaires. L'influence des adultes non-apparentés sur le comportement des jeunes a été mise en évidence au travers d'une approche expérimentale sur des chevaux domestiques de même âge. Nos résultats indiquent un effet de l'interaction entre la présence de jeunes et d'adultes dans la sociogenèse des jeunes chevaux. En outre, un lien prédictif entre le rang hiérarchique des étalons célibataires et le nombre de poulains qu'ils conçoivent ultérieurement, a été mis en évidence dans la population de chevaux de Przewalski, suggérant d'importantes conséquences fonctionnelles au développement des compétences sociales des mâles. Enfin, ce travail explore les processus décisionnels impliqués dans les déplacements des familles de chevaux de Przewalski. Il s'avère que les chevaux effectuent des décisions collectives auxquelles les adultes participent plus que les jeunes. La coordination sociale des groupes y est affectée par des facteurs environnementaux. Nos résultats indiquent que les chevaux sont susceptibles d'effectuer un compromis entre leurs motivations individuelles et le maintien de la cohésion sociale. Certains individus plus influents, pourraient faire bénéficier au groupe d'une meilleure connaissance de l'environnement. Dans l'ensemble, ce travail contribue à une meilleure compréhension du rôle des influences sociales intra- et inter-générationnelles dans l'acquisition des compétences sociales et dans le fonctionnement des groupes.

MOTS CLEFS

Influence sociale, développement comportemental, succès reproducteur précoce, processus décisionnel, déplacement collectif

ABSTRACT

This study deals with the role of social influences on the regulation of social behaviour in horses. Our primary interest was how the social environment at early stages of development affected the development of social skills of young horses and its functional consequences on the early reproductive success of stallions. The results show that the behaviour of young Przewalski horses correlates with some features of their natal group, such as the young/adult ratio. Within families, the development of young's social preferences occurs with a differentiation of social relationships according to interacting partners. This suggests that both young and adult partners may constitute important and complementary social influences in the social development of young animals. Influences of an adult presence, tested in same-age domestic horses, reveal immediate effects on social relationships between young horses. These findings indicate interacting effects of the presence of young and adult partners in the young horses' sociogeny. Additionally, a predictive link between stallion dominance rank in all-male groups and their subsequent paternities until six –years old suggests there are important functional consequences of the development of males' social skills. The second part of this study investigates decision-making processes in the collective movements of Przewalski horse families. Przewalski horses perform collective decisions in which adults contribute more than young horses, suggesting they have a better knowledge of their environment. Indeed, the social dynamics of movement patterns are affected by environmental factors and the horses make compromises between their own motivations and social cohesion. Overall, this study contributes to a better understanding of intra- and intergenerational social influences in animals, and their role in the acquisition of social skills in young horses and in functioning of social groups.

KEYWORDS

Social influence, behavioural development, early reproductive success, decision-making, collective movement

Remerciements

En premier lieu, je tiens à remercier les membres de mon jury, M. Gauer, M. Boissy et M. Bon d'avoir accepté d'évaluer ce travail de doctorat.

Je souhaite remercier l'ensemble de mes co-directeurs officiels et officieux pour le vaste domaine d'enseignement dont ils ont su me faire profiter de même que pour les passionnantes discussions qui ont alimenté ma réflexion tout au long de ma thèse. J'adresse en particulier ma reconnaissance à Martine Hausberger pour m'avoir soutenue dès le début de ma thèse, notamment dans l'adversité administrative, lorsque mon financement s'était volatilisé. Je la remercie également de m'avoir accueillie au sein de l'UMR 6552 au travers de laquelle j'ai bénéficié d'un excellent soutien logistique et humain. Je remercie chaleureusement Bernard Thierry pour ses services administratifs et ses conseils scientifiques, sa disponibilité et l'accueil cordial au sein de l'équipe d'éthologie des primates de l'UMR 7178. Je souhaite particulièrement remercier Claudia Feh pour la confiance qu'elle m'a témoignée en me laissant étudier les chevaux du Villaret selon diverses approches qui n'entraient pas forcément dans les objectifs de l'Association *Takh*, mais également pour son appui sur le plan personnel et scientifique.

Je remercie mes différents soutiens logistiques et financiers, directs ou indirects, qui ont permis la réalisation de ce travail : le COST des Haras Nationaux, l'équipe de Guy Arnaud de la Station expérimentale des Haras Nationaux de Chamberet, Jean-Pierre Labranche du Haras National de Pompadour, Le GDR d'éthologie 2822, l'Association *Takh pour le cheval de Przewalski*, la Tour-du-Valat et la MAVA.

J'adresse également ma reconnaissance à l'ensemble des équipes qui m'ont accueilli ces quatre dernières années, et même plus pour certaines d'entre elles. Tout d'abord l'Association *Takh* et ses joyeux lurons anciens et actuels, Freufreu, Laurent, Sarah, Céline, un petit clin d'œil à Seb et Toinette (vivement le Causse à nouveau) et une pensée pour Fred & Arnaud qui doivent se dire que cette fois mon cas est vraiment désespéré, qu'ils ne tireront plus rien de moi à part le chignon, peut-être ! Je remercie l'équipe rennaise, enseignante, étudiante et au-delà, dont le soutien généralisé lors de la dernière ligne droite a été un appui précieux. Un grand merci à Sylvie Dusfresne notamment pour sa multitude de services, son dévouement et l'ardeur qu'elle met à nous rendre la vie plus facile... même à distance ! Merci également à l'équipe strasbourgeoise pour son accueil chaleureux et l'esprit de coopération qui y règne.

Certaines personnes ont énormément contribué à la réalisation de ce travail, de nombreuses personnes au juste. Je pense tout particulièrement à Odile Petit, que je remercie sincèrement pour son enthousiasme, sa disponibilité et son optimisme dans l'exploration du nouveau domaine d'investigation que représentaient les déplacements collectifs chez les chevaux. Je pense également à Marie-Annick Richard-Yris, associée de près ou de loin à nos réunions, mais qui a toujours pris soin de répondre à mes sollicitations durant ma thèse ; preuve supplémentaire des qualités d'enseignante qu'on lui reconnaît.

Je tiens également à remercier mes stagiaires, sans lesquelles ce travail ne représenterait pas même la moitié de ce qu'il est aujourd'hui : Maïc Moulinot, Alice de Boyer des Roches, Elodie Vigneron, Marie-Sophie Delhing & Lucie Wilkins. Je les remercie pour leur investissement, leur enthousiasme et leurs capacités d'adaptation sur le terrain. J'ai également apprécié le mélange des styles et des genres et me suis enrichie auprès de vous.

Plusieurs personnes ont contribué de manière ponctuelle mais non moins importante à ce travail de thèse et j'adresse ainsi mes remerciements à Arnaud Béchet, Christophe Germain, Marc Pichaud et Véronique Biquand pour les indispensables coups de mains statistiques et informatiques. Je pense également à Carole Sankey, Ann Cloarec et Sarah King pour les aimables corrections d'anglais et le temps qu'elles ont passé sur mes articles. Merci également à Hélène Roche, Christophe Lunel, Armand Jacob, Cédric Sueur, Hélène & Pau pour leurs capacités à tous à répondre présent.

Enfin, je ne sais comment adresser ma reconnaissance au staff des dernières heures... même si j'ai tenté d'y réfléchir pendant mes trois heures de nuit... Un grand merci à Marine & Tanguy pour leur accueil chaleureux, merci aux cuisinières, Marine, Florence, merci à Carole pour ses soleils, ses tournesols et à toutes pour vos coups de mains. Merci encore à celles qui ont eu le courage de lire mon introduction jusqu'au bout Vanessa, Séverine, d'autres avant vous ont déjà souffert de tels maux. Merci à mesdames « grammaire, » Laureline et Marine et encore un grand merci à toutes pour les soirées relecture et les nuits de corrections...

J'adresse également mes remerciements aux différents membres de ma famille, pour votre soutien moral et financier et l'estime que vous me portez, maman, papa, Flouch, Lau et Nikita surtout, marraine, mamie, Sylvie & Lulu, Anne & Laurent, mais aussi Annie & Sam et Pierre & Nicole. Parmi mes amis des plus anciens au plus récents, certains « gens de cheval » comme je les appellerai, contribuent à faire vivre ma passion des chevaux. Je tiens à remercier Anaïs et son papa, ainsi que Marielle Durant & Anne Seriès, pour la singularité de leur approche en dépit des traditions, des modes et des *a priori*. Je remercie également Marie & Paul ainsi que Sabine pour avoir eu la délicatesse de supporter mon indisponibilité pendant toutes ces années d'études. Merci à tous les amis plus récemment impliqués dans mon présent qui ont été régulièrement d'un grand soutien et d'une grande écoute dans les moments ... difficiles... Nico & Sof, Antoine & Claire, Damien & Pétra ainsi que Fredo & Valy, Pierro & Aurélie & Margot qui ne sait pas encore ce que c'est une thèse, Céline, Marion, Tim, Mike, Godefroy et Gaga & Fred.

En dernier lieu ou presque, je tiens à préciser qu'il n'y a pas vraiment de mots pour exprimer ma reconnaissance envers Olivier. Ce manuscrit peut cependant les remplacer humblement, tant il témoigne de toute part de sa précieuse aide. J'espère que la phrase est assez incompréhensible...

D'un point de vue personnel la ligne directrice de cette thèse a été son indéniable côté bohème qui m'a conduite à pousser les portes de nombreuses maisons dans de nombreux endroits de France au cours de ce parcours initiatique itinérant.... Je remercie du fond du cœur les maisons et leurs propriétaires qui ont hébergé des bouts de rédaction de ma thèse.



Gimeaux (13)



Le Mercoiret (30)



Le Villaret (48)



Rennes (35)



Saint-Médard-sur-Ille (35)



Vincelles (51)



Brielles (35)



Villiers-sur-Chizé (79)



Recloses (77)



Rennes (35)

Liste des publications et des communications

Publications

BOURJADE M., DE BOYER DES ROCHES A. & HAUSBERGER M. Adult-young ratio, a major component of sociogeny in young horses. (*manuscrit en préparation*)

BOURJADE M., RICHARD-YRIS M-A., GUYOT-BIQUAND V. & HAUSBERGER M. Age-dependent development of social preferences in young Przewalski horses (*Equus ferus przewalskii*). (*manuscrit en préparation*)

BOURJADE M., MOULINOT M., HENRY S., RICHARD-YRIS M.A. & HAUSBERGER M. Could adults be used for improving social skills in young horses *Equus caballus*? *Developmental psychobiology*, sous presse.

BOURJADE M., TATIN L., KING S. & FEH C. Early paternity, preceding bachelor ranks and their behavioural correlates in young Przewalski stallions. (*soumis*)

BOURJADE M., THIERRY B. & PETIT O. Decision-making processes in the collective movements of Przewalski horses: Influences of the environment. (*soumis*)

BOURJADE M., THIERRY B., HAUSBERGER M. & PETIT O. Are there specific individuals launching collective movements in Przewalski horses (*Equus ferus Przewalskii*)? (*manuscrit en préparation*)

Publications (avec comité de lecture) dans des actes de colloque:

BOURJADE M., MOULINOT M., HENRY S., RICHARD-YRIS M.A. & HAUSBERGER M. (2006). Effet de la présence d'adultes sur le développement du comportement de jeunes chevaux domestiques élevés en groupe. In *32eme journée de la recherche équine* (pp. 61-69), Institut du cheval.

HAUSBERGER, M., HENRY, L., COUSILLAS, H., MATHÉLIER, M., BOURJADE, M. (2006). Social experience, vocal learning and social cognition in the European starling, *Sturnus vulgaris*. *Acta Zoologica Sinica*, 52 (Suppl), 618-621.

Communications

Communications dans des colloques internationaux :

BOURJADE M. (2006). The natural behaviour of Przewalski horses in a socially natural herd. 2^{ème} Forum pour la Conservation du Cheval de Przewalski. Khomiin tal (Mongolie), 18-20 août. *Communication orale*.

BOURJADE M., MOULINOT M., HENRY S., RICHARD-YRIS M.A. & HAUSBERGER M. (2005). Does adults influence play a role in social structuring in young horses? 29th International Ethological Conference. Budapest, August 20-27, 2005. *Poster*

BOURJADE M., TATIN L. & FEH C. (2005). Early reproductive success in Przewalski stallions, demography, rank and behavioural profiles. Easter Meeting of the Association for the Study of Animal Behaviour, University of East Anglia. Norwich, April 4-6, 2005. *Poster*

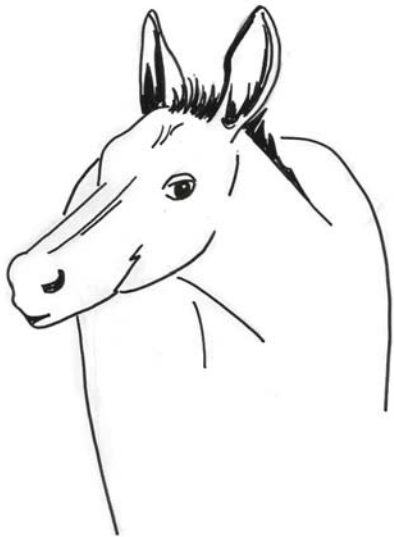
Communications dans des colloques nationaux :

BOURJADE M., THIERRY B. & PETIT O. (2007). Influence de l'enjeu écologique sur la prise de décision de groupe chez le cheval de Przewalski. Colloque Annuel de la Société Française pour l'Etude du Comportement Animal. Paris-Villetaneuse, April 18-20, 2007. *Communication orale.*

BOURJADE M., MOULINOT M., HENRY S., RICHARD-YRIS M.A. & HAUSBERGER M. (2006). Effet de la présence d'adultes sur le développement du comportement de jeunes chevaux domestiques élevés en groupe. 32^{ème} Journée de la Recherche Equine. Paris, 1^{er} Mars 2006. *Communication orale.*

BOURJADE M. (2005). La coordination sociale dans les déplacements de groupes chez le cheval de Przewalski. Séminaire annuel du Groupement de Recherche en Ethologie. Rennes, 16 et 17 Novembre 2005. *Communication orale*

Sommaire



Sommaire

Chapitre 1- Introduction	1
1.1. L'épigenèse sociale	2
1.2. Les sociétés de mammifères	3
1.2.1. Description et évolution des structures sociales	3
1.2.1.1. Influence des facteurs environnementaux	3
1.2.1.2. Influence des facteurs sociaux	4
1.2.2. Le groupe social, son réseau de relations	5
1.2.2.1. Le phénomène social chez les mammifères	5
1.2.2.2. Quel niveau d'organisation pour le groupe social ?	5
1.2.2.3. Le réseau social	6
1.2.3. L'organisation sociale, la nature des relations	7
1.3. Rôle de l'environnement social dans la sociogenèse	8
1.3.1 Influences sociales pendant le développement comportemental	8
1.3.1.1. Les trajectoires développementales	8
1.3.1.2. Les stimuli pertinents de l'environnement social	9
1.3.1.3. Les contraintes et opportunités de l'environnement social pré-existant	10
1.3.2. La sociogenèse	11
1.3.2.1. La socialisation des jeunes	11
1.3.2.2. La construction du réseau social	12
1.3.2.3. L'apprentissage de la vie sociale	13
1.3.2.4. La deuxième phase de socialisation des mâles	14
1.3.3. L'insertion sociale de l'individu reproducteur	15
1.4. Les influences sociales dans les phénomènes collectifs	16
1.4.1. Influences sociales dans le fonctionnement des groupes	16
1.4.2. Propriétés génératives des interactions sociales au sein du groupe	17
1.4.2.1. Les performances collectives	17
1.4.2.2. Les processus décisionnels collectifs	18
1.4.3. Le cas des déplacements collectifs	18
1.4.3.1. Identifier le phénomène collectif	18
1.4.3.2. Comprendre comment les individus se coordonnent	20
1.4.3.3. Explorer le rôle des individus dans le phénomène collectif	21

1.5. Problématiques de recherche	22
1.5.1. Intérêts du modèle biologique étudié	24
1.5.2. Objectifs	24

Chapitre 2- Méthodologie générale	27
--	-----------

2.1. Présentation du modèle biologique	27
2.1.1. Deux sous-espèces du genre Equus	27
2.1.1.1. La domestication	29
2.1.1.2. Histoire et statut du cheval de Przewalski	30
2.1.2. Organisation sociale des chevaux	32
2.1.2.1. Systèmes sociaux des équidés	32
2.1.2.2. Fonctionnement du groupe social chez les chevaux	33
2.2. Matériel biologique	36
2.2.1. La population de chevaux de Przewalski du Villaret	36
2.2.2. Les groupes de jeunes chevaux domestiques	38
2.3. Méthodes générales d'observation	40
2.3.1. Les jeunes chevaux de un et deux ans	40
2.3.2. Le rang hiérarchique et le comportement des étalons	41
2.3.3. Les déplacements collectifs des familles	41

Chapitre 3- Environnement social et sociogénèse	44
--	-----------

3.1. Importance du contexte social préexistant	44
Synthèse de l'article 1	45
Article 1	46
<i>Adult-young ratio, a major component of sociogeny in young horses</i>	
3.2. Développement du réseau de relations	61
Synthèse de l'article 2	62
Article 2	63
<i>Age-dependent development of social preferences in young Przewalski horses (Equus ferus przewalskii)</i>	
3.3. Approche expérimentale de l'influence des congénères adultes	87
Synthèse de l'article 3	88
Article 3	89
<i>Could adults be used to improve social skills of young horses, Equus caballus?</i>	

3.4. Compétences sociales et succès reproducteur précoce des étalons	109
Synthèse de l'article 4	110
Article 4	111
<i>Early paternity, preceding bachelor ranks and their behavioural correlates in young Przewalski stallions</i>	
3.5. Conclusions	128

Chapitre 4- Les déplacements collectifs des familles	131
---	------------

4.1. Influences sociales et environnementales sur les processus collectifs de décision	132
Synthèse de l'article 5	133
Article 5	135
<i>Decision-making processes in the collective movements of Przewalski horses: Influences of the environment</i>	
4.2. Influences des caractéristiques individuelles sur les processus collectifs de décision	159
Synthèse de l'article 6	160
Article 6	161
<i>Are there specific individuals launching collective movements in Przewalski horses (Equus ferus przewalskii)?</i>	
4.3. Conclusions	185

Chapitre 5- Discussion générale	187
--	------------

5.1. Les influences sociales dans la sociogenèse	188
5.2. Effet des compétences sociales sur le succès reproducteur	193
5.3. Les déplacements collectifs des familles	195
5.4. Perspectives	199
5.5. Conclusion générale	201

Références bibliographiques	203
------------------------------------	------------

Annexes	224
----------------	------------

A ma mamie, ma « grande moi »

En hommage à Nicole Boyer

Chapitre 1- Introduction



Chapitre 1- Introduction

Les influences sociales entre congénères, souvent de nature complexe (Snowdon & Hausberger 1997), intriguent par leur rôle potentiel dans la construction phénotypique. En effet, les causes des modifications observées lors de l'ontogenèse d'un organisme sont souvent non linéaires et peu évidentes (Gottlieb 1991), et les mécanismes qui sous-tendent ces influences sociales sont couramment approximatés et difficilement identifiables (Nelson 1997). Il est bien souvent difficile de distinguer entre apprentissage social, apprentissage par expérience et prédispositions génétiques car ces processus sont susceptibles d'interagir de manière complexe dans l'acquisition comportementale (Galef 1995). Chez les oiseaux chanteurs par exemple, l'apprentissage du chant se fait en grande partie à l'écoute des adultes environnants (Baptista & Gaunt 1997). Toutefois, lors d'adoptions croisées de mésanges bleues, *Cyanistes caeruleus* et de mésanges charbonnières, *Parus major*, les jeunes développent un chant intermédiaire entre les deux chants spécifiques, indiquant l'influence de plusieurs tuteurs (i.e. modèles) -au moins un de chaque espèce- dans l'apprentissage ou l'existence d'une base de chant innée (Johannessen et al. 2006). Similairement, les adoptions croisées de jeunes agneaux, *Ovis aries*, et chevreaux, *Capra aegagrus hircus*, conduisent les jeunes des deux espèces à exprimer un comportement alimentaire spécifique tandis qu'ils présentent les préférences socio-sexuelles de l'espèce d'adoption (Kendrick et al. 2001). D'une manière générale, les *influences sociales* abordées dans ce travail réfèrent non seulement à l'ensemble de perceptions et d'ajustements sociaux véhiculés au travers d'interactions sociales ou de la proximité des congénères (Snowdon & Hausberger 1997), mais également à leurs conséquences comportementales quantifiables à court, moyen ou long terme. Les mécanismes sous-jacents sont certes, connus mais rarement identifiés et ces conséquences comportementales sont susceptibles d'avoir des conséquences fonctionnelles ; par exemple lors de l'acquisition de compétences sociales ou d'information sur l'environnement.

Mon travail de thèse s'inscrit plus particulièrement dans une approche prospective du développement, qui ne fait point de postulat sur la forme finale des comportements mais considère les organismes depuis le plus jeune âge jusqu'aux conséquences fonctionnelles qu'ils retirent de leurs stratégies individuelles (West et al. 2003) et de leurs actions collectives (deSchutter 1997). Je me suis attachée à identifier les sources d'influences sociales que les chevaux utilisent pour former, modifier, ajuster ou maintenir leur comportement, ainsi que les

conséquences de ces influences à différentes étapes de leur vie. Dans un premier temps, l'accent a été mis sur les influences de l'environnement social précoce sur l'acquisition des compétences sociales des jeunes, puis sur les conséquences de ces compétences sociales sur le succès reproducteur des mâles. Dans un deuxième temps, le rôle des influences sociales entre les membres de la famille dans la coordination de leurs déplacements collectifs a été largement exploré.

1.1. L'épigenèse sociale

Tout paraîtrait simple si le phénotype reflétait fidèlement le génotype... Pourtant, envisager le phénotype social d'un organisme oblige à le considérer avec l'environnement dans lequel il est enchâssé (Thierry 2004). C'est à Waddington (1942) que l'on doit la notion de « paysage épigénétique » décrivant la trajectoire de développement comme un chemin tracé qui peut subir des perturbations puis revenir toujours sur sa trajectoire usuelle. Dans la théorie contemporaine du développement, les gènes, l'organisme, le comportement et l'environnement sont tout autant de composantes dont les relations bidirectionnelles façonnent le développement d'un organisme (Gottlieb 1991). L'épigenèse inclut non seulement l'émergence de nouvelles propriétés, mais aussi l'idée que ces propriétés proviennent de la relation entre ses constituants et non des constituants eux-mêmes. Ni les gènes seuls, ni les stimulations du développement seules ne peuvent produire le phénotype tel qu'il est observé.

Le développement du phénotype social repose donc en partie sur des processus épigénétiques inscrits dans l'environnement social fourni par les congénères. Il semblerait que la pérennité des différents phénotypes sociaux observés au travers des générations résulte d'un équilibre entre la sélection d'une plasticité développementale, propre à l'individu et permettant une grande souplesse de formes, et l'héritage non génétique d'un environnement social canalisant ce développement individuel (Gottlieb 1991 ; White et al. 2002a ; West et al. 2003 ; Thierry 2004). Dès le plus jeune âge, l'animal perçoit l'influence de ses congénères, à laquelle il est en mesure de s'ajuster. L'ensemble de ces influences sociales canalise le développement et amène les jeunes à acquérir les comportements et à développer les relations sociales spécifiques de l'espèce (Gottlieb 1991). Ces influences inter- et intra-générationnelles caractérisent, d'une part l'environnement social entourant le jeune, mais façonnent également

l'organisation sociale de l'espèce et le fonctionnement de son groupe social (Chauvin & Berman 2004).

La suite de cette introduction présente certaines des spécificités des sociétés de mammifères (Chapitre 1.2.), puis le rôle de l'environnement social des jeunes dans l'acquisition de leurs compétences sociales (Chapitre 1.3.), et finalement l'influence immédiate des congénères dans le fonctionnement général du groupe au travers du cas de la coordination sociale dans les déplacements collectifs (Chapitre 1.4).

1.2. Les sociétés de mammifères

Le *système social* ou la *société* désignent le phénomène social dans son ensemble. Or, la compréhension d'un système n'est jamais totale, ni le système lui-même n'est la seule somme de ses composants. Un système biologique comporte des éléments emboîtés, non linéaires, qui font sa complexité et permettent l'émergence des propriétés que nous pouvons quantifier (Sumpter 2006). Les outils de description des systèmes sociaux sont nombreux et varient selon les études traduisant l'accès partiel de l'observateur aux structures et aux mécanismes sociaux dont une grande partie reste invisible (Thierry et al. 2004). Cette partie aborde tout d'abord la description des structures sociales et des facteurs environnementaux et sociaux qui les façonnent, puis des phénomènes sociaux qui en émergent : le groupe social, le réseau de relations sociales et l'organisation sociale.

1.2.1. Description et évolution des structures sociales

1.2.1.1. Influence des facteurs environnementaux

Historiquement, Crook et ses collaborateurs (1976) ont proposé une typologie détaillée des sociétés de mammifères qu'ils décrivent comme des systèmes socio-écologiques complexes contrôlés par l'interaction de contraintes internes et de facteurs externes. Ils décrivent la société à l'aide de sous-systèmes fonctionnels qui corroborent les principales fonctions vitales des organismes. Le sous-système d'appariement est caractérisé par la durée et la qualité des associations mâle-femelle, le système d'élevage des jeunes par la durée du

lien parent-enfant et particulièrement mère-enfant, et enfin le système d'exploitation des ressources et de défense des prédateurs par la taille et la stabilité du groupe, l'utilisation de l'habitat et de domaines vitaux exclusifs. Selon cette approche socio-écologique, la structure sociale réfère aux patterns de dispersion et de regroupement des individus qui émergent des formes variées de relations qu'ils entretiennent.

Les structures sociales observées seraient maintenues dès lors qu'elles fournissent un contexte optimal à la réalisation des fonctions vitales des organismes. Selon ce modèle socio-écologique les sociétés se maintiennent en réponse aux facteurs environnementaux et selon les facteurs limitant de chaque sexe : les femelles se répartissent avant tout selon la distribution des ressources, et les mâles sont supposés adapter leurs stratégies de reproduction à l'organisation sociale des femelles (Emlen & Oring 1977 ; Clutton-Brock & Harvey 1978). Les processus démographiques qui en résultent déterminent ainsi les types de relations sociales possibles, l'intensité de la compétition intra-sexuelle et les stratégies de reproduction (Emlen & Oring 1977 ; Dunbar 1984 ; Kappeler & Van Schaik 2002). Toutefois, cette théorie initialement développée chez les bovidés (Geist 1974 ; Jarman 1974) puis étendue à d'autres espèces (e.g. primates : Wrangham 1980 ; équidés : Rubenstein 1986 ; Moellman et al. 1998a) n'explique pas l'ensemble des structures sociales observées (e.g. chevaux féroces *Equus ferus caballus* : Linklater 2000 ; primates : Kappeler & van Schaik 2002 ; éléphants africains *Loxodonta africana* : Wittemyer & Getz 2007). D'une part parce qu'une grande variabilité des structures sociales est souvent observée au sein d'un même environnement (Linklater 2000) et d'autre part parce que de nombreuses contraintes internes et sociales peuvent contribuer à modeler les sociétés (Mason 1978 ; Thierry 1997, 2004 ; Hemelrijk 2002 ; Wittemyer & Getz 2007).

1.2.1.2. Influence des facteurs sociaux

Parallèlement, Hinde (1976 ; dans Hinde 1983) présente la structure sociale (ou structure de surface) comme émergeant du pattern des relations sociales qui apparaissent entre les individus d'une population : le groupe est composé d'individus en relation. Des études conduites parallèlement chez les primates par Mason (1978) amènent l'auteur à proposer une ontogenèse continue des systèmes sociaux où les individus seraient à la fois les producteurs et les produits de la société. L'évolution des systèmes sociaux serait alors le fruit d'une interaction entre les prédispositions individuelles (contraintes internes), les conditions

environnementales (facteurs externes physiques) et le cadre social (contraintes sociales : héritage de l'environnement social).

Par ailleurs, selon la théorie de la complexité (*Complexity theory*), les structures sociales peuvent émerger comme des épiphénomènes en réponse à l'environnement physique ou encore s'auto-organiser au départ d'interactions simples entre les individus (Parrish & Edelstein-Keshet 1999). Cette théorie prévoit que de fortes contraintes sociales puissent émerger de ces interactions (Hemelrijk 2002) limitant ainsi les formes possibles des systèmes sociaux et les piégeant dans des états attracteurs, stables. De tels mécanismes expliquent que les systèmes sociaux présentent des formes relativement stéréotypées et pourraient être une cause d'inertie phylogénétique (Thierry et al. 1997).

1.2.2. Le groupe social, son réseau de relations

1.2.2.1. Le phénomène social chez les mammifères

Le phénomène social repose sur une interattraction ou attraction mutuelle entre les individus de même espèce (Rabaud 1937). « Les groupements sociaux se caractérisent avant tout par le fait que l'individu, pris isolément, exerce sur ses semblables une stimulation spécifique, tandis que le groupe exerce en retour une stimulation non moins spécifique » (Grassé 1963). L'effet de groupe se définit donc par l'ensemble des réactions anatomiques, physiologiques et comportementales que l'individu manifeste à la suite d'une stimulation sensorielle émanant de ses congénères agissant en tant que sources d'excitation spécifiques. Aussi, à chaque moment d'expérience, les conséquences sensorielles de ses actes génèrent chez l'animal des informations signifiantes sur son environnement (Gérard et al. 2005) et lui permettent de prendre en compte l'information véhiculée par les congénères et d'y ajuster son comportement.

1.2.2.2. Quel niveau d'organisation pour le groupe social ?

Dans la majorité des systèmes sociaux le *groupe social* est donc l'unité de base, que l'observateur définit généralement par des mesures spatiales de coexistence (proximité) entre les individus (Sailer & Gaulin 1984). S'il est évident de reconnaître un groupe social dans certaines sociétés, cela est plus problématique dans d'autres. En effet, de nombreuses

populations de cétacés (Whitehead et al. 1991), ongulés (Gérard & Loisel 1995 ; Cross et al. 2005 ; Sundaresan et al. 2007) et primates (Henzi et al. 1997) forment des sociétés de fission-fusion, caractérisées par des associations instables entre les individus. Dans ces sociétés, les mesures d'associations entre deux individus ne permettent pas toujours de prédire une association ultérieure à un nouvel évènement de fission (Cross et al. 2005), mais certaines unités sociales, souvent de petites tailles et considérées comme unité sociale de base, restent stables. La probabilité de séparation en sous-groupe répond essentiellement aux conditions environnementales telles que l'ouverture de l'habitat (e.g. chevreuils *Capreolus capreolus* : Gérard & Loisel 1995), ou la distribution des ressources (e.g. éléphants africains : Wittemyer et al. 2005) mais également au développement d'affinités sociales (e.g. cachalots *Physeter macrocephalus* : Christal & Whitehead 2001 ; éléphants africains : Wittemyer et al. 2005) ou à l'aptitude à entretenir des relations avec les congénères (e.g. babouins de montagne *Papio cynocephalus* : Henzi et al. 1997).

1.2.2.3. Le réseau social

Selon le cadre théorique de Hinde (1983), c'est la somme des interactions sociales entre deux individus qui constitue la relation sociale entre ces mêmes individus. L'ensemble des relations sociales entre un nombre défini de congénères forme le réseau social, ce qui équivaut pour Hinde à la structure sociale de surface du groupe, i.e. le groupe est composé d'individus en relation. Toutefois, je retiendrai dans mon étude une définition plus restrictive du *réseau social* qui considère que chaque individu au sein du groupe fait preuve de préférences sociales et construit ainsi un réseau de relations préférentielles ou réseau social proximal (Berman 1982), et ce par opposition à l'ensemble des membres du groupe ou des autres groupes qui constituent *l'environnement social*. De même, le *lien social* a été défini ici comme une relation récurrente et systématique entre deux types d'individus formant une relation préférentielle qui s'inscrit dans la durée. L'existence d'un lien social n'implique pas de relation particulière et plusieurs *catégories* de *relations sociales* peuvent caractériser un lien social. Par exemple, le lien mère-jeune peut-être caractérisé par une relation de type permissif ou restrictif (Altmann 1980).

1.2.3. L'organisation sociale, la nature des relations

Toutefois, considérer le cadre théorique de Hinde (1983) uniquement par le pattern des relations, à pour effet de négliger un aspect essentiel également développé par l'auteur qui concerne la nature des relations sociales. En ce sens, la théorie de Hinde (1983) est à la charnière de la structure et de l'organisation sociale, si l'on admet que cette dernière décrit les types de relation caractéristiques de l'espèce. Les relations sociales suivent en général les lignes de force de la société. Ainsi, dans de nombreuses sociétés de primates, où au moins un des deux sexes est *philopatrique* (i.e. ne quitte pas son groupe natal), il est courant d'observer des relations *népotiques*, c'est-à-dire fondées sur la préférence pour les individus apparentés, par le biais desquelles les jeunes s'intègrent dans un réseau social qu'ils conservent toute leur vie (pour une synthèse voir Gouzoules & Gouzoules 1987). De façon générale, les relations népotiques sont basées sur des relations dites *affiliatives*, caractérisées par des contacts non agressifs, des toilettages et la proximité des partenaires. Chez les primates, il est commun que les individus affiliés se soutiennent mutuellement dans les conflits (Cords 1997). En revanche, même en absence de relations népotiques, les relations affiliatives sont communes dans les sociétés animales et la proximité des partenaires pourraient en être la cause primaire (Snowdon & Hausberger 1997) et constituer une voie privilégiée d'influences sociales.

Par ailleurs, la *dominance* est probablement la relation sociale la mieux connue et la plus étudiée chez les animaux (pour une synthèse voir Drews 1993). Elle est souvent considérée comme la conséquence de la somme des interactions agonistiques successives qui impliquent deux partenaires et résulte de la compétition pour les mêmes ressources (Chalmers 1979 ; Gouzoules et al. 1982). Sa caractéristique est la prévisibilité de l'issue des interactions au profit d'un des deux protagonistes (Chalmers 1979 ; Chase 1982) qui obtient un accès prioritaire à la ressource (Wilson 1975). Les relations de dominance peuvent prendre différentes formes et caractériser des sociétés dites « despotiques », où les bénéfices sont fortement biaisés en faveur des dominants, et d'autres plus égalitaires où les bénéfices sont plus équitablement répartis entre les membres du groupe (Hemelrijk 1999). Il est commun que le type de hiérarchie soit associé à d'autres caractéristiques sociales. Par exemple, chez les macaques rhésus, qui forment des sociétés despotiques, les asymétries de forces déterminent avec quels partenaires un individu peut interagir (Thierry 2004).

L'ensemble des relations caractéristiques d'une espèce peut induire une *structuration socio-spatiale* des groupes (Hemelrijk 2000, 2002), définie comme la conséquence des

associations spatiales préférentielles des membres du groupe selon leurs relations sociales. Ainsi, chez certaines espèces les individus s'associent préférentiellement entre individus de rang proche (e.g. capucins bruns *Cebus apella* : Janson 1990; chevaux domestiques *Equus ferus caballus* : van Dierendonck et al. 2004 ; éléphants africains : Wittemyer & Getz 2007) ou selon leur degré de parenté (e.g. macaques rhésus : Berman et al. 1997; babouins de savane *Papio cynocephalus* : Silk et al. 2006a,b ; chevaux domestiques : Sigurjonsdottir et al. 2003 ; Heitor et al. 2006b) ou encore selon leurs relations affiliatives (e.g. mones de Campbell *Cercopithecus campbelli campbelli* : Lemasson et al. 2006 ; chevaux domestiques: Kimura 1998 ; girafes *Giraffa camelopardalis* : Bashaw et al. 2007).

1.3. Rôle de l'environnement social dans la sociogenèse

1.3.1. Influences sociales pendant le développement comportemental

1.3.1.1. Les trajectoires développementales

Dès la naissance, les jeunes individus se développent en réponse à l'interaction de leurs prédispositions génétiques avec l'environnement physique et social dont ils font l'expérience (Mason 1978 ; Gottlieb 1991 ; Stamps 2003). La perception de stimuli spécifiques à l'espèce que le jeune rencontre normalement dans son environnement ainsi que l'ajustement qu'il fait en réponse à ceux-ci constituent l'expérience, i.e. la coaction de deux constituants qui canalisent le développement des organismes (Gottlieb 1991). Ces processus de développement ont un large rôle dans l'émergence de différences individuelles (Clark & Elhinger 1987 ; Stamps 2003), d'autant plus que le développement est long (Forster & Cords 2005) et le recouvrement des générations important (Chauvin & Berman 2004). La pérennité de ces traits au travers des générations semble reposer en partie sur la sélection d'une telle plasticité développementale qui permet aux organismes en développement d'expérimenter plusieurs trajectoires ontogénétiques (Stamps 2003 ; West et al. 2003).

1.3.1.2. Les stimuli pertinents de l'environnement social

Considérer le contexte de développement des organismes devient fondamental, en particulier parce qu'il comprend toutes les stimulations dont ils vont faire l'expérience ainsi que les processus régulateurs du développement (West et al. 2003). La « niche ontogénétique » a ainsi été décrite comme une structure de développement comprenant tout ce qu'il est possible d'apprendre (West & King 1987) : informations sur le nombre et la qualité des congénères présents, leur durée d'interaction, la distribution des ressources, les routes ou les trajectoires de déplacements, les sites ou les partenaires de reproduction etc...

De nombreuses expériences pionnières se sont attachées à quantifier les influences sociales survenant pendant le développement des jeunes ainsi qu'à en identifier les sources. Chez les primates, les expériences de séparation sociale montrent l'existence de sévères troubles comportementaux et d'effets à long terme sur les compétences sociales des individus (pour une synthèse voir Mineka & Suomi 1978). A plusieurs reprises, ces travaux ont montré que les jeunes n'exprimaient pas les comportements adéquats et pouvaient développer des comportements anormaux en l'absence des stimulations sociales usuelles (présence de la mère, d'autres congénères). Chez les jeunes carnivores, les interactions agonistiques intenses dans les premières semaines de vie semblent servir à l'établissement d'une hiérarchie de dominance déterminante pour le statut social à l'âge adulte (Bekoff 1977, 1981 ; Wahaj & Holekamp 2006).

De nombreuses expériences montrent que l'exposition à un congénère adulte lors de phases sensibles du développement influence le développement sexuel et l'expression des comportements agonistiques (e.g. musaraignes musquées *Suncus murinus* : Rissman et al. 1990 ; souris *Mus musculus* : Sandnabba 1993 ; éléphants africains : Slotow et al. 2000 ; hamsters dorés *Mesocricetus auratus* : Delville et al. 2003). La présence de la mère (Thorhallsdóttir et al. 1990), et plus généralement d'autres congénères (Visalberghi & Adessi 2000 ; Voelkl et al. 2006) peut faciliter également la prise d'un nouvel item alimentaire. De façon générale, la présence de congénères est susceptible de réduire la néophobie et les réactions de stress chez les animaux en conditions inhabituelles (e.g. saïmiris *Saimiri oerstedii*: Wiener et al. 1987 ; ongulés domestiques : Boissy & Le Neindre 1990 ; Veissier et al. 1998 ; Christensen et al. 2002a ; Bøe & Faerevik 2003).

1.3.1.3. Les contraintes et opportunités de l'environnement social pré-existant

Il paraît primordial d'identifier ce qui dans l'environnement, peut canaliser le développement. En effet, l'environnement procuré par les congénères véhicule un ensemble de propriétés sociales émergentes (Hemelrijk 2002) qui peuvent contraindre le développement de certains comportements. Par exemple, il est possible qu'un seul caractère individuel, répandu au sein du groupe affecte de nombreuses caractéristiques de l'organisation sociale (i.e. pléiotropie sociale, Thierry 2004). On a également démontré expérimentalement chez les primates que certains individus clefs exercent un rôle « contrôle » sur l'ensemble des relations sociales au sein du groupe. Chez les vervets *Cercopithecus aethiops* (Fairbanks & McGuire 1979) et les gorilles *Gorilla gorilla* (Hoff et al. 1982), la mise à l'écart du mâle dominant, de même que la mise à l'écart de la femelle dominante dans un groupe de mones de Campbell (Lemasson et al. 2005), provoque une déstabilisation des relations sociales. De même, la présence de certaines interactions récurrentes au sein du groupe affecte inéluctablement l'expression d'autres interactions antagonistes. Chez les espèces de macaques présentant une hiérarchie de dominance despotique, les mères ne laissent pas d'autres individus manipuler leurs jeunes, à l'inverse des espèces présentant un système plus égalitaire (Thierry 2004). Certains auteurs ont qualifié ce balisage social des trajectoires développementales de « passerelles sociales » (i.e. *social gateway*, White et al. 2002a).

Les variations naturelles de l'environnement social précoce, comme celles de la disponibilité en partenaire ou de la taille du groupe, peuvent également affecter les trajectoires de développement des jeunes. Chez les macaques rhésus, l'augmentation de la taille du groupe induit des modifications du comportement maternel et conduit le jeune à former un réseau social très biaisé vers ses congénères apparentés (Berman et al. 1997). Chez les chevaux féroces, la présence de plusieurs mâles adultes au sein de la famille s'accompagne d'un taux d'agression plus élevé, d'une diminution de la survie des jeunes (Linklater et al. 1999) et d'une réduction significative des distances mère-jeune dans la population observée (Cameron et al. 2003). A l'inverse, Feh (1999) montre que les jeunes élevés dans des familles formées par deux étalons en alliance ont 20% de chance de survie de plus que les jeunes de familles uni-mâles. En outre, la présence de partenaires de jeu dans le groupe natal peut différer l'âge de la dispersion des jeunes étalons (Rutberg & Keiper 1993) et l'augmentation du nombre de familles dans la population peut, au contraire, avancer celui des femelles (Monard et al. 1996).

1.3.2. La sociogenèse

La sociogenèse est la construction de l'individu social. Elle implique les processus par lesquels le jeune atteint la maîtrise des comportements sociaux de son espèce via l'interaction de ses dispositions sociales propres et de l'environnement social dans lequel il se trouve (Mason 1978). Les *compétences sociales* développées par l'individu réfèrent ainsi à ses capacités d'exprimer les comportements adéquats, de maîtriser les bons codes de communication et de gérer les conflits d'intérêts inhérents à la vie du groupe.

1.3.2.1. La socialisation des jeunes

Les processus d'attachement aux congénères sont la base de la socialisation ; de solides liens sociaux doivent être établis pour un développement physique, social, cognitif et neurobiologique correct (Harlow et al. 1971 ; MacKinnon 2006 ; Bradshaw & Schore 2007). Chez les mammifères, la relation mère-jeune est fondée sur un attachement réciproque qui se traduit par le maintien d'une proximité au travers d'un contact corporel, visuel, vocal et/ou olfactif entre la mère et son jeune. Chez les animaux nidifuges, tels que les ongulés, les jeunes naissent avec une sensorialité développée et une bonne aptitude locomotrice leur permettant de suivre rapidement leur mère (Henry 2006). La socialisation des jeunes s'effectue en plusieurs étapes dont les spécificités varient selon les espèces. D'une manière générale, les premiers jours de vie se passent en étroite association avec la mère puis, le jeune passe graduellement plus de temps avec d'autres membres du groupe : père, allo-parents et autres jeunes selon la structure sociale (Bradshaw & Schore 2007). Chez les chevaux, la distance mère-jeune, qui repose sur l'initiative du jeune (Crowell-Davis 1986), est sujette à de fortes différences individuelles (Wolff & Hausberger 1994) en fonction du degré de socialisation des jeunes : les plus proches de leur mère jouent moins (Kusunose & Sawasaki 1984 ; Wolff & Hausberger 1994), reçoivent moins de menaces des autres adultes et têtent plus (Kusunose & Sawasaki 1984).

Chez les primates, le jeune est l'objet d'une attention accrue des autres membres du groupe dès la naissance et échange rapidement des interactions sociales avec les partenaires auxquels sa mère est associée (MacKinnon 2006). Le processus de socialisation se traduit essentiellement par la construction graduelle de relations sociales (sociogenèse) avec les différents membres du groupe. Les allo-parents peuvent apporter certains soins au jeune (e.g.

macaques berbère *Macaca sylvanus* : Small 1990 ; mangabeys *Cercocebus albigena* : Deputte & Quris 1996, macaques rhésus : Deputte & Quris 1997 ; macaques Japonais *Macaca fuscata* : Schino et al. 2003 ; cercopithèques à diadème *Cercopithecus mitis* : Forster & Cords 2005) et les adultes, de façon générale, présentent une source fiable d'information sociale dans la mesure où ils sont adaptés à l'environnement dans lequel ils vivent (Galef & Laland 2005). Il est probable que cette propriété soit à l'origine de la transmission intergénérationnelle de comportement (e.g. macaques : Chauvin & Berman 2004). Les autres jeunes constituent des partenaires privilégiés de jeu social qui représente un élément primordial de la socialisation des jeunes mammifères. Le jeu procure à la fois un entraînement physique et un moyen d'explorer et de développer des compétences dans l'environnement physique et social (Fagen 1981 ; Bekoff & Byers 1998). Par l'ensemble de ces processus d'attachement, les jeunes forment des réseaux sociaux au sein desquels leurs relations évoluent tout au long de leur vie et forment des trajectoires sociales singulières.

1.3.2.2. La construction du réseau social

La différenciation d'un réseau social repose sur le développement de préférences sociales pour certains partenaires plutôt que pour d'autres. Chez de nombreuses espèces de primates, les jeunes, en interagissant essentiellement avec les partenaires préférentiels de leur mère, adoptent entièrement son réseau social (Berman 1982 ; Chauvin & Berman 2004 ; MacKinnon 2006). De façon générale, la présence de la mère peut être nécessaire à l'induction de préférences sociales (e.g. chevaux féroces : Wells & von Goldschmidt-Rotschild 1979 ; écureuils de Belding *Spermophilus beldingi* : Holmes & Mateo 1998 ; herbivores domestiques : Veissier et al. 1998) ; chez les chevaux domestiques, ces préférences disparaissent après le sevrage (Araba & Crowell-Davis 1994). La différenciation des préférences sociales peut également suivre les lignes de force de l'organisation sociale de l'espèce. Par exemple, il est courant de développer des préférences pour les individus du sexe philopatrique (e.g. macaques rhésus : Berman 1982 ; Berman et al. 1997 ; babouins hamadryas *Papio hamadryas* : Colmenares 1992 ; suricates *Suricata suricatta* : Clutton-Brock et al. 2002). La préférence peut également être fondée sur une relation à long terme ou sur la familiarité (e.g. écureuils à fourrure dorée *Spermophilus lateralis* : Holmes 1995 ; cachalots : Christal & Whitehead 2001 ; ongulés domestiques : Bøe & Faerevik 2003). Cependant, chez de nombreux ongulés, les préférences sociales sont spécifiques à chaque sexe (mouflons de Corse *Ovis gmelin* : Bon 1991 ; Guilhem et al. 2006 ; chèvres férales *Capra hircus* : Calhim et

al. 2006) et contribuent à l'auto-formation d'une ségrégation sociale des sexes qui perdure à l'âge adulte (Bon & Campan 1996). Dans ce cas, les réseaux sociaux des mâles et des femelles se différencient rapidement et sont entièrement exclusifs.

Par ailleurs, la qualité des relations sociales peut interférer dans le développement de préférences sociales. Théoriquement, une relation peut être décrite sur sa *valeur*, c'est-à-dire le bénéfice qu'elle apporte, sa *sécurité*, c'est-à-dire son aspect prévisible, et sa *compatibilité*, fondée sur la mémoire des interactions précédentes (Cords & Aureli 2000). La qualité des interactions échangées peut effectivement générer des propriétés émergentes conduisant à renforcer les interactions avec certains partenaires et à en éviter d'autres. Les adultes non parents semblent jouer un rôle actif dans cette différenciation par leurs réponses agressives aux sollicitations du jeune. En effet elles seraient en partie responsables de la formation de crèches chez les ongulés (Bon 1991 ; Bøe & Faerevik 2003) mais également chez le manchot royal *Aptenodytes patagonicus* (Le Bohec et al. 2005) et pourraient constituer une voie d'apprentissage (Clutton-Brock & Parker 1995).

En revanche, l'existence de préférences sociales pourrait s'appliquer comme un filtre au sein du groupe *via* lequel pourrait se frayer une voie privilégiée d'apprentissage social. Des études sur les oiseaux chanteurs montrent que l'apprentissage et le partage des motifs de chant chez l'étourneau sansonnet *Sturnus vulgaris* reflètent l'organisation sociale du groupe (Hausberger et al. 1995). De la même manière, chez les vachers à tête brune *Molothrus ater*, le choix du tuteur de chant n'est pas aléatoire et reflète une association spatiale préférentielle (Smith et al. 2002). Plus généralement, l'influence de la relation entre un animal modèle et un animal observateur a été plusieurs fois soulevée dans les expériences d'apprentissage social (Nicol 1995) et plusieurs auteurs attestent de l'importance d'une prise en compte des dynamiques sociales dans l'étude des voies d'apprentissage (Coussi-Korbel & Fragazy 1995 ; Galef & Laland 2005). Aussi, le développement de préférences sociales dès le plus jeune âge pourrait être un facteur important de l'apprentissage et du développement des compétences sociales des jeunes.

1.3.2.3. L'apprentissage de la vie sociale

Apprendre à se comporter socialement réfère à l'expression efficace des comportements dans un contexte adapté, envers les congénères adéquats. Cette acquisition de compétences est caractéristique de la sociogenèse, mais les mécanismes sous-jacents ne sont pas toujours clairement identifiés. Toutefois, *l'apprentissage social* recouvre ce qui est appris

par l'observation de, ou l'interaction avec, un autre animal ou de ce qu'il produit (Galef 1988). Différentes formes d'apprentissage social peuvent être distinguées selon le rôle du démonstrateur dans l'induction d'un comportement chez un observateur (Heyes 1994). Ainsi, le démonstrateur ou ce qu'il produit peut augmenter la probabilité que l'observateur soit en contact avec les mêmes stimuli que lui (amplification locale), agir comme un stimulus inconditionné ou discriminant (conditionnement par observation) ou encore servir de modèle à l'observateur (apprentissage par observation ; voir Heyes 1993 pour détails). Pour qu'il y ait apprentissage social, le comportement acquis doit nécessairement persister au-delà de l'interaction avec le démonstrateur : l'influence de ce dernier à t doit être quantifiable sur le comportement de l'observateur à $t+1$ (Heyes 1994). Toutefois, l'acquisition peut concerner un nouveau comportement ou l'expression d'un comportement connu dans un nouveau contexte (Galef & Laland 2005). Chez les oiseaux chanteurs par exemple, les jeunes apprennent des congénères adultes environnants et choisissent naturellement un ou plusieurs tuteurs de chant (modèles) desquels ils apprennent à effectuer un chant adéquat (e.g. bruants chanteurs *Melospiza melodia* : Beecher et al. 1996 ; vachers à tête brune : White et al. 2002a ; mésanges bleue et charbonnières : Johannessen et al. 2006).

L'apprentissage individuel par essai-erreur peut concerner tous les aspects de l'environnement, mais peut également impliquer un stimulus social. Dans ce cas, l'interaction directe avec un congénère constitue un renforcement social positif ou négatif, selon l'interaction, mais n'est pas à proprement parlé un apprentissage social car se produit en présence simultanée des deux protagonistes. Dans les deux cas, l'apprentissage, effectué au travers d'un référent anonyme ou de partenaires préférentiels, semble facilité par la proximité et la coordination sociale entre les congénères (Coussi-Korbel & Fragazy 1995).

1.3.2.4. Une deuxième phase de socialisation chez les mâles

Chez de nombreuses espèces polygynes, les mâles atteignent leur *maturité sexuelle* à la puberté mais n'ont bien souvent pas encore leur morphologie d'adulte ni ne maîtrisent l'ensemble des comportements nécessaires à la reproduction (e.g. chevaux féroces : Hoffmann 1985 ; daims *Dama dama* : Pélabon et al. 1999 ; mandrills *Mandrillus sphinx* : Setchell 2003). C'est seulement après une deuxième phase de socialisation, caractérisée par un changement drastique de l'environnement social des jeunes, que ces mâles atteignent la *maturité sociale* requise pour s'insérer socialement en tant qu'individu reproducteur, (i.e. avoir une famille ou un harem). Selon les espèces, cette seconde phase de socialisation peut s'effectuer en

périphérie du groupe natal (e. g. mandrills : Setchell 2003), en groupe de mâles d'âge et de statut mixtes (e.g. ongulés : Clutton-Brock 1988) ou encore en groupe de jeunes mâles célibataires (e.g. chevaux : Hoffmann 1985 ; langurs *Presbytis entellus* : Rajpurohit et al. 1995 ; éléphants africains : Bradshaw & Schore 2007). Chez les ongulés, les groupes multi-mâles hivernaux sont composés de jeunes mâles et d'adultes reproducteurs, desquels les jeunes apprennent à connaître leur environnement et à approcher les femelles (e.g. mouflons de Corse : Bon 1991 ; daims : Pélabon et al. 1999). Chez les chevaux féroces, c'est pendant cette phase que les comportements d'étalon adulte apparaissent majoritairement (Hoffmann 1985).

1.3.3. L'insertion sociale de l'individu reproducteur

Le passage du stade juvénile à l'état d'individu reproducteur s'effectue donc couramment en deux étapes chez les espèces polygynes où les mâles retardent leur effort reproductif tant qu'ils ne sont pas en mesure de participer efficacement à la compétition intra-sexuelle (Clutton-Brock 1988). Or, les compétences sociales exprimées lors de cette phase intermédiaire pourraient être décisives pour leurs performances reproductives, précoces tout au moins. Comme le rang hiérarchique des adultes est souvent corrélé à leur succès de reproduction (e.g. primates : synthèse dans Smuts 1986 ; ongulés : synthèse dans Clutton-Brock 1988), il est possible que le rang hiérarchique des jeunes mâles célibataires révèle leur potentiel social et favorise leur accès à la reproduction. En effet, la relation de dominance s'établit à la fois sur la base d'atouts individuels comme l'âge, la taille mais aussi sur les capacités de combat (e.g. primates : Walters & Seyfarth 1986 ; Lee & Johnson 1992 ; ongulés : Clutton-Brock et al. 1988; McElligott et al. 2001) et sur la base d'effets d'auto-renforcement (i.e. *winner and loser effects*) où le fait de gagner une interaction augmente la probabilité de gagner la fois suivante (Chase 1982 ; Chase et al. 2002).

La relation de dominance s'instaure donc toujours de manière relative au sein des groupes et dépend donc à la fois des compétences sociales de l'ensemble de ses membres et des propriétés émergentes de leurs interactions (Hemelrijk 2002). De la même manière, le choix d'une stratégie de reproduction est déterminé -outre par les facteurs démographiques et externes (Dunbar 1984 ; Clutton-Brock 1988)- par les asymétries de compétition entre les protagonistes (i.e. de la différence entre les compétences sociales) mais également par les stratégies des autres mâles de la population (Dunbar 1982). En ce sens, l'insertion sociale de

l'individu reproducteur repose toujours sur un ajustement relatif de ses compétences sociales à celles de ses compétiteurs.

1.4. Les influences sociales dans les phénomènes collectifs

1.4.1. Influences sociales dans le fonctionnement des groupes

Quel que soit l'âge, les animaux tiennent compte en permanence du comportement de leurs pairs pour se comporter eux-mêmes. L'étude des réactions face à la menace d'un prédateur montre qu'ils utilisent le comportement de leur voisin pour adapter leur tactique d'évasion (e.g. Hilton et al. 1999 ; Fernandez-Juricic et al. 2004 ; Ellard & Byers 2005). Le comportement de vigilance chez les herbivores, distribué entre les membres du groupe, peut prendre la forme de vagues de vigilance collective synchronisées, sous-tendues par des comportements mimétiques (Pays et al. *in press*). Ces comportements de vigilance sont également dépendants des relations entretenues avec les proches voisins et peuvent constituer une forme de surveillance sociale (e.g. girafes : Cameron & Du Toit 2005 ; chimpanzés *Pan troglodytes* : Kutsukake 2006 ; capucins bruns : PannoZZo et al. 2007). La présence ou la visibilité des congénères a également une influence sur l'émission de signaux vocaux liés à la présence ou la qualité de nourriture (e.g. coqs domestiques *Gallus domesticus* : Marler et al. 1986 ; macaques rhésus : Hauser & Marler 1993). Ces capacités d'ajustement atteignent leur paroxysme dans les comportements collectifs coordonnés comme les chasses coopératives des lionnes *Panthera leo* où des comportements précis, récurrents et coordonnés permettent d'encercler puis d'attaquer une proie (Stander 1992). Chez certaines espèces comme les buffles africains *Syncerus caffer* (Prins 1996) ou les babouins hamadryas (Kummer 1968), des comportements coordonnés effectués avant le départ des troupes sont impliqués dans la détermination de la direction des trajets quotidiens (Cf. Chapitre 1.4.3.).

Les mécanismes sous-tendant ces influences sociales sont quelque peu différents de ceux abordés précédemment et surviennent en présence simultanée de l'individu qui « produit » et de celui qui « utilise » l'information sociale ou copie le comportement. Les termes de *facilitation sociale* et de *comportements allélomimétiques* (i.e. « faire ce que le voisin fait ») ont été introduits pour décrire l'action immédiate de copier le comportement d'un congénère sans que cela entraîne nécessairement un apprentissage. Ces processus

induisent une amplification de la réponse qui peut se traduire par l'expansion rapide d'un comportement dans la population (déjà existant ou socialement appris, Galef 1995).

Par ailleurs, les animaux utilisent l'information sociale pour exploiter leur environnement (pour une synthèse voir Galef & Giraldeau 2001 ; Bonnie & Earley 2007). Par exemple, des macaques de Tonkéoan *Macaca tonkeana* sont capables de suivre un congénère informé de la localisation d'une nourriture très appétente au détriment d'un congénère informé de la localisation d'une nourriture peu appétente ou d'un congénère non informé (Ducoing & Thierry 2004). Il est probable que l'utilisation d'indices émis par inadvertance par d'autres congénères dans leurs interactions avec l'environnement, constitue une voie majeure d'utilisation d'information sociale (Galef & Giraldeau 2001 ; Danchin et al. 2004) et confère aux animaux des informations pertinentes sur les ressources à utiliser, leur localisation et leur qualité (Bonnie & Earley 2007).

1.4.2. Propriétés génératives des interactions sociales au sein du groupe

1.4.2.1. Les performances collectives

Les actions conjointes des individus dans leur environnement créent des structures collectives à l'échelle des groupes dont les propriétés sont souvent supérieures à la somme des propriétés individuelles (Thierry et al. 1996 ; Parrish & Edelman-Keshet 1999 ; Sumpter 2006). Par exemple, des macaques de Tonkéoan en sous-groupe localisent plus rapidement un site de nourriture que des individus isolés (Drapier et al. 1999). En présentant des propriétés qu'on ne rencontre chez aucun de ses membres, le groupe répond de façon non linéaire aux actions conjointes des individus (Deneubourg & Goss 1989). Ces performances collectives résultent théoriquement de la mutualisation de l'information détenue par l'ensemble des individus du groupe ainsi que de leurs interactions locales élevant le groupe au rang d'un système de cognition distribuée (i.e. *pooling effect* : Thierry et al. 1999) sans forcément de contrôle centralisé (Deneubourg & Goss 1989 ; Thierry et al. 1996). Dans cette perspective, les individus exercent leur auto-influence à différents niveaux : cognitif (« pooling effect » et cognition distribuée), comportemental (hiérarchie de dominance Cf. Chapitre 1.3.3. ; mécanisme de coordination, Cf. Chapitre 1.4.3.) et fonctionnel. En effet, la prise de décision collective peut être envisagée comme une voie de coopération où seuls les individus ayant réalisé un investissement coopératif (i.e. un comportement coûteux qui facilite la

coopération : Noë 2006) partagent les bénéfices augmentés par la mutualisation de l'information (De Schutter 1997 ; Couzin & Krause 2003 ; Thierry et al. 1996).

1.4.2.2. Les processus décisionnels collectifs

L'intégration des différents mécanismes sociaux par lesquels l'information est partagée et utilisée contraint théoriquement l'issue de la décision à différents degrés de fonctionnalité. L'*efficacité* de la décision pourrait représenter la rapidité avec laquelle les différents membres du groupe ont pu réaliser la prise de décision ; l'*équité* référerait au degré de participation des différents individus du groupe, considéré pour avoir un impact sur l'issue de la décision (Conradt & Roper 2003 ; List 2004) ; la *justesse* rendrait compte de la qualité du choix écologique qu'elle procure aux différents membres du groupe : sélectionner une ressource profitable par exemple (Thierry, *manuscrit*). En réalité, les processus décisionnels collectifs doivent représenter un compromis entre le temps dévolu au processus lui-même, le nombre d'individus impliqués et l'asymétrie des informations détenues par les différents membres du groupe. En effet, la participation d'une majorité d'individus conduit à des décisions moins extrêmes (Conradt & Roper 2003) et plus adéquates (List 2004 ; Couzin et al. 2005) dans la mesure où ils détiennent des informations de qualité similaire. Toutefois, lorsque certains individus sont mieux informés, leur seule participation pourrait non seulement diminuer le temps mis pour prendre la décision (Conradt & Roper 2005) mais également fournir une réponse plus bénéfique (Thierry et al. 1996 ; Conradt & Roper 2003).

1.4.3. Le cas des déplacements collectifs

1.4.3.1. Identifier le phénomène collectif

Le phénomène collectif attire d'autant plus l'attention qu'il génère une impression d'ordre, et indépendamment du fait que les comportements soient synchrones (comme dans les bancs de poissons) ou asynchrones (comme dans la construction de termitières) (Parrish & Edelstein-Keshet 1999). Les déplacements collectifs sont des phénomènes remarquables au plan de la coordination spatio-temporelle des animaux et s'accompagnent en conséquence d'une cohésion sociale quasi parfaite chez de nombreuses espèces (Boinski & Garber 2000).

En cela, ils facilitent l'abord de questions théoriques concernant les processus qui permettent de produire des décisions à l'échelle du groupe.

Les premières observations les plus marquantes chez les mammifères nous viennent de Kummer qui rapporte dès 1968 la manière dont les babouins hamadryas s'organisent pour choisir la direction de leurs déplacements quotidiens. Le matin, en quittant leur site de repos, plusieurs mâles adultes s'assoient dans différentes directions en périphérie du groupe. D'autres mâles plus jeunes et parfois des femelles viennent se disposer en renfort derrière les précédents jusqu'à former une colonne plus longue que les autres qui deviendra celle du mouvement. Kummer (1968) suggère alors un mécanisme décisionnel reposant sur deux rôles complémentaires pour les différents membres du groupe : un rôle d'initiateur (I-rôle) et un rôle de décideur (D-rôle) qui permettent à la communauté de prendre une décision collective. Chez les babouins de savane, Norton (1986) décrit les comportements d'orientation effectués par plusieurs individus avant le départ dans une direction précise. L'auteur relate également que le mâle s'éloigne souvent en premier mais que l'adhésion des femelles adultes est nécessaire pour faire partir l'ensemble du groupe. Chez les buffles africains, Prins (1996) montre que des postures particulières dans une direction précise, sont adoptées par les femelles adultes quelques heures avant le déplacement. En revanche, lorsque le déplacement démarre, des centaines de buffles partent en quelques minutes dans la direction précédemment indiquée. Ces trois études soulevaient des questions, toujours d'actualité, portant sur la manière dont les individus coordonnent leurs mouvements pour créer de telles réponses collectives, comment leurs caractéristiques individuelles interfèrent et si les variations spatio-temporelles de l'environnement les affectent. Parallèlement, une équipe pionnière fournissait la preuve expérimentale chez les fourmis et les termites que des phénomènes biologiques avaient des capacités d'auto-organisation (Deneubourg & Goss 1989).

Théoriquement, le phénomène collectif pourrait être une somme de comportements individuels indépendants les uns des autres (Sumpter 2006). En réalité, les phénomènes collectifs émergent plutôt de comportements individuels non indépendants qui produisent des décisions à l'échelle du groupe sans nécessiter de contrôle centralisé (Deneubourg & Goss 1989; Thierry et al. 1996; Parrish & Edelstein-Keshet 1999; Camazine et al. 2001 ; Cf. Chapitre 1.4.2.). Selon les espèces, les différentes modalités d'adhésion à un stimulus initial, qui reflètent le degré de divergences entre les motivations individuelles, conduisent à des patterns collectifs très différents. Lorsque les animaux présentent des réactions identiques face à un stimulus physique ou social de l'environnement, ils effectuent des choix binaires, en répondant ou ne répondant pas. Ces comportements, dits allélomimétiques, qui consistent à

faire ce que le voisin fait, produisent des rétrocontrôles positifs générant des patterns auto-organisés (Deneubourg & Goss 1989). Par ailleurs, lorsque les individus montrent des réactions différentes face à un même stimulus physique ou social, la possibilité de choix multiples augmente la probabilité de scission du groupe. C'est classiquement ce qui se produit dans les sociétés de fission-fusion où le comportement individualiste de certains conduit à la division du groupe (Gérard & Loisel 1995). L'étude de ces sociétés apporte une compréhension plus fine du maintien de la cohésion des groupes et de son inverse, la dispersion. En effet, les causes variées de division, par exemple l'augmentation de la taille du groupe, l'ouverture de l'habitat, la pression de prédation, ou encore les modifications de la ressource (e.g. chevreuils: Gérard & Loisel 1995; babouins de montagne: Henzi et al. 1997; buffles africains: Cross et al. 2005; éléphants africains: Wittemyer et al. 2005; zèbres de Grévy *Equus grevyi* et onagres *Equus hemionus khur*: Sundaresan et al. 2007), reposeraient socialement sur la réduction du temps passé à entretenir les relations sociales (Dunbar 1992 ; Henzi et al. 1997). Cela met en évidence la nécessité, pour les membres des groupes qui restent cohésifs, d'effectuer des compromis conduisant à un consensus décisionnel (Conradt & Roper 2005).

1.4.3.2. Comprendre comment les individus se coordonnent

Aborder le problème de la coordination spatio-temporelle des mouvements collectifs suppose d'identifier une modification initiale de comportement d'un ou plusieurs individus suivie des réponses d'adhésion des autres membres du groupe. Chez certaines espèces, cette modification initiale, ou primaire, est un signal vocal émis par des individus en périphérie du groupe (e.g. saïmiris : Boinski 1991 ; gorilles : Stewart & Harcourt 1994 ; capucins moines *Cebus capucinus* : Boinski & Campbell 1995 ; Leca et al. 2003 ; lémurs bruns *Eulemur fulvus*: Kappeler 2000 ; abeilles *Apis mellifera*: Visscher & Seeley 2007). Chez d'autres espèces, il existe également des signaux visuels comme les mouvements de tête effectués avant l'envol par les cygnes chanteurs *Cygnus cygnus* et les cygnes de Bewick *Cygnus columbianus bewickii* (Black 1988). Le positionnement des babouins hamadryas (Cf. ci-dessus : Kummer 1968) et les postures des buffles africains (Cf. ci-dessus : Prins 1996) sont également des indices visuels sur lesquels se greffent les réponses d'adhésion des membres du groupe.

Une étude récente chez les abeilles montre qu'un petit groupe d'exploratrices (i.e. *scouts*), émettant un signal fluté (i.e. *piping signal*) de retour à la ruche, aurait une fonction

préparatoire au déplacement (Visscher & Seeley 2007). Cette division du processus décisionnel illustre bien que les animaux réalisent des consensus au travers d'interactions sociales leur permettant d'ajuster leurs comportements avant ou après le départ. Chez les capucins moines, le *premier parti* ou *initiateur* (i.e. l'individu qui fait une tentative de départ) regarde derrière lui et modifie sa vitesse en fonction du comportement des suiveurs (Leca et al. 2003 ; Meunier et al. 2007). Chez plusieurs espèces, le premier parti est capable de s'arrêter et d'attendre ou éventuellement de retourner dans le groupe s'il n'est pas suivi (e.g. chevaux féroces : Berger 1977 ; babouins de montagne : Byrne et al. 1990 ; tamarins *Leontopithecus rosalia* : Menzel & Beck 2000). La manière dont les modifications environnementales interfèrent avec la coordination spatio-temporelle des déplacements reste peu étudiée chez les vertébrés, mais de nombreux résultats existent chez les invertébrés (pour une synthèse voir Couzin & Krause 2003).

1.4.3.3. Explorer le rôle des individus dans le phénomène collectif

Parmi tous les membres d'un groupe, il est plausible que certains d'entre eux soient plus susceptibles d'influer sur le phénomène collectif. Par leur comportement ou leurs caractéristiques individuelles, les animaux sont théoriquement capables de modifier la coordination spatio-temporelle du déplacement. Par exemple, ils pourraient accélérer l'adhésion des suiveurs ou réduire la durée du déplacement. Chez les capucins moines, lorsque l'initiateur émet des trilles et module sa vitesse, le nombre de suiveurs augmente (Leca et al. 2003). Chez les macaques rhésus, les individus dominants entraînent plus de suiveurs que les autres (Sueur *communication personnelle*). Par ailleurs, il est possible que certains individus contribuent plus souvent que d'autres aux différents rôles saillants de la coordination du mouvement. Dans ce cas, ils n'agissent pas forcément sur la coordination du déplacement, ni même sur la cohésion du groupe, mais sont susceptibles d'influencer l'issue et l'adéquation de la décision.

De nombreux exemples montrent que ce sont les individus les plus âgés, et parfois les plus dominants (e.g. chevaux féroces : Tyler 1972 ; Berger 1977 ; babouins de savane : Norton 1986 ; buffles africains : Prins 1996 ; brebis Bighorns *Ovis canadensis* : Réale & Festa-Bianchet 2003), ou encore ceux du sexe philopatrique (e.g. mâles: babouins hamadryas: Kummer 1968; femelles: Wrangham 1980; Boinski & Campbell 1995) qui assurent le plus grand nombre de départs de déplacement collectif. Ces attributs les rendent effectivement susceptibles d'avoir une meilleure connaissance de leur environnement suscitant des choix

écologiques bénéfiques (e.g. éléphants africains : McComb et al. 2001 ; Couzin et al. 2005). Toutefois, les contributions différentielles des membres du groupe peuvent également reposer sur des besoins physiologiques différents (e.g. poissons : Krause 1993; cygnes chanteurs et cygne de Bewick : Black 1988) ou sur l'état reproducteur des individus (e.g. zèbres de plaine *Equus burchellii* : Fischhoff et al. 2007 ; primates : Erhart & Overdorff 1999 ; Byrne 2000).

En réalité, c'est principalement ces asymétries de contributions individuelles qui ont été abordées chez les mammifères et couramment désignées sous le terme de *leadership*. En revanche, ce terme masque des phénomènes très différents et peut désigner tantôt l'individu premier parti (e.g. Leca et al. 2003), tantôt le premier individu d'une file (e.g. Fischhoff et al. 2007), et plus généralement la responsabilité de la décision ou de la synchronisation du mouvement (Conradt & Roper 2005). Pourtant, l'utilisation abusive de ce terme réduit la coordination du déplacement collectif à un rôle unique et gomme ainsi un certain nombre d'ajustements complexes et subtils apparaissant entre les individus. Aussi, les termes de leader et de leadership ne seront pas employés dans ce travail et les rôles saillants dans la coordination des mouvements chez les chevaux seront redéfinis (Cf. Chapitre 4).

1.5. Problématiques de recherche

La confluence des différents aspects présentés dans cette introduction ainsi que la prise en compte des propriétés génératives de l'épigenèse sociale sert une approche intégrative de l'étude du comportement animal (pour une synthèse voir Thierry 2007). L'ontogenèse de l'individu social se bâtit sur les influences bidirectionnelles apparaissant entre les différents constituants d'un système de développement hiérarchisé (Gottlieb 1991) et de nombreux facteurs de l'environnement social semblent occuper un rôle important dans cette construction. Toutefois, la manière dont les individus sont affectés par différentes influences sociales potentiellement pertinentes, et construisent ainsi leur expérience, n'est jamais évidente même si nous sommes en mesure d'en quantifier les conséquences. En outre, un équilibre subtil émane des processus de transmission sociale au sein des groupes, maintenant à la fois une homogénéisation des comportements entre générations et l'émergence incontestable de différences individuelles au sein d'une génération.

La prise en compte des propriétés génératives de l'épigenèse sociale dans la sociogenèse constitue vraisemblablement une avancée majeure des dernières décennies permettant

d'envisager l'adaptation des organismes à leur environnement autrement que par la sélection directe de traits adaptatifs (Thierry 2007). Toutefois, comprendre si les phénotypes restent sous-adaptés à leur environnement en regard des différentes contraintes internes et externes qui les gouvernent ou si au contraire ils présentent une large capacité adaptative liée à la sélection de processus de développement, plutôt que de traits sociaux eux-mêmes, reste un défi majeur de l'étude du comportement animal. Il y a en effet, sur le plan théorique, un manque de faits certains concernant les liens entre les mécanismes et les stratégies comportementales ; provenant probablement du fait qu'historiquement, les études de développement et celles portant sur les stratégies évolutives furent réalisées parallèlement sans qu'on ne sache réellement faire le lien entre les deux (Thierry 2007). Plusieurs synthèses théoriques récentes, et insistant sur l'intérêt des études de développement, ont par ailleurs souligné la nécessité de mener des études en conditions naturelles afin d'intégrer les facteurs réels de variabilité du milieu -et leurs possibles interactions- pouvant intervenir dans le développement des organismes (West et al. 2003 ; Stamps 2003 ; Griffiths & Gray 2004). En effet, les capacités de plasticité de développement des organismes sont telles qu'elles pourraient conduire à des phénotypes très différents selon les conditions de vie des populations (Stamps 2003), suggérant que seules les études de terrain seraient en mesure de fournir une donnée réelle de l'adaptation des individus.

Aussi, l'investigation de l'influence des congénères dans la régulation du comportement social animal s'est imposée comme une étape nécessaire dans la compréhension du phénomène social, tant pour l'acquisition des compétences des jeunes lors de la sociogenèse que pour les propriétés émergentes de leurs interactions à l'âge adulte. Dans mon travail de thèse, j'ai utilisé une approche transversale du développement comportemental pour explorer le rôle de l'environnement social dans la sociogenèse. J'ai notamment cherché à savoir quelles étaient les conséquences de la diversité de partenaires présents en conditions sociales naturelles sur le développement du comportement social des jeunes. Mais également, si la présence d'un certain type de partenaire était indispensable au développement des compétences sociales chez les jeunes. J'ai par la suite examiné les conséquences des asymétries de compétences sociales des jeunes mâles sur leur succès de reproduction précoce.

Dans un deuxième temps, j'ai examiné quelles pouvaient être les fonctions de ces influences sociales au sein des groupes en m'attachant aux processus décisionnels impliqués dans les déplacements collectifs. J'ai notamment exploré les mécanismes de coordination sociale permettant aux animaux de prendre de telles décisions collectives ainsi que les facteurs individuels, sociaux ou environnementaux susceptibles de moduler ces décisions.

1.5.1. Intérêts du modèle biologique étudié

Les chevaux présentent la singularité de former des groupes familiaux où l'étalon est présent toute l'année en association à long terme avec quelques femelles adultes non apparentées formant des liens forts (Cf. Chapitre 2.1.2.). Compte-tenu de la durée des liens sociaux et de la diversité des partenaires présents lors de l'ontogenèse, le cheval représente un modèle intéressant pour l'étude des influences sociales sur le comportement. De plus, l'organisation sociale de ces équidés a été décrite sur plusieurs populations « férales », issues du marronnage, c'est-à-dire retournées à l'état sauvage, et de nombreuses études à portée plus appliquée, ont été menées chez les chevaux domestiques, fournissant une littérature de base bien documentée. En revanche, on connaît très peu de choses quant aux facteurs susceptibles de moduler l'organisation sociale et les comportements qui surviennent au sein des groupes.

Par ailleurs, les chevaux procurent l'opportunité d'une double approche. D'une part, nous avons mis en œuvre une approche expérimentale sur la sous-espèce domestique de manière à tester l'influence des adultes non parents sur l'expression du comportement social de jeunes chevaux. D'autre part, une population de chevaux de Przewalski *Equus ferus Przewalski* élevés en semi-liberté dans des conditions plus naturelles a permis d'intégrer des facteurs de variabilité absents des conditions de laboratoire. De plus, les conditions de vie des animaux de cette population (Cf. Chapitre 2.2.1.) et l'existence d'une base de données comportementales et généalogiques ont permis l'exploration d'aspects plus fonctionnels sur le succès de reproduction des jeunes étalons, de même qu'une approche innovante de l'étude des déplacements de groupe. Les observations sur la population semi-sauvage ont permis d'explorer des questions fondamentales et de poser un certain nombre d'hypothèses dont une partie a pu être testée expérimentalement dans les groupes de chevaux domestiques. Cette complémentarité recouvre avec les orientations proposées dans les synthèses récentes de l'étude du développement comportemental (West et al. 2003 ; Stamps 2003 ; Bradshaw & Schore 2007).

1.5.2. Objectifs

Un premier volet de l'étude (Cf. Chapitre 3.) concerne le rôle de l'environnement social précoce dans le développement du comportement individuel et social des jeunes

chevaux. Nous avons cherché à comprendre l'influence de la variabilité naturelle de l'environnement social précoce sur le développement du comportement social. Nous avons tout d'abord examiné si les variations naturelles de la composition des groupes familiaux étaient corrélées avec l'expression du comportement des jeunes chevaux (ARTICLE 1). Par ailleurs, les animaux présentent des préférences sociales dans une majorité de groupes sociaux. La deuxième étape a consisté à prendre en compte l'existence d'un développement graduel, fonction de l'âge, des préférences sociales des jeunes au sein de la famille. Nous avons également considéré l'effet d'autres facteurs intrinsèques et extrinsèques sur le développement de ces préférences sociales, puis la qualité des relations développées avec les différents types de congénères (ARTICLE 2).

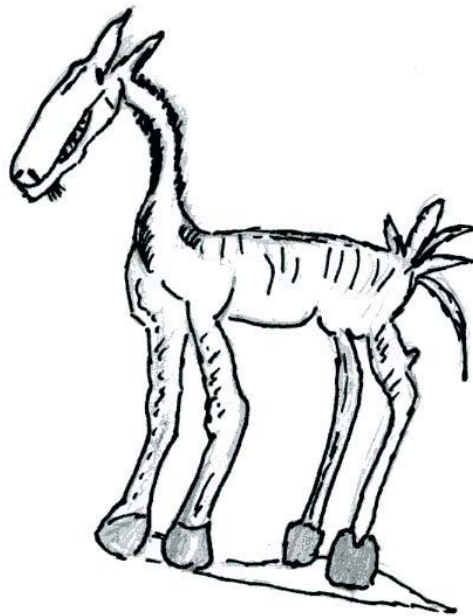
Parallèlement, les conditions d'élevage du cheval domestique présentent un certain nombre de divergences avec la formation des familles à l'état naturel ; les jeunes chevaux étant couramment élevés en groupe de même âge et de même sexe depuis le sevrage jusqu'au débouillage. Toutefois, ces conditions d'élevage ont permis le développement d'une approche expérimentale de l'étude de l'influence des adultes sur le comportement des jeunes. La composition des groupes a en effet pu être contrôlée, ce qui était impossible avec les chevaux de Przewalski. L'introduction d'individus adultes non apparentés dans ces groupes nous a permis de tester d'une part si les adultes non parents avaient une influence sur le comportement social des jeunes et d'autre part, de faire une première évaluation de la manière dont ils pouvaient compenser un apprentissage déficient de la vie sociale (ARTICLE 3).

La mise en évidence de ces influences sociales précoces nous a conduit à explorer les conséquences fonctionnelles des asymétries de compétences sociales que présentaient les jeunes étalons célibataires peu avant leur insertion sociale en tant qu'individus reproducteurs. En effet, les groupes d'étalons célibataires ont été peu étudiés jusqu'à présent et la manière dont les jeunes s'insèrent en tant que mâles reproducteurs dans les populations est mal connue en dépit de son importance pour la vie reproductive des animaux. Aussi, nous avons testé l'existence d'un lien prédictif entre les compétences sociales des étalons dans leur groupe de mâles célibataires, soit leur rang hiérarchique et ses corrélats comportementaux, et leur succès de reproduction précoce (ARTICLE 4).

En outre, les asymétries d'expériences sociales que présente l'ensemble des membres de la famille pourraient également se compléter et constituer la base d'une coopération (Clark & Ehlinger 1987). Dans ce contexte, l'étude des processus décisionnels collectifs revêt un intérêt particulier dans la mesure où ces derniers reposent sur la coordination des membres du

groupe et constituent un enjeu majeur quant aux choix écologiques qui relèvent de l'issue de la décision (Cf. Chapitre 4). Nos investigations ont tout d'abord concerné l'identification de la structure et des contextes d'occurrence des différents mouvements de groupe chez les chevaux. Nous avons également examiné quels en étaient les comportements responsables et quels facteurs sociaux et environnementaux pouvaient les moduler (ARTICLE 5). Nous avons ensuite exploré la manière dont les caractéristiques individuelles et sociales pouvaient affecter les processus décisionnels dans les mouvements de groupe. Nous avons ainsi testé si certains individus pouvaient être plus influents que d'autres sur la structure du déplacement, et donc la rapidité de la décision, mais aussi si les différents comportements coordonnés responsables du phénomène collectif étaient distribués de manière aléatoire ou centrés sur quelques individus. Nous avons également cherché à identifier les caractéristiques individuelles et sociales des individus les plus influents (ARTICLE 6).

Chapitre 2- Méthodes générales



Chapitre 2- Méthodologie générale

2.1. Présentation du modèle biologique

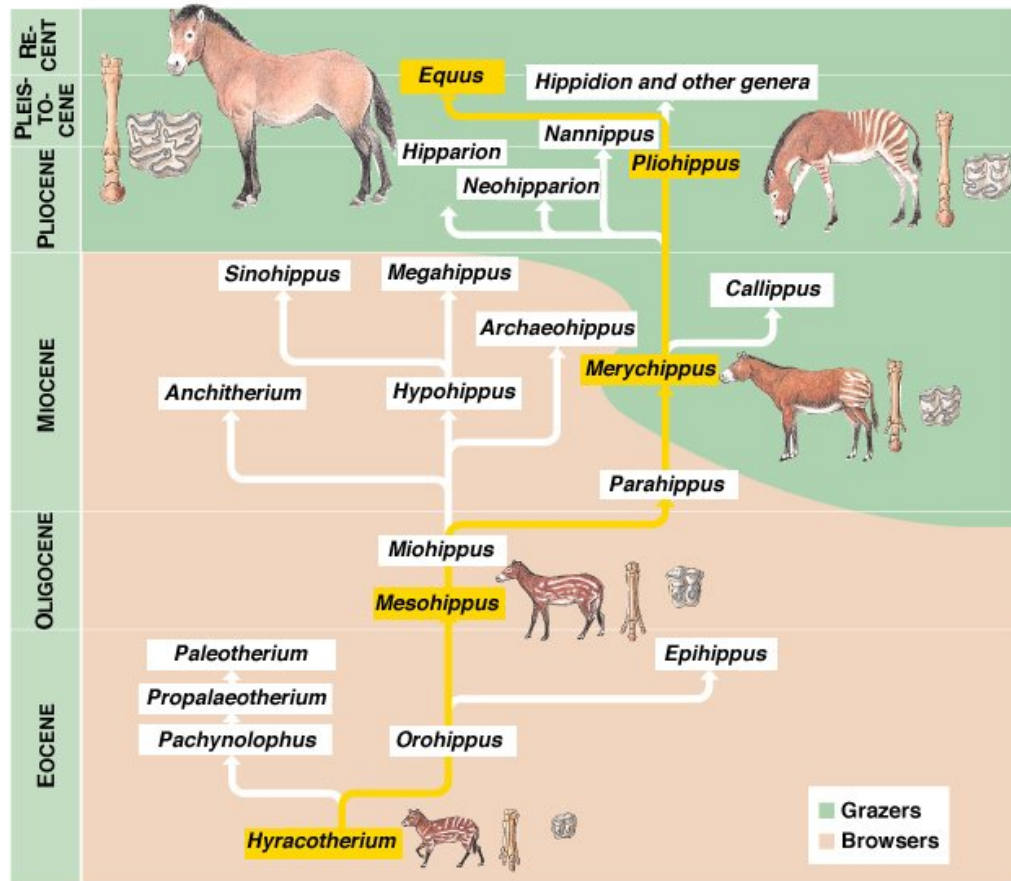
2.1.1. Deux sous-espèces du genre *Equus*

Les chevaux appartiennent à l'ordre des Périssodactyles (1, 3 ou 5 doigts), comme les rhinocéros blanc, *Ceratotherium simum* ou les tapirs *Tapirus sp*, et à la famille des équidés. Le genre *Equus*, seul survivant de toutes les formes d'équidés ayant existé pendant les 50 derniers millions d'années (Fig. 1), regroupe sept espèces sauvages dont cinq ont un statut vulnérable, en danger ou sont éteintes à l'état naturel selon les critères de l'UICN (Union Internationale pour la Conservation de la Nature) (Moelhman 2002). Quatre espèces vivent en Afrique : l'âne sauvage d'Afrique (*Equus africanus*, en danger critique d'extinction), le zèbre de plaine (*Equus burchellii*, préoccupation mineure), le zèbre de montagne (*Equus zebra*, en danger) et le zèbre de Grévy (*Equus grevyi*, en danger) ; les trois autres vivent en Asie : le kiang (*Equus Kiang*, préoccupation mineure), l'hémione (*Equus hemionus*, vulnérable) et le cheval de Przewalski (*Equus ferus przewalskii*, éteint à l'état naturel). Il existe en plus de cela deux espèces domestiques, l'âne (*Equus asinus*) et le cheval domestique (*Equus ferus caballus*).

L'évolution des équidés a débuté il y a environ 55 millions d'années (Eocène), âge auquel on retrouve les traces du plus ancien des équidés : *Hyracotherium* ou *Eohippus*, un périssodactyle à cinq doigts. C'est au Miocène (25-5,3 millions d'années) que la diversité des équidés est la plus grande (12 genres) (Fig. 1), mais le genre *Equus* n'apparaît qu'au Pléistocène (1,75 millions d'années – 11000 ans) il y a 3,9 millions d'années (pour une synthèse voir Waring 2003).

Si le cheval domestique est clairement un parent proche du cheval de Przewalski, peu de choses sont connues sur leurs origines historiques respectives. La découverte d'une différence chromosomique entre le cheval de Przewalski ($2n = 66$) et le cheval domestique ($2n = 64$) (Bernischke et al. 1965, cité par Ryder 1994) conduit alors à considérer le cheval de Przewalski comme une espèce à part entière, même si son croisement avec le cheval domestique produit des hybrides fertiles ($2n = 65$). Cependant, une révision récente de la taxonomie des chevaux sauvages reconnaît deux sous-espèces actuellement connues sous les

noms de *Equus ferus ferus* (tarpan, éteints à l'état naturel) et *Equus ferus Przewalskii* (Groves 1994, 2002), mais dont les relations avec la sous-espèce domestique *Equus ferus caballus* restent floues.



©1999 Addison Wesley Longman, Inc.

Fig. 1- Arbre évolutif des équidés depuis 55 millions d'années à nos jours. Les premiers représentant de la famille avaient trois doigts et mangeaient des végétaux arbustifs (browsers), alors que les équidés actuels ne possèdent plus qu'un doigt en contact avec le sol, consomment de l'herbe (grazers) et possèdent une morphologie adaptée à la course.

L'hypothèse d'un ancêtre commun avec le cheval domestique est effectivement considérée comme peu probable compte-tenu des fortes divergences dans l'ADN mitochondrial (à transmission maternelle) des deux sous-espèces (Jansen et al. 2002). Morphologiquement parlant, les deux sous-espèces divergent sur un certain nombre de points. Le cheval de Przewalski, petit et trapu (134-146 cm au garrot), possède une crinière droite et sans toupet (i.e. partie de la crinière qui retombe sur le front chez les chevaux domestiques),

une tête massive, une raie dorsale noire allant de la crinière à la queue, ainsi que des zébrures noires sur les membres (Groves 1994 ; Wakefield et al. 2002), tout autant de caractéristiques couramment absentes chez le cheval domestique (Fig. 2).

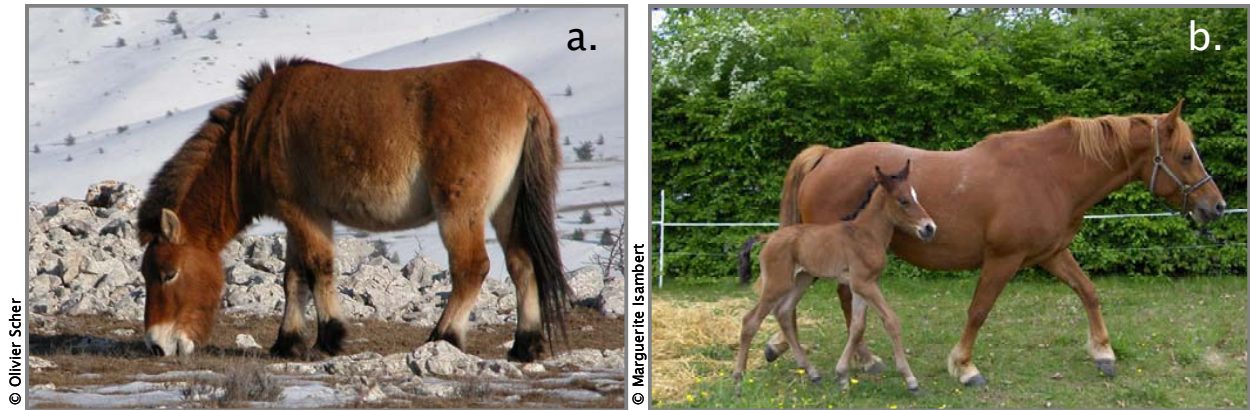


Fig. 2- Cheval de Przewalski en hiver (a.) et cheval domestique avec son poulain (b.)

2.1.1.1. La domestication

Biologiquement parlant, la domestication peut être considérée comme un processus évolutif conduisant à l'adaptation des animaux à leur environnement captif. Ce processus implique l'apparition de modifications génétiques entre les générations, ainsi que d'événements développementaux induits par l'environnement de façon récurrente (Price 1999). En revanche, du point de vue des archéologues, la domestication a longtemps été considérée comme un processus complexe, confiné à une aire géographique et à une culture restreintes (Vilà et al. 2001). Or, la domestication du cheval semble bouleverser cette conception et reste un sujet largement débattu (Lévine 2005).

Des ossements de chevaux datant d'environ 6000 ans jonchent les sites archéologiques de toute la planète à l'exception de l'Australie et de l'Antarctique (Vilà et al. 2001), mais les origines exactes de la domestication restent controversées (fin du 3^{ème} millénaire avant JC selon Lévine 2005). Le cheval a probablement été domestiqué plusieurs milliers d'années après les chiens, chèvres, moutons et vaches, et présente la particularité d'avoir conservé une très grande diversité génétique comparé aux autres espèces domestiques (Vilà et al. 2001 ; Lévine 2005). Cette diversité de lignées maternelles, révélée par des analyses d'ADN mitochondrial, proviendrait d'au moins 77 juments capturées dans différentes populations (Jansen et al. 2002). Ces résultats suggèrent que la domestication résulte d'une longue période

d'utilisation d'animaux sauvages capturés, puis apprivoisés, avant qu'ils ne se reproduisent en captivité (Vilà et al. 2001 ; Lévine 2005). Néanmoins, nous ne sommes actuellement pas en mesure de savoir si cela signifie que la domestication s'est développée indépendamment au sein de différentes communautés humaines (Jansen et al. 2002).

La domestication du cheval a profondément affecté l'évolution des sociétés humaines en fournissant d'abord une source de nourriture, puis une bête de somme, un moyen de transport et de guerre, et enfin un animal d'apparat, de sport et de compagnie. Il existe actuellement 682 races de chevaux domestiques selon l'inventaire international de la FAO (Food and Agricultural Organization of the United Nations), auxquelles il faut ajouter 107 races éteintes (Hall 2005). Plusieurs groupes de chevaux domestiques sont retournés à l'état sauvage à travers le monde et constituent des populations dites « férales » (par analogie au terme anglais *feral*) ou « marrons », subissant une gestion humaine plus ou moins importante (pour une synthèse voir Boyd & Keiper 2005).

Le parallèle entre le comportement de ces populations et celui du cheval de Przewalski est important à faire dans la mesure où, paradoxalement, le dernier cheval sauvage n'existe plus qu'en captivité ou en semi-liberté, alors que des chevaux féraux sont présents sur toute la planète (Feh 2005). L'organisation sociale et le comportement du cheval de Przewalski paraissent toutefois relativement similaires à ce qui est observé dans les populations férales, permettant d'en faire une description commune (Cf. Chapitre 2.1.2.).

2.1.1.2. Histoire et statut du cheval de Przewalski

Les peintures rupestres datées de 20000 ans et retrouvées en Occident et en Eurasie, fournissent les plus anciens indices de l'existence d'un cheval très ressemblant au cheval de Przewalski. On retrouve des traces écrites du cheval de Przewalski notamment dans les travaux d'un moine tibétain en 900 et dans « L'Histoire Secrète des Mongols » au XIIIème siècle (Bouman & Bouman 1994). Ce cheval, méconnu en Occident, est mentionné à nouveau à la fin du XIXème siècle lorsque le colonel N. M. Przewalski (Fig. 3) rapporte d'une expédition naturaliste, un crâne au Muséum de l'Académie des Sciences de Saint-Pétersbourg. Le conservateur, I. S. Poliakov, l'identifie en tant qu'espèce sauvage et le nomme *Equus przewalskii* en 1881. Les observations de ce cheval dans la nature semblent avoir toujours été sporadiques et la dernière remonte à 1969 lorsqu'un étalon, seul, a été observé dans le désert de Gobi pour la dernière fois (Bouman & Bouman 1994 ; Wakefield et al. 2002).



Fig. 3- La statue du colonel Nikolai Michailovich Przewalski à Saint-Petersbourg

Eteint à l'état naturel, le cheval de Przewalski a survécu en tant qu'espèce biologique grâce à la reproduction en captivité (Ryder 1994). Plusieurs facteurs combinés attestent du déclin de l'espèce, notamment la compétition alimentaire avec les troupeaux domestiques, la chasse qui s'est intensifiée en particulier lors d'une série d'hivers particulièrement rudes (1945, 1948, 1956), et les prélèvements d'individus pour les collections naturalistes pouvant conduire à la mort d'un groupe entier (Bouman & Bouman 1994).

Ces captures permettent toutefois d'amorcer une reproduction en zoos, bien que celle-ci demeure extrêmement difficile et conduit la population captive à un goulot d'étranglement, ne laissant que 13 contributeurs au pool de gènes actuel. Parmi ces fondateurs, un au moins est une jument domestique mongole et d'autres seraient issus d'anciens croisements avec des poneys domestiques mongols (Wakefield et al. 2002). La forte consanguinité présente au sein de la population ne semble plus entraver sa croissance (Ballou 1994) et la population actuelle comprend environ 1500 individus à la surface du globe.

D'importants efforts de conservation ont été fournis ces dernières années pour conserver au maximum l'hétérozygotie des individus et promouvoir les projets de réintroduction dont trois ont actuellement vu le jour en Mongolie (Wakefield et al. 2002). Parmi ces projets, figure celui de l'Association *Takh pour le cheval de Przewalski* qui a récemment assuré deux réintroductions successives dans le parc naturel national de Khar Us Nuur (Mongolie). Les 22 chevaux réintroduits ont, pour la plupart, été observés avant leur départ dans le cadre du présent travail (Cf. Chapitre 2.2.1.).

2.1.2. Organisation sociale des chevaux

2.1.2.1. Systèmes sociaux des équidés

Klingel (1975) décrit deux grands types de systèmes sociaux chez les équidés. L'auteur rapportait que les chevaux féraux, les zèbres de plaines et les zèbres de montagne vivaient en petits groupes familiaux permanents comprenant classiquement un étalon adulte, quelques femelles adultes et leurs jeunes pré-pubères, et occupant de larges domaines vitaux (Klingel 1975). L'autre système social observé chez les zèbres de Grévy, les ânes sauvages africains et *probablement* les ânes sauvages d'Asie comprenait un mâle territorial et des groupes de femelles avec leurs jeunes descendants (Klingel 1975). Peu de choses étaient effectivement connues sur les populations de kiangs et d'hémiones qui semblent montrer le plus de plasticité dans leur structure sociale (Feh 2005). Les hémiones mongols, *Equus hemionus hemionus* forment des groupes familiaux typiques (Feh et al. 2001, Feh 2005) alors que les onagres persans, *Equus hemionus onager* forment des groupes mixtes et des groupes de mâles (Tatin et al. 2003) et les onagres indiens, *Equus hemionus khur* un système territorial avec des groupes instables de femelles (Sundaresan et al. 2007). Par ailleurs, des études ultérieures montrent l'existence d'une plus grande diversité selon les populations (Rubenstein 1986 ; Moelhman 1998a,b ; Feh 2005). Les chevaux peuvent notamment présenter une forme de territorialité (Rubenstein 1986), les ânes africains montrent des systèmes sociaux différents en fonction de l'environnement (Moelhman 1998a,b ; Santiapillai et al. 1999) et les zèbres constituent des sociétés de fission-fusion (e.g. zèbres de Grévy : Sundaresan et al. 2007).

La structure sociale des chevaux

Chez les chevaux, l'étalon (usuellement le père) est présent toute l'année au sein du groupe et les jeunes des deux sexes quittent leur groupe natal à maturité sexuelle (entre deux et trois ans) : les jeunes femelles rejoignent une autre famille ou en constituent une nouvelle avec un jeune étalon (Monard et al. 1996), tandis que les mâles rejoignent un groupe de mâles célibataires (Berger 1986; Rutberg & Keiper 1993). La famille est ainsi constituée d'un étalon adulte, d'une à trois juments non-apparentées et de leurs jeunes pré-pubères (Feist & McCullough 1976; Berger 1986; Boyd & Keiper 2005). Elle constitue par conséquent un environnement social riche entourant le jeune lors de son développement (Boyd 1988; Feh 2005; Ladewig et al. 2005).

La dispersion des femelles résulte d'un processus actif de leur part et semble avoir pour cause l'évitement de l'inceste et non la compétition intra-sexuelle (Monard et al. 1996). Cette hypothèse se trouve confirmée par l'observation d'un coefficient de consanguinité inférieur à celui attendu sous un choix aléatoire lorsque les chevaux choisissent leurs partenaires librement (Duncan et al. 1984a). Les chevaux de Przewalski observés dans cette étude, ainsi que les groupes réintroduits en Mongolie (Van Dierendonck et al. 1996; King 2002), présentent également cette structure sociale.

Le groupe d'étalons célibataires, que les étalons rejoignent à la puberté et qu'ils quittent deux à trois ans plus tard pour former leur propre famille, est ainsi composé de jeunes mâles, de mâles adultes ayant terminé leur vie reproductrice et éventuellement de mâles blessés (Berger 1986, Feh 1999). Chez les chevaux féroces et les chevaux de Przewalski, la plupart des auteurs ont rapporté que le jeu social et les rituels entre étalons sont les comportements les plus fréquemment observés dans ces groupes (Hoffmann 1985; Boyd & Houpt 1994) et que les étalons forment également une hiérarchie de dominance linéaire (Feh 1988; Tilson et al. 1988) et des liens à long terme (Salter & Hudson 1982 ; Feh 1999, 2001). C'est dans ces groupes de célibataires que les jeunes étalons acquièrent les compétences sociales nécessaires au maintien ultérieur d'une famille (Hoffmann 1985).

2.1.2.2. Fonctionnement du groupe social chez les chevaux

Comportement parental, allo-parental et sociogénèse

Peu avant la mise bas, la jument tend à s'éloigner de ses congénères et cet isolement relatif est supposé faciliter l'établissement de la relation mère-jeune (Crowell-Davis & Weeks 2005). A la naissance, la mère lèche activement son petit. Cette activité, ainsi que les premières tétées, semblent importantes pour la mise en place d'un lien exclusif, réciproque et sécurisé entre la mère et le poulain (Hausberger et al. 2007). Chez le poulain domestique, l'interférence humaine lors de la première tétée induit, en effet, une relation moins sécurisée à la mère qui se traduit par une faible propension à explorer l'environnement et à jouer (Hausberger et al. 2007). Le poulain naît avec des capacités sensorielles et motrices bien développées : deux heures après la naissance, il trotte, tête et interagit avec sa mère (Boyd 1988).

Le père joue également un rôle important dès les premiers signes de mise bas en éloignant les autres animaux, puis en encerclant la mère et son jeune après la naissance afin de maintenir les congénères à distance (McDonnell 2003 ; Feh 2005). Par la suite, le père toilette

ses poulains et tolère leurs jeux en répondant de façon non-agressive (Feh 2005). En revanche, pendant les premières semaines de vie, le jeune reste très dépendant de sa mère, passant environ 90% du temps à moins de cinq mètres (Crowell-Davis 1986) et tétant en moyenne quatre fois par heure (Crowell-Davis 1985). La mère prend l'initiative du toilettage dès le premier jour et le jeune commence par jouer en cercle autour d'elle avant de jouer avec des partenaires de son âge (Crowell-Davis et al. 1987). Le sevrage survient peu avant la naissance du poulain suivant (à 9 mois en moyenne) et s'exprime d'abord par les rejets de la mère lors des tentatives de tétée du jeune, puis par une prise de distance mutuelle (Duncan et al. 1984b).

La prise d'indépendance du poulain s'effectue bien avant le sevrage (Crowell-Davis & Weeks 2005) lorsque le jeune commence à interagir avec d'autres partenaires (chevaux de Przewalski : Boyd 1988 ; chevaux domestiques : Crowell-Davis 1986 ; Crowell-Davis et al. 1987). Cette phase de socialisation, maximale à 2-3 mois, est caractérisée par une forte fréquence de jeu social et de toilettage mutuel entre les poulains, et par une augmentation du « snapping » envers les adultes (Crowell-Davis 1986).

Le *snapping* apparaît dans une position caractéristique ; l'encolure tendue en avant et les lèvres retroussées, le jeune mâchouille vers un congénère adulte. Ce comportement a été associé par certains auteurs à une activité de tétée redirigée vers un congénère adulte (Crowell-Davis et al. 1985), et par d'autres à un comportement de soumission (McDonnell & Haviland 1995). Boyd (1988) note que le snapping semble également apaiser le jeune qui l'effectue. Par ailleurs, les relations de dominance entre les jeunes chevaux sont peu claires, les interactions agonistiques sont souvent bidirectionnelles et le rang n'est établi de façon plus stable qu'après la dispersion des jeunes (Wells & Von Goldschmidt-Rotschild, 1979 ; Rho et al. 2004). Le développement comportemental est graduel et fait l'objet de fortes variations individuelles qui s'expriment de façon précoce par la variation des distances mère-jeune et les interactions échangées avec les autres jeunes (Kusunose & Sawazacki 1984 ; Wolff & Hausberger 1994). Ces différences semblent être partiellement héritées du père et avoir des conséquences à long terme sur l'émotivité des individus (Hausberger et al. 1996).

Accès à la reproduction des étalons

Dès l'âge de 4-5 ans, les étalons célibataires sont souvent observés à proximité des groupes familiaux et entrent en contact avec des jeunes femelles (Feh 2005). L'étalon dominant du groupe de mâles célibataires semble être le premier à acquérir ses juments (Welsh 1975 ; Feist & McCullough 1976), alors que les mâles subordonnés sont susceptibles

de former des alliances pour monopoliser, puis défendre des femelles contre leurs rivaux (Feh 1999, 2001). De façon générale, le jeune étalon peut récupérer des femelles dispersantes, détrôner un chef de famille et reprendre possession de son groupe ou d'une partie de son groupe (Klingel 1982), ou bien encore se mettre en périphérie d'un harem existant dans le but de prendre quelques femelles (Rubenstein 1982). Les étalons célibataires exécutent parfois des copulations furtives la nuit (i.e. *sneak-mating*) avec des juments en œstrus, à l'insu du chef de famille (Feh 1999). Certains mâles restent également dans leur groupe natal, jusqu'à prendre la relève de leur père ou de l'étalon du groupe (Rutberg & Keiper 1993).

Relations et organisation sociales au sein de la famille

La famille est une unité sociale cohésive au sein de laquelle ses membres synchronisent leurs activités (chevaux de Przewalski : Van Dierendonck et al. 1996 ; Boyd & Bandi 2002 ; chevaux domestiques : Rifa 1990) et exploitent de larges domaines vitaux chevauchant celui des autres familles (Boyd & Keiper 2005). Lors des rencontres intergroupes, c'est essentiellement l'étalon qui interagit (Feist & McCullough 1976 ; Salter & Hudson 1982) et une hiérarchie de dominance linéaire s'instaure entre groupes (Berger 1977). La stabilité de la famille repose essentiellement sur les liens créés par les femelles et le rassemblement constant de ses juments par l'étalon (Klingel 1982). Les changements de groupe sont essentiellement dus aux migrations des jeunes et les juments résidentes montrent plus d'agressions envers les nouvelles arrivantes (Monard et al. 1996).

L'étalon défend activement les membres de son groupe contre les prédateurs, rassemble et conduit sa famille, se toilette avec quelques juments préférentielles et approche fréquemment ses juments avec une vocalisation spécifique qui a probablement pour fonction de renforcer les liens (Feist & McCullough 1976 ; Feh 2005). Les relations entre femelles sont principalement caractérisées par le maintien de leur rang hiérarchique au travers d'interactions agonistiques faibles et par les relations de toilettages mutuels (Van Dierendonck et al. 2004 ; Rho et al. 2004 ; Feh 2005 ; Heitor et al. 2006a,b). Le rang hiérarchique n'est pas déterminé par la taille ou le poids ni pour les mâles (Feh 1990), ni pour les femelles (Duncan 1992), mais au contraire par le rang de la mère et le nombre de femelles de la famille pour les mâles (Feh 1990), et par l'âge et la date d'arrivée dans le groupe pour les femelles (Monard et al. 1996 ; Sigurjónsdóttir et al. 2003). L'étalon n'occupe pas systématiquement une position dominante dans la hiérarchie (Haupt & Keiper 1982 ; Wells & Von Goldschmidt-Rotschild 1979). Il n'y a pas de leader unique chez les chevaux, mais certains individus conduisent plus souvent le groupe et l'étalon précède couramment son groupe pour entrer sur un point d'eau

(Welsh 1975 ; Feist & McCullough 1976 ; Berger 1977). Chez les poneys New-Forest, où l'étalon n'est pas présent toute l'année dans le groupe, c'est une velle jument dominante qui emmène préférentiellement le groupe, même si Tyler (1968) rapporte que des jeunes individus peuvent initier un départ avant d'être relayés par des congénères plus âgés. Cependant, des observations effectuées plus récemment suggèrent que le leader préférentiel n'est pas forcément dominant dans le groupe (Feh 2005). De plus, les avancées menées dans l'étude des déplacements de groupe chez d'autres espèces suggèrent que les mécanismes restent encore largement à explorer (Boinski 2000).

Au sein du groupe, les chevaux ont en général un à trois partenaires préférentiels à côté desquels ils sont observés plus souvent ou avec lesquels ils effectuent plus de toilettages mutuels (Clutton-Brock et al. 1976 ; Feh 1987 ; Monard 1992 ; Sigurjónsdóttir et al. 2003 ; van Dierendonck et al. 2004). Le toilettage mutuel semble avoir pour fonction principale de renforcer les liens sociaux et de diminuer les tensions au sein du groupe (Feh & de Mazière 1993 ; Kimura 1998). Il n'est d'ailleurs pas rare que les partenaires préférentiels de toilettages mutuels soient également des partenaires spatiaux préférentiels (Clutton-Brock et al. 1976 ; Kimura 1998 ; Sigurjónsdóttir et al. 2003 ; van Dierendonck et al. 2004). De façon générale, les préférences sociales peuvent être fonction du rang hiérarchique du partenaire (les premiers voisins préférentiels sont souvent de rangs hiérarchiques proches : Clutton-Brock et al. 1976 ; Kimura 1998 ; Heitor et al. 2006b) ou de son degré de parenté (Sigurjónsdóttir et al. 2003 ; Heitor et al. 2006b), même si en conditions naturelles la parenté est souvent confondue avec la familiarité.

2.2. Matériel biologique

2.2.1. La population de chevaux de Przewalski du Villaret

Les chevaux de Przewalski observés dans le cadre de ce travail de thèse proviennent d'une population élevée en semi-liberté sur le Causse Méjean en Lozère (Le Villaret : 44°15'9"N, 3°26'29"E). La population, issue de 11 chevaux fondateurs provenant de zoos et relâchés au Villaret en 1993 et 1994, a été gérée par l'Association *Takh* comme une étape précédant un programme de réintroduction en Mongolie. Les chevaux vivent dans un parc de 380 ha situé à environ 1000 mètres d'altitude sur un plateau calcaire couvert d'une végétation caractéristique

(Saïdi 1998). Il contient trois points d'eau, dont un seul naturel, ainsi que quelques pierres à sel pour compléter leur apport en sodium dont la terre du Causse est pauvre (Fig. 4).

De 1993 à 2003, la population a évolué naturellement et l'intervention humaine est restée minimale. Par exemple, il n'y a eu ni traitement parasitaire, ni apport de nourriture supplémentaire (excepté quelques cas d'hivers extrêmement rudes), ni contrôle de la reproduction ou de la composition des groupes. Un suivi à long terme a été réalisé durant cette période au sein duquel les événements de naissance, décès ou maladies étaient notés sous 48 heures. Parallèlement, les groupes étaient observés en alternance, une heure le matin et une heure le soir. Chaque groupe a été observé une heure par jour jusqu'en 1998, puis une heure par semaine en raison de l'augmentation du nombre de groupes (d'un en 1993 à six en 2003). Ces observations ont donné lieu à une base de données contenant 10 années d'observation comportementale et permettant le développement d'approches longitudinales.



Fig. 4- Familles de chevaux de Przewalski au Villaret

A compter de 2003, les juments pressenties pour un départ en Mongolie ont reçu un contraceptif à raison de deux injections par an au fusil hypodermique, afin d'éviter le départ de juments pleines ou suitées. La molécule utilisée ne bloquait pas les chaleurs des juments, mais empêchait la fécondation, réduisant les effets comportementaux directs. Au printemps 2004, au début de cette étude, la population comptait 55 chevaux répartis en cinq familles et deux groupes de mâles célibataires. L'année suivante, après un transport de 12 chevaux vers la Mongolie, la population du Villaret était constituée de quatre familles, deux groupes d'étalons célibataires et deux groupes mixtes mélangeant des mâles célibataires et des juments relâchées après la sélection des chevaux pour le transport. Enfin, en 2006, après un deuxième transport de 10 chevaux, la population comprenait trois familles, deux groupes de mâles célibataires et deux groupes mixtes (Tableau 1).

Tableau 1- Synthèse des chevaux observés selon les différents protocoles

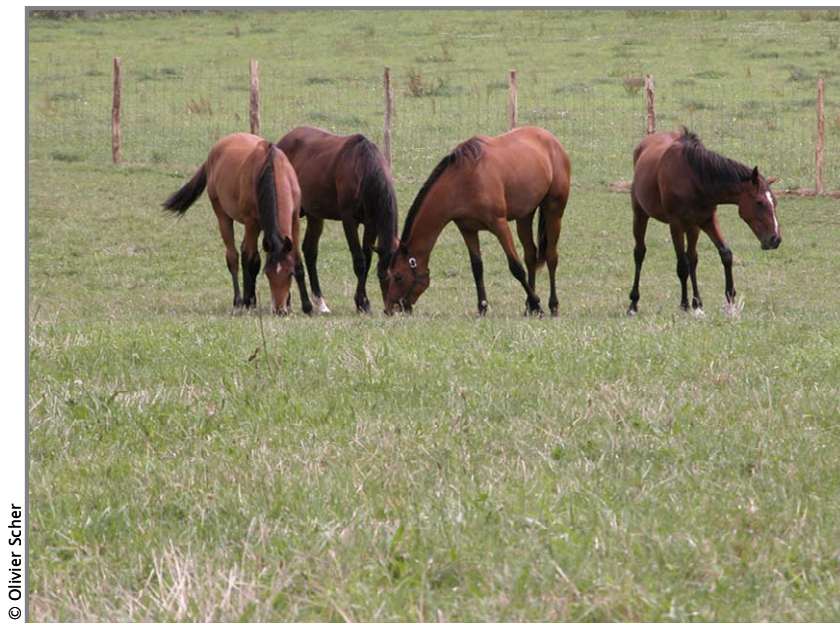
Thématiques	Années	Chevaux
Influences sociales sur le développement comportemental	2004, 2005	12 chevaux de un et deux ans
	2004, 2005	
Rang hiérarchique et succès reproducteur précoce	1993-2003	9 étalons célibataires
Déplacements collectifs des familles	2004, 2006	2 familles
	2004, 2005, 2006	4 familles

2.2.2. Les groupes de jeunes chevaux domestiques

Afin de tester expérimentalement l'existence d'une influence sociale des congénères adultes sur le comportement des jeunes chevaux, nous avons décidé de travailler en parallèle sur le cheval domestique. Il offrait la possibilité à la fois d'une approche expérimentale complémentaire et du contrôle de la composition des groupes. En effet, les observations menées sur la population du Villaret nous avaient conduits à cerner plusieurs hypothèses fondamentales sur le fonctionnement des influences sociales au sein des groupes de chevaux. Notre étude expérimentale développée sur les chevaux domestiques (ARTICLE 3) a permis une approche complémentaire indispensable à la validation de nos travaux. Cette étude s'insérait dans le cadre plus large des travaux de l'UMR 6552 (Ethologie, Evolution, Ecologie), portant

sur l'étude des influences sociales pendant le développement comportemental. Parmi les élevages avec lesquels l'équipe a pour habitude de travailler, deux ont été retenus pour cette expérience :

- Le domaine de Chignac est une antenne de la Jumenterie Nationale de Pompadour (Haras Nationaux), situé en Corrèze à quelques kilomètres de Pompadour. Des jeunes chevaux de races Pur-sang Arabe et Anglo-arabe sont maintenus sur le site entre le sevrage (6 mois en moyenne) et le débouillage (3 ans en moyenne) (Fig. 5).
- La station expérimentale des Haras Nationaux de Chamberet (Corrèze) possède près de 60 juments de races Pur-sang Arabe, Anglo-arabe et Selle Français ainsi que leurs jeunes de la naissance à l'âge de trois ans.



© Olivier Scher

Fig.5- Groupe de jeunes juments de 1 an à Chignac

Les pratiques d'élevage en France fournissent généralement des conditions bien différentes de celles en situation naturelle. En effet, les jeunes restent avec leur mère seulement jusqu'au sevrage, habituellement réalisé vers six mois. Les jeunes sont ensuite maintenus en groupes de même-âge et de même-sexe. Ils évoluent au pré une grande partie de l'année (environ neuf mois) et durant l'hiver sont logés soit en box individuel, soit en

stabulation (en groupe). Le cheval est donc un modèle parfaitement approprié pour tester l'influence sociale d'adultes non-parents, normalement présents dans des conditions naturelles et totalement absents dès six mois dans les conditions actuelles d'élevage.

Toutefois, un certain nombre de contraintes accompagnent l'utilisation de ce modèle. Il peut-être en effet problématique de trouver plusieurs groupes de jeunes chevaux sur les mêmes sites et dans les mêmes conditions environnementales, et plus encore, de demander aux éleveurs d'utiliser plusieurs pâtures pour une même génération. De même, les chevaux adultes à introduire dans les groupes de jeunes, particulièrement les hongres, sont difficilement disponibles pour nos protocoles et sont souvent absents des élevages. Toutefois, la collaboration établie avec la station expérimentale des Haras Nationaux de Chamberet nous a permis de disposer d'individus adultes et de contrôler au mieux les conditions expérimentales. Au total, 52 jeunes chevaux de un et deux ans ont été observés pendant 40 jours (Cf. Chapitre 3.3.).

2.3. Méthodes générales d'observation

2.3.1. Les jeunes chevaux de un et deux ans

Le même protocole a été employé pour l'observation des jeunes chevaux de Przewalski et celle des jeunes chevaux domestiques. Les chevaux étaient observés deux (Przewalski) ou trois (domestique) fois par jour pendant deux heures en alternance sur cinq plages horaires qui couvraient l'ensemble de la journée (0700-1000 heures, 1000-1300 heures, 1300-1530 heures, 1530-1800 heures and 1800-2100 heures). Durant chaque session d'observation, des sessions de 10 minutes d'échantillonnage focal (Altmann, 1974) étaient effectuées en alternance sur les jeunes de la famille ou du groupe et séparées par des points d'échantillonnage instantané sur le groupe entier (Bateson & Martin 1993). Dix heures d'observations focales par cheval ont été totalisées pour l'étude des jeunes chevaux de Przewalski.

A chaque point d'échantillonnage, l'observateur enregistrait l'identité du premier voisin de chaque cheval du groupe, les distances séparant les premiers voisins et l'activité de chaque cheval du groupe. Les distances étaient notées par classes de 0,5 longueur-cheval ; à partir de 0,5 à 3,5, après quoi le sujet était considéré comme « sans voisin ». Les activités

enregistrées étaient : le pâturage, le déplacement, le repos debout, le repos couché (en position sternale et latérale), l'observation de l'environnement et l'interaction sociale.

Lors des échantillonnages focaux, toutes les occurrences d'interactions sociales, ainsi que tous les changements d'activité, étaient notés en continu. Une interaction sociale a été définie comme tout mouvement d'une partie du corps ou de tout le corps d'un cheval, clairement dirigé vers un autre cheval (Feh 1988). Nous avons enregistré 53 interactions sociales, issues des catégories fonctionnelles classiques décrites dans Feh (1987) et McDonnell (2003), parmi lesquelles les interactions affiliatives, le jeu social, l'investigation sociale, les interactions agonistiques, les interactions sexuelles et toutes les interactions spécifiques aux étalons.

Trois observateurs ont été impliqués dans ce protocole. La fiabilité des données a été contrôlée régulièrement au travers d'observations réalisées simultanément, puis par des contrôles entre observateurs afin de maintenir une concordance de 95% basée sur le calcul du coefficient de Kappa (Cohen 1960).

2.3.2. Le rang hiérarchique et le comportement des étalons

Les données utilisées dans cette étude (Cf. Chapitre 3.4.) sont celles du suivi à long terme effectué par l'association *Takh*. Des groupes focaux de chevaux (Altmann 1974) ont été observés en alternance lors de sessions d'observation d'une heure effectuées le matin ou le soir (Cf. Chapitre 2.2.1.). Vingt-sept interactions sociales ont été relevées en continu (Bateson & Martin 1993) ; parmi lesquelles nous avons retenues celles dont la quantification était la plus fiable : les agressions physiques, les interactions agonistiques de faible intensité, les séquences de jeu social, le toilettage mutuel et les rituels entre étalons. Sept observateurs différents ont été impliqués durant ces 10 années d'observation et la fiabilité des données a été contrôlée régulièrement au travers d'observations réalisées simultanément, puis par des contrôles entre observateurs afin de maintenir une concordance d'au moins 95%.

2.3.3. Les déplacements collectifs des familles

La mise en place du protocole d'étude des déplacements collectifs a fait l'objet d'une longue phase de tests et d'observations préliminaires afin de mettre au point les méthodes d'échantillonnage des déplacements, la coordination nécessaire entre les deux observateurs et

l'identification des éléments importants d'un déplacement collectif. L'étape la plus difficile a été de se familiariser avec le départ d'un déplacement. Nous avons dû apprendre à anticiper le déplacement et à en identifier les comportements préliminaires. Les différents comportements préliminaires et ceux impliqués dans le déplacement ont alors été définis (Cf. Chapitre 4).

Les familles focales de chevaux (Altmann 1974) ont été observées par deux observateurs, quatre heures consécutives par jour, le matin ou l'après-midi. Une session d'observation comprenait 49 points d'échantillonnage instantané effectués toutes les cinq minutes pendant quatre heures, permettant de relever les activités de chaque cheval, la position de chaque cheval dans le groupe (en 2004 seulement), la position géographique du groupe, l'état de dispersion du groupe et la proximité de groupes voisins (Cf. Chapitre 4.1.). Un échantillonnage par comportement a été mené parallèlement par le même observateur et a permis de relever les interactions agonistiques, les interactions affiliatives, les séquences de jeu social et les comportements d'exploration de l'environnement (en 2006 seulement) (Cf. Chapitre 4.2.). Un deuxième observateur relevait toutes les occurrences des comportements de préparation et de déplacements collectifs pour l'ensemble des chevaux du groupe.

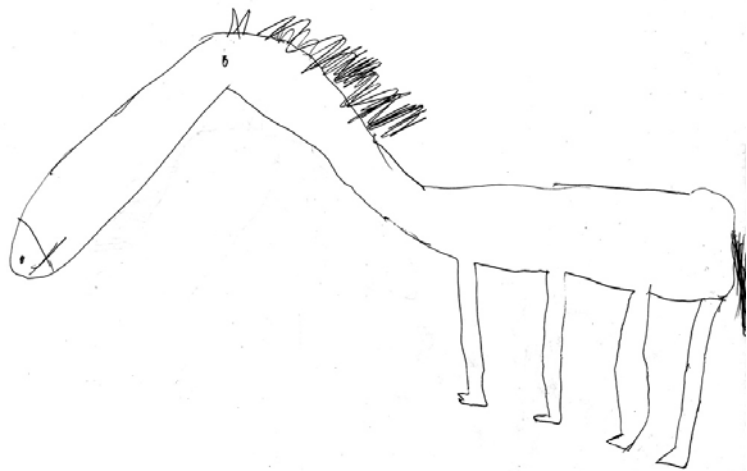
Les comportements typiques d'un déplacement collectif chez les chevaux commencent par des comportements de préparation (éloignements progressifs, postures périphériques) qui peuvent être renforcés par l'adhésion préalable de quelques individus du groupe qui viennent se positionner dans la même direction, derrière ou devant le premier préparateur, ou encore dans une autre direction. Le début d'un déplacement a été enregistré lors du départ du premier individu, c'est-à-dire l'éloignement d'un individu sur une distance supérieure au diamètre du groupe, sans interruption de pâturage, ni pause, et l'encolure à l'horizontale. La fin d'un déplacement a été enregistrée à l'arrivée du dernier individu. Certains arrêts spécifiques impliquant tous les membres du groupe se sont montrés transitoires (inférieurs à 30 minutes) et ont été nommés « pauses collectives ». La caractéristique de ces pauses collectives est que tous les individus gardent la même orientation de leur corps, soit celle du déplacement précédent. La présence ou l'absence de ces pauses a permis de distinguer deux types de déplacements (Cf. Chapitre 4.1.).

Un deuxième type d'échantillonnage, effectué en 2005 seulement lors de la saison de reproduction, a consisté à enregistrer l'identité des individus qui partaient en premier lors d'un déplacement collectif, si le déplacement impliquait tout le groupe, le contexte du déplacement et quels étaient les groupes voisins ; afin d'étudier l'influence de la saison de reproduction sur les comportements de l'étalon. Ces observations ont été effectuées sur des

plages de deux heures, réparties uniformément sur toute la journée, aux mois d'avril et mai 2005.

Quatre observateurs ont été finalement impliqués dans ce protocole. La fiabilité des données a été contrôlée régulièrement au travers d'observations réalisées simultanément, puis par des contrôles entre observateurs, afin de maintenir une concordance de 95% basée sur le calcul du coefficient de Kappa (Cohen 1960).

Chapitre 3- Sociogenèse



Chapitre 3- Environnement social et sociogénèse

Dans ce chapitre, nous abordons l'étude des influences sociales précoces sur la sociogénèse des jeunes chevaux. Deux approches complémentaires, fondées sur l'observation des jeunes chevaux de Przewalski dans leurs familles et sur l'introduction expérimentale d'adultes dans des groupes de jeunes chevaux domestiques, permettent d'embrasser une vision plus large du fonctionnement de ces influences sociales. Chez les chevaux vivant en conditions naturelles, le contexte social contient une diversité de partenaires d'âge et de sexe variés qui pourrait entrer en jeu dans le développement comportemental des jeunes. A l'inverse, les conditions de vie des jeunes chevaux domestiques, élevés en groupes uni-âge – unisexe, permettent d'étudier le comportement des jeunes chevaux en l'absence d'adultes puis lors de la présence temporaire d'adultes dans leur groupe.

3.1. Importance du contexte social préexistant

Cette première étude, développée sur les jeunes chevaux de Przewalski, concerne l'influence de la composition du groupe natal sur le comportement social des jeunes. Il s'agit d'identifier quelle sorte de structure ontogénétique forme la famille et quelles en sont les variations naturelles susceptibles d'affecter le développement comportemental des jeunes. Les études qui abordent cet aspect sont généralement focalisées sur la taille du groupe, qui peut affecter les processus cognitifs des animaux (pour une synthèse voir Croney & Newberry 2007) et plus généralement le développement de leur comportement et de leurs compétences sociales (pour une synthèse voir Olsson & Westlund 2007). Cependant, plus que sa taille, la composition du groupe pourrait également affecter les processus de développement des jeunes individus. Les résultats de cette investigation dans les familles de chevaux de Przewalski sont présentés dans l'ARTICLE 1.

SYNTHESE DE L'ARTICLE 1

QUESTIONS

La composition du groupe natal affecte-t-elle le comportement social des jeunes chevaux de Przewalski ? Comment le comportement social des jeunes varie-t-il selon la taille du groupe, la disponibilité en partenaires, le ratio jeune/adulte et la proportion de jeunes mâles ?

METHODES

Nous avons observé et enregistré les comportements sociaux de 12 jeunes chevaux, six mâles et six femelles de un et deux ans, vivant dans cinq groupes familiaux différant par leur taille, la disponibilité en partenaires, le ratio jeune/adulte et le sex-ratio des jeunes.

RESULTATS

Les jeunes mâles et femelles échangent chacun autant d'interactions sociales avec leurs congénères. Lorsque la proportion de jeunes chevaux augmente dans les groupes, les jeunes montrent une plus grande sélectivité dans leurs préférences sociales, qui se traduit par une augmentation des évitements et un rapprochement spatial entre voisins. Les jeunes donnent plus d'interactions agonistiques à leurs partenaires et reçoivent plus de snapping. Lorsque la proportion de jeunes mâles augmente dans les familles, les jeunes passent significativement moins de temps en interactions sociales.

CONCLUSIONS

Cette étude montre que le ratio jeune/adulte et la proportion de jeunes mâles et femelles dans le groupe peuvent présenter des stimuli sociaux pertinents dans le développement comportemental des jeunes. Les échanges entre jeunes pourraient s'apparenter à un entraînement nécessaire à la maîtrise des règles de vie sociale.

ARTICLE 1

Young-adult ratio, a major component of sociogeny in young horses

Marie Bourjade^{a,b}, Alice de Boyer des Roches^a, Martine Hausberger^a

^a UMR CNRS 6552 Ethologie-Evolution-Ecologie, Université de Rennes 1, 263 Avenue du Général Leclerc, Campus de Beaulieu, F-35042 Rennes Cedex, France

^b Association Takh pour le cheval de Przewalski, Station Biologique de la Tour du Valat, Le Sambuc, 13200 Arles, France

Manuscrit soumis

Abstract

Growing evidence indicates that group membership could influence the development of social behaviour in young animals and could affect subsequently their social competences. Here, we investigated the influence of natal group composition on the social behaviour of one- and two-year-old male and female Przewalski horses. We tested the influence of availability of partners, group size, young/adult ratio and proportion of young males in the natal group on traits of young horses' social behaviour. We observed 12 juvenile males and females from five differently composed families. We found two traits of their natal group were correlated with their social behaviour. The young/adult ratio was not correlated with their social preferences whereas it was positively correlated with time spent in association with their nearest neighbour as well as with social avoidance, aggression rates and snapping received by the young. The proportion of young males in the natal group was negatively correlated with the time the young spent interacting. Our results show that natal group composition, at least through the variations of these natural traits, is likely to affect the behaviour of young horses at early stages of their behavioural development.

Keywords: behavioural development, *Equus ferus przewalskii*, group membership, early age, social preferences

1. Introduction

Group membership is likely to influence the development of social behaviour as social groups can have different compositions and interactions between social dispositions and social environment influence social development (Mason 1978). Group size for instance, affects mother-young distances in rhesus macaques, *Macaca mulata* (Berman et al. 1997), and bison, *Bison bison* (Green 1992), as well as the affiliative behaviour of dairy calves, *Bos taurus* (Færevik et al. *in press*), and the agonistic behaviour of domestic pig littermates, *Sus scrofa* (D'eath & Lawrence 2004). Moreover, the presence of key individuals at given stages of behavioural development can induce behavioural modifications in young. For example, the presence of adult male elephants, *Loxodonta africana*, reduces aggression and excitation levels linked to the first rut of young males (Slowtow et al. 2000). Likewise, the behaviour of yearling fallow deers, *Dama dama*, is modified when approaching females in oestrus for the first time after dispersal (Pélabon et al. 1999). However, effects of comprehensive group composition are poorly documented except for male/female ratio. This is likely to affect exploration and social behaviour of mouse littermates, *Mus musculus* (Laviola & Alleva 1995), or the survival of young prairie voles, *Microtus ochrogaster* (McGuire et al. 2002).

Nonetheless, manipulations of the social environment in social separation/enrichment experiments (Mineka & Suomi, 1978; Wiener et al., 1987) or through the co-residence of individuals (e.g. unrelated adults: Rissman et al., 1990; Sachser & Lick, 1991; Sandnabba 1993; Delville et al., 2003) have revealed several times the existence of social influences on behavioural development. Moreover, growing evidence indicates that rearing conditions have long-term effects on behaviour (e.g. primates: Schapiro et al., 1996; Bastian et al., 2003) and that the number and kind of social partners a young can interact with could be important parameters of the developmental context (West et al. 2003).

The availability of play partners in the natal group affects the timing of dispersal of young male feral horses, *Equus ferus caballus* (Rutberg & Keiper 1993), while dispersal times of female Camargue horses were affected more by herd structure (Monard et al. 1996). Both feral (Feist & McCullough, 1976; Berger, 1986; Boyd & Keiper, 2005) and Przewalski horses, *Equus ferus Przewalskii* (Van Dierendonck et al., 1996; King, 2002), live in small year-round stable groups usually consisting of an adult stallion, two to three unrelated adult mares and their offspring before they reach puberty. Both sexes disperse from their natal group at sexual maturity (Berger, 1986; Rutberg & Keiper, 1993): young mares move to reproductive units, whereas young stallions disperse to all-male groups. Therefore, different social partners are present during ontogeny (Boyd 1988; Feh 2005; Ladewig et al. 2005) and

natural variability could translate into different social experiences for the young that may affect in turn their social competences and sociability later in life.

In this study, we investigated the influence of natal group composition on the social behaviour of one- and two-year-old male and female Przewalski horses at these stages of their behavioural development. We investigated natal group traits that could correlate with the behaviour of young horses. We hypothesized that more than group size, other salient parameters such as number of young, sex-ratio of young or young-adult ratio could be correlated with specific traits of social behaviour and preferences.

2. Methods

2.1. The animals

The Przewalski horses were kept in a 380 ha enclosure of highland steppe at Le Villaret on the Causse Méjean in southern France (base camp office: 44°15'9"N, 3°26'29"E; 1007 m a.s.l.). The population grew from 11 individuals brought from European zoos in 1993 and 1994, to 55 individuals in 2003 (French licences of legal capacity were held by the *Takh* Association that was responsible for the horses). Observations were made during two different periods: in May and June 2004 when the population was composed of five families and two bachelor groups (all-male groups), and in April and May 2005 when the population was composed of four families, two mixed-sex peer groups and two temporary bachelor groups, after two families had been removed to be reintroduced in Mongolia. Our observations focused on 12 juvenile males and females from five different families observed during these two periods: three one-year-old males, three one-year-old females, three two-year-old males and three two-year-old females. Demographic factors varying between families ($N = 6$) were (1) group size, (2) number of young i.e. non-dispersed individuals, (3) number of adult mares, (4) the young/adult ratio (number of young divided by the number of adults including adult stallions) and (5) the proportion of young males (number of young males divided by the total number of young). Variations of these factors are shown in Table 1.

Table 1. Demographic factors of the groups to which our subjects belonged.

Each subject was given an individual code indicating its age, sex and individual number. Ex: 1f5 is the one-year-old female number five. Young/adult ratio: number of young divided by the number of adults, including stallions. Proportion of young males: number of young males divided by the total number of young. *: factors selected for analysis. Correlations between group size and other demographic factors are given in the first row: Kendall correlations: *** $p < 0.01$, **** $p < 0.001$.

Individuals	Demographic factors				
	Group size	Number of adult mares	Number of young	Young/Adult Ratio *	Proportion of young males *
<i>Correlations with group size</i>		$t = 0.53$ ***	$t = 0.67$ ****	$t = 0.53$ ***	NS
1f5	12	5	6	1.00	0.33
1f6	12	5	6	1.00	0.33
1f7	9	4	4	0.80	0.50
1m11	9	4	4	0.80	0.50
1m5	12	5	6	1.00	0.33
1m6	10	3	6	1.50	0.67
2f2	10	3	6	1.50	0.67
2f3	10	3	6	1.50	0.67
2f4	7	2	3	0.75	0.75
2m12	7	3	3	0.75	1.00
2m4	7	2	3	0.75	0.75
2m7	7	3	3	0.75	1.00

2.2. Behavioural observations

The horses were observed for two hours twice a day during five time-periods covering the whole day-light period: 0700-1000 hours, 1000-1300 hours, 1300-1530 hours, 1530-1800 hours and 1800-2100 hours. During each observation session, 10-minute scan-samplings were performed on the whole group, and each focal horse of the group was continuously observed for 10-minutes focal sampling sessions (Altmann, 1974). Each horse was observed for 10 hours in all. The three observers performed simultaneous observations. Reliability was controlled using the kappa coefficient of Cohen (1960) that rated at $k=0.95$.

Group scan-samples recorded the identity of and distance to the nearest neighbour as spatial proximity is commonly used in horses to estimate affinities between individuals (Crowell-Davis & Weeks 2005). Distances were scored by classes of 0.5 Horse Body-Lengths (HBL). A horse distant from 0.5 to 3.5 HBL was considered to be a neighbour. Horses with

no other horse within 3.5 HBL were considered to have no neighbours. Frequencies of time spent in each distance class and near different neighbours were calculated before analysis. In addition, social interactions described in Table 2 were continuously recorded during focal sampling. All these data were entered in a Microsoft Access database and expressed as numbers of occurrences for 10 hours.

Table 2. Social interactions recorded during focal observations

Social Interaction	Description
Social play	Sequences of play involving physical contact with another horse
Social investigation	Approaching and sniffing different body parts of another horse
Affiliative behaviours	Mutual grooming, rubbing, head-body contacts, "put the head on the back/croup"
Head-agonistic interactions	Head threat, bite attempt and bite, chase
Rear-agonistic interactions	Kick threat and kick
Snapping	Moving the lower jaw up and down usually with the mouth open and lips drawn back

2.3. Statistical analyses

Preferential spatial partners were identified within family groups and based on the spatial proximity to nearest neighbour. These spatial preferences were not necessarily reciprocal; for instance, although individual A is B's nearest spatial partner, A's nearest neighbour could be either B (reciprocity) or C, another individual closer to it than B (non-reciprocity). Preferential spatial partners of individual A were those that were more frequently the closest to A than expected by chance (partitioned chi-square goodness-of-fit test, Siegel & Castellan, 1988). Spatial avoidance was identified following the same method.

Non-parametric statistical tests analysed our data because our variables were not normally distributed (Siegel & Castellan, 1988). Permutation tests for two independent samples were used to evidence social interaction differences between young males and females. Kendall rank-order correlation coefficients (Kendall) estimated correlations between different family group traits. Kendall correlations also tested relationships between young/adult ratio as well as the proportion of young males and the behaviour of young in their natal group. All tests were two-tailed, with a significance threshold of 0.05, and performed under StatXact 4.0.1 (Cytel Software Corporation). All means are given \pm SE.

3. Results

As social behaviour data did not differ significantly in quantity between young males and young females, we pooled our data for both sexes for subsequent analyses (Permutation tests: $N_1 = 6$, $N_2 = 6$, $p > 0.05$ in all cases). As group size was correlated significantly with the number of adult mares (Kendall: $N = 12$, $t = 0.53$, $p = 0.006$), with the number of young (Kendall: $t = 0.67$, $p = 0.0001$) and with the young/adult ratio (Kendall: $t = 0.53$, $p = 0.0083$), the number of young varying the most (Table 1), we focused on the young/adult ratio to test its relationship with different social behaviour traits of young.

Overall, the young horses had 2.25 ± 0.39 preferential spatial partners independently of group characteristics (Kendall: $t = 0.30$, $p = 0.1438$). Amongst the different group composition factors tested, the major factor correlating with the social behaviour of young horses was the young/adult ratio, and to a lesser extent the proportion of young males. Thus, the more young in a group, the closer and the more selective the social bonds appeared to be: more partners were avoided (from 2 to 5, Kendall: $t = 0.61$, $p = 0.0011$), contacts were closer (Kendall: 0.5 HBL: $t = 0.59$, $p = 0.0038$; 1HBL: $t = 0.50$, $p = 0.019$) (Fig. 1) and they spent less time at greater inter-horse distances (Kendall: 3.5 HBL: $t = -0.62$, $p = 0.0023$). In addition, more agonistic interactions were observed (Kendall: $t = 0.57$, $p = 0.0045$) and the young received more snappings (Kendall: $t = 0.27$, $p = 0.0455$) (Fig. 2), probably as a consequence.

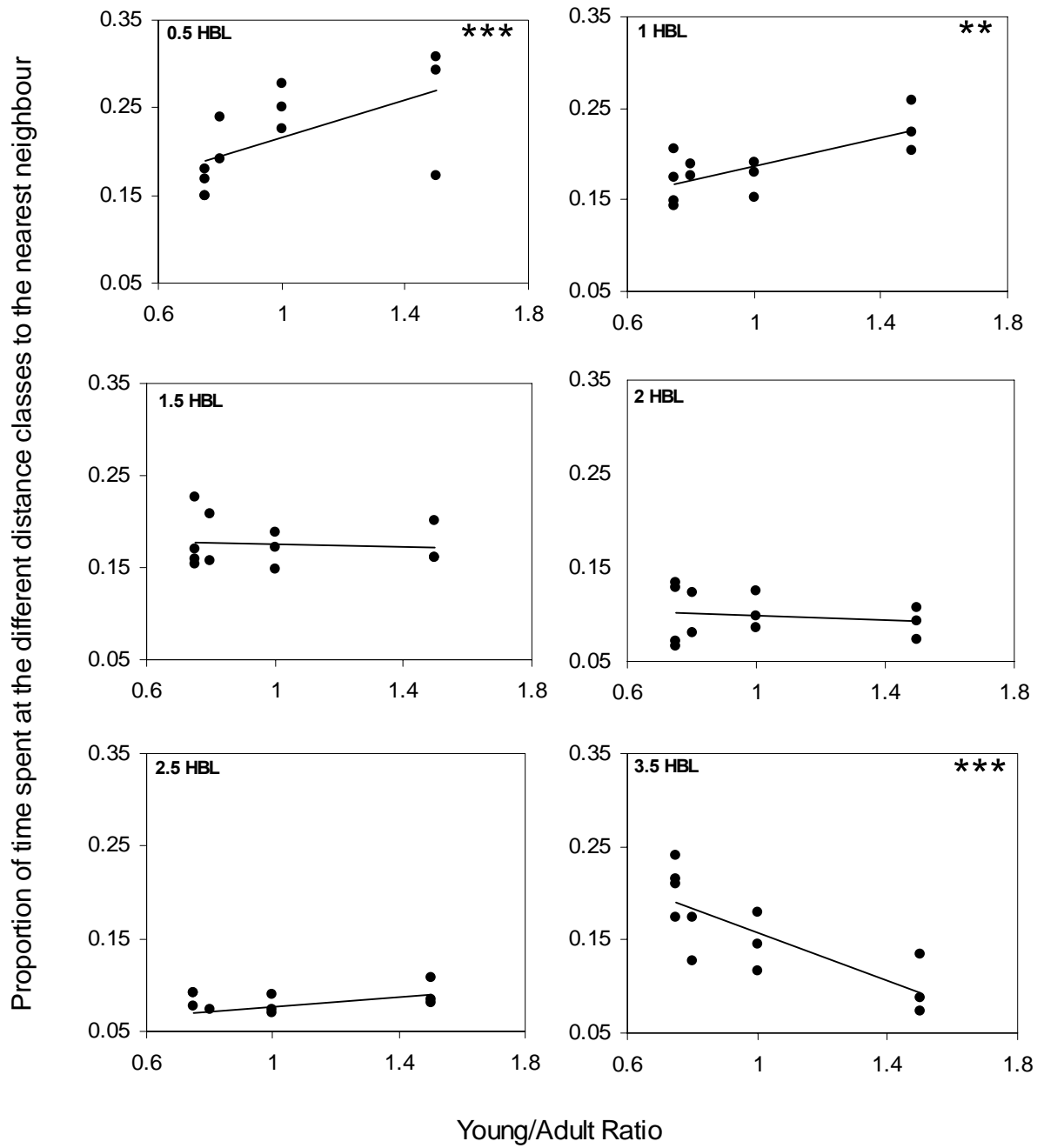


Fig. 1. Time spent (proportion of observations) at different distance classes from nearest neighbour in relation to young/adult ratios in natal groups for each distance class, from 0.5 HBL (Horse Body-Length) to 3.5 HBL. Ex: 0.5 HBL means that the young horse is 0.5 HBL or less from its nearest neighbour. Kendall correlations: ** $p < 0.05$, *** $p < 0.01$.

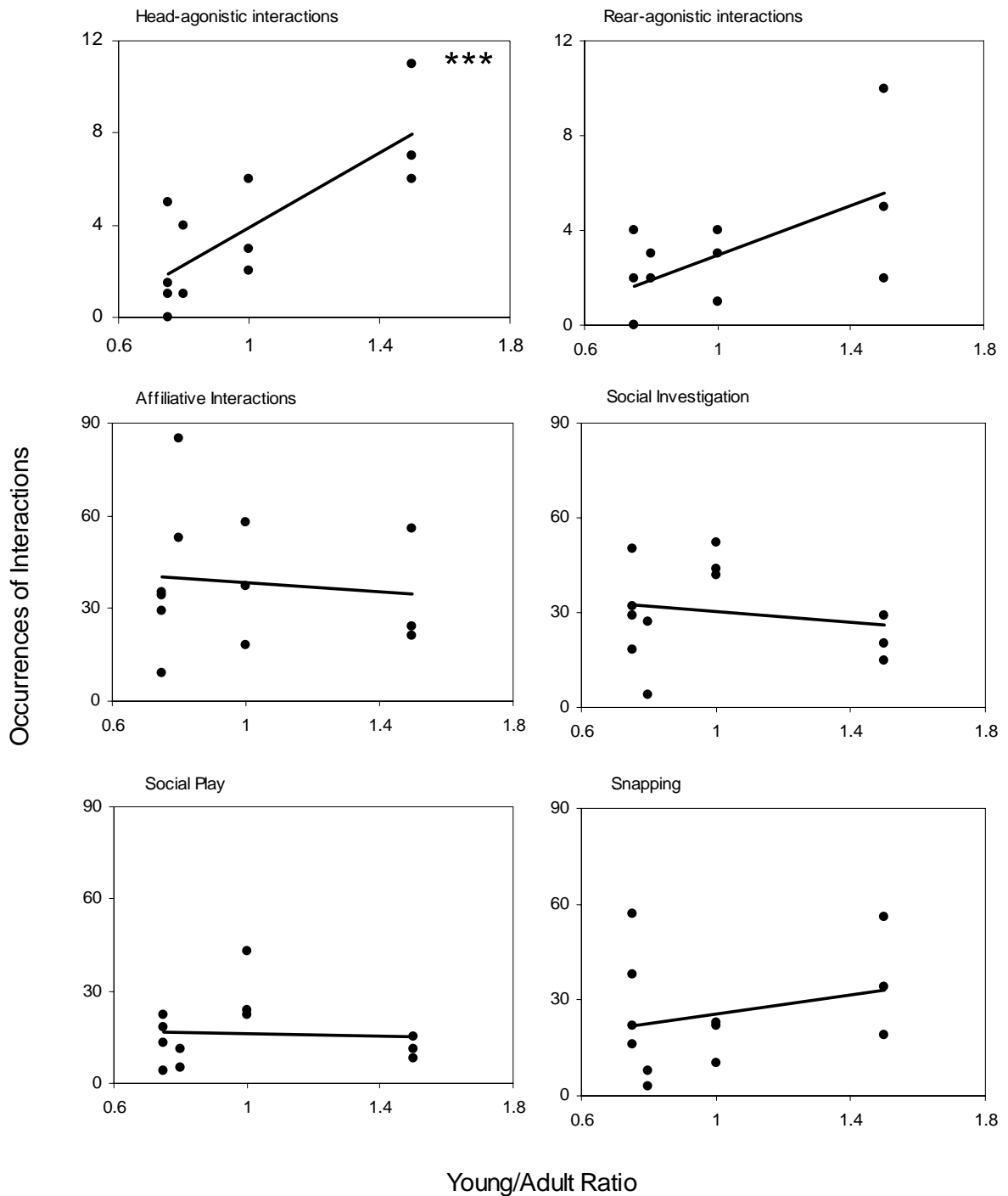


Fig. 2. Correlations between occurrences of interactions performed by young and young/adult ratios in their natal groups

Note that the increase of rear-agonistic interactions with the proportion of young in a group approaches our significance level ($t = 0.39$, $p = 0.0636$), but that both types of agonistic interactions were recorded much less frequently than the other interactions. Kendall correlations: *** $p < 0.01$.

The proportion of young males affected the level of social interactions: time spent in social activities decreased when the proportion of young males increased (Kendall: $t = -0.44$, $p = 0.0469$) (Fig. 3). Other social interactions were neither affected by the proportion of young nor by the proportion of young males in the family (Kendall: $p > 0.05$ in all cases).

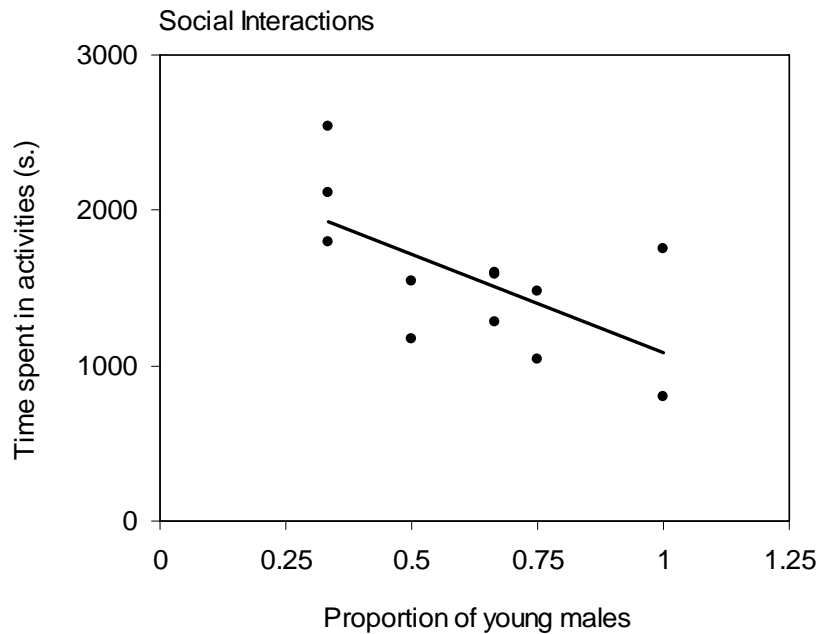


Fig. 3. Correlations between time young spent in social interactions and the proportions of young males in their natal groups. Kendall correlations: ** $p < 0.05$

4. Discussion

This study revealed that the young/adult ratio in family groups was correlated with the social behaviour of young horses. When the number of young in a group increased, their social preferences became more selective, agonistic interactions increased and they received more snappings. When young males were overrepresented in a group, young tended to spend less time in social interactions.

The absence of any differences linked to sex shown in this study supports previous results on same-age Przewalski horses in zoos (Boyd 1988) where sex-differences were found neither for social preferences, nor for social play or other social behaviours except that one-year-old females performed more agonistic interactions than same-aged males. In our study, the number of peers in families was not correlated with an increase in social play as in young

male feral ponies (Rutberg & Keiper 1993). Moreover, when the sex-ratio of group peers was biased towards males, the time the young spent interacting decreased drastically, whereas we would have expected an increase in social play if males were preferential play partners. Consequently, the sex-ratio of young in groups could provide important social stimulations that could enhance their social interactions. However, long-term effects on social competences in horses remain unexplored.

Otherwise, young Przewalski horses developed similar numbers of socially preferential partners, regardless of group characteristics. A constant number of preferential partners, despite strong divergences in specific social organisations, were reported in a comparative study of Grévy zebras, *Equus grevyi*, and onagers, *Equus hemionus khur*, and in mountain baboons, *Papio cynocephalus* (Henzi et al. 1997). This pattern had previously been interpreted as relying on limited individual abilities to service social relationships with several partners (Dunbar 1992; Henzi et al. 1997). Consequently, the number of preferential partners may both constrain and reflect the pool of other individuals with whom an animal can develop relationships (Kudo & Dunbar 2001). In our study, the increase of social avoidances, when the number of young present increased and therefore groups became larger, could be a by-product of this fact as the time spent near non-preferred individuals was shared among more partners. In addition, young horses stayed closer to their nearest neighbour more often when more young were present in a group, suggesting that groups with more young could be more cohesive or that young could aggregate in subgroups of affiliated individuals, as observed among calves (Bøe & Færevik, 2003; Færevik et al., *in press*).

The increase of head-agonistic interactions with the proportion of young agrees with other findings showing that young Camargue horses initiated head-agonistic interactions (i.e. *headthreats*) preferentially towards same-age peers whereas they initiated rear-agonistic interactions (i.e. *rearthreats*) towards older animals. Same-age peers could be potential partners for agonistic interactions, whereas adults were not and they could conversely inhibit agonistic interactions, as in young domestic horses (Bourjade et al. *in press*). Moreover, Camargue foals snapped more at males whatever their rank and yearling males received more snapping than adult females (Wells & Von Goldschmidt-Rotschild, 1979). Likewise, the presence of several young in our study groups could favour the increase of both snapping frequency towards peers and of agonistic interactions between young that had not yet established a clear dominance hierarchy (Rho et al. 2004). Agonistic interactions of one-year-old horses sometimes became playful interactions and vice-versa, reactions of partners were not clear enough and dominance reversals were highly frequent, as in Camargue foals (Wells

& Von Goldschmidt-Rotschild, 1979). However, the patterns of agonistic interactions of two-year-old horses were clearer and the presence of more young in a group could enhance learning.

In conclusion, our study shows that the proportion of young as well as the proportion of young males in natal groups may function as social stimuli that can greatly influence the behaviour of young horses at early stages of their behavioural development. Studies on social influences have often stressed the importance of spatial proximity (Coussi-Korbel & Fragazy 1995; Freeberg 1999) or of the young/adult ratio in social learning in song birds (Bertin et al. 2007). The presence of peers appears important in song production and influence of adults on song learning was correlated with the young/adult ratio (Bertin et al. 2007). Therefore, the functioning of social influences in our horses' family groups remains to be explored and should probably be tackled by quantifying social influences on the behavioural development of young horses.

Acknowledgments

We are grateful to the MAVA Foundation and the Station Biologique de la Tour du Valat for financial and logistic support. We also greatly thank Maïc Moulinot and Elodie Vigneron for their field and computing work as well as Dr Ann Cloarec for language advice.

References

- Altmann, J. 1974: Observational study of behaviour: Sampling methods. *Behaviour* **49**, 227-267.
- Bastian, M. L., Sponberg, A. C., Suomi, S. J. & Higley, J. D. 2003: Long-term effects of infant rearing condition on the acquisition of dominance rank in juvenile and adult rhesus macaques (*Macaca mulatta*). *Developmental Psychobiology* **42**, 44-51.
- Berger, J. 1986: *Wild horses of the great basin*. University of Chicago press, Chicago.
- Berman, C. M., Rasmussen, K. L. R. & Suomi, S. J. 1997: Group size, infant development and social networks in free-ranging rhesus monkeys. *Animal Behaviour* **53**, 405-421.
- Bertin, A., Hausberger, M., Henry, L. & Richard-Yris, M.-A. 2007: Adult and peer influences on starling song development. *Developmental Psychobiology* **49**, 362-374.
- Boe, K. E. & Faerevik, G. 2003: Grouping and social preferences in calves, heifers and cows. *Applied Animal Behaviour Science* **80**, 175-190.

- Bourjade, M., Moulinot, M., Henry, S., Richard-Yris, M.-A. & Hausberger, M.: Could adults be used to improve social skills of young horses, *Equus caballus*? Developmental psychobiology, **In Press, Corrected Proof**.
- Boyd, L. E. 1988: Ontogeny of behavior in Przewalski horses. *Applied Animal Behaviour Science* **21**, 41-69.
- Boyd, L. & Keiper, R. 2005: Behavioural ecology of feral horses. In: *The domestic horse, the evolution, development and management of its behaviour* (Mills, D. & McDonnell, S. eds). Cambridge University Press, Cambridge. pp. 55-82.
- Cohen, J. 1960: A coefficient of agreement for nominal scales. *Educational and Psychological Measurement* **20**, 37-46.
- Coussi-Korbel, S. & Fragaszy, D. M. 1995: On the relation between social dynamics and social learning. *Animal Behaviour* **50**, 1441-1453.
- Crowell-Davis, S. L. & Weeks, J. W. 2005: Maternal behaviour and mare-foal interaction. In: *The domestic horse, the evolution, development and management of its behaviour* (Mills, D. & McDonnell, S. eds). Cambridge University Press, Cambridge. pp. 126-138.
- D'Eath, R. B. & Lawrence, A. B. 2004: Early life predictors of the development of aggressive behaviour in the domestic pig. *Animal Behaviour* **67**, 501-509.
- Delville, Y., David, J. T., Taravosh-Lahn, K. & Wommack J. C. 2003. Stress and the development of agonistic behaviour in golden hamsters. *Hormones and Behavior* **44**, 263-270.
- van Dierendonck, M. C., Bandi, N., Batdorj, D., Dugerlham, S. & Munkhtsog, B. 1996: Behavioural observations of reintroduced Takhi or Przewalski horses (*Equus ferus przewalskii*) in Mongolia. *Applied Animal Behaviour Science* **50**, 95-114.
- Dunbar, R. I. M. 1992: Time: a hidden constraint on the behavioural ecology of baboons. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **31**, 35-49.
- Faerevik, G., Andersen, I. L., Jensen, M. B. & Boe, K. E. Increased group size reduces conflicts and strengthens the preference for familiar group mates after regrouping of weaned dairy calves (*Bos taurus*). *Applied Animal Behaviour Science* **In Press, Corrected Proof**.
- Feh, C. 2005: Relationships and communication in socially natural horse herds. In: *The domestic horse, the evolution, development and management of its behaviour* (Mills, D. & McDonnell, S. eds). Cambridge University Press, Cambridge. pp. 83-93.
- Feist, J. D. & McCullough, D. R. 1976: Behaviour patterns and communication in feral

- horses. *Z. Tierpsychology* **41**, 337-373.
- Freeberg, T. M. 1999: Spatial associations provide a context for social learning of courtship patterns in brown-headed cowbirds (*Molothrus ater*). *Journal of Comparative Psychology* **113**, 327-332.
- Green, W. C. H. 1992: Social influences on contact maintenance interactions of bison mothers and calves: group size and nearest-neighbour distance. *Animal Behaviour* **43**, 775-785.
- Henzi, S. P., Lycett, J. E. & Piper, S. E. 1997: Fission and troop size in a mountain baboon population. *Animal Behaviour* **53**, 525-535.
- King, S. R. B. 2002: Home range and habitat use of free-ranging Przewalski horses at Hustai National Park, Mongolia. *Applied Animal Behaviour Science* **78**, 103-113.
- Kudo, H. & Dunbar, R. I. M. 2001: Neocortex size and social network size in primates. *Animal Behaviour* **62**, 711-722.
- Ladewig, J., Søndergaard, E. & Christensen, J. W. 2005: Ontogeny: preparing the young horse for its adult life. In: *The domestic horse, the evolution, development and management of its behaviour* (Mills, D. & McDonnell, S. eds). Cambridge University Press, Cambridge. pp. 139-149.
- Laviola, G. & Alleva, E. 1995: Sibling effects on the behavior of infant mouse litters (*Mus domesticus*). *Journal of Comparative Psychology* **109**, 68-75.
- Mason, W. A. 1978: Ontogeny of social systems. In: *Recent Advances in Primatology, Vol. 1: Behavior* (Chivers, D. J. & Herbert, J. eds). Academic Press, London. pp. 5-14.
- McGuire, B., Getz, L. L. & Oli, M. K. 2002: Fitness consequences of sociality in prairie voles, *Microtus ochrogaster*: influence of group size and composition. *Animal Behaviour* **64**, 645-654.
- Mineka, S. & Suomi, S. J. 1978: Social Separation in Monkeys. *Psychological Bulletin* **85**, 1376-1400.
- Monard, A. M., Duncan, P. & Boy, V. 1996: The proximate mechanisms of natal dispersal in female horses. *Behaviour* **133**, 1095-1124.
- Pélabon, C., Komers, P. E., Birgersson, B. & Ekvall, K. 1999: Social interactions of yearling male fallow deer during rut. *Ethology* **105**, 247-258.
- Rho, J. R., Srygley, R. B. & Choe, J. C. 2004: Behavioral ecology of the Jeju pony (*Equus caballus*): Effects of maternal age, maternal dominance hierarchy and foal age on mare aggression. *Ecological Research* **19**, 55-63.
- Rissman, E., Taymans, S. & Wayne, N. 1990: Social cues influence growth and sexual maturation of the male musk shrew (*Suncus murinus*). *Journal of Reproduction and*

- Fertility **89**, 697-706.
- Rutberg, A. T. & Keiper, R. R. 1993: Proximate causes of natal dispersal in feral ponies: some sex differences. *Animal Behaviour* **46**, 969-975.
- Sachser, N. & Lick, C. 1991: Social experience, behavior, and stress in guinea pigs. *Physiology & Behavior* **50**, 83-90.
- Sandnabba, N. K. 1993: Effects of early exposure to intermale aggression on the aggressiveness of adult male mice varying in their genetic disposition for aggressive behavior. *Aggressive Behavior* **19**, 435-445.
- Schapiro, S. J., Bloomsmith, M. A., Porter, L. M. & Suarez, S. A. 1996: Enrichment effects on rhesus monkeys successively housed singly, in pairs, and in groups. *Applied Animal Behaviour Science* **48**, 159-171.
- Siegel, S. & Castellan, N. J. 1988: *Nonparametric statistics for the behavioral sciences*. McGraw-Hill international.
- Slotow, R., van Dyk, G., Poole, J., Page, B. & Klocke, A. 2000: Older bull elephants control young males. *Nature* **408**, 425-426.
- Wells, S. M. & Von Goldschmidt-Rotschild, B. 1979: Social behaviour and relationships in a herd of Camargue horses. *Zeitschrift Für Tierzuchtung und Zuchtungsbiologie* **49**, 363-380.
- West, M. J., King, A. P. & White, D. J. 2003: The case for developmental ecology. *Animal Behaviour* **66**, 617-622.
- Wiener, S. G., Johnson, D. F. & Levine, S. 1987: Influence of postnatal rearing conditions on the response of squirrel monkey infants to brief perturbations in mother-infant relationships. *Physiology & Behavior* **39**, 21-26.

3.2. Développement du réseau de relations

Nous avons montré que le contexte social préexistant pouvait jouer un rôle dans le développement comportemental des jeunes. Dans cette deuxième étude développée également sur les jeunes chevaux de Przewalski, nous explorons la possibilité que les préférences sociales développées par les jeunes constituent une voie privilégiée d'influence sociale. En effet, à la naissance, le jeune est en contact privilégié avec sa mère qui constitue pour lui un modèle social important (Henry et al. 2005). Si la mère peut influencer de nombreux aspects du développement comportemental de son jeune, les adultes non-parents et les autres jeunes du groupe deviennent graduellement des partenaires potentiels d'interactions susceptibles de transmettre également des influences sociales importantes. Nous avons examiné ici quels facteurs influençaient les préférences pour certains partenaires sociaux chez les jeunes. Nous avons étudié la construction du réseau de relations en fonction de ces préférences sociales mais également au travers de la qualité des relations développées avec les différents partenaires. Notre principale hypothèse était que la différenciation d'un réseau de relations pouvait jouer le rôle d'un « filtre » sur les influences sociales au sein du groupe. Les résultats de cette investigation sont présentés dans l'ARTICLE 2.

SYNTHESE DE L'ARTICLE 2

QUESTIONS

Y-a-t-il un développement graduel, en fonction de l'âge, du réseau de relations chez le jeune cheval ? D'autres facteurs comme le sexe, l'appartenance, le sexe du partenaire ou la disponibilité en partenaires peuvent-ils avoir un effet sur le développement des préférences sociales ?

METHODES

Nous avons observé et enregistré les interactions sociales et les proximités entre 12 jeunes chevaux, six mâles et six femelles de un et deux ans, et leurs différents partenaires intra- et extra-groupes.

RESULTATS

Les partenaires spatiaux préférentiels sont la mère ou un autre jeune du groupe quelque soit l'âge des jeunes. L'étalon et les juments adultes sont spatialement évités. Le sexe du jeune, le sexe du partenaire et le degré de parenté du partenaire n'affectent pas le choix des partenaires sociaux. Les jeunes de un et deux ans sélectionnent leurs partenaires d'interactions différemment. Les yearlings ont plus d'interactions, essentiellement positives, avec leur mère et les autres jeunes du groupe. Les jeunes de deux ans montrent moins de préférences sociales mais développent des relations plus spécifiques avec leurs partenaires.

CONCLUSIONS

La stabilité des relations spatiales contraste avec l'évolution des préférences pour les partenaires d'interactions, et de la qualité des relations avec l'âge des jeunes. Ce phénomène pourrait s'apparenter à la création d'un réseau spatial précoce au sein duquel les relations sociales ne cessent d'évoluer en fonction des stimulations sociales rencontrées.

ARTICLE 2

Age-dependent development of social preferences in young Przewalski horses (*Equus ferus przewalskii*)

Marie Bourjade^{a,b}, Marie-Annick Richard-Yris^a, Véronique Guyot-Biquand^a, Martine
Hausberger^a

^a UMR CNRS 6552 Ethologie-Evolution-Ecologie, Université de Rennes 1, 263 Avenue du
Général Leclerc, Campus de Beaulieu, F-35042 Rennes Cedex, France

^b Association Takh pour le cheval de Przewalski, Station Biologique de la Tour du Valat, Le
Sambuc, 13200 Arles, France

Manuscrit en préparation

Abstract

Development of social preferences during young's socialisation process may mediate social influences differentially within social groups, and therefore may affect development of social behaviour. In this study, we investigated the effect of young's age and of other influential factors on the development of social preferences within families of Przewalski horses. We observed 12 one- and two-year-old horses from five different families and tested young's age effects on the quantity and the quality of social interactions and social preferences they had with their different partners. We showed that social preferences of young horses for interactions partners change with age. Two-year-old horses, compared to yearlings, have less social preferences but develop more specific social relationships with their mother and other adult members of the group, suggesting a shift in young social profile to adult-like social pattern. Preferences for spatial partners remain stable regardless of young's age, with the mother or another peer as most preferred spatial partner. The mother remains a preferential partner for the young but social interactions between young and non-mother group-mates could act as primary components of their socialisation and as social reinforcements in young's learning of social rules.

Introduction

In animals, selection of social partners may have important consequences on both social group structuring and young's behavioural development. Within groups, adults often associate according to their dominance rank (e.g. capuchin monkeys *Cebus apella*: Janson 1990; domestic horses *Equus ferus caballus*: van Dierendonck et al. 2004; African elephants *Loxodonta africana*: Wittemyer & Getz 2007), relatedness (e.g. horses: Sigurjónsdóttir et al. 2003; Heitor et al. 2006a; savannah baboons *Papio cynocephalus*: Silk et al. 2006) or affiliative relationships (e.g. horses: Kimura 1998; Campbell's monkeys *Cercopithecus campbelli campbelli*: Lemasson et al. 2006; giraffes *Giraffa camelopardalis*: Bashaw et al. 2007). Therefore, if species-typical social structures determine group memberships and partners' availability (Crook et al. 1976; Mason 1978), they do not account for social networks the animals develop within social groups. In fact, studies considering social networks of interacting individuals compared to those considering only group memberships, lead to a better understanding of association patterns between group-mates, (e.g. African elephants: Wittemyer et al. 2005; Grevy's zebras *Equus grevyi* & onagers *Equus hemionus khur*: Sundaresan et al. 2007; Giraffes: Bashaw et al. 2007; rhesus monkeys *Macaca mulatta*: McCowan et al. *in press*) and therefore of potential social influences young may use through their development (Deputte 2000).

Both parents and other group members can influence the behavioural development of young animals (Berman 1982a,b; Stamps 2003). Many factors can operate on the selection of partners by the young. First of all, in mammals, the mothers may influence the social relationships of their young. In rhesus macaques, young develop the same social preferences as their mother (Berman 1982a); and with young's increasing age, the nature of interactions with those preferred partners, referred to as "relationships' quality", will change (Berman 1982b). Choice of partners may also be sex-dependant and then related to their subsequent sex-specific behaviour. For instance, young females of cooperatively breeding meerkats *Suricata suricatta* contribute more than males to rearing young and disperse in subgroups of several females while males disperse alone (Clutton-Brock et al. 2002). Social preferences for kin-related individuals (e.g. rhesus monkeys: Berman et al. 1997) or members of the philopatric sex (e.g. hamadryas baboons *Papio hamadryas*: Colmenares 1992) have been widely reported in primates, while in ungulates, young are more likely to associate with same-age – same-sex peers as playmates (e.g. feral horses: Wells & von Goldschmidt-Rotschild, 1979; Bighorn sheep *Ovis canadensis*: Berger 1980; domestic calves *Bos taurus*: Veissier et al. 1990; Soay sheep *Ovis aries*: Pérez-Barbería et al. 2005).

Choice and establishment of relationships with social partners may have long-term consequences on individuals' behaviour. In carnivores for instance, sibling interactions have strong effects on the subsequent individuals' dominance rank (Bekoff 1977, 1981; Wahaj & Holekamp 2006). In addition, some social interactions, such as play, may preferentially occur with particular individuals (e.g. social play towards males in domestic golden-mantled ground squirrels *Spermophilus lateralis*: Holmes 1995; infant handling by sub-adult females in blue monkeys *Cercopithecus mitis stuhlmanni*: Förster & Cords 2005). This, may play an essential role in social learning, as it is more likely to occur with relevant social models. Indeed, in birds' song learning experiments, social influences seem to mirror the socio-spatial organisation of the groups (Hausberger et al. 1995; Smith et al. 2002) and to depend on exclusive relationships with adult tutors (Bertin et al. 2007). Consequently, social dynamics, including spatial or preferential associations, would be likely to mediate social learning differentially (Coussi-Korbel & Fragazy 1995; Nicol 1995; Smith et al. 2002; Galef & Laland 2005).

In the present work, we examined the effect of the age of young Przewalski horses, *Equus ferus przewalskii* on the development of their social preferences within families. In Przewalski, as well as feral horses, the stallion (usually the father) is present year-round and juveniles of both sexes disperse at puberty (around two to three years): young mares join reproductive units (Monard et al. 1996) while young stallions join a bachelor group (Berger 1986; Rutberg & Keiper 1993). Consequently, family groups, consisting of one adult stallion and a few unrelated adult mares with their immature offspring (Feist & McCullough 1976; Berger 1986; Boyd & Keiper 2005), allow a multiplicity of social partners surrounding the foal's ontogeny (Boyd 1988; Feh 2005; Ladewig et al. 2005). One has also to consider that in such species the relative early independence of young from their mother could relate to varied social experiences with non-maternal partners.

Therefore, we used a transversal approach of the young's behavioural development to investigate the one- and two-year-old young horses' social preferences. We beforehand checked whether other factors than the young's age, such as sex, relatedness, partner's sex and partner's availability may influence young horses' social preferences. Afterwards, we assessed effects of the young' age on (1) the number of social interactions exchanged with the different categories of partners, (2) the quantity and quality of social preferences/avoidances for spatial and interaction partners, and (3) the quality of relationships the young developed with their different categories of partner.

Methods

Study animals and field site

The Przewalski horses were kept in a 380 ha enclosure of highland steppe at Le Villaret on the Causse Méjean in southern France (base camp office: 44°15'9"N, 3°26'29"E; 1007 m altitude). The population grew from 11 individuals brought from European zoos in 1993 and 1994, to 55 individuals in 2003 (French licences of legal capacity were held by Association Takh, who were responsible for the horses). The population was closed and allowed to reproduce naturally from 1993 until 2003, when contraceptives were given in preparation for the removal of 12 horses to Mongolia in 2004 and 10 in 2005. Horses were not subject to any management until this time, foraged on their own except during very hard winters where additional hay had been supplied, and were habituated to human observations. The genealogy of the population was known thanks to genetic analyses performed by ETH (Swiss Federal Institute of Technology, Zürich) and Labogena (Jouy-en Josas, France), based on the 17 standard micro-satellites used for pedigree analysis in domestic horses.

There were two observation periods; in May to June 2004 the population was composed of five families and two bachelor groups (all-male groups), and in April to May 2005 the population was composed of four families, two mixed-sex peer groups and two bachelor groups, after two families had been removed to be reintroduced in Mongolia. Our observations focused on 12 juvenile males and females (three one- and three two-year-old young of each sex) shared among three families at each observation period. Six young were observed over both years yielding to 18 individual-periods but most of the results were based on 12 individuals, except when specified.

Observation methods

The horses were observed during two hours twice a day over five time-periods covering the whole day-light period: 0700-1000 hours, 1000-1300 hours, 1300-1530 hours, 1530-1800 hours, and 1800-2100 hours. During each observation session, 10-minute scan-samplings were performed on the whole group, when each focal horse of the group was continuously observed for 10-minutes focal sampling sessions (Altmann, 1974). A total of 10 hours observation per horse was obtained. Three observers were involved and performed simultaneous observations regularly and reliability was controlled using the kappa coefficient of Cohen (1960) that rated at $k=0.95$.

At each scan sampling point and for each horse, we recorded the identity of the nearest neighbour in the group. Indeed, spatial proximity is commonly used in horses to estimate affinities between individuals (Crowell-Davis & Weeks 2005). During focal animal samplings, all occurrences of social interactions of the focal horse, defined as a movement of the whole body or part of the body clearly directed towards another horse (Feh 1988), were continuously recorded. We scored 53 social items falling in classic functional categories (agonistic, affiliative, play, sexual and male-specific behaviours) essentially described in Feh (1987) and McDonnell (2003). The most frequently observed behaviours were: *Snapping*: moving the lower jaw up and down usually with the mouth open and lips drawn back (Crowell-Davis et al. 1985); *Social investigation*: approaching and sniffing different part of the partner's body; *Affiliative behaviour*: rubbing, head-body contacts, "put the head on the partner's back/croup"; we distinguished *Mutual grooming* from this category: scratching repeatedly and rhythmically the skin of the partner with its incisors (we recorded this interaction after both horses made their third scratch); *Social play*: kicking, biting, chasing, rearing, mounting, griping, pushing, kneeling and circling with partner were scored when horses' ears were not deliberately laid back and counted as occurrences of interaction sequences; *Head-agonistic interaction*: head threatening, biting or attempt to bite, chasing with ears laid back; *Rear-agonistic interaction*: kick threatening and kicking with ears laid back; *Herding*: gathering group members in approaching them from the back, ears laid back and neck stretched out, usually a family stallion-specific behaviour (Feist & McCullough 1976). Suckling and suckling attempts were observed in the yearlings but were given up because of our incapacity to distinguish if the prolonged suckling periods were natural or due to the contraceptive mares received.

All behavioural data were recorded with a tape recorder, later transcribed and then entered in a Microsoft Access database. We expressed them as number of occurrences for 10 hours and considered separately "given" and "received" interactions except for symmetric interactions (social play sequences and mutual grooming) for which we considered "involvement" in.

Quantification of social network development in young horses

We investigated the development of young's social networks in quantifying social preferences in three different ways (1-3) as well as in assessing the quality of interactions occurring most between young and their partners (4):

(1) Number of social interactions: the total number of social interactions exchanged with a category of partners divided by the number of available partners in each category. Categories of partner were: family stallion (i.e. father or unrelated stallion), mother, adult mares and peers (i.e. non-dispersant young males and females including full-siblings, maternal and paternal siblings and less related peers).

(2) Most preferred partners: spatial partners were based on the spatial proximity to the nearest neighbour and interaction partners on the total number of interactions exchanged with each partner. We used partitioned chi-square goodness-of-fit tests (see Siegel & Castellan, 1988) to distinguish preferences: most preferred partners of individual A were those that were more frequently the closest to A (spatial partners) or those that interacted more with A (interaction partners) than expected by chance.

(3) Avoided partners: we used the same method as for most preferred partners to identify spatial and interaction partners associating or interacting less frequently than expect by chance.

(4) Relationships quality: patterns and nature of social interactions occurring preferentially between young and their different categories of partner.

Statistical analysis

Social preferences

Permutation tests for two independent samples were used to test for differences in social interactions according to sex and relatedness. Effects of partners' availability on social interactions were assessed using Kendall correlation coefficients. Comparisons of social interactions' quantity between categories of partner were tested with Friedman two-way analyses of variance and, when significant, particular differences were assessed with post-hoc one-sample permutation tests. As six tests were performed each time, Bonferroni correction for multiple comparisons was applied systematically (in text as "significant at $p < 0.0083$ "). All non-parametric tests were two-tailed, with a significance threshold of 0.05, and performed under StatXact 4.0.1 (Cytel Software Corporation). All means are given \pm SE.

Relationships quality

Correspondence analyses (CA: Gtabm software: Quris, 1989) as well as mixed models of analysis of variance were run on all the available focal horse-periods (N=18) including repeated measures on six individuals and then, on yearlings and two-year-old horses

separately. Synthetic presentations of CA on factorial planes (Fig. 3,4) include both factors explaining most of the variance and the distribution of social interactions (columns) and of the kinds of partner dyads (as barycentre of corresponding rows) in these planes. We used the General Linear Model procedure of Statistica 7.0 (Statsoft inc., France) to construct mixed models of analysis of variance without factor interactions. Each social interaction was chosen as dependant variable. Focal horse was entered as a random factor in all models, treating each partner dyad (focal horse-partner category) as independent cases. The model included the following factors as explanatory variables: (1) type of partner and (2) family group as fixed effects, (3) focal horse and (4) year as random effects. We used Tukey's HSD (Honestly significant difference, Statistica 7.0) adjustment for multiple comparisons to control the experiment-wise error rate due to repeated measures. When necessary, data were normalized by log transformation prior to analyses. All tests were two tailed. Significance level was at 0.05.

Results

First of all, the quantity of social interactions exchanged between young and their partners did not differ significantly according to genetic relatedness whether the family stallion (Permutation test: $N_1 = 6$, $N_2 = 6$, $p > 0.05$ for all interactions) or peers (according to non-kin peers' availability: One-sample permutation test: $N = 5$, $p > 0.05$ for all interactions) were considered. Secondly, the number of social interactions with peers was not correlated to the number of peers available in the group (Kendall correlations: $N = 12$, given: $\tau = 0.38$; received: $\tau = 0.30$, $p > 0.05$ for both), while it was for adult mares (given: $\tau = 0.53$, $p = 0.0083$; received: $\tau = 0.47$, $p = 0.0225$). Therefore, kin and non-kin individuals of a given category were lumped and four family categories of partner were distinguished in subsequent analyses: mother, family stallion, peers and adult mares.

Partners' sex had no effect on partner choices between peers (One-sample permutation test: $N = 9$, given: $t = -1.33$, $p = 0.20$; received: $t = -0.84$, $p = 0.41$) and no sex-difference between focal horses was found either for the number of social interactions exchanged with the different categories of partner or concerning the number of most preferred and avoided partners (Permutation tests: $N_1 = 6$, $N_2 = 6$, $p > 0.05$ in all cases). We therefore considered both sexes together in subsequent analyses.

Social preferences

In all, the young interacted preferentially with their mother or another young compared to with their father or an adult mare (Friedman analyses of variance: *yearlings* $N = 9$, $F_{\text{given}} = 17.93$, $F_{\text{received}} = 18.24$, $p < 0.0001$ respectively; *two-year-old horses* $N = 9$, $F_{\text{given}} = 15.40$, $F_{\text{received}} = 8.17$, $p < 0.01$ respectively). However, this difference was highly significant for yearlings (One-sample permutation tests: $N = 9$, mother compared to father, adult mare, peer: $-2.51 \leq t \leq 2.51$, $p < 0.01$ in all cases; peer compared to adult mare: $t_{\text{given}} = -2.79$, $p = 0.0039$; $t_{\text{received}} = -2.71$, $p = 0.0039$), but less for two-year-old horses that interacted with a larger diversity of partners (adult mare compared to father and peer: $-2.53 \leq t \leq -2.46$, $p < 0.01$; other cases: $p > 0.05$) (Fig. 1).

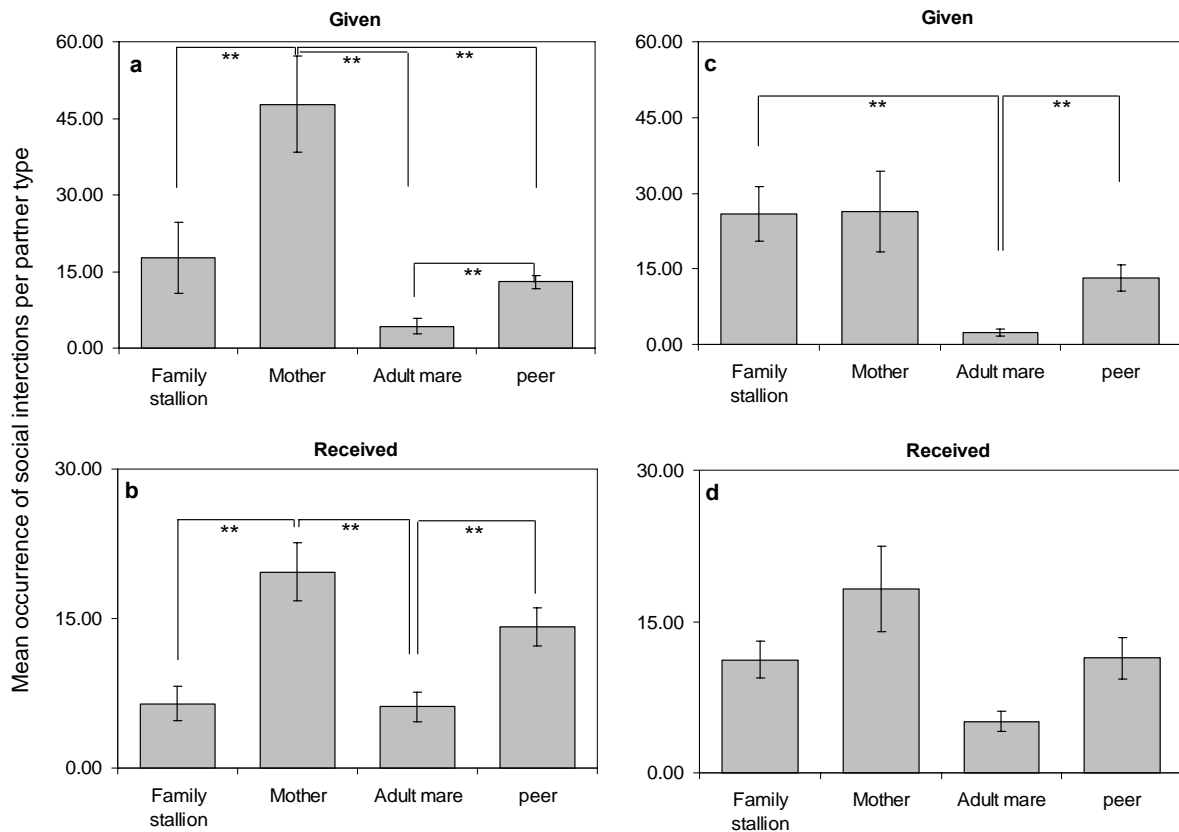


Fig. 1. Number of social interactions exchanged with different types of partners according to young's age: (a) interactions performed by one-year-old horses, (b) interactions received by one-year-old horses, (c) interactions performed by two-year-old horses, (d) interactions received by two-year-old horses. ** $p < 0.008$, One-sample permutation tests with Bonferroni adjustment.

Otherwise, the number of most preferred and avoided partners remained constant for spatial and interaction partners regardless of young's age (Permutation test: $N_1 = 6$, $N_2 = 6$, $p > 0.05$ in all cases), whereas partners' identity changed with age (Table 1): the mother and

another peer were more often the most preferred interactions' partner of yearlings, while two-year-old horses interacted preferentially with their father or another peer. On the contrary, the mother and other peers were the most common preferred spatial partners regardless of young's age (Fig. 2). Reciprocity accounted for $76.49 \pm 3.50\%$ of these preferential relationships. In overall, adult mares and family stallions were spatially avoided by 89% and 61% of young respectively and young interacted significantly less with at least an adult mare.

Table 1. Social categories of the most preferred spatial and interaction partners for yearling and two-year-old horses; mean number of preferential partners per horse according to age is given below \pm SEM. Preferential relationships were identified when Chi-square goodness of fit tests against a random distribution were significant: $p < 0.05$.

Percentage of young for which the most preferential partner is:

Partner type	Spatial partner		Interaction partner/ given interaction		Interaction partner/ received interaction	
	<i>yearlings</i>	<i>two-year-old horses</i>	<i>yearlings</i>	<i>two-year-old horses</i>	<i>yearlings</i>	<i>two-year-old horses</i>
Mother	56	56	56	22	28	22
Stallion	0	0	11	45	11	34
Group-peer	33	44	22	33	50	11
Adult mare	0	0	11	0	0	22
none	11	0	0	0	11	11
Mean number of preferential partners	2.33 ± 0.53	1.78 ± 0.36	1.67 ± 0.24	1.78 ± 0.22	1.11 ± 0.20	1.33 ± 0.24

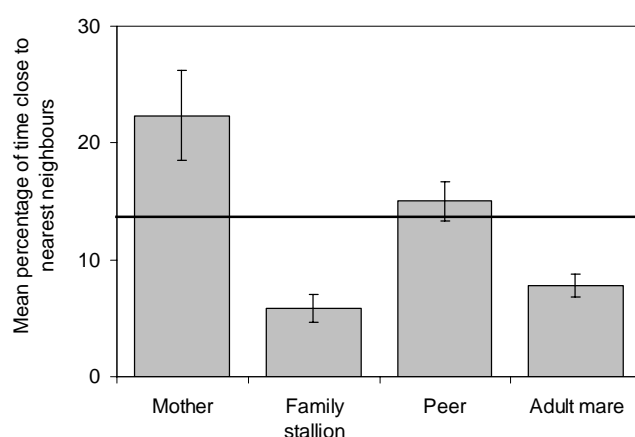


Fig. 2. Mean percentages of time young horses spent in proximity to different partners regardless of young's age: black line indicates the mean percentage of time spent close to the different neighbour's types under random distribution (13.21 ± 1.36). Values below the line indicate avoidances, values above the lines preferences for spatial partner's types (Chi-square goodness of fit tests: $p < 0.05$).

Relationships quality

The correspondence analysis performed on young's social interactions towards their different partners revealed differential patterns of interactions with different partners' categories (Fig. 3). Factor I (43.74% of the inertia) corresponds to snapping as opposed to social play and shows that snapping is mainly performed towards the family stallion and extra-group adults while social play principally occurred with group-peers. Factor II (20.02% of the inertia) corresponds to agonistic as opposed to affiliative interactions and shows that agonistic interactions are directed towards extra-group peers, and group-peers too (see Table 4), while affiliative interactions are essentially performed towards the mother. Tables 2 and 3 summarize the factor loadings of young-partner's dyads and of social interactions given (Fig. 3) and received (Fig. 4).

Likewise, the correspondence analysis, performed on social interactions received by young from their partners, revealed differences according to partners' categories (Fig. 4). Factor I (48.57% of the inertia) corresponds to herding events exclusively performed by the stallion. Factor II (27.68% of the inertia) reveals head-agonistic interactions received from extra-group adults as opposed to affiliative interactions and social investigation received mainly from the mother and other peers.

Beyond these common features between yearlings and two-year-old horses, some differences appeared in interaction's patterns between the two generations (Table 4). Two-year-old horses performed social investigation and affiliative interactions towards a larger diversity of partners than yearlings that performed them essentially towards their mother (Fig. 5). However, some interactions mainly performed between yearling and other peers, such as mutual grooming and the rear-agonistic interactions they received, occurred more specifically with the mother and adult mares respectively in two-year-old horses (Fig. 5).

Table 2. Factors loadings of the correspondence analysis: Barycentre of young-partners' dyads

Young-partners' dyads correspond to couples of each focal horse and each of his partner, falling in the six categories of partner. The barycentre of the different young-partners' dyads are considered in this table. In correspondence analysis, these factor loadings are the squared correlation coefficient between the given variable and each factor. F1 = Factor 1, F2 = Factor 2, F3 = Factor 3. Given = social interactions given by the young to their partners; Received = social interactions received by the young from their partners.

Young-partners' dyads	Factor loadings of variables		
	F1	F2	F3
<i>Given</i>			
Family stallion	997	1	1
Mother	347	465	1
Group-peer	697	148	0
Adult mare	319	206	0
Extra-group peer	141	759	8
Extra-group adult	697	148	0
<i>Received</i>			
Family stallion	999	1	0
Mother	818	53	1
Group-peer	273	692	5
Adult mare	154	620	174
Extra-group peer	271	3	74
Extra-group adult	48	677	256

Table 3. Factors loadings of the correspondence analysis: Social interactions

In correspondence analysis, these factor loadings are the squared correlation coefficient between the given variable and each factor. F1 = Factor 1, F2 = Factor 2, F3 = Factor 3. Given = social interactions given by the young to their partners; Received = social interactions received by the young from their partners.

Social interactions	Factor loadings of variables		
	F1	F2	F3
<i>Given</i>			
Snapping	997	0	3
Social play	241	99	192
Social investigation	188	39	415
Affiliative behaviour	139	275	2
Mutual grooming	177	75	607
Head-agonistic int.	50	673	69
Rear-agonistic int.	51	548	18
<i>Received</i>			
Herded by stallion	996	2	1
Social investigation	178	561	47
Affiliative behaviour	30	263	1
Head-agonistic int.	10	860	127
Rear-agonistic int.	76	142	772

Table 4. “Relationships quality” according to age and partner of young horses. The results are from a mixed model of variance analysis with focal horses and years as random effects and partners’ types and groups as fixed effects. Significant effects were found only for partners’ types, showed here. Degrees of freedom were six in all cases. Asterisks number indicates the number of significant post-hoc pairwise comparisons (Tukey’s HSD): Ex: Family stallion and extra-group adults differed from the four other categories of partner for snapping.

Common features (one and two-year-old horses)	R^2	F	p	Family stallion	Mother	Group-peer	Adult mare	Extra-group peer	Extra-group adult
Herded by stallions	0.76	44.69	0.00E+00	*****					
Snapping	0.71	32.60	0.00E+00	****					****
Involved in social play	0.64	22.31	7.77E-16			*****			
Received social investigation	0.54	14.43	2.18E-11			*****			
Received affiliative behav.	0.59	16.39	1.38E-12			*****			
Head-agonistic interaction	0.61	19.71	1.85E-14			****		****	
Rear-agonistic interaction	0.50	12.42	4.31E-10			****		****	
Received head agonistic int.	0.24	2.82	1.47E-02						
Yearlings	R^2	F	p	Family stallion	Mother	Group-peer	Adult mare	Extra-group peer	Extra-group adult
Social investigation	0.74	14.73	1.04E-08		****	****			
Affiliative interaction	0.65	11.02	3.69E-07		*****				
Mutual grooming	0.52	4.89	8.15E-04			*****			
Received rear-agonistic int.	0.47	3.39	8.64E-03			**			
Two-year-old horses	R^2	F	p	Family stallion	Mother	Group-peer	Adult mare	Extra-group peer	Extra-group adult
Social investigation	0.35	2.79	2.30E-02						
Affiliative interaction	0.49	5.72	2.29E-04		****	****			
Mutual grooming	0.46	4.54	1.35E-03		****				
Received rear-agonistic int.	0.34	2.94	1.80E-02				**		

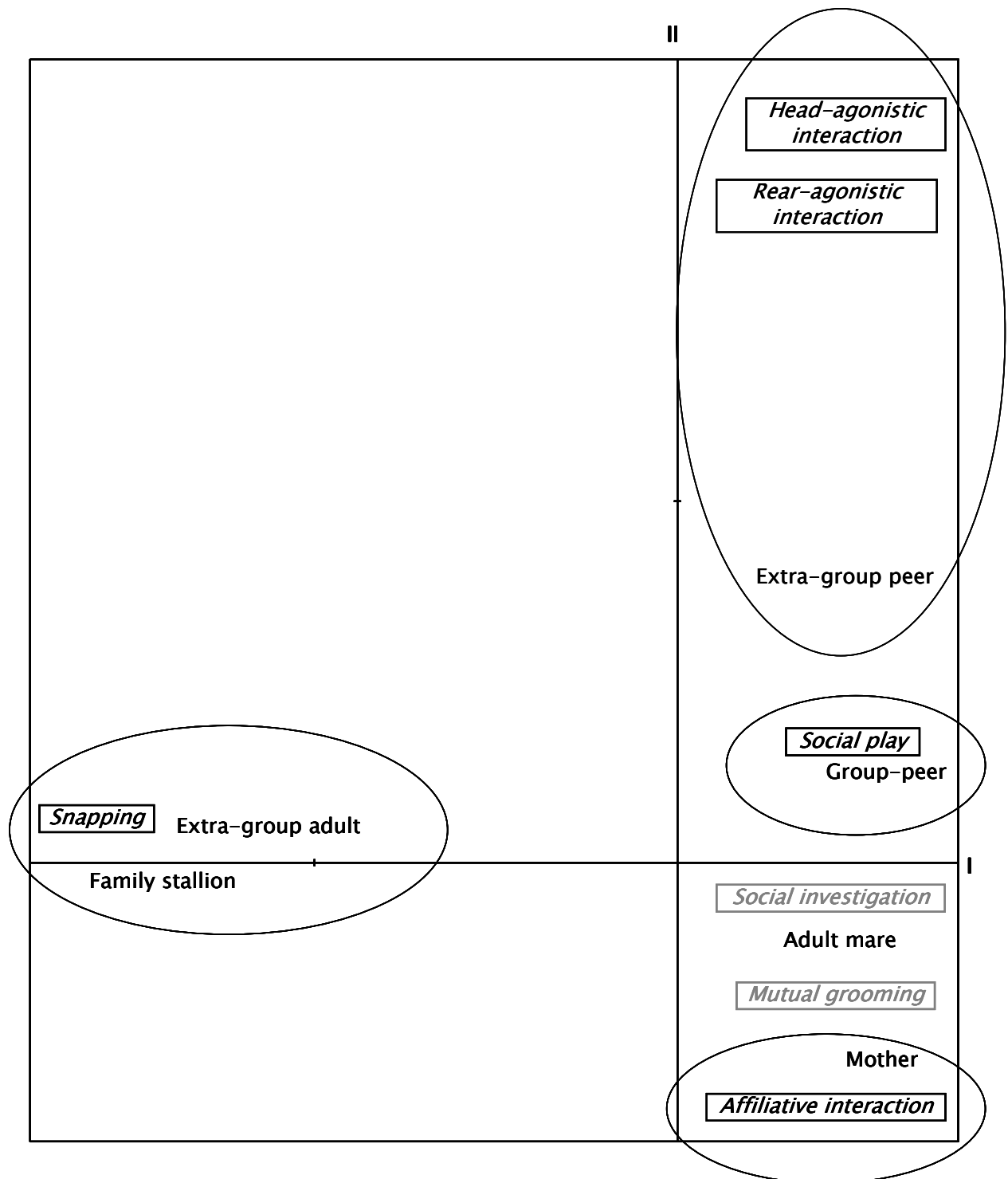


Fig. 3. Results of the correspondence analysis considering interactions performed by one- and two-year-old horses: the first two factors account for 63.76% ($X = \text{I}$ (43.74%) + $Y = \text{II}$ (20.02%)) of the total variance. Grey characters indicate variables correlated with the third factor ($Z = \text{III}$ (14.04%)). Graphic presentation includes the distribution of social interactions (columns) and of the kind of partner (as barycentre of corresponding rows of each young-partners' dyad).

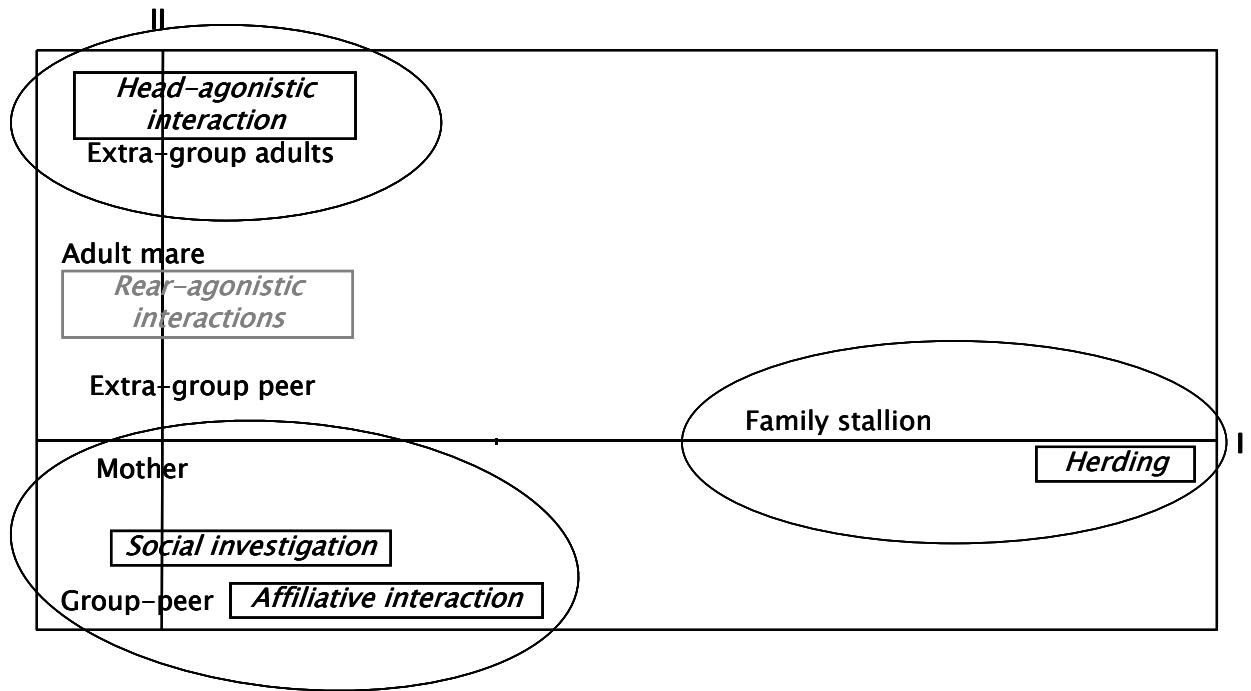


Fig. 4. Results of the correspondence analysis considering interactions received by one- and two-year-old horses: the first two factors account for 76.26% ($X = \text{I}$ (48.57%) + $Y = \text{II}$ (27.68%)) of the total variance. Grey characters indicate variables correlated with the third factor ($Z = \text{III}$ (12.68%)). Graphic presentation includes the distribution of social interactions (columns) and of the kind of partner (as barycentre of corresponding rows of each young-partners' dyad).

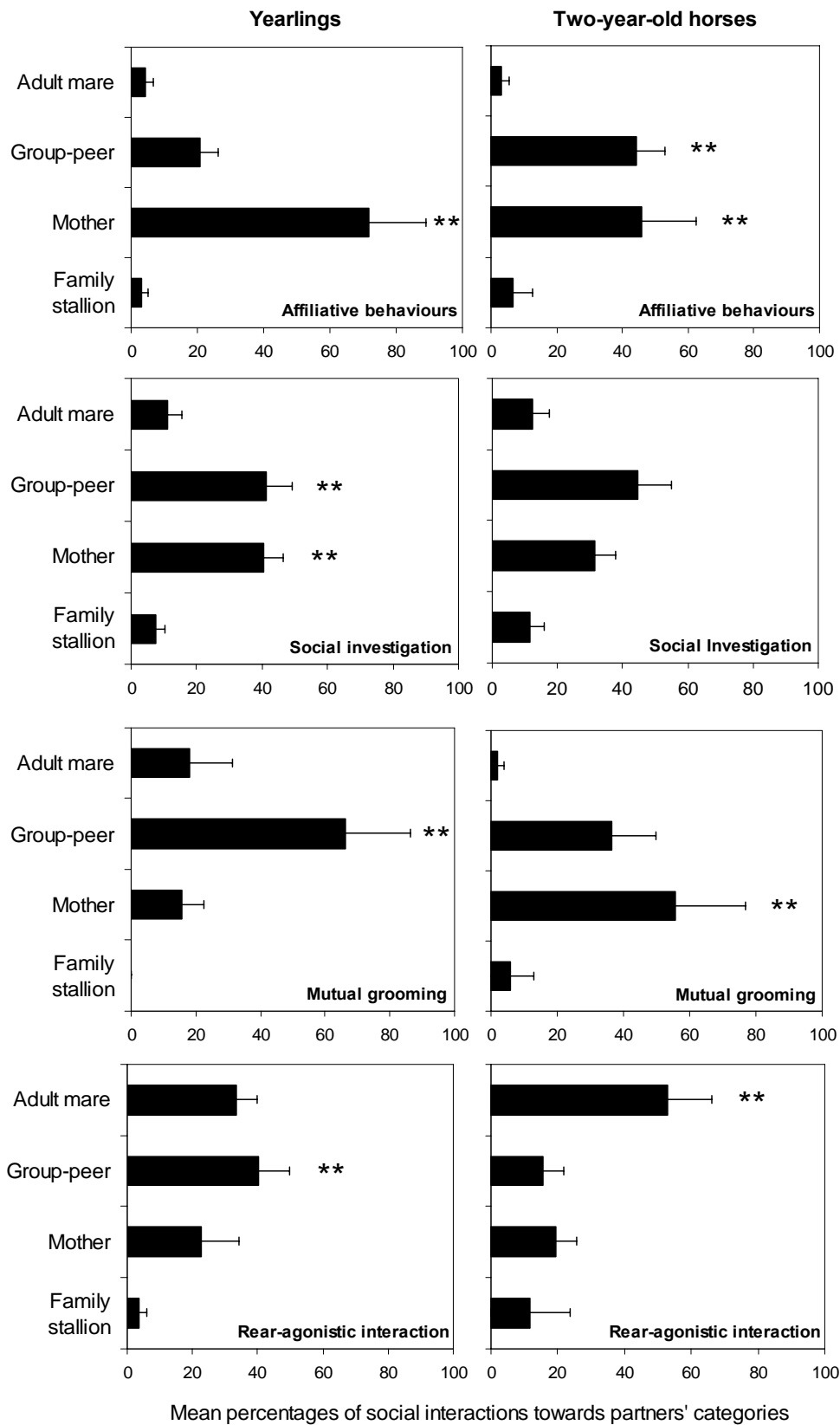


Fig.5. Changes in the young's interaction patterns with their different partners' types according to age: ** significant Tukey's adjustment for post-hoc pairwise comparisons.

Affiliative behaviours and social investigation were given by young horses, mutual grooming involved young horses and their different partners and rear-agonistic interactions were received by the young.

Discussion

This study shows young horses' social preferences for interactions partners change with young's age. The development of social preferences is accompanied by a differentiation of social relationships, according to interacting partners, that is mainly linked to changes in mother-young relationships. Thus, two-year-old horses, compared to yearlings, have less social preferences but develop more specific social relationships with their mother and other adult members of the group, suggesting a shift in young social profile to adult-like social pattern. Nonetheless, preferences for spatial partners remain stable regardless of young's age, with the mother or another peer as most preferred spatial partner. Our results suggest that the mother remains a preferential partner for the young, but social relationships change with the diversification of social partners the young interact with.

Our results share similar points with the socialisation process of primate infants. Young mangabeys' *Cercocebus albigena* establishment of social network is highly linked to young's age; after six months, the infants are able to develop their own social network and to adjust their behaviour to their partner. They also enrich their behavioural repertoire when diversify their partners of interactions (Deputte & Quris 1996). Likewise, infant rhesus monkeys mirror their mother social networks but develop different social relationships within them (Berman 1982a,b). In our study, age-dependent shifts in social preferences concerned only interactions' partners, while spatial relationships remained stable. Thus, the preferences for interactions partners do not correlate systematically with spatial partners. Otherwise, sex-differences were not found in the development of social preferences as it has already been reported in Przewalski horses (Boyd 1988). Likewise, relatedness effects on partner's preferences did not occur in our population contrarily to what is sometimes observed in domestic horses in large groups (Sigurjónsdóttir et al. 2003). This difference could be explained by the dispersal of both sexes in Przewalski horses, suggesting that young would not benefit from friendly contacts particularly with their kin.

Otherwise, the mother remained the most preferred spatial partner for 56% of young regardless of their age as it has already been observed in Przewalski (Boyd 1988) as well as in Camargue horses (Wells & von Goldschmidt-Rotschild, 1979). Experiments with domestic dams and foals have shown that mothers could act as social models for their young in the establishment of relationships with humans (Henry et al. 2005). Moreover, in song birds' experiments, social learning could depend on spatial associations with preferential partners (e.g. Hausberger et al. 1995; Smith et al. 2002; Bertin et al. 2007). Therefore, the proximity to

the mother may facilitate such social influences between mother and their young in Przewalski horses as well. In overall, these findings suggest that typical socio-spatial structuring of horses' groups along social factors such as dominance (Clutton-Brock et al. 1976; van Dierendonck et al. 2004; Heitor et al. 2006b) or preferences for grooming partners (Kimura 1998; Sigurjónsdóttir et al. 2003) is more likely to occur between adults than between non-dispersant young. However, preferential young's spatial associations with the mother and other peers would be likely to mediate social influences differentially.

If spatial network remains stable, social preferences for interactions' partners change with age. Group-peers were always preferential partners of interactions and spatial proximity; and young had highly diversified relationships with them including social play, social investigation, affiliative, and agonistic interactions. However, relationships with adult group-members changed with young's age and seemed to be linked to changes in mother-young relationships. Two-year-old horses interacted less with their mother and more with a larger diversity of social partners than yearlings, but relationships become more specific. In fact, as two-year-old horses performed social investigation and affiliative interactions towards a larger diversity of partners than yearlings, they conversely groomed preferentially with their mother. On the opposite, yearlings preferred to groom with other peers as it has been reported in domestic (Crowell-Davis et al. 1986) and feral horses (Wells & von Goldschmidt-Rotschild, 1979). This evolution of partner's preferences could be due to a better practice of mutual grooming by two-year-old horses.

Relationships with the father were characterized by herding events and snapping by the young independently of young's age. Stallion becomes the most preferred interactions' partner of 45% of two-year-old young, suggesting older young are more likely to move away and to be herded by stallions. Finally, adult mares were evenly avoided by young horses regardless of their age and the number of interactions they had with them correlated with their number in the family, i.e. with the probability to meet one of them. However, some of them become most preferred two-year-old partners of interaction, while they principally performed rear-agonistic interactions towards the young. Again, this result may be explained by the tendency of young to move far away from their mother when two-year-old. Furthermore, rear-agonistic interactions have been observed directed up to the hierarchy in Camargue horses (i.e. *rearthreats*: Wells & von Goldschmidt-Rotschild, 1979), whereas we observed the inverse in our study, suggesting adult mares used rear-agonistic in contexts of space regulation rather than in defensive contexts against dominant aggressors.

In overall, whatever their age, young Przewalski horses interact a lot between them, while their relationships towards adults become more specific and social preferences less selective with regards to the mother when growing. In domestic horses, the mother's influence is known to decrease with young's age (Henry et al. 2007), while older young are more likely to be sensitive to the presence of unrelated adults (Bourjade et al. *subm.*). The latter study shows that young reared without adult modify their social relationships when unrelated adults are temporarily introduced in their groups, suggesting a need for adult presence in the development of young social preferences. In Przewalski horses' families, the diversity of social partners may constitute important social stimulations for young's sociogeny. Between-young interactions could function as training for young horses likely to improve their social skills, through social play or agonistic interactions they performed essentially between them. However, herding events by the stallion, to gather his group-mates, as well as space regulation by the adult mares could act as social reinforcements in young's learning of social rules (Clutton-Brock & Parker 1995).

Finally, between-young interactions have been noticed as primary components of young socialisation (Deputte 2000; Förster & Cords 2005) as young could practice some kinds of interactions before doing them with adults. Adult mares, the family stallion and the mother could constraint the developmental pathways the young experience with them (White et al. 2002; West et al. 2003), but on which the young also act by selecting or being selected by social partners. Further studies should investigate how adults and other peers respond to young solicitations for a better understanding of the underlying mechanisms.

Acknowledgements

We are grateful to the MAVA Foundation and the Station Biologique de la Tour du Valat for financial and logistic support. We also greatly thank Maïc Moulinot, Alice De Boyer Des Roches and Elodie Vigneron for their field and computing work.

References

- Altmann J (1974) Observational study of behaviour: Sampling methods. *Behaviour* 49:227-267
- Bashaw MJ, Bloomsmith MA, Maple TL, Bercovitch FB (2007) The Structure of Social Relationships Among Captive Female Giraffe (*Giraffa camelopardalis*). *Journal of Comparative Psychology* 121:46-53
- Bekoff M (1977) Mammalian Dispersal and Ontogeny of Individual Behavioral Phenotypes.

American Naturalist 111:715-732

- Bekoff M (1981) Mammalian sibling interactions. Genes, facilitative environment, and the coefficient of familiarity. In: Gubernick DJ, Klopfer PH (eds) Parental care in mammals. Plenum Pub Corp, New York
- Berger J (1980) The ecology, structure and function of social play in bighorn sheep (*Ovis canadensis*). Journal of Zoology 192:531-542
- Berger J (1986) Wild horses of the great basin. University of Chicago press, Chicago
- Berman CM (1982a) The ontogeny of social relationships with group companions among free-ranging infant rhesus monkeys I. Social networks and differentiation. Animal Behaviour 30:149-162
- Berman CM (1982b) The ontogeny of social relationships with group companions among free-ranging infant rhesus monkeys II. Differentiation and attractiveness. Animal Behaviour 30:163-170
- Berman CM, Rasmussen KLR, Suomi SJ (1997) Group size, infant development and social networks in free-ranging rhesus monkeys. Animal Behaviour 53:405-421
- Bertin A, Hausberger M, Henry L, Richard-Yris M-A (2007) Adult and peer influences on starling song development. Developmental Psychobiology 49:362-374
- Boyd LE (1988) Ontogeny of behavior in Przewalski horses. Applied Animal Behaviour Science 21:41-69
- Boyd L, Keiper R (2005) Behavioural ecology of feral horses. In: Mills D, McDonnell S (eds) The domestic horse. The evolution, development and management of its behaviour. Cambridge University Press, Cambridge, pp 55-82
- Clutton-Brock TH, Greenwood PJ, Powell RP (1976) Ranks and relationships in Highland ponies and Highland cows. Z. Tierpsychol. 41:202-216
- Clutton-Brock TH, Parker GA (1995) Punishment in animal societies. 373:209-216
- Clutton-Brock TH, Russell AF, Sharpe LL, Young AJ, Balmforth Z, McIlrath GM (2002) Evolution and Development of Sex Differences in Cooperative Behavior in Meerkats. Science 297:253 - 256
- Cohen J (1960) A coefficient of agreement for nominal scales. Educational and Psychological Measurement 20:37-46
- Colmenares F (1992) Clans and harems in a colony of hamadryas and hybrid baboons: Male kinship, familiarity and the formation of brother-teams. Behaviour 121:61-94
- Coussi-Korbel S, Fragaszy DM (1995) On the relation between social dynamics and social learning. Animal Behaviour 50:1441-1453

- Crook JH, Ellis JE, Goss-Custard JD (1976) Mammalian social systems: Structure and function. *Animal Behaviour* 24:261-274
- Crowell-Davis SL, Houpt KA, Burnham JS (1985) Snapping by foals of *Equus caballus*. *Zeitschrift für Tierpsychologie* 69:42-54
- Crowell-Davis SL, Houpt KA, Carini CM (1986) Mutual rooming and nearest-neighbour relationships among foals of *Equus caballus*. *Applied Animal Behaviour Science* 15:113-123
- Crowell-Davis SL, Weeks JW (2005) Maternal behaviour and mare-foal interaction. In: Mills D, McDonnell S (eds) *The domestic horse, the evolution, development and management of its behaviour*. Cambridge University Press, Cambridge, pp 126-138
- Deputte B (2000) Primate socialization revisited: theoretical and practical issues in social ontogeny. *Advances in the Study of Behavior* 29:99-157
- Deputte BL, Quris R (1996) Socialization processes in primates: Use of multivariate analyses. I: Application to social development of captive mangabeys. *Behavioural Processes* 36:135-149
- Feh C (1987) Etude du développement des relations sociales chez des étalons de race Camargue et de leur contribution à l'organisation sociale. In: Aix-Marseille University, Marseille, France
- Feh C (1988) Social behaviour and relationships of Prezewalski horses in Dutch semi-reserves. *Applied Animal Behaviour Science* 21:71-87
- Feh C (2005) Relationships and communication in socially natural horse herds. In: Mills D, McDonnell S (eds) *The domestic horse, the evolution, development and management of its behaviour*. Cambridge University Press, Cambridge, pp 83-93
- Feist JD, McCullough DR (1976) Behaviour patterns and communication in feral horses. *Z. Tierpsychologie* 41:337-373
- Förster S, Cords M (2005) Socialization of infant blue monkeys (*Cercopithecus mitis stuhlmanni*): Allomaternal interactions and sex differences. *Behaviour* 142:869-896
- Galef BG, Laland KN (2005) Social learning in animals: empirical studies and theoretical models. *Biosciences* 55:489-499
- Hausberger M, Richard-Yris M-A, Henry L, Lepage L, Schmidt I (1995) Song sharing reflects the social organization in a captive group of European starlings (*Sturnus vulgaris*). *Journal of Comparative Psychology* 109:222-241
- Heitor F, do Mar Oom M, Vicente L (2006a) Social relationships in a herd of Sorraia horses: Part I. Correlates of social dominance and contexts of aggression. *Behavioural*

Processes 73:170-177

- Heitor F, do Mar Oom M, Vicente L (2006b) Social relationships in a herd of Sorraia horses: Part II. Factors affecting affiliative relationships and sexual behaviours. *Behavioural Processes* 73:231-239
- Henry S, Hemery D, Richard M-A, Hausberger M (2005) Human-mare relationships and behaviour of foals toward humans. *Applied Animal Behaviour Science* 93:341-362
- Henry S, Briefer S, Richard-Yris M-A, Hausberger M (2007) Are 6-month-old foals sensitive to dam's influence? *Developmental Psychobiology* 49:514-521
- Holmes WG (1995) The ontogeny of littermate preferences in juvenile golden-mantled ground squirrels: effects of rearing and relatedness. *Animal Behaviour* 50:309-322
- Janson CH (1990) Social correlates of individual spatial choice in foraging groups of brown capuchin monkeys, *Cebus apella*. *Animal Behaviour* 40:910-921
- Kimura R (1998) Mutual grooming and preferred associate relationships in a band of free-ranging horses. *Applied Animal Behaviour Science* 59:265-276
- Ladewig J, Søndergaard E, Christensen JW (2005) Ontogeny: preparing the young horse for its adult life. In: Mills D, McDonnell S (eds) *The domestic horse, the evolution, development and management of its behaviour*. Cambridge University Press, Cambridge, pp 139-149
- Lemasson A, Blois-Heulin C, Jubin R, Hausberger M (2006) Female social relationships in a captive group of Campbell's monkeys (*Cercopithecus campbelli campbelli*). *American Journal of Primatology* 68:1161-1170
- Mason WA (1978) Ontogeny of social systems. In: Chivers DJ, Herbert J (eds) *Recent Advances in Primatology, Vol. 1: Behavior*. Academic Press, London, pp 5-14
- McCowan B, Anderson K, Heagarty A, Cameron A (in press) Utility of social network analysis for primate behavioral management and well-being. *Applied Animal Behaviour Science*
- McDonnell S (2003) *A practical field guide to horse behavior. The equid ethogram*. The Blood-Horse, Inc., Lexington
- Monard AM, Duncan P, Boy V (1996) The proximate mechanisms of natal dispersal in female horses. *Behaviour* 133:1095-1124
- Nicol CJ (1995) The social transmission of information and behaviour. *Applied Animal Behaviour Science* 44:79-98
- Pérez-Barbería FJ, Robertson E, Gordon IJ (2005) Are social factors sufficient to explain sexual segregation in ungulates? *Animal Behaviour* 69:827-834

- Quris R (1989) GTABM, questionnaire de tableaux multiples. In. Université de Rennes 1, Station biologique de Paimpont
- Rutberg AT, Keiper RR (1993) Proximate causes of natal dispersal in feral ponies: some sex differences. *Animal Behaviour* 46:969-975
- Siegel S, Castellan NJ (1988) Nonparametric statistics for the behavioral sciences. McGraw-Hill international
- Sigurjónsdóttir H, Van Dierendonck MC, Snorrason S, Thórhallsdóttir AG (2003) Social relationships in a group of horses without a mature stallion. *Behaviour* 140:783-804
- Silk JB, Altmann J, Alberts SC (2006) Social relationships among adult female baboons (*Papio cynocephalus*) I. Variation in the strength of social bonds. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 61:183-195
- Smith VA, King AP, West MJ (2002) The context of social learning: association patterns in a captive flock of brown-headed cowbirds. *Animal Behaviour* 63:23-35
- Stamps J (2003) Behavioural processes affecting development: Tinbergen's fourth question comes of age. *Animal Behaviour* 66:1-13
- Sundaresan SR, Fischhoff IR, Dushoff J, Rubenstein DI (2007) Network metrics reveal differences in social organization between two fission-fusion species, Grevy's zebra and onager. *Oecologia* 151:140-149
- van Dierendonck MC, Sigurjonsdottir H, Colenbrander B, Thorhallsdottir AG (2004) Differences in social behaviour between late pregnant, post-partum and barren mares in a herd of Icelandic horses. *Applied Animal Behaviour Science* 89:283-297
- Wahaj SA, Holekamp KE (2006) Functions of sibling aggression in the spotted hyaena, *Crocuta crocuta*. *Animal Behaviour* 71:1401-1409
- Wells SM, von Goldschmidt-Rotschild B (1979) Social behaviour and relationships in a herd of camargue horses. *Zeitschrift Für Tierzucht und Zuchtungsbiologie* 49:363-380
- West MJ, King AP, White DJ (2003) The case for developmental ecology. *Animal Behaviour* 66:617-622
- White DJ, King AP, Cole A, West MJ (2002) Opening the social gateway: early vocal and social sensitivities in brown-headed cowbirds (*Molothrus ater*). *Ethology* 108:23-37
- Wittemyer G, Douglas-Hamilton I, Getz WM (2005) The socioecology of elephants: analysis of the processes creating multitiered social structures. *Animal Behaviour* 69:1357-1371
- Wittemyer G, Getz WM (2007) Hierarchical dominance structure and social organization in African elephants, *Loxodonta africana*. *Animal Behaviour* 73 :671-681

3.3. Approche expérimentale de l'influence des congénères adultes

Les observations et les résultats évoqués précédemment chez le cheval de Przewalski nous ont amené à tester expérimentalement l'existence d'une influence sociale verticale (adulte vers jeune) sur le comportement de jeunes chevaux domestiques. Cette expérience a été conduite sur des jeunes chevaux domestiques élevés en groupes uni-âge – unisexe dans lesquels nous avons introduit temporairement des adultes non-apparentés de même sexe. Cette approche complémentaire nous a permis d'aborder la question de la nécessité de la présence de congénères variés dans l'environnement social des jeunes et plus précisément la question de l'influence de la présence et de l'absence d'adultes sur les relations entre jeunes. Les résultats de cette expérience sont présentés dans l'ARTICLE 3.

SYNTHESE DE L'ARTICLE 3

QUESTIONS

Est-ce que les jeunes chevaux en groupe uni-âge - unisexe présentent un comportement similaire à celui de chevaux domestiques vivant dans des groupes plus variés ? Est-ce que l'introduction temporaire d'individus adultes non-apparentés affecte le comportement de ces jeunes chevaux ?

METHODES

Nous avons observé le comportement social et non-social de 52 jeunes chevaux de un et deux ans répartis dans six groupes uni-âge – unisexe pendant 40 jours. Puis nous avons introduit deux individus adultes de même sexe dans quatre des six groupes de jeunes pendant 19 jours. Tous les groupes ont été observés durant les mêmes périodes : avant, pendant et après la présence des adultes.

RESULTATS

Les observations pré-expérimentales montrent que les jeunes chevaux ont un comportement différent des chevaux domestiques élevés en groupes mixtes ou dans des conditions plus naturelles reportées dans la littérature. En présence des adultes, les jeunes chevaux présentent de nouveaux comportements, développent des associations préférentielles associées à une augmentation des interactions sociales positives et à une diminution des interactions agonistiques.

CONCLUSIONS

Cette expérience montre que l'introduction temporaire d'individus adultes non-apparentés induit des modifications comportementales sur le comportement social et non-social des jeunes chevaux domestiques. La présence d'individus adultes pourrait constituer une influence essentielle à la structuration sociale des groupes.

ARTICLE 3

Could adults be used to improve social skills of young horses, *Equus caballus*?

Marie Bourjade, Maïc Moulinot, Séverine Henry, Marie-Annick Richard-Yris & Martine Hausberger

UMR CNRS 6552 Ethologie-Evolution-Ecologie, Université de Rennes 1,
Avenue du Général Leclerc, Campus de Beaulieu, F-35042 Rennes Cedex, France

Developmental Psychobiology
(Sous presse)

Abstract

We investigated the effects of the introduction of foreign adults on the behavior of young horses. First, we observed the behavior of one- and two-year-old domestic horses housed in same-age – same-sex groups (a standard housing system, but different from a natural situation). Then, two same-sex adults were introduced into each experimental group. Observations made before, during and after an introduction indicated that young horses reared in homogeneous groups of young had different behaviors compared to other domestic horses reared under more socially natural conditions. After the introduction of adults, young horses expressed new behaviors, preferential social associations emerged, positive social behavior increased and agonistic interactions decreased. These results have important implications both for understanding the influence that adults may have on the behavior of young horses, and in terms of husbandry, indicating the importance of keeping young horses with adults, although further studies are still necessary.

Keywords: Horse, Social influence, Young-adult interactions, Social development

Introduction

Young animals receive social influence from their conspecifics and are able to learn from them: developmental trajectories result in recurring social interactions among group members (Hinde, 1983; White, King, Cole, & West, 2002b; West, King, & White, 2003). Social context, partly determined by the social structure of a species, refers to the quality and number of individuals young can interact with (age, sex, relatedness...) or to the duration of their association. Such a social context can affect learning opportunities and therefore shape the young's behavior (White et al. 2002b; Berman, Rasmussen, & Suomi, 1997). Mothers provide the first social influence young mammals receive (Berman et al., 1997; Holmes & Mateo, 1998; Kendrick, Haupt, Hinton, Broad, & Skinner, 2001). However, the presence of siblings or conspecifics of the opposite sex can affect social preferences (e.g. Belding ground squirrels, *Spermophilus beldingi*: Holmes & Mateo, 1998; domestic horses: Khalil & Kaseda, 1998) or social behavior, such as social play in female kittens, *Felis catus* (Caro, 1981) and aggressiveness in mice, *Mus musculus* (Korpela and Sandnabba, 1994). Other adult group members can often influence sexual development, maturation or development of aggressiveness (e.g. musk shrews, *Suncus murinus*: Rissman, Taymans, & Wayne, 1990; guinea pigs, *Cavia porcellus*: Sachser & Lick, 1991; mice: Sandnabba 1993; elephants, *Loxodonta africana*: Slotow, van Dyk, Poole, Page, & Klocke, 2000; golden hamsters, *Mesocricetus auratus*: Delville, David, Taravosh-Lahn, & Wommack, 2003).

Social enrichment experiments with captive, domestic or wild animals showed mainly that the presence of conspecifics enhanced success in coping with future social challenges (Schapiro, Bloomsmith, Porter, & Suarez, 1996; Pietropaolo, Branchi, Cirulli, Chiarotti, Aloe, & Alleva, 2004). For example, young rhesus monkeys, *Macaca mulatta*, housed in pairs or in groups developed more species-specific behavioral patterns in comparison to isolated individuals (Schapiro et al. 1996). In elephants, older bull control young males by decreasing their aggressiveness and suppressing their musth pattern, which normally increases sexual and aggressive activity (Poole, 1987; Slotow et al., 2000). One has to consider that adults in social groups could play an important role through (i) their behavioral responses when young interact with them; (ii) their role of social model (e.g. cowbirds, *Molothrus ater*: White, King, & West, 2002a; White et al., 2002b); and (iii) their social status, which could affect relationships. Adult males have been demonstrated to assume a "control role" in primate societies, thus stabilizing social relationships (e.g. vervet monkeys, *Cercopithecus aethiops sabaues*: Fairbanks & McGuire, 1979; gorillas, *Gorilla gorilla*: Hoff, Nadler, & Maple, 1982), and so do adult Campbell's monkey females, *Cercopithecus campbelli campbelli*

(Lemasson, Gautier, & Hausberger, 2005), or elephant matriarchs (McComb, Moss, Durant, Baker, & Sayialel, 2001).

The question of the influence of adults on social development is particularly interesting in horses, as all studies on feral and wild populations emphasize the multiplicity of social partners during a foal's ontogeny (Boyd, 1988; Feh, 2005; Ladewig, Søndergaard, & Christensen, 2005). Young horses normally live in small year-round stable groups including one stallion (usually their father), their mother, a few other mares, their siblings and unrelated peers of different ages and sexes (Feist & McCullough, 1976; Berger, 1986; Boyd & Keiper, 2005). Some domestic horses kept under more socially natural conditions can thus be taken as a reference for behavioral studies (i.e. Icelandic horses: Sigurjónsdóttir, Van Dierendonck, Snorrason, & Thórhallsdóttir, 2003; Van Dierendonck, Sigurjónsdóttir, Colenbrander, & Thórhallsdóttir, 2004). On the contrary, for practical and "traditional" reasons (avoidance of early mating between colts and fillies, use of adults for other purpose...), most of young domestic horses are generally maintained in same-age – same-sex groups, from weaning until training (2 to 3 years old). One has to consider that young horses in these homogeneous social groups may not necessary find all the social stimulations required in their development and could therefore show singular behavioral patterns compared to domestic horses living in socially natural conditions. In the present study, we first checked the social and non social behavior of young horses in same-age same-sex groups and then increased group heterogeneity, investigating the effects of a temporary introduction of adults into groups of young domestic horses. Therefore, we hypothesized that the introduction of adults would affect the social and non social behavior of these young horses. This type of study combines two centers of interest: insight into the effects of social enrichment on the behavior of young horses and an applied aspect for the management of groups of young horses in domestic situations.

Methods

Animals and study sites

This study involved 52 one- and two-year-old Anglo-Arab and Arab horses, *Equus caballus* of both sexes. These young horses were divided into four experimental groups: two male groups of one (EM1) and two (EM2) year-old horses; two female groups of one (EF1) and two (EF2) year-old horses as well as two control groups: a two-year-old male group (CM2) and a two-year-old female group (CF2) (Table 1). It was highly difficult to find

several groups of young horses on the same sites and in the same conditions, and still more to ask the managers to use several pastures for a same generation. Therefore, we were not able to have a one-year-old control group. However, similarities between one and two-year-old experimental groups suggested that this was not crucial (see results). All these horses were managed the same way since weaning: same-sex – same-age groups living in 2ha pastures. No additional food was provided during the observations (August – October 2004). All groups were on sites managed by the National French Studs (“Haras Nationaux”) located in southwest France. Four groups were housed in “Jumenterie de la Rivière”, Pompadour, and two in Chamberet, about 40 km away. Eight unfamiliar adult horses, four females (10, 13, 15, 15-year-old) and four geldings (4, 11, 15, 20-year-old), had been selected by the local staff on the basis of their social experience in order to avoid excessive aggressiveness towards the young. Same-sex pairs of adults were introduced into each experimental group after 10 days of habituation to the sites (see Fig. 1).

Table 1- Characteristics of groups and sites

GROUP NAME	TREATMENT	AGE (inYears)	SEX	N	SITE
EM1	Experimental	one	male	8	Pompadour
EF1	Experimental	one	female	7	Pompadour
CM2	Control	two	male	11	Pompadour
CF2	Control	two	female	7	Pompadour
EM2	Experimental	two	male	9	Chamberet
EF2	Experimental	two	female	10	Chamberet

N: number of subjects.

Experimental procedure

To evaluate the impact of the presence of adults, we subdivided observations into four periods each lasting 10 ± 2 days according to external constraints (Fig. 1). Observations were made before (phase A) and during (experimental phase B) the introduction of adults and after adults had been taken away (phase C). Overall, adult horses remained 19 days in an experimental group. The experimental phase was subdivided into periods of 10 and nine days (phases B1 and B2) to distinguish immediate short-term effects from later behavioral modifications. No animals were introduced into the control groups. Control groups were observed for the same durations as the experimental groups.

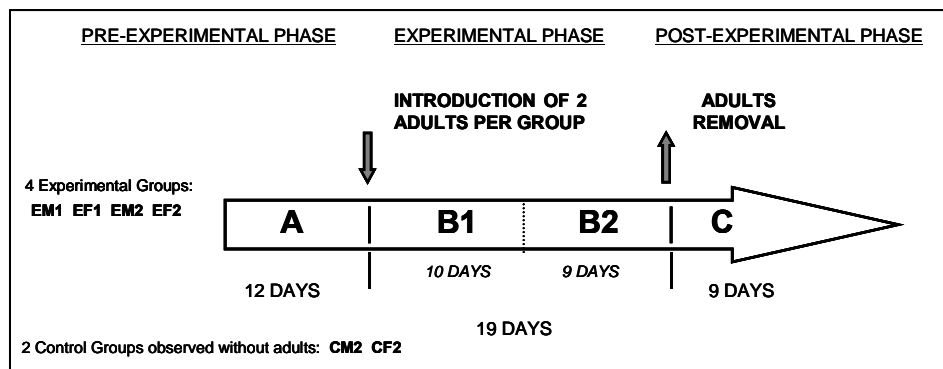


Figure 1- Experimental design: During phase A, the young horses were in group without adults; after introduction of two adults into each experimental group, observations were divided into two phases (B1, B2). C corresponds to observations after the adults had been taken away. The duration of the phases was constrained by the availability of adult horses (B1, B2), and pastures (C). Experimental groups: EM1, EF1, EM2 & EF2; Control groups: CM2 & CF2; E = experimental, C = control, F = females, M = males, 1 = one-year-old, 2 = two-year-old.

Behavioral observations

Observations were done from 07.00 am to 09.00 pm following a rotating schedule so that each group was observed by turns at the different hours of the day. In all, each horse was observed for approximately 190 minutes, corresponding to 40 ± 20 minutes per phase according to external constraints.

Each observation session included 10 minutes focal sampling per horse (Altmann, 1974). Both social interactions and solitary activities were recorded during focal sampling. Thus, the following behavioral categories were scored: maintenance behavior such as grazing, moving, resting standing, lying recumbent (sternal or lateral recumbence), drinking, self-directed behavior (self-grooming, rolling, shaking...); observation of the environment; vigilance; and social behavior. Different social interactions were recorded: (i) positive interactions such as social play, social investigation composed of olfactory investigation (sniffs) and approach, and mutual grooming, rubbing, head-body contacts, “put the head on the back/croup” usually considered as affiliative behaviors; (ii) agonistic interactions included head threat, bite, chase, kick threat and kick (Wells, 1978); (iii) ritualized interactive sequences of faecal pile marking, adult-like encounter patterns (rear, strike, head bowing); (iiii) snapping (moving the lower jaw up and down usually with the mouth open and lips drawn back, Crowell-Davis, 1985).

Moreover, group scan-sampling was performed after each focal session (Bateson & Martin, 1993) to record activity (same definitions as focal sampling) and identity of nearest

neighbor for each horse in the group as spatial proximity is commonly used in horses to estimate affinities between individuals (Tyler, 1972, Crowell-Davis, Houpt & Carini, 1986, Crowell-Davis & Weeks 2005).

We recorded 1181 scans and these data provided a good estimate of diurnal time-budgets and distances within the whole group because 10-minute intervals guaranteed independence of samples (Wells and Feh, cited in Feh 1988). Different observers were involved but performed simultaneous observations regularly and reliability was quite high (using the kappa coefficient of Cohen (1960) that rated at $k=0.95$).

Statistical analyses

We calculated the diurnal time-budget of horses in percentage of scans recording the different behavioral patterns. Activities such as vigilance or social interactions were expressed in mean occurrences per hour \pm S.E.M.. Preferential spatial partners were based on the spatial proximity to the nearest individual. These spatial preferences were not necessarily reciprocal as if an individual A is the nearest spatial partner of B, A could have either B as nearest neighbor (reciprocity) or C, another individual closer to him than B (non-reciprocity). Preferential spatial partners of individual A were those that were more frequently the closest to A than expected by chance (partitioned chi-square test for independent samples, see Siegel & Castellan, 1988). Mantel tests for matrix correlations (one-sided) run under *XLstat* software estimated correlations between preferred spatial partners and partners of social play and positive interactions. Coefficients of variation were calculated by groups and between groups, in order to confront intra and inter-group variability. For further statistical analyses, given the high inter-individual variability within groups that in most cases equaled inter-group variability (see results), individuals were considered as independent units.

In addition, Kruskal-Wallis tests were performed in order to evaluate possible group effects, as well as to cancel out confounding influences of age and sex of individuals on behavior. When experimental groups and control groups respectively did not differ, groups within each category were pooled. Comparisons between phases were then tested using Friedman two-way analyses of variance by ranks and, when significant, specific changes between two phases (A \rightarrow B1, A \rightarrow B2, B1 \rightarrow B2, A \rightarrow C) were addressed using Wilcoxon signed rank tests under *Statistica 7.0*. As four tests were performed each time, Bonferroni correction for multiple comparisons was applied systematically (in text as “significant at $p<0.0125$ ”).

Moreover, we compared young-young relationships with adult-young relationships during phase B2. We calculated frequencies of interactions per hour among young and between young and adults separately and proportionally to the number of available partners in each category. One-sample permutation tests (R: *exactRankTests* package, <http://cran.r-project.org>) then compared frequencies of interactions among young and frequencies of adult-young interactions. Except when specified, all statistical tests were two-sided.

Results

The behavior of young horses kept in same-sex – same-age groups (phase A)

In the present study, time-budget of the young horses was rather similar to that reported for different domestic populations, with high predominance of grazing (76%) and resting (16%), except for resting recumbent that seemed lower (0.3%) (Table 2a) (Kownacki, Sasimowski, Budzynski, Jesierski, Kapron, Jelen, Jaworska, Dziedzic, Seweryn, & Slomba, 1978; Crowell-Davis, Houpt & Carnevale, 1985).

In addition, the young horses had on average less than one preferential spatial partner, when mutual grooming was hardly ever observed (from 0.00 to 0.14 in four groups). They also showed high frequencies of agonistic interactions (3.86 per hour) and social play (6.62 per hour) (Table 2b).

Intra-group variability was as high as inter-group variability for most behaviors –except grazing and standing resting- allowing us to use each horse of the groups as an independent unit for other behaviors (Coefficients of variation, e.g. agonistic interactions: $CV_{\text{INTRA-EXPERIMENTAL}} = 118\%$, $CV_{\text{INTRA-CONTROL}} = 130\%$, $CV_{\text{INTER-GROUPS}} = 122\%$). However, as diurnal time budget, vigilance, self-directed behaviors and social play differed among groups (Kruskall-Wallis: four experimental groups: $N = 34$, $DF = 3$; two control groups: $N = 18$, $DF = 1$, $p < 0.05$ in all cases), they were not further investigated.

Table 2. Behavioral data from observations of young horses kept in same-sex - same-age groups: **a.** Diurnal time-budget, **b.** Occurrences per hour of social interactions and number of preferred spatial partners per horse.

GROUPS	ACTIVITIES					
	Grazing	Moving	Observing	Resting standing	Resting recumbent	Others
EM1	88.19 ± 1.16	2.08 ± 0.55	3.47 ± 0.74	3.24 ± 0.46	0.23 ± 0.23	2.78 ± 0.78
EF1	71.03 ± 1.14	8.17 ± 0.79	4.13 ± 1.02	14.17 ± 1.09	0.00 ± 0.00	2.50 ± 0.56
CM2	65.90 ± 0.65	4.03 ± 0.60	1.10 ± 0.40	25.31 ± 0.81	0.12 ± 0.12	3.53 ± 0.81
CF2	75.49 ± 1.06	3.03 ± 0.99	1.14 ± 0.41	18.11 ± 0.98	0.59 ± 0.39	1.63 ± 0.65
EM2	75.49 ± 2.10	2.81 ± 0.28	1.50 ± 0.44	19.27 ± 1.66	0.38 ± 0.25	0.56 ± 0.39
EF2	79.64 ± 1.56	3.70 ± 0.52	2.93 ± 0.42	7.72 ± 0.73	0.46 ± 0.24	5.55 ± 0.87
<i>Mean</i>	<i>75.96 ± 3.10</i>	<i>3.97 ± 0.89</i>	<i>2.38 ± 0.53</i>	<i>14.64 ± 3.29</i>	<i>0.30 ± 0.09</i>	<i>2.76 ± 0.70</i>

GROUPS	OCCURRENCE OF SOCIAL INTERACTIONS PER HOUR			NUMBER OF
	Agonistic	Social play	Mutual grooming	Preferred spatial partner
EM1	3.50 ± 1.36	6.88 ± 2.45	0.00 ± 0.00	0.63 ± 0.18
EF1	4.71 ± 1.13	1.57 ± 0.61	0.14 ± 0.14	0.86 ± 0.18
CM2	2.91 ± 1.09	24.18 ± 10.49	0.73 ± 0.63	0.36 ± 0.15
CF2	4.14 ± 0.91	0.71 ± 0.29	1.57 ± 1.27	0.71 ± 0.30
EM2	4.00 ± 1.30	0.67 ± 0.29	0.11 ± 0.11	0.67 ± 0.17
EF2	3.90 ± 0.81	5.70 ± 3.44	0.10 ± 0.10	0.90 ± 0.18
<i>Mean</i>	<i>3.86 ± 0.25</i>	<i>6.62 ± 3.67</i>	<i>0.44 ± 0.25</i>	<i>0.69 ± 0.08</i>

Effects of the temporary presence of adults on the behavior of young horses (phase B1–B2)

Remarkably, behavioral patterns that had not been recorded previously were observed during phase B1. Thus, lateral recumbence, flehmen, mount, kicking, chasing and snapping at adults were observed in the one-year-old experimental groups as well as adult-like encounter behavioral patterns such as head bowing, faecal pile display (in males) or striking; these adult-like patterns were performed by two to three individuals in all our experimental groups. None of these behavioral patterns were observed in the control groups.

Moreover, clear social preferences were evidenced by proximity data (Fig. 2) as the number of preferred spatial partners per individual increased from 0.76 ± 0.08 during phase A to 1.23 ± 0.12 during phase B1 and 1.20 ± 0.09 during phase B2 in experimental groups (Wilcoxon test, $N=34$: (A-B1): $T_{EXP} = 6$, $p = 0.002$; (A-B2): $T_{EXP} = 33$, $p = 0.003$), whereas no change occurred in the control groups (Friedman analysis of variance: $F_3 = 1.57$, $N=18$, $p = 0.667$) (Fig. 3). These new spatial preferences were correlated with preferences for partners of positive social behaviors in all groups (Mantel tests (one-sided): $p < 0.05$ in the four

experimental groups for phases B1 and B2). None of these correlations were significant in the control groups (Mantel tests (one-sided): $p > 0.05$ in all cases).

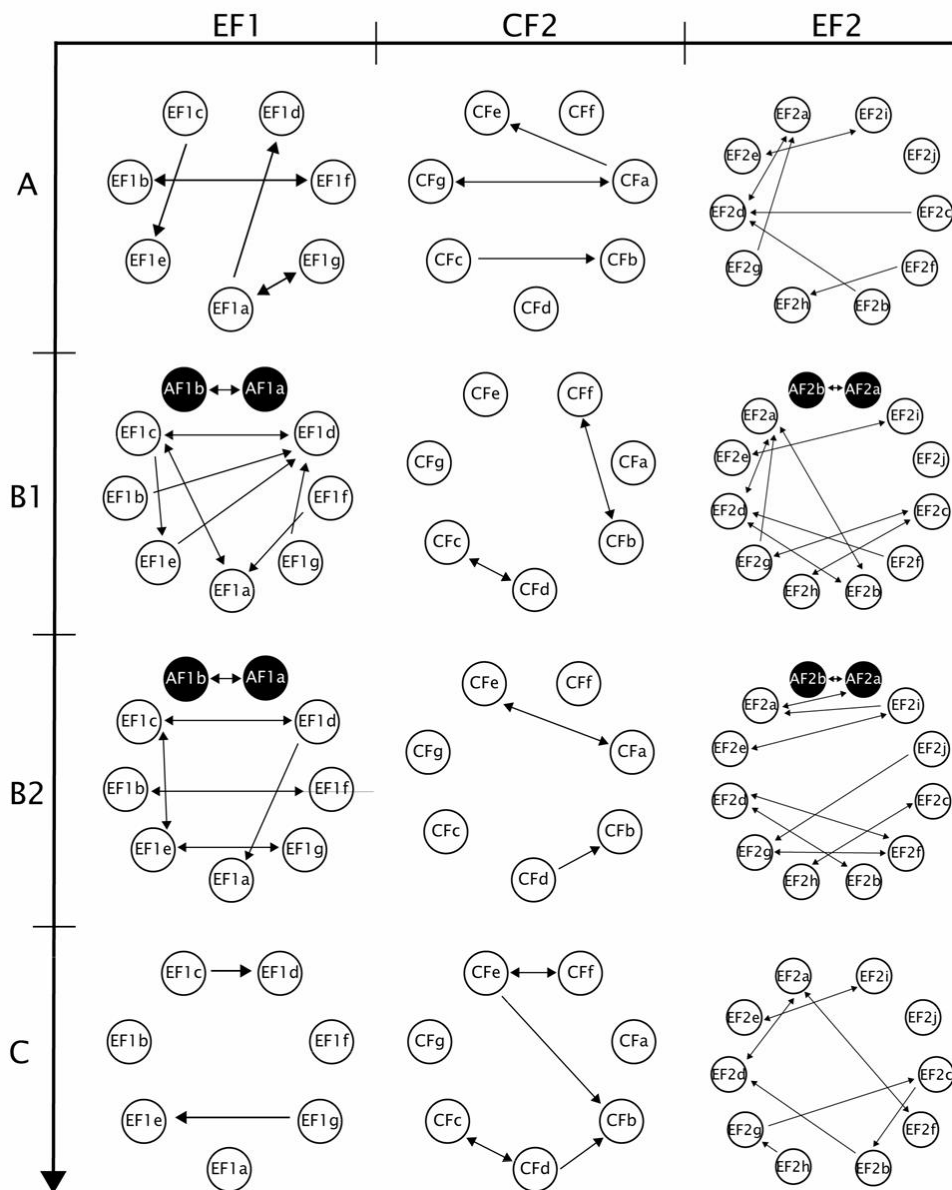


Figure 2- Sociogram of preferential associations among young females based on proximity

Associations were called “preferential” when “associations” were more frequent than expected by chance (partitioned chi-square tests for independent samples ($p < 0.05$)). Arrows: the receiver is a preferential partner of the sender; white circles: young females; black circles: adults. A: pre-experimental phase; B1 and B2: experimental phases and C: post-experimental phase. EF1 and EF2: one and two-year-old experimental groups and CF2: the female control group.

Note: similar increases of preferential relationships during B1 and B2 were observed for males.

Affiliative behavior and social investigation increased in experimental groups during adults' presence (Wilcoxon test, $N = 34$: social investigation, (A-B1): $T = 122$, $p < 0.0125$; (A-B2): $T = 59$, $p < 0.0125$; affiliative behavior, (A-B2): $T = 78$, $p < 0.0125$), while agonistic interactions decreased (Wilcoxon test, $N = 34$: (A-B1): $T = 82$, $p < 0.0125$) (Fig. 3). None of these changes were observed in the control groups for the same time period (Friedman analysis of variance: $N=18$, $p > 0.05$ in all cases). In all cases, the low levels of agonistic interactions per dyad made it impossible to establish a hierarchical order.

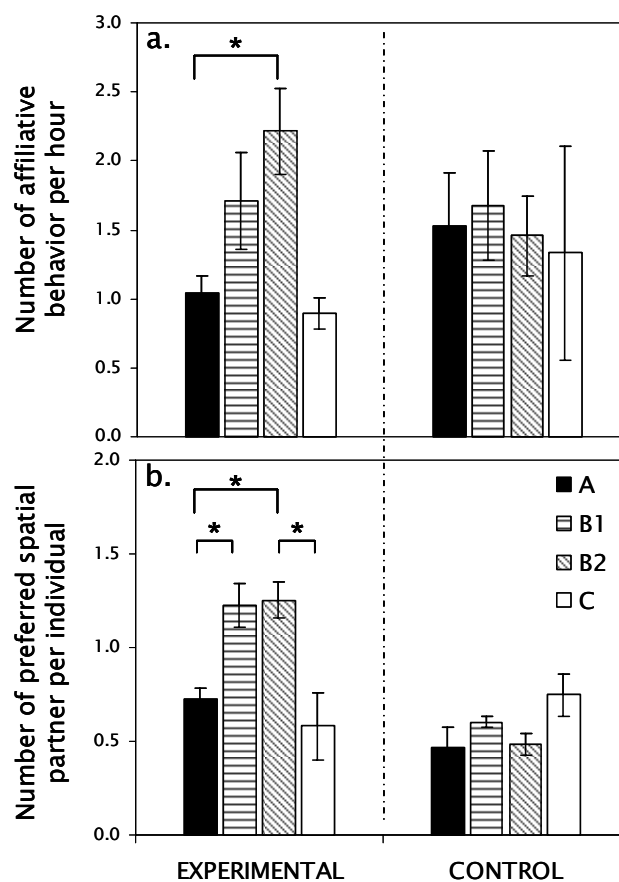


Figure 3. Preferred spatial partner (mean \pm S.E.M.) per individual and frequency of affiliative behaviors (mutual grooming, rubbing, head-body contacts, “put the head on the back/croup”) in experimental and control groups: Wilcoxon signed-rank test: * $p < 0.0125$.

To summarize, when adults were present young horses showed more social preferences as their affiliative behavior, their attachment to their partners in different social contexts increased and their agonistic interactions decreased.

Nature of young-young and adult-young relationships (phase B2)

In three of the four groups, young horses modified their social behavior both toward adults and towards other young after the introduction of adults. Agonistic interactions and social investigation occurred more often between young and adults than among young (One sample permutation test: agonistic interaction: $t_{EM1} = 33$, $N = 8$, $t_{EM2} = 28$, $N = 9$, $t_{EF2} = 20$, $N = 10$; social investigation: $t_{EM1} = 42$, $N = 8$, $t_{EM2} = 50$, $N = 9$, $t_{EF2} = 88$, $N = 10$; $p < 0.03$ in all cases). Conversely, in EM1, where social play and affiliative behaviors were observed between young as well as between young and adults, these behaviors occurred more often among young than between young and adult (One sample permutation test, $N = 8$: affiliative behavior: $t_{EM1} = 30$, $p = 0.020$; social play: $t_{EM1} = 20$, $p = 0.020$).

Persistence of some behavioral changes after removal of adults (phase C)

Some of these behavioral changes persisted after the adults had been taken away such as the newly expressed behavioral patterns (flehmen, kicking, snapping...) and the same social preferences for spatial and affiliative behavior partners in two-year-old experimental groups (Mantel tests: EM2: $r_s = 0.45$, $p < 0.004$; EF2: $r_s = 0.33$, $p < 0.02$).

However, the number of preferred spatial partners, the frequency of social investigation, affiliative behaviors and agonistic interactions came back to their initial level (Wilcoxon test (A-C): $N = 34$, $p > 0.0125$ in all cases) (Fig. 2 & 3).

Discussion

This study highlights two main results concerning the expression of social behavior in young horses. Firstly, young horses reared in same-age – same-sex groups since weaning had no real preferred partner, a reduced behavioral repertoire; they displayed many agonistic interactions and social investigation, whereas affiliative behavior such as mutual grooming was relatively infrequent. Secondly, when adults were introduced into a group, the young modified their behavior in different ways. The number of their preferred spatial partners

increased and they often kept the same partners in different interactions. These new social preferences among young were associated with an increase of affiliative behaviors in the experimental groups. New social and non-social behavioral patterns appeared. Some of these changes persisted after the adults had been taken away, such as some newly observed behavioral patterns and social bonding through different contexts. An introduction of new same-age horses in similar groups of young is now required to prove the relevancy of the adult status (versus novelty) in these behavioral changes.

Behavior of young horses reared among young

Comparisons with data for horses living in groups under socially natural conditions indicate that keeping young horses in homogeneous groups may affect their behavioral characteristics. Although the diurnal time-budgets of our young horses agreed with those of domestic horses under natural conditions (Kownacki et al., 1978) and with those of feral horses (Salter & Hudson, 1982; Berger, 1986), time spent lying recumbent seemed lower. Indeed, lying recumbent occupied 0.30 % of our horses' time, whereas feral and free-ranging domestic horses spent 4-6% of their time lying recumbent (Kownacki et al., 1978; Salter & Hudson, 1982). Reduced occurrences of lying down has been suggested to be an indicator of nervousness (McCann, Heird, Bell & Lutherer, 1988) and poor welfare in horses (Benhajali, Richard-Yris, Leroux, Ezzaouia, Charfi & Hausberger, *in press*).

Overall, the greatest differences concerned social behavior. Our groups were characterized by a low tendency to form stable partnerships, high levels of agonistic interactions, and an almost total absence of mutual grooming in four groups. Thus, this lack of preferential spatial partners differed from the situation found in other studies of social relationships when each horse had between one and three preferred spatial partners (*domestic horses in mixed groups*: Clutton-Brock, Greenwood, & Powell, 1976; Sigurjónsdóttir et al., 2003; Van Dierendonck et al., 2004). Likewise, frequencies of mutual grooming tended to be lower than those reported in the literature (*domestic horses*: Clutton-Brock et al., 1976; Crowell-Davis et al., 1986; Christensen et al., 2002b; *feral horses*: Wells, 1978). Conversely, our hourly frequencies of agonistic interactions (3.86 ± 0.25) were higher than those in other reports whatever the characteristics of the groups (0.17 to 1.90 interactions per hour in *domestic horses*: Clutton-Brock et al., 1976; Houpt & Keiper, 1982; Araba & Crowell-Davis, 1994; Weeks et al., 2000; Christensen et al., 2002a; Sigurjónsdóttir et al., 2003).

Introduction of adults induced changes in behavior

To our knowledge this study is the first to examine the effects of adult influence on young horses' behavior. Two main types of behavioral changes were observed in groups of young after introduction of adults: in behavioral patterns and in social relationships. One major feature of the behavioral changes was the enlargement of their behavioral repertoires; a greater diversity of behavioral patterns was expressed in all experimental groups: lying recumbent -indicating quiet state (McCann et al. 1988)-, adult-like patterns such as sexual behavior or encounter patterns and juvenile behavior displayed towards adults (such as snapping) were observed. None of these activities had been observed before the adults were introduced. Presence of new adult individuals may have favored the expression of new behavioral patterns by accelerating developmental processes, as for aggressiveness in rodents (Sacher & Lick, 1991; Korpela & Sandnabba, 1994; Delville, David, Taravosh-Lahn, & Wommack, 2003), by acting as social models or "tutors", as for song birds (Galef & Laland, 2005; Henry, Hemery, Richard, & Hausberger, 2005, Bertin, Hausberger, Henry, & Richard-Yris, 2007) or by inducing internal states underlying some behavioral patterns (e. g. snapping, Crowell-Davis, 1985).

Social relationships are the second major feature of the changes induced after adults were introduced. Interestingly, young horses studied by Christensen et al. (2002a) displayed unusual social behavior when they were housed singly. Our young horses, reared without mixed social partners, showed the same tendency, emphasizing that young horses' behavioral development requires the presence of different social stimulations. Thus, when adults were present, increase of the number of preferred spatial partners per horse was associated with preference for these same partners in different social contexts (e.g. affiliative behavior). This supports Christensen et al.'s (2002a) results showing that domestic group-housed stallions were more likely to keep the same social partner than singly-housed stallions after release in groups and suggesting an effect of group housing on group structuring. In the same way, the presence of adults in our experiment could have led to a socio-spatial structuring of groups of young horses. Indeed, social investigation and affiliative behavior increased when adults were present and they are known to be involved in the reinforcement of bonds (Feist & McCullough, 1976; Feh & De Mazières, 1993; Kimura, 1998). Moreover, our young horses, as do young elephants (Slotow et al., 2000), also reduced their agonistic interactions and reacted differently to adults and to other young in all experimental groups. Young interacted preferentially with other young when playing and interacting affiliatively, as in Icelandic horses (Sigurjónsdóttir et al., 2003), whereas adults were more involved in agonistic

interactions and social investigation. Similarly, young cowbirds differed in their social interactions and spatial associations according to the presence or absence of adult birds in their groups (White et al., 2002a). In horses, the diversity of age classes may generate a clearer hierarchy (Christensen et al., 2002b, Sigurjónsdóttir et al., 2003) and therefore induce such a socio-spatial structuring in groups, as both age and hierarchical rank are considered important factors in group structuring, particularly in spatial structuring (Clutton-Brock et al., 1976; Kimura, 1998). Adult horses could act as external stimuli favoring social interactions both towards adults and other young. Moreover, adults of wild animals as cowbirds, (West, King, & Freeberg, 1997), or elephants (Slotow et al., 2000), seem to channel social behavior, regulating aggression and modeling the behavior of their young even in absence of direct contacts between young and adults (Snowdon & Hausberger, 1997; White et al., 2002b). Overall, following these social modifications, social behavior of these young horses became more similar to that described in other reports on domestic horses in more varied social groups such as Icelandic horses (Sigurjónsdóttir et al., 2003) even if partners' diversity still could increase.

Introducing adults may be a useful procedure

Although at this stage, only a further study using same-age young horses would tell us whether the important modifications observed are really due to “adult status”, these results show that using socially experienced adults and introducing them into groups of young horses could be a useful procedure to provide essential social stimulations for the social development of young horses. Probably some traits would not have been produced by young horses after an introduction of same-age peers such as the adult-like behavioral patterns or the snapping behavior known to be directed towards adults (Crowell-Davis, 1985). However, in this study, the introduction of foreign individuals (young or adult) could have increased social tensions and partly explain some results, highlighting the importance of developing experiments in which adult's presence or absence is determined from weaning. Persistence of the effects would probably have been enhanced too by a longer introduction of adults. Other questions arise such as the importance of the age of the young (one or two-year-old) or the importance of the adult/young ratio, as demonstrated in other species (Bertin et al., 2007). Further studies are required here. Therefore, these findings have important implications for the management of horses and indicate that adults may present important social stimulations for young's development (see Henry et al. 2005) that could be used to improve the behavior of horses in domestic situations.

Notes

We greatly thank the COST (“Haras Nationaux”) for their financial support and agreement to use the horses at the “Jumenterie de la Rivière” and at the experimental station at Chamberet. I thank all the people who work in these facilities and who helped perform this experiment. We wish to thank Dr. A. Cloarec for correcting the English. We are also grateful to Claudia Feh, Odile Petit and Olivier Scher for their help and their critical comments on the manuscript as well as to anonymous referees for their helpful comments.

References

- Altmann, J. (1974). Observational study of behaviour: Sampling methods. *Behaviour*, 49, 227-267.
- Araba, B. D., & Crowell-Davis, S. L. (1994). Dominance relationships and aggression of foals (*Equus caballus*). *Applied Animal Behaviour Science*, 41, 1-25.
- Bateson, P., & Martin, P. (1993). *Measuring behaviour, an introductory guide*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Benhajali, H., Richard-Yris, M.-A., Leroux, M., Ezzaouia, M., Charfi, F., & Hausberger, M. A note on the time budget and social behaviour of densely housed horses: A case study in Arab breeding mares. *Applied Animal Behaviour Science*, *in press*
- Berger, J. (1986). *Wild horses of the great basin*. Chicago: University of Chicago press.
- Berman, C. M., Rasmussen, K. L. R., & Suomi, S. J. (1997). Group size, infant development and social networks in free-ranging rhesus monkeys. *Animal Behaviour*, 53, 405-421.
- Bertin, A., Hausberger, M., Henry, L., & Richard-Yris, M. A. (2007). Adult and peer influences on starling song development. *Developmental Psychobiology*, 49, 362-374.
- Boyd, L. E. (1988). Ontogeny of behavior in Przewalski horses. *Applied Animal Behaviour Science*, 21, 41-69.
- Boyd, L., & Keiper, R. (2005). Behavioural ecology of feral horses. In D. Mills & S. McDonnell (Eds.), *The domestic horse, the evolution, development and management of its behaviour* (pp. 55-82). Cambridge: Cambridge University Press.
- Caro, T. M. (1981). Sex differences in the determination of social play in Cats. *Animal Behaviour*, 29, 271-279.
- Christensen, J. W., Ladewig, J., Sondergaard, E., & Malmkvist, J. (2002a). Effects of individual versus group stabling on social behaviour in domestic stallions. *Applied Animal Behaviour Science*, 75, 233-248.
- Christensen, J. W., Zharkikh, T., Ladewig, J., & Yasinetskaya, N. (2002b). Social behaviour

- in stallion groups (*Equus przewalskii* and *Equus caballus*) kept under natural and domestic conditions. *Applied Animal Behaviour Science*, 76, 11-20.
- Clutton-Brock, T. H., Greenwood, P. J., & Powell, R. P. (1976). Ranks and relationships in Highland ponies and Highland cows. *Z. Tierpsychology*, 41, 202-216.
- Cohen, J. (1960). A coefficient of agreement for nominal scales. *Educational and Psychological Measurement*, 20, 37-46.
- Crowell-Davis, S. L. (1985). Snapping by foals of *Equus caballus*. *Z. Tierpsychology*, 69, 42-54.
- Crowell-Davis, S. L., Houpt, K. A., & Carnevale, J. (1985). Feeding and drinking behavior of mares and foals with free access to pasture and water. *Journal of Animal Science*, 60, 883-889.
- Crowell-Davis, S. L., Houpt, K. A., & Carini, C. M. (1986). Mutual grooming and nearest-neighbor relationships among foals of *Equus caballus*. *Applied Animal Behaviour Science*, 15, 113-123.
- Crowell-Davis, S. L. & Weeks, J. W. (2005). Maternal behaviour and mare-foal interaction. In D. Mills & S. McDonnell (Eds.), *The domestic horse, the evolution, development and management of its behaviour* (pp. 126-138). Cambridge: Cambridge University Press.
- Delville, Y., David, J. T., Taravosh-Lahn, K., & Wommack, J. C. (2003). Stress and the development of agonistic behavior in golden hamsters. *Hormones and Behavior*, 44, 263-270.
- van Dierendonck, M. C., Sigurjónsdóttir, H., Colenbrander, B., & Thórhallsdóttir, A. G. (2004). Differences in social behaviour between late pregnant, post-partum and barren mares in a herd of Icelandic horses. *Applied Animal Behaviour Science*, 89, 283-297.
- Fairbanks, L. A., & McGuire, M. T. (1979). Inhibition of control role behaviors in captive vervet monkeys (*Cercopithecus aethiops sabaues*). *Behavioural Processes*, 4, 145-153.
- Feh, C. (1988). Social behaviour and relationships of Przewalski horses in Dutch semi-reserves. *Applied Animal Behaviour Science*, 21, 71-87.
- Feh, C. (2005). Relationships and communication in socially natural horse herds. In D. Mills & S. McDonnell (Eds.), *The domestic horse, the evolution, development and management of its behaviour* (pp. 83-93). Cambridge: Cambridge University Press.
- Feh, C., & de Mazieres, J. (1993). Grooming at a preferred site reduces heart rate in horses. *Animal Behaviour*, 46, 1191-1194.
- Feist, J. D., & McCullough, D. R. (1976). Behaviour patterns and communication in feral

- horses. *Z. Tierpsychology*, 41, 337-373.
- Galef, B. G., & Laland, K. N. (2005). Social learning in animals: empirical studies and theoretical models. *Biosciences*, 55, 489-499.
- Henry, S., Hemery, D., Richard, M.-A., & Hausberger, M. (2005). Human-mare relationships and behaviour of foals toward humans. *Applied Animal Behaviour Science*, 93, 341-362.
- Hinde, R. (1983). *Primates social relationships. An integrated approach*: Blackwell Scientific Publications.
- Hoff, M. P., Nadler, R. D., & Maple, T. L. (1982). Control role of an adult male in a captive group of lowland gorillas. *Folia primatologia*, 38, 72-85.
- Holmes, W. G., & Mateo, J. M. (1998). How mothers influence the development of litter-mate preferences in Belding's ground squirrels. *Animal Behaviour*, 55, 1555-1570.
- Haupt, K. A., & Keiper, R. (1982). The position of the stallion in the equine dominance hierarchy of feral and domestic ponies. *Journal of animal science*, 54, 945-950.
- Kendrick, K. M., Haupt, M. A., Hinton, M. R., Broad, K. D., & Skinner, J. D. (2001). Sex Differences in the Influence of Mothers on the Sociosexual Preferences of Their Offspring. *Hormones and Behavior*, 40, 322-338.
- Khalil, A. M., & Kaseda, Y. (1998). Early experience affects developmental behaviour and timing of harem formation in Misaki horses. *Applied Animal Behaviour Science*, 59, 253-263.
- Kimura, R. (1998). Mutual grooming and preferred associate relationships in a band of free-ranging horses. *Applied Animal Behaviour Science*, 59, 265-276.
- Korpela, S. R., & Sandnabba, N. K. (1994). Gender-specific social experiences and the development of aggressive and sexual behaviour in male mice. *Aggressive Behavior*, 20, 123-134.
- Kownacki, M., Sasimowski, E., Budzynski, M., Jezierski, T., Kapron, M., Jelen, B., et al. (1978). Observations of the twenty four hours rhythm of natural behaviour of Polish primitive horse bred for conservation of genetic resources in a forest reserve. *Genetica polonica*, 19, 61-77.
- Ladewig, J., Søndergaard, E., & Christensen, J. W. (2005). Ontogeny: preparing the young horse for its adult life. In D. Mills & S. McDonnell (Eds.), *The domestic horse, the evolution, development and management of its behaviour* (pp. 139-149). Cambridge: Cambridge University Press.
- Lemasson, A., Gautier, J.-P., & Hausberger, M. (2005). A brief note on the effects of the

- removal of individuals on social behaviour in a captive group of campbell's monkeys (*Cercopithecus campbelli campbelli*): a case study. *Applied Animal Behaviour Science*, 91, 289-296.
- McCann, J. S., Heird, J. C., Bell, R. W. & Lutherer, L. O. (1988). Normal and more highly reactive horses. I. Heart rate, respiration rate and behavioral observations. *Applied Animal Behaviour Science*, 19, 201-214.
- McComb, K., Moss, C., Durant, S. M., Baker, L., & Sayialel, S. (2001). Matriarchs As Repositories of Social Knowledge in African Elephants. *Science*, 292, 491-494.
- Pietropaolo, S., Branchi, I., Cirulli, F., Chiarotti, F., Aloe, L., & Alleva, E. (2004). Long-term effects of the periadolescent environment on exploratory activity and aggressive behaviour in mice: social versus physical enrichment. *Physiology & Behavior*, 81(3), 443-453.
- Poole, J. H. (1987). Rutting behavior in African Elephants: the phenomenon of Musth. *Behaviour*, 102, 283-316.
- Rissman, E., Taymans, S., & Wayne, N. (1990). Social cues influence growth and sexual maturation of the male musk shrew (*Suncus murinus*). *Journal of Reproduction and Fertility*, 89, 697-706.
- Sachser, N., & Lick, C. (1991). Social experience, behavior, and stress in guinea pigs. *Physiology & Behavior*, 50, 83-90.
- Salter, R. E., & Hudson, R. J. (1982). Social organization of feral horses in western Canada. *Applied animal ethology*, 8, 207-223.
- Sandnabba, N. K. (1993). Effects of early exposure to intermale aggression on the aggressiveness of adult male mice varying in their genetic disposition for aggressive behavior. *Aggressive Behavior*, 19, 435-445.
- Schapiro, S. J., Bloomsmith, M. A., Porter, L. M., & Suarez, S. A. (1996). Enrichment effects on rhesus monkeys successively housed singly, in pairs, and in groups. *Applied Animal Behaviour Science*, 48, 159-171.
- Siegel, S., & Castellan, N. J. (1988). *Nonparametric statistics for the behavioral sciences*: McGraw-Hill international.
- Sigurjónsdóttir, H., Van Dierendonck, M. C., Snorrason, S., & Thórhallsdóttir, A. G. (2003). Social relationships in a group of horses without a mature stallion. *Behaviour*, 140, 783-804.
- Slotow, R., van Dyk, G., Poole, J., Page, B., & Klocke, A. (2000). Older bull elephants control young males. *Nature*, 408, 425-426.

- Snowdon, C. T. & Hausberger, M. (1997). Introduction. In C. T. Snowdon & M. Hausberger (Eds.), *Social influences on vocal development* (pp. 1-6). Cambridge: Cambridge University Press.
- Tyler, S. J. (1972). The behaviour and social organization of the New Forest ponies. *Animal Behaviour Monographs*, 5, 85-196.
- Weeks, J. W., Crowell-Davis, S. L., Caudle, A. B., & Heusner, G. L. (2000). Aggression and social spacing in light horse (*Equus caballus*) mares and foals. *Applied Animal Behaviour Science*, 68(4), 319-337.
- Wells, S. M. (1978). *The behaviour of a herd of Camargue horses*. Cambridge University, Cambridge.
- West, M. J., King, A. P., & Freeberg, T. M. (1997). Building a social agenda for birdsong. In C. T. Snowdon & M. Hausberger (Eds.), *Social influences on vocal development* (pp. 41-56). Cambridge: Cambridge University Press.
- West, M. J., King, A. P., & White, D. J. (2003). The case for developmental ecology. *Animal Behaviour*, 66, 617-622.
- White, D. J., King, A. P., & West, M. J. (2002a). Facultative development of courtship and communication in juvenile male cowbirds (*Molothrus ater*). *Behavioural Ecology*, 13, 487-496.
- White, D. J., King, A. P., Cole, A., & West, M. J. (2002b). Opening the social gateway: early vocal and social sensitivities in brown-headed cowbirds (*Molothrus ater*). *Ethology*, 108, 23-37.

3.4. Compétences sociales et succès reproducteur précoce des étalons

L'étude des influences sociales précédemment abordée chez les jeunes chevaux s'attachait à la manière dont ces influences pouvaient interférer dans la sociogenèse des jeunes. Toutefois, cette longue phase de développement social qui conduit à la maîtrise des comportements sociaux adéquats (Mason 1978) génère aussi des différences individuelles indéniables, d'autant plus que le développement est long. Or, il s'avère que, chez le cheval et de nombreux mammifères, le développement des mâles est souvent plus long que celui des femelles (Bradshaw & Schore 2007). Dans cette étude, nous nous sommes concentrés sur l'émergence de différences individuelles chez les étalons célibataires, lors d'une période sociale singulière. Chez les chevaux, cette étape transitoire entre le groupe natal et la fondation d'une famille par le mâle est reconnue comme importante pour le développement des comportements spécifiquement mâles (Hoffmann 1985). Il semblerait également que les compétences sociales des étalons du groupe aient des conséquences sur leur insertion sociale en tant qu'individu reproducteur. Nous avons exploré ici l'existence d'un lien prédictif entre ces asymétries de compétences sociales et le succès de reproduction précoce des étalons lorsqu'ils quittent le groupe des célibataires. Les résultats sont présentés dans l'ARTICLE 4.

SYNTHESE DE L'ARTICLE 4

QUESTIONS

Existe-il un lien prédictif entre le rang hiérarchique des étalons dans leur groupe de mâles célibataires et le succès reproducteur précoce de ces mâles, basé sur le nombre de poulains produits ? Le rang hiérarchique des étalons est-il associé à un profil d'interactions sociales particulier ?

METHODES

Nous avons travaillé sur des données comportementales relevées lors d'un suivi à long terme sur la population de chevaux de Przewalski. Neufs étalons ont été retenus pour cette étude, pour lesquels nous disposions du nombre de poulains produits entre trois et six ans et des interactions sociales relevées lors de leur période antérieure de célibat.

RESULTATS

Dans la population de chevaux de Przewalski du Villaret, le rang des étalons dans leur groupe de célibataires est corrélé au nombre de poulains produits par ces mêmes étalons avant six ans. Le jeu social et le toilettage mutuel sont les interactions les plus fréquentes au sein du groupe. Les étalons dominants ne montrent pas plus d'agression que les étalons subordonnés même si ces derniers en reçoivent plus et échangent plus de rituels avec d'autres étalons.

CONCLUSIONS

Il existe un lien quantitatif entre le rang des étalons dans leur groupe de mâles célibataires et le succès reproducteur précoce des étalons fondé sur les paternités. Ce rang hiérarchique n'est pas caractérisé par les agressions des dominants mais par les agressions reçues par les subordonnés ; lesquels présentent probablement en conséquence une plus grande propension au compromis. Les rituels échangés par ces derniers pourraient constituer une voie de formation d'alliances de reproduction, précédemment observées chez les chevaux Camargue.

ARTICLE 4

Early paternity, preceding bachelor ranks and their behavioural correlates in young Przewalski's stallions

Marie Bourjade^{1,2}, Laurent Tatin¹, Sarah R. B. King¹ & Claudia Feh¹

¹ Association Takh pour le cheval de Przewalski, Station Biologique de la Tour du Valat, Le Sambuc, 13200 Arles, France

² UMR CNRS 6552 Ethologie-Evolution-Ecologie, Université de Rennes 1, 263 Avenue du Général Leclerc, Campus de Beaulieu, F-35042 Rennes Cedex, France

Manuscrit soumis

Summary

Adult male dominance rank correlates with reproductive success in many mammalian species. Whether and how rank in immature males affects future adult rank and therefore the possible number of offspring fathered later has rarely been investigated. Moreover, age, size and fighting skills all qualify as main intrinsic factors influencing rank, but mostly in sexually dimorphic primates and ungulates, where they may be interdependent. In our socially natural herd of Przewalski's horses, a relatively monomorphic species, the number of foals sired during the young stallions' early reproductive life correlated positively with their previous rank position when they lived in a bachelor group. Social play and mutual grooming were by far the most frequent interactions exchanged between bachelor stallions, regardless of their rank. Cancelling out the effect of age, higher ranking stallions did not show higher aggression rates than lower ranking stallions, but the latter in turn received more physical aggression from herd stallions. Again controlling for age, lower ranking stallions engaged more often in stallion rituals than higher ranking stallions. This may show a propensity for compromise rather than fighting and possibly a readiness for future coalition formation, an alternative reproductive strategy for subordinates observed in some populations of feral horses.

Keywords: bachelor group; horse; male rank; reproductive success; behavioural correlates

Introduction

Dominance rank of adult males correlates positively with breeding success in many primate species (reviewed by SMUTS 1986; SILK 1986) and ungulates (reviewed by CLUTTON-BROCK et al. 1988; MCELLIGOTT et al. 2001; PELLETIER & FESTA-BIANCHET 2006), including feral horses *Equus ferus caballus* (FEH 1990). How and when immature males, or “bachelors”, acquire their relative rank and whether this rank position prior to breeding is later associated with adult rank, and potentially thus reproductive success, has rarely been investigated. In cercopithecine primates, high-ranking subadults rapidly seem to reach an equally high adult rank and gain priority of access to females (LEE & JOHNSON 1992), but precise data on paternity is lacking. In red deer *Cervus elaphus* (CLUTTON-BROCK et al. 1988) and fallow deer *Dama dama* (MCELLIGOTT et al. 2001), winter dominance in stag groups was correlated with reproductive success during the subsequent rut, however stag groups are composed of both immature and adult males. In feral horses, dominant bachelors are most likely to obtain mares first (WELSH 1975; FEIST & MCCULLOUGH 1976) but only one study (FEH 1999) showed that high-ranking bachelors father most foals later in their life.

Age, size and fighting skill are the major intrinsic factors that have an influence on male rank, whether in primates (WALTERS & SEYFARTH 1986; LEE & JOHNSON 1992) or ungulates (CLUTTON-BROCK et al. 1988; MCELLIGOTT et al. 2001). However, most species studied show a high degree of sexual dimorphism, which is not the case in horses. Weight, and therefore presumably size, does not relate to stallion rank or reproductive success (FEH 1990). Thus, there may be a confounding factor between age, size, and fighting skill in species where males are generally taller and heavier than females, which makes it difficult to separate the influence of these three variables. In addition, most studies on fighting skill only considered agonistic encounters (LEE & JOHNSON 1992), and other social interactions were neglected. Recent studies concluded that dominant animals may differ from subordinates in many behavioural aspects, often summarized as “personality traits” (DINGEMANSE & RÉALE 2005).

Feral horses live in small year-round stable groups usually consisting of an adult stallion, two to three adult mares and their offspring up to puberty. Tenure length of reproductive males lasts for many years and both sexes disperse (BERGER 1986; RUTBERG & KEIPER 1993) in order to avoid incest (MONARD et al. 1996). Young mares move more or less directly to reproductive units, whereas young stallions disperse to bachelor groups for up to three years after natal dispersal. This social structure was also observed in reintroduced Przewalski's horses *Equus ferus przewalskii* in Mongolia (VAN DIERENDONCK et al. 1996;

KING 2002). A bachelor group is therefore an all-male group that stallions join at puberty (physiological sexual maturity) and leave when they form their own family (social maturity) by abducting one or more dispersing young mares, or by taking over a mare group from another stallion. In both feral and Przewalski's horses, most authors report that the overwhelming social activity between bachelors is playing and performing stallion rituals (HOFFMANN 1985; BOYD & HOUPPT 1994), and a linear dominance hierarchy often exists between members (FEH 1988; TILSON et al. 1988).

In this study we explored whether there was a predictive link between the dominance rank of young Przewalski's stallions living in bachelor groups and their subsequent early reproductive success based on paternities. We then examined whether higher ranking bachelors had a different profile from lower ranking stallions in social interactions with peers, such as play, mutual grooming, physical aggression or stallion rituals, cancelling out the possibly confounding influence of age on these behaviours.

Material and methods

Animals and study site

The Przewalski's horses were kept in a 380 ha enclosure of highland steppe at Le Villaret on the Causse Méjean in southern France (base camp office: 44°15'9"N, 3°26'29"E; 1007 m altitude). The vegetation was described by SAÏDI (1998). The population grew from 11 individuals brought from European zoos in 1993 and 1994, to 55 individuals in 2003 (French licences of legal capacity were held by Association Takh, who were responsible for the horses). The population was closed and allowed to reproduce naturally until 2003, when contraceptives were given in preparation for the removal of 12 horses to Mongolia in 2004. Until 2003 the horses were not subject to any management and human intervention was kept to a minimum. Additional food was only supplied when snow levels were high (two times in ten years) and predators were absent from the site.

This study focussed on the nine stallions aged three to six-years which lived in a bachelor group at some time during the study period (1993 - 2003). Bachelor groups varied in their composition (from a minimum of two stallions to a maximum of 11 within a group at any one time), with sometimes frequent group changes, and contained a variety of age groups. All stallions were not simultaneously in the same bachelor group, so we used behavioural data from different bachelor groups for corresponding periods. Stallion age and observation years were based on ecological years: the ecological year $t+1$ runs from 1st November of the year t

until 31st October of the year $t+1$. ‘Competitors’ were defined as all sexually mature stallions (three years old and older) at Le Villaret, including stallions in a family group; ‘bachelors’ refers to sexually mature stallions which lived in a bachelor group, excluding those in a family group.

Observation methods

The herd was monitored from March 1993 to September 2003. Events such as mortality, births, and injuries or disease were noted within 48 hours. Social behaviour was sampled alternately in the morning or in the afternoon through one-hour observation sessions of focal groups of horses. Each group was observed for one hour daily until 1998, when observation pressure was reduced to one hour weekly due to the increase in number of groups (from one in 1993 to six in 2003). Different observers were involved but since two observers were present, they performed simultaneous observations every week to keep a concordance of at least 95%. Twenty-seven different social interactions as well as the identity of the initiator and the recipient and reactions to agonistic interactions were continually recorded using all occurrences sampling (ALTMANN 1974) during the observations. But only four interactions were recorded quantitatively; all of these were used for this analysis (Table 1). All data were entered into a Microsoft Access database.

Determination of paternities

DNA was extracted from skin biopsies taken with a hypodermic gun. Genetic analyses based on the 17 standard commercial microsatellites used for pedigree analysis in domestic horses were used to confirm paternity of all foals. Analyses were performed by ETH (Swiss Federal Institute of Technology, Zürich, Switzerland) and Labogena (Jouy-en Josas, France). We were able to establish the complete pedigree of our herd, including the 11 original horses and the 65 foals born at Le Villaret. We therefore have no uncertainty about paternities despite several adult stallions being present. For this analysis we checked the paternity of each foal against all stallions two years or older present in the herd, as this is the age of potential sexual maturity in Przewalski’s stallions observed in zoos (MONFORT et al. 1994).

Table 1- Definitions of interactions (after Feh, 1987). ¹ interactions used as behavioural correlates; ² interactions used to assess dominance rank.

Interaction types	Definitions
Physical aggression ¹	Attack and chase: an individual A, ears back and mouth open, trotting or galloping, turns its head and/or neck in the direction of an individual D with one or more bite attempts or bites. These interactions rarely induced physical injuries.
Mutual grooming ¹	An individual A scratches repeatedly and rhythmically the skin of an individual D with its incisors. The interaction was recorded following the third scratch.
Social play ¹	Kick, bite, chase and rear from an individual A to an individual D during which the horses' ears are not deliberately laid back. Usually occurred in sequences where individuals exchanged several of these interactions. Each of these patterns counted for one occurrence of social play.
Dominance ritual ¹	Ritualised interactive sequence where two stallions A and D approach and sniff a dung pile together. By turns, stallions paw the dung pile, defecate on it, then pivot to sniff the faeces. We counted a sequence containing this pattern as one occurrence of the dominance ritual even if the pattern was repeated several times in a short time period. Front leg kicks and vocalizations occurred frequently and rituals sometimes escalated to fights.
Head threat ²	An individual A turns its head and/or neck in the direction of an individual D, ears back and mouth closed.
Bite attempt and bite ²	An individual A turns its head and/or neck in the direction of an individual D, ears back and mouth open. Bites may occur.

Analysis

Early reproductive success based on paternities

Early reproductive success of stallions was calculated as the number of foals sired per stallion per year when between three and six years old. Highest reproductive success is shown by stallions between six and nine years old in feral horses (BERGER 1986; FEH 1990), therefore we defined early reproduction as any prior to seven years old. Date of conception

was estimated at 11 months before birth (Przewalski's horses have a mean gestation of 340 days; BOYD & HOUPPT 1994).

Early reproductive success is likely to have been affected by demographic factors, such as operational sex-ratio (number of adult females (two years old and older) divided by the number of adult males) and density (number of individuals per ha) (TATIN et al. *in press*). As both factors influenced births of foals, for analysis of male reproductive success we calculated a fecundity coefficient taking the operational sex-ratio and female fecundity into account. For the year t , fecundity (F) of mares was the number of foals born in the herd at $t+1$ divided by the number of adult mares at t . The fecundity coefficient (FC) for the year t was the operational sex-ratio (Sx_{ot}) multiplied by female fecundity (F_t):

$$FC_t = Sx_{ot} * F_t$$

$$FC_t = \frac{\text{Number of adult females } (t)}{\text{Number of adult males } (t)} * \frac{\text{Number of foals born in the population } (t+1)}{\text{Number of adult females } (t)}$$

$$FC_t = \frac{\text{Number of foals born in the population } (t+1)}{\text{Number of adult males } (t)}$$

We therefore corrected the number of foals sired per stallion by this coefficient, i.e. we divided the number of foals sired by a stallion in the year t by the fecundity coefficient FC_t .

A different estimate of female fecundity was however used for one foal conceived in 2003 as a contraceptive was given to seven of the 11 mares present this year. In order to correct this lone conception for fecundity coefficient, we therefore calculated the number of foals that could potentially be born in 2004 using the mean fertility rate of the population (0.5 foals/mare), then calculated female fecundity for 2003 with the above formula.

Dominance Rank

For assigning rank position we used the most common agonistic interactions (head-threat and bite attempt/bite; Table 1), but only when they were followed by a clear avoidance reaction from the recipient; this is the only clear indication of which partner is the winner. For each dyad, a stallion dominated the other when he won an interaction.

The assessment of dominance rank in our population was constrained by several parameters that prevented us from fulfilling the underlying assumptions of established methods of dominance rank ordination (see DEVRIES 1998). Although the long time-scale of the study meant we could potentially use several methods (e.g. cardinal dominance rank:

BOYD & SILK 1983, Elo-rating method: ALBERS & DEVRIES 2001), we faced small sample sizes due to low levels of aggression, frequent changes in group composition (individual horses changing groups up to nine times within a year) and group size (from two to 11 stallions in a group), occasional unknown and tied relationships. Moreover, for the purpose of our analysis, we wanted to eliminate the influence of age on rank known in horses (WELLS & VON GOLDSCHMIDT-ROTSCHILD 1979). We therefore had to develop a new method to enable comparison of dominance status between stallions regardless of number of group changes, group size and age.

Table 2- Dominance rank of bachelor stallions

Rank was initially calculated for a stallion when in each of four age classes: 3: three year-old, 4: four year-old, 5: five year-old, 6: six year-old. *Quotient*: age class quotient (number of individuals the focal stallion dominated divided by the number of adult bachelors in the group excluding the focal stallion); grey areas are periods during which the stallion was not a bachelor; *Length*: number of months spent in a bachelor group at each age class. Mean quotient was calculated as the mean of age class quotients justified by length:

$$\text{Mean quotient} = \frac{(\text{Quotient 3} * \text{Length 3}) + (\text{Quotient 4} * \text{Length 4}) + (\text{Quotient 5} * \text{Length 5}) + (\text{Quotient 6} * \text{Length 6})}{\text{Length 3} + \text{Length 4} + \text{Length 5} + \text{Length 6}}$$

Age class	3		4		5		6		<i>Mean quotient</i>
<i>Stallions</i>	<i>Quotient</i>	<i>Length</i>	<i>Quotient</i>	<i>Length</i>	<i>Quotient</i>	<i>Length</i>	<i>Quotient</i>	<i>Length</i>	
Et1	1.00	12	0.50	12	1.00	8		0	0.81
Et2	0.00	12	0.50	12	0.00	2		0	0.23
Et3	0.50	12	0.00	11		0		0	0.26
Et4	0.00	4	0.50	12	0.33	3		0	0.37
Et5	0.00	12	0.33	12	0.75	7		0	0.30
Et6	0.33	12	0.14	12	0.00	12		0	0.16
Et7	0.00	12	0.43	12	0.60	12	0.60	7	0.38
Et8	0.14	12	0.60	12	0.07	11		0	0.28
Et9		0	0.00	12	0.07	5	0.38	12	0.17

We calculated a rank quotient based on the number of individuals dominated divided by the number of bachelors present in the bachelor group for each stallion when in each age class (three, four, five and six years old; Table 2). If a stallion was in more than one group when in a particular age class, i.e. there was a change in group composition, this calculation

was carried out for membership in each group, with the final age class quotient being the average over all groups the focal stallion was in during that time. An overall mean rank-quotient for each stallion was calculated from the mean of age class quotients weighted by the number of months the stallion spent in a group at each age class (Table 2). We used the median of the mean rank-quotients to distinguish high and low-ranking stallions.

Behavioural correlates

We calculated interaction frequencies of the nine bachelor stallions. As individual stallions spent differing amounts of time in a bachelor group and had different levels of observation pressure, we calculated the mean age of each stallion when in a bachelor group, weighted by the number of months the stallion spent in the bachelor group at each age bracket. We estimated that a minimum of 15 hours of observation per individual was required to get an overview of its behavioural repertoire. In order to even the observation pressure we therefore extracted two observation hours of a stallion per month and per year at random from the database, with 7.5 months (15 observation hours) as a minimum and 12 months (24 observation hours) as a maximum per year, per stallion. Periods lacking available data were removed. Frequencies were calculated as arithmetic means (number of occurrences divided by the number of observation hours over the respective period). We only used interactions exchanged with competitors for our analyses.

Statistical tests

We used Spearman's rank order correlation coefficient to test for a relationship between early reproduction of a stallion and its dominance rank when in a bachelor group. We then tested the correlation between male-male social interaction frequency and the dominance rank of stallions. We used Kendall partial rank order correlation coefficients (SIEGEL & CASTELLAN 1988) in order to keep age constant, as age is known to influence dominance rank in horses (feral horses: WELLS & VON GOLDSCHMIDT-ROTSCHILD 1979; Przewalski's horses: BOYD & HOUPPT 1994). All tests were two-tailed, with a significance threshold of 0.05. All means are given \pm SE.

Results

Early reproductive success and bachelor rank

Rank when a bachelor correlated positively with the number of foals later produced as a family holder, up to the age of 6 years (Figure 1; Spearman's $r_s = 0.81$, $n = 9$, $p = 0.011$).

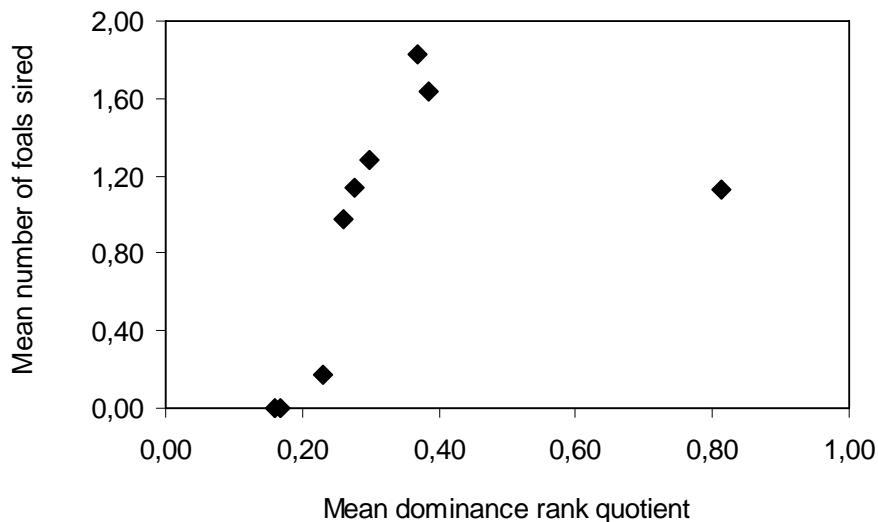


Figure 1. Correlation between mean bachelor rank quotient and mean number of foals sired per stallion between ages 3-6 inclusive. The mean number of foals sired per stallion was corrected by the fecundity coefficient (FC) (i.e. the operational sex-ratio multiplied by female fecundity).

Bachelor rank and behavioural correlates

Social play and mutual grooming were by far the most common interactions exchanged by young stallions in their bachelor groups (Figure 2). Higher ranking stallions initiated a mean of 1.34 ± 0.50 social play interactions h^{-1} , and lower ranking stallions initiated $1.31 \pm 0.51 h^{-1}$. Lower ranking stallions were more often subject to play interactions initiated by other horses (mean $1.70 \pm 0.85 h^{-1}$) than higher ranking stallions ($1.42 \pm 0.54 h^{-1}$), but these differences were not significant when age was held constant (Kendall partial rank order correlation test, $n = 9$: social play initiated, $T = -0.13$, $p > 0.50$; social play received, $T = -0.24$, $0.20 < p < 0.40$). Similarly, we found no significant difference between the mean rates of mutual grooming exchanged by lower ranking or higher ranking stallions (Kendall partial rank order correlation test: $n = 9$, $T = -0.22$, $0.40 < p < 0.50$).

Lower ranking stallions received significantly more physical aggression (mean $0.14 \pm 0.06 \text{ h}^{-1}$) than higher ranking ones ($0.02 \pm 0.01 \text{ h}^{-1}$) after the effect of age was allowed for (Kendall partial rank order correlation test: $n = 9$, $T = -0.57$, $0.02 < p < 0.05$), but higher ranking stallions did not show a higher aggression rate towards other horses (mean $0.06 \pm 0.05 \text{ h}^{-1}$) than lower ranking individuals ($0.01 \pm 0.01 \text{ h}^{-1}$) (Kendall partial rank order correlation test: $n = 9$, $T = 0.27$, $0.20 < p < 0.40$). Finally, lower ranking stallions were significantly more often involved in stallion rituals (mean $0.14 \pm 0.06 \text{ h}^{-1}$) than higher ranking stallions (mean $0.02 \pm 0.02 \text{ h}^{-1}$) (Kendall partial rank order correlation test: $n = 9$, dominance ritual, $T = -0.60$, $0.01 < p < 0.02$) when the effect of age was cancelled out.

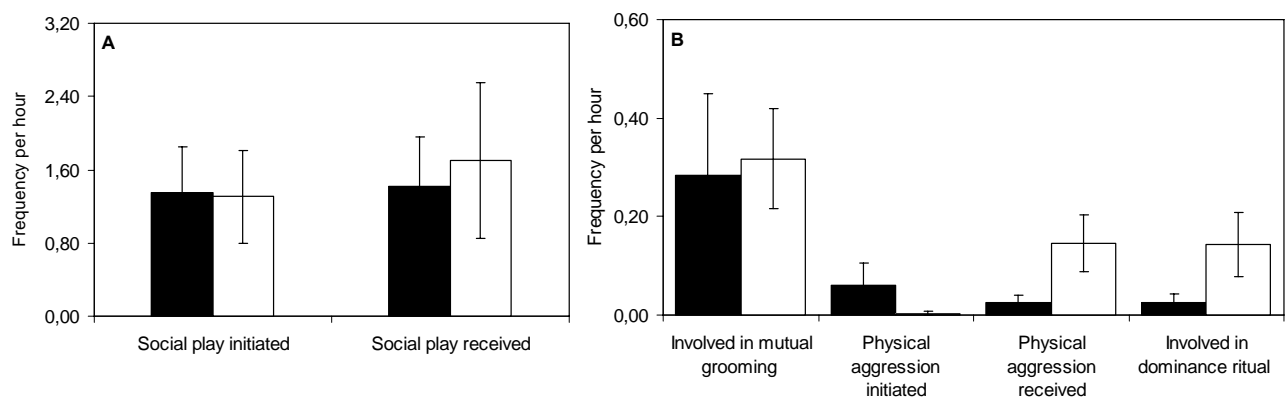


Figure 2. Mean frequency of male-male social interactions with regard to bachelor rank (error bars show standard error). A: social play, B: mutual grooming, physical aggression and dominance ritual. Data are pooled for this figure but not for statistical tests mentioned in the text. Grey bars: higher-ranking stallions, white bars: lower-ranking stallions.

Discussion

This study investigated whether there was a predictive link between bachelor rank, behavioural correlates of rank, and subsequent paternity by Przewalski's stallions. Though age was kept constant we found individual differences in early reproductive success of stallions, their bachelor rank and behavioural correlates. Higher ranking bachelor stallions, by definition, won more agonistic challenges than lower ranking ones. They also received less physical aggression, were involved in fewer dominance rituals and sired more foals as family holders (up to the age of 6 years). The bachelors in our herd expressed a great deal of social play, as previously observed by BOYD & HOUP (1994) and HOFFMANN (1985) in Przewalski's and feral horses respectively. Social play, as well as mutual grooming, was

performed by bachelors whatever their rank, thus did not seem related to their abilities to win agonistic challenges, i.e. their fighting abilities.

Variance in male mating success has recently been proved through genetic analyses in highly sexually dimorphic species expected to have strong intra-sexual selection (e.g. American bison *Bison bison*: RODEN et al. 2003; savannah baboons *Papio cynocephalus*: ALBERTS et al. 2006), and has led to high reproductive skew in males (example in savannah baboons: ALBERTS et al. 2003). In horses, bachelor males competing for access to females achieve differential mating success, while exhibiting little sexual dimorphism and maintaining long-term stallion-mare relationships. Yet a predictive link between bachelor rank and priority of access to females was previously observed in Pryor Mountain feral horses (FEIST & MCCULLOUGH 1976), and in Camargue horses, where high-ranking bachelors fathered most of the foals later in their life (FEH 1999). Following bachelorhood, adult stallion rank also correlated with paternity success in feral horses (ASA 1999; FEH 1990, 1999). As in primates, a linear dominance hierarchy in bachelor groups could function as a queue in which males wait for mating opportunities (ALBERTS et al. 2003).

Higher ranking bachelor stallions won more agonistic challenges in the context of access to resources (water, high-quality food or wind-shelter), but did not perform more physical aggression, suggesting they gain mares due to other factors than high levels of aggression. Dominance status based upon the memory of previous interactions (CHALMERS 1979) could act as an honest signal of competitive ability, thus deterring lower ranking stallions from engaging in a challenge. Our results emphasize the lack of an obvious link between dominance and physical aggression in horses and many other species (e.g. feral horses: WELLS & VON GOLDSCHMIDT-ROTSCHILD 1979; Przewalski's horses: FEH 1988; great tits *Parus major*: VERBEEK et al. 1996; VERBEEK et al. 1999; wolves *Canis lupus*: SANDS & CREEL 2004; pigs *Sus scrofa*: BOLHUIS et al. 2005; dark-bellied brent geese *Branta bernicla bernicla*: POISBLEAU et al. 2006).

Lower ranking stallions received more physical aggression from both same-group bachelor stallions and extra-group stallions than higher ranking ones. Consequently, they were frequently chased away from their aggressors and did not have close contact with them. As physical aggression seemed to be used at least partly to increase inter-individual distances and regulate space, such repeated events could greatly affect the spatial distribution of lower ranking bachelors. Repeated physical aggression from a same-group aggressor may result in spatial segregation in the group: lower ranking stallions being peripheral and excluded as the immediate partner of a higher ranked stallion (HEMELRIJK 2000). However, extra-group

stallions were also often physically aggressive to bachelors, especially when they approached their families. Thus, physical aggression from extra-group stallions may indicate either that lower ranking bachelors were more frequently in contact with them, or that they incurred greater aggression from extra-group stallions than higher ranked group members at the same distance.

Lower ranking stallions were characterized by a high propensity to perform the stallion dominance ritual. This is a highly ritualized behavioural pattern appearing in feral horses during bachelorhood (HOFFMANN 1985). Few studies have investigated a link between rank and dominance rituals, but FEIST & MCCULLOUGH (1976) reported that dominant stallions tended to defecate last over dung piles. In Camargue horses, pairs of same-age, unrelated, lower ranking stallions, which had a preferential relationship when in the same bachelor group, were observed forming reproductive alliances (FEH 1999). In these alliances, the subordinate of the pair performed most stallion rituals with outside rivals. In baboons, greeting behaviours between males, occurring in the same social context as rituals in horses, are known to be involved in the establishment and maintenance of reproductive alliances (STAMMBACH 1986). Perhaps, dominance rituals are the prerogative of stallions heading for an alternative mating strategy such as alliance formation.

Overall, our study demonstrates a quantitative link between bachelor rank and early reproductive success of Przewalski's stallions and suggests that bachelor groups could be spatially structured by social factors such as aggression and dominant-subordinate relationships resulting in a high propensity for lower ranking stallions to make compromises.

Acknowledgments

We thank the MAVA Foundation, Station Biologique de la Tour du Valat, "Stiftung für das Pferd" and the Swiss Federal Institute for Technology Zurich (ETH) for financial and logistic support. Particular thanks go to all the "Villaret observers": Sébastien Carton de Grammont, Dominique Gallien, Gatien Thoré, Bounma Quang, Patrick Carrière and Frédérique Chevigny. Many thanks to Olivier Scher and Séverine Henry for their help, as well as to Martine Hausberger and Bernard Thierry for their critical comments.

References

- ALBERS P.C.H. & DE VRIES H. 2001. Elo-rating as a tool in the sequential estimation of dominance strengths. *Animal Behaviour* 61: 489-495.
- ALBERTS S.C., BUCHAN J.C. & ALTMANN J. 2006. Sexual selection in wild baboons: from

- mating opportunities to paternity success. *Animal Behaviour* 72: 1177-1196.
- ALBERTS S.C., WATTS H.E. & ALTMANN J. 2003. Queuing and queue-jumping: long-term patterns of reproductive skew in male savannah baboons, *Papio cynocephalus*. *Animal Behaviour* 65: 821-840.
- ALTMANN J. 1974. Observational study of behaviour: Sampling methods. *Behaviour* 49: 227-267.
- ASA C.S. 1999. Male reproductive success in free-ranging feral horses. *Behavioral Ecology & Sociobiology* 47: 89-93.
- BERGER J. 1986. Wild Horses of the Great Basin. *Chicago: University of Chicago Press*.
- BOLHUIS J.E., SCHOUTEN W.G.P., SCHRAMA J.W. & WIEGANT V.M. 2005. Individual coping characteristics, aggressiveness and fighting strategies in pigs. *Animal Behaviour* 69: 1085-1091.
- BOYD L. & HOUP T.K.A. 1994. Przewalski's Horse, the History and Biology of an Endangered Species. *New York: State University of New York Press*.
- BOYD R. & SILK J.B. 1983. A method for assigning cardinal dominance ranks. *Animal Behaviour* 31: 45-58.
- CHALMERS N. 1979. Dominance and subordinancy pp. 160-184. In: Arnold E., Edit. *Social Behaviour in Primates*. London.
- CLUTTON-BROCK T.H., ALBON S.D. & GUINNESS F.E. 1988. Reproductive success in male and female red deer pp. 235-343. In: Clutton-Brock T.H., Edit. *Reproductive Success*. Chicago: University of Chicago Press.
- DE VRIES H. 1998. Finding a dominance order most consistent with a linear hierarchy: a new procedure and review. *Animal Behaviour* 55: 827-843.
- DINGEMANSE N.J. & REALE D. 2005. Natural selection and animal personality. *Behaviour* 142, 1159-1184.
- DUNBAR R.I.M. 1984. *Reproductive Decisions*. Princeton: Princeton University Press.
- FEH C. 1987. Etude du développement des relations sociales chez des étalons de race Camargue et de leur contribution à l'organisation sociale. *Marseille, France: Ph.D. Thesis, Aix-Marseille University*.
- FEH C. 1988. Social behaviour and relationships of Przewalski horses in Dutch semi-reserves. *Applied Animal Behaviour Science* 21: 71-87.
- FEH C. 1990. Long-term paternity data in relation to different aspects of rank for Camargue stallions, *Equus caballus*. *Animal Behaviour* 40: 995-996.
- FEH C. 1999. Alliances and reproductive success in Camargue stallions. *Animal Behaviour*

57: 705-713.

- FEIST J.D. & MCCULLOUGH D.R. 1976. Behaviour patterns and communication in feral horses. *Zeitschrift Für Tierzucht und Zuchtungsbiologie* 41: 337-373.
- HEMELRIJK C.K. 2000. Towards the integration of social dominance and spatial structure. *Animal Behaviour* 59: 1035-1048.
- HOFFMAN R. 1985. On the development of social behaviour in immature males of a feral horse population (*Equus przewalskii f. caballus*). *Zeitschrift Für Semiotik* 50: 302-314.
- KING S.R.B. 2002. Home range and habitat use of free-ranging Przewalski horses at Hustai National Park, Mongolia. *Applied Animal Behaviour Science* 78: 130-113.
- LEE P.C. & JONHSON J.A. 1992. Sex differences in alliances and the acquisition and maintenance of dominance status among immature primates pp. 391-414. In: Harcourt A.H. & De Waal F.B.M., Edits. *Coalitions and Alliances in Humans and Other Animals*. Oxford: Oxford Science Publications.
- MCCELLIGOTT A.G., GAMMELL M.P., HARTY H.C., PAINI D.R., MURPHY D.T., WALSH J.T. & HAYDEN T.J. 2001. Sexual size dimorphism in fallow deer (*Dama dama*): do larger, heavier males gain greater mating success? *Behavioural Ecology & Sociobiology* 49: 266-272.
- MONARD A.M., DUNCAN P. & BOY V. 1996. The proximate mechanisms of natal dispersal in female horses. *Behaviour* 133: 1095-1124.
- MONFORT S.L., ARTHUR N.P. & WILDT D.E. 1994. Reproduction in the Przewalski's horse pp. 173-193. In: Boyd L. & Houpt K.A., Edits. *Przewalski's Horse, the History and Biology of an Endangered Species*. New York: State University of New York Press.
- PELLETIER F. & FESTA-BIANCHET M. 2006. Sexual selection and social rank in bighorn rams. *Animal Behaviour* 71: 649-655.
- POISBLEAU M., FRITZ H., VALEIX M., PERROI P.-Y., DALLOYAU S. & LAMBRECHTS M.M. 2006. Social dominance correlates and family status in wintering dark-bellied brent geese, *Branta bernicla bernicla*. *Animal Behaviour* 71: 1351-1358.
- RAJPUROHIT L.S., SOMMER V. & MOHNOT S.M. 1995. Wanderers between harems and bachelor bands: Male Hanuman langurs (*Presbytis entellus*) at Jodhpur in Rajasthan. *Behaviour* 132: 255-299.
- RODEN C., HILDE V., GUY M. & LINDA V.E. 2003. Reproductive success of bison bulls (*Bison bison bison*) in semi-natural conditions. *Animal Reproduction Science* 79: 33-43.
- RUTBERG A.T. & KEIPER R.R. 1993. Promimate causes of natal dispersal in feral ponies: some sex differences. *Animal Behaviour* 46: 969-975.

- SAÏDI S. 1998. Evolution d'une pelouse post-ovine sous l'effet du pâturage du cheval de Przewalski. *Montpellier, France: Ph.D. Thesis, Montpellier III University.*
- SANDS J. & CREEL S. 2004. Social dominance, aggression and faecal glucocorticoid levels in a wild population of wolves, *Canis lupus*. *Animal Behaviour* 67: 387-396.
- SIEGEL S. & CASTELLAN N.J. 1988. Nonparametric statistics for the behavioural sciences. - 2nd edn. *Singapore: McGraw-Hill International Editions.*
- SILK J.B. 1986. Social behaviour in evolutionary perspective pp. 318-329. In: Smuts B.B., Cheney D.L., Seyfarth R.M. & Wrangham R.W., Edits. *Primate Societies. Chicago: University of Chicago Press.*
- SMUTS B.B. 1986. Gender, aggression and influence pp. 400-412. In: Smuts B.B., Cheney D.L., Seyfarth R.M. & Wrangham R.W., Edits. *Primate Societies. Chicago: University of Chicago Press.*
- STAMMBACH E. 1986. Desert, forest and montane Baboons: multilevel societies pp. 112-120. In: Smuts B.B., Cheney D.L., Seyfarth R.M. & Wrangham R.W., Edits. *Primate Societies. Chicago: University of Chicago Press.*
- STEWART K.J. & HARCOURT A.H. 1986. Gorillas: variations in female relationships pp. 155-164. In: Smuts B.B., Cheney D.L., Seyfarth R.M. & Wrangham R.W., Edits. *Primate Societies. Chicago: University of Chicago Press.*
- TATIN L., KING S.R.B., MUNKHTUYA B., HEWISON A.J.M. & FEH C.. Demography of a socially natural herd of Przewalski's horses: an example of a small, closed population. *Journal of Zoology: in press.*
- TILSON R.L., SWEENEY K.A., BINCIK G.A. & REINDL N.J. 1988. Buddies and bullies: Social structure of a bachelor group of Przewalski horses. *Applied Animal Behaviour Science* 21: 169-185.
- VAN DIERENDONCK M.C., BANDI N., BATDORJ D., DUGERLHAM S. & MUNKHTSOG B. 1996. Behavioural observations of reintroduced Takhi or Przewalski horses (*Equus ferus przewalskii*) in Mongolia. *Applied Animal Behaviour Science* 50: 95-114.
- VERBEEK M.E.M., BOON A. & DRENT P.J. 1996. Exploration, aggressive behavior and dominance in pair-wise confrontations of juvenile male great tits. *Behaviour* 133: 945-963.
- VERBEEK M.E.M., DE GOEDE P., DRENT P.J. & WIEPKEMA P.R. 1999. Individual behavioural characteristics and dominance in aviary groups of great tits. *Behaviour* 136: 23-48.
- WALTERS J.R. & SEYFARTH R.M. 1986. Conflict and cooperation pp. 306-317. In: Smuts B.B., Cheney D.L., Seyfarth R.M. & Wrangham R.W., Edits. *Primate Societies. Chicago:*

University of Chicago Press.

WELLS S.M. & VON GOLDSCHMIDT-ROTSCHILD B. 1979. Social behaviour and relationships in a herd of Camargue horses. *Zeitschrift Für Tierzucht und Zuchtungsbiologie* 49: 363-380.

WELSH D.A. 1975. Population, behavioural and grazing ecology of the horses of Sable Island. *Halifax, Canada: Ph.D. Thesis, Dalhousie University.*

3.5. Conclusions

L'ensemble de nos résultats démontre l'importance de l'environnement social précoce sur le développement comportemental des jeunes chevaux. Les variations naturelles de la composition du groupe natal, comme la proportion de jeunes dans le groupe ou la proportion de jeunes mâles, sont susceptibles d'affecter le comportement social des jeunes de la famille. Nous montrons également que les jeunes font une sélection active de leurs partenaires d'interactions, celle-ci évoluant avec l'âge de même que la qualité des relations qu'ils entretiennent avec leurs différents partenaires. Les jeunes chevaux domestiques, privés de cette variabilité au sein de leur groupe social, présentent un comportement social différent de celui observé chez des chevaux domestiques élevés en groupes mixtes (Sigurjónsdóttir et al. 2003). En revanche, lorsque des adultes sont introduits dans les groupes, les jeunes modifient leurs relations sociales entre eux et créent une relation différente avec les adultes, comparable à celle observée chez les jeunes chevaux de Przewalski. Ces trois études soulignent l'importance des influences sociales bidirectionnelles dans la sociogenèse des jeunes chevaux. Notre dernière étude confirme que le développement des compétences sociales chez les jeunes mâles célibataires a des conséquences notables sur les paternités précoces des étalons entre trois et six ans.

De manière générale, les préférences pour le partenaire spatial semblent assez stables chez le cheval de Przewalski alors qu'elles sont labiles chez nos jeunes chevaux domestiques. Chez les jeunes Przewalski, indépendamment de leur âge et de la composition du groupe, la mère et les autres jeunes représentent les premiers voisins les plus fréquents. Toutefois, dans les familles où la proportion de jeunes est élevée, les jeunes se montrent plus sélectifs sur leurs préférences sociales : ils évitent significativement plus de partenaires et maintiennent des distances plus proches à leur premier voisin. A l'inverse, les jeunes n'ont quasiment pas de préférences sociales pour leurs partenaires spatiaux chez les jeunes chevaux domestiques en groupe social uni-âge - unisexe. L'introduction temporaire des adultes dans ces groupes est associée au développement de préférences sociales que les jeunes conservent au travers des différents contextes d'interactions, suggérant que la présence d'adultes pourrait stimuler le développement d'une sélectivité pour les partenaires sociaux.

Au contraire, les préférences sociales pour les partenaires d'interactions évoluent avec l'âge des jeunes. Les jeunes de deux ans interagissent moins que les yearlings avec leur mère et plus avec les autres partenaires. Le père et les juments adultes sont également susceptibles de devenir des partenaires préférentiels des jeunes de deux ans. Cette sélection graduelle des partenaires d'interactions s'accompagne d'une différenciation des relations que les jeunes ont avec eux. Ces relations sont également sujettes à des variations selon la composition du groupe.

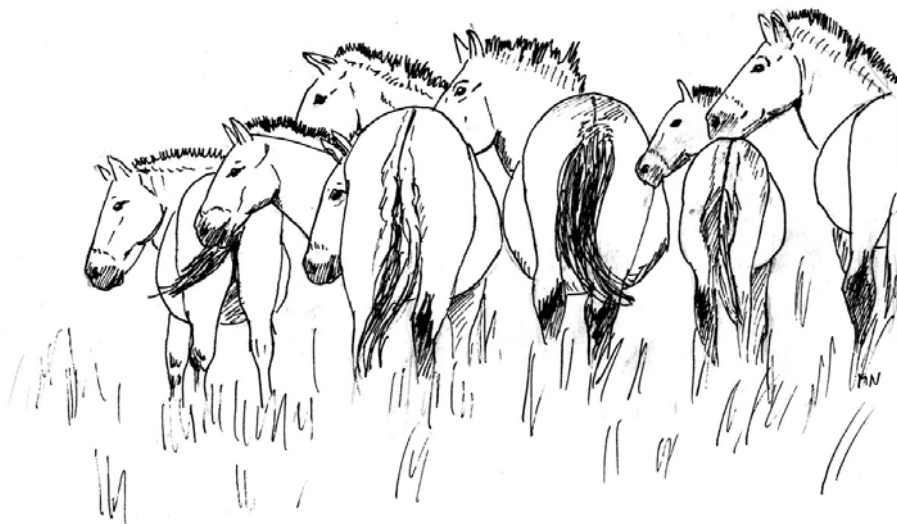
Les relations avec les autres jeunes sont les plus diversifiées et se caractérisent par le jeu social, les interactions affiliatives et agonistiques, et l'investigation sociale. Lorsque la proportion de jeunes augmente dans les groupes familiaux, les jeunes ont ainsi tendance à échanger plus d'interactions agonistiques et à recevoir plus de snapping, probablement en conséquence. Il est intéressant de souligner que les jeunes chevaux domestiques en groupe de même-âge – même-sexe en l'absence d'adulte présentent également une fréquence élevée d'interactions agonistiques. Ce résultat pourrait s'expliquer par le fait que les jeunes n'établissent pas de hiérarchie de dominance stable avant leur maturité : les interactions agonistiques bidirectionnelles sont fréquentes chez les jeunes chevaux Camargue (Wells & Von Goldschmidt-Rotschild 1979) et Rho et ses collaborateurs (2004) reportent que des juments domestiques en groupe social n'ont pas de rang hiérarchique stable avant 5 ans.

Les relations avec la mère se modifient graduellement et semblent se spécialiser : la mère est un partenaire préféré de comportements affiliatifs et d'investigation sociale chez les yearlings et devient un partenaire privilégié de toilettage mutuel uniquement chez les jeunes de deux ans. Les relations au père sont très stables et composées principalement des conduites qu'il effectue sur ses jeunes et du snapping que les jeunes lui adressent spontanément ou en réponse à une action de sa part. En revanche, les relations avec les juments adultes du groupe sont plus intrigantes. Les jeunes chevaux de Przewalski évitent d'avoir une jument adulte comme premier voisin et leur adressent significativement moins d'interactions qu'aux autres membres du groupe. En revanche, l'une d'entre elles peut devenir un partenaire fréquent d'interactions pour les jeunes de deux ans mais la relation semble essentiellement caractérisée par les menaces de ruades et ruades qu'elles leur donnent.

L'ensemble de ces résultats souligne à quel point les conditions de vie des jeunes chevaux domestiques élevés en groupes uni-âge – unisexe sont très différentes et confirme l'existence d'influences sociales précoces dans le développement du comportement des jeunes.

Les étalons célibataires jouent et se toilettent beaucoup mais ne présentent pas de forts taux d'agression entre eux. Les étalons de haut rang dans le groupe des mâles célibataires gagnent par définition plus d'interactions agonistiques et produisent plus de poulains entre trois et six ans. Toutefois, l'accès aux femelles ne semble pas reposer sur un plus fort taux d'agression envers les autres mâles célibataires. Les individus de bas rang échangent plus de rituels entre étalons, un comportement non-agressif et hautement ritualisé semblant exprimer des compétences sociales différentes. Quelque soit le rang, la maîtrise des bons codes de communication et des comportements complexes effectués par les étalons semble primordiale dans ces groupes de mâles.

Chapitre 4- Déplacements collectifs



Chapitre 4- Les déplacements collectifs des familles

Les déplacements collectifs chez les chevaux ont jusqu'ici fait l'objet d'une interprétation unique où le cheval « *leader* », plus souvent en première position dans la file de déplacement, entraîne tous les membres du groupe derrière lui (Tyler 1972 ; Feist & McCullough 1976 ; Berger 1977). Nous avons choisi dans ce travail une approche résolument différente. Son aspect novateur a été de considérer qu'il peut s'agir d'un processus collectif, impliquant ainsi tous les membres du groupe, même si certains d'entre eux peuvent être plus influents que d'autres. La lecture des différentes descriptions du *leadership* -fonction d'entraînement d'un groupe- qui parsèment la littérature a déjà permis de soulever certaines confusions comme celle qui consiste à désigner sous le terme de *leader* tantôt l'individu qui initie le mouvement et tantôt celui qui le guide. Plusieurs auteurs avaient déjà proposé qu'une division des rôles puisse exister dans le leadership, suggérant ainsi que le déplacement, une fois enclenché, ne constitue que la partie la plus visible d'un phénomène collectif débuté en amont (Kummer 1968 ; Norton 1986 ; Prins 1996). C'est pourquoi, nous avons tenté de dépasser la réduction du phénomène à l'individu leader pour considérer le leadership comme un processus collectif, distribué entre les différents membres du groupe.

Les conditions de vie de la population de chevaux de Przewalski du Villaret offraient une situation exceptionnelle pour aborder cette question, tant la diversité sociale et environnementale qu'elles fournissent permettait d'évaluer l'influence de multiples facteurs sur la réalisation des phénomènes collectifs.

Sur le plan de la méthode, nous avons choisi d'aborder séparément l'étude anonyme du mécanisme collectif avant d'explorer le rôle des caractéristiques individuelles dans sa modulation. Ainsi, notre première étude traite des mécanismes de coordination sociale qui constituent le phénomène collectif en tant que tel, tandis que notre deuxième étude analyse la manière dont les caractéristiques individuelles peuvent affecter le processus décisionnel, la structure du phénomène collectif et la contribution active des différents individus du groupe.

4.1. Influences sociales et environnementales sur les processus collectifs de décision

Cette première étude, conduite chez deux familles de chevaux de Przewalski, a permis d'identifier la structure des différents déplacements collectifs de la population, de même que leurs phases les plus variables, potentiellement affectées par des facteurs sociaux ou environnementaux. La première étape de notre étude a consisté à déterminer si la décision de partir relevait d'un seul individu ou de la participation active de plusieurs individus. Nous avons tenté d'identifier sur quelles interactions sociales reposait le processus décisionnel menant à un déplacement et quels types de mécanismes pouvaient sous-tendre la coordination des individus. En effet, les chevaux pourraient présenter des comportements mimétiques où chaque individu suivrait le précédent ou tendrait à conserver une distance donnée à ses voisins. D'autre part, il n'est pas exclu que chaque membre du groupe réalise un compromis entre ses différentes motivations, ce qui s'exprimerait dans la variabilité des réponses individuelles à un stimulus spatial donné. Nous avons, dans un second temps, cherché à mettre en évidence l'influence du contexte environnemental, social et spatial du groupe, susceptible d'interférer dans les processus décisionnels. Les résultats de ces travaux sont présentés dans l'ARTICLE 5.

SYNTHESE DE L'ARTICLE 5

QUESTIONS

Quels sont les différents types de déplacements collectifs présentés par les familles de chevaux de Przewalski et qu'est-ce qui les distingue ? Sur quelles interactions sociales repose la coordination des individus lors des déplacements ? Quelles sont les influences des contextes environnementaux et sociaux sur les processus décisionnels ?

METHODES

Nous avons observé et enregistré les différents comportements de déplacements collectifs chez deux familles de chevaux, ainsi que les comportements sociaux et spatiaux impliqués en amont de ces déplacements lors d'une phase préliminaire. Nous avons également relevé les positions spatiales des individus et des groupes toutes les cinq minutes pendant les quatre heures d'observation.

RESULTATS

Deux types de déplacements ont été identifiés selon la présence ou l'absence de pauses collectives. Ils variaient également par leur durée, les distances parcourues, les contextes environnementaux dans lesquels ils survenaient et la modulation sociale à laquelle ils étaient soumis. Les déplacements sans pause, de courte durée survenaient au départ de zones écologiques à accès limités et n'impliquaient pas de changements d'activité ou de zone écologique. Les déplacements avec pauses plus longs et plus variables survenaient au départ de zones à large accès. Ils donnaient lieu à un changement de zone et d'activité. L'adhésion des membres du groupe à ces déplacements était ralentie par la participation active des chevaux pendant la phase préliminaire.

CONCLUSIONS

Nos résultats suggèrent que les familles de chevaux adaptent leurs déplacements au contexte environnemental dans lequel elles se trouvent. Les processus décisionnels impliquent la

participation active de plusieurs individus du groupe en amont du déplacement. Peu de facteurs semblent moduler les déplacements sans pause et il est probable que ceux-ci reposent essentiellement sur des mécanismes de facilitation sociale. En revanche, il apparaît que les déplacements avec pauses sont précédés d'un compromis, i.e. le plus grand nombre d'individus « décisionnaires » aurait pour effet de ralentir le processus d'adhésion au déplacement.

ARTICLE 5

Decision-making processes in the collective movements of Przewalski horses: Influences of the environment

Marie Bourjade^{1,2}, Bernard Thierry³, Odile Petit³

(1) Ethologie-Evolution-Ecologie, Centre National pour la Recherche Scientifique, Université de Rennes 1, Rennes, France

(2) Association Takh pour le cheval de Przewalski, Station Biologique de la Tour du Valat, Arles, France

(3) Département Ecologie, Physiologie & Ethologie, IPHC, Centre National pour la Recherche Scientifique, Université Louis Pasteur, Strasbourg, France

Manuscrit soumis

Abstract

We investigated decision-making processes in collective movements by observing two families of Przewalski horses (*Equus ferus przewalskii*) in a semi-free ranging population. We aimed to identify the dynamics of movement patterns according to contexts and to examine how group coordination may be affected by environmental factors. We found that horses rarely failed to keep cohesion. Single-bout and multiple-bout movements were two distinct movement patterns observed in both groups. They were defined by the occurrence of pauses between bouts; they differed by their durations, distances covered, occurring contexts, and social coordination. In single-bout movements, individuals – alone or by subgroups – quickly followed the moves of conspecifics. In contrast, the adhesion of multiple-bout movements was longer when the number of decision-makers and priming behaviours before departure increased. Multiple-bout movements were commonly used to leave restricted access areas and switch to different activities and ecological areas, explaining that horses expressed motivational divergences through different priming behaviours. Our results showed that decision-making in Przewalski horses was based on shared consensus and that they adapted their movement patterns to the environmental context.

Keywords: consensus decision, Equidae, habitat, recruitment, trade-off

Introduction

Collective patterns such as group movements are conspicuous in animals. The joint action of individuals generates order and produces decisions at the collective level (Thierry et al. 1996; De Schutter 1997; Parrish & Edelstein-Keshet 1999; Couzin & Krause 2003). Group movements may be as diverse as foraging swarms of ants or bees (Deneubourg & Goss 1989; Seeley et al. 1991), schools of fish (Romey 1996; Couzin et al. 2002) and flocks of birds (De Schutter 1997). Other species live in long-lasting social groups in which group movements are likely structured by social relationships, for example baboons (hamadryas baboons, *Papio hamadryas*: Kummer 1968; mountain baboons, *Papio ursinus*: Byrne et al. 1990), African buffalos (*Syncercus caffer*: Prins 1996) and equids (feral horses, *Equus ferus caballus*: Feist & McCullough 1976; Berger 1977; plain zebras, *Equus burchellii*: Fischhoff et al. 2007). By studying group movements, we may address theoretical issues about the collective processes of decision-making and their functional consequences (Norton 1986; Conradt & Roper 2005; Couzin et al. 2005).

A main goal is to understand how individual decisions, i.e. shifts in individual behaviours, are integrated by groups and lead to collective phenomena (Norton 1986; Seeley et al. 1991; Thierry et al. 1996; Couzin & Krause 2003). In theory, group performances may be the sum of independent individual behaviours (Sumpter 2006). In most cases, however, individuals also react to the behaviour of their neighbours even when all group members respond to an external stimulus – e.g. predator presence (Cresswell 1994; Hilton et al. 1999; Fernandez-Juricic et al. 2004). Collective patterns arise from non-independent individual behaviours that produce decisions at the group level without requiring centralized control (Deneubourg & Goss 1989; Thierry et al. 1996; Parrish & Edelstein-Keshet 1999; Camazine et al. 2001). Among these collective phenomena, the modalities of response to an initial stimulus result in specific patterns relative to the amount of motivational divergences among conspecifics. When animals respond similarly this may produce positive feedbacks and generate self-organized patterns (Deneubourg & Goss 1989). On the other hand, when animals behave differently in response to the same stimulus, they face multiple choices. Since divergent individual needs and motives may lead to group splits, group members are likely to find compromises that preserve social cohesion (Gérard & Loisel 1995; Couzin & Krause 2003; Conradt & Roper 2005).

The synchronized and spatially coordinated patterns of movements exhibited by gregarious animals may result from an initial change in the behaviour of one or several individuals followed by adhesion responses of other group members. In some species,

attempts to start collective movements involve vocal signals from individuals often located on the periphery of groups (e.g. loud calls in squirrel monkeys, *Saimiri oerstedii*: Boinski 1991; grunts in gorillas, *Gorilla gorilla*: Stewart & Harcourt 1994; trills in white-faced capuchin monkeys, *Cebus capucinus*: Boinski & Campbell 1995, Leca et al. 2003; grunts and croak calls in brown lemurs, *Eulemur fulvus*: Kappeler 2000; piping signal in honey bees, *Apis mellifera*: Visscher & Seeley 2007). Visual signals such as intention movements in golden lion tamarins (*Leontopithecus rosalia*: Menzel & Beck 2000) and head movements in whooper swans (*Cygnus cygnus*: Black 1988) have also been reported at departure. Moreover, notifying behaviours associated with movement initiation has been recorded before departure in several species. Baboons indicate travel choices by their location, body direction and short moves (Kummer 1968, Sigg & Stolba 1981, Norton 1986), whereas African buffalos gaze in the direction of subsequent movements (Prins 1996).

Some authors suggest that a division of roles occurs between decision-makers; “initiators” or “primers” of a movement are responsible for the priming role, “releasers” for the departure time, and “leaders” for the travel direction (Norton 1986; Byrne et al. 1990; Erhart & Overdorff 1999). In honey bees, Visscher & Seeley (2007) recently showed that piping signals emitted by scouts play a priming role in a two-steps primer-releaser system before taking-off. In many cases, however, individuals likely switch roles, they may act as initiators, releasers or initiators as well as releasers. Group members achieve compromises through social interactions. In white-faced capuchins, the first mover looks backward and modifies its speed according to the responses of its mates (Leca et al. 2003; Meunier et al. 2007). In several species, some studies report that the first mover often pauses, then comes back into the group if no other individuals follows (e.g. feral horses: Berger 1977; mountain baboons: Byrne et al. 1990; golden lion tamarins: Menzel & Beck 2000). Decision processes are modulated by group dispersion and activity (e.g. Leca et al. 2003; Sueur & Petit *in press*). They are further determined by ecological factors, for instance by quality of patches in whooper swans (Black 1988) or periods of rain in bees (Biesmeijer 2003).

Field studies are necessary to investigate which primary behaviours occur at the start of group movements, what adhesion responses they arouse in group mates, and how environmental factors affect such processes (Conradt & Roper 2005). We studied decision-making in two families of Przewalski horses living in a semi-free ranging population. The population was composed of several family groups and two all-male groups covering overlapping home ranges. In horses, family groups constitute stable, cohesive and autonomous units usually composed of one adult stallion, a few adult mares and their

offspring below the age of puberty; both sexes disperse from the natal group when reaching maturity (feral horses: Feist & McCullough 1976; Berger 1977; Monard et al. 1996; Boyd & Keiper 2005). It is known that horses move in single file over great distances with a preferential leader at the head (Welsh 1975; Feist & McCullough 1976) and that the first mover may come back to his group when not followed by others (Berger 1977). However, until now no study has focused on processes of group departure.

We aimed to identify the dynamics and occurring contexts of the different moving patterns and the social behaviours responsible for adhesion processes. We especially sought to identify the most variable steps of the collective patterns in order to quantify how social and ecological factors affected them. If individuals exclusively follow self-organized processes, they should exhibit similar responses when facing the same stimulus ("do what the neighbour does") (Deneubourg & Goss 1989). If their group movements arise from compromises, we expect that they display different responses to the same stimulus, even when synchronous activities prevail over individual behaviours. Moreover, groups may have to make trade-offs between *efficiency* and *equity*, that is, between the speed of the decision processes and the number of individuals liable to take part in them. If group members share decisions through "democratic" processes, as proposed by Conradt & Roper (2005), we predict that departures involving a large number of individuals should take longer to reach a consensus than those departure decisions based on a smaller number of decision-makers.

Methods

Study population

The study took place at Le Villaret in southern France (Lozère, base camp office: 44°15'9"N, 3°26'29"E), where Przewalski horses live in 380 ha enclosure managed by the Association Takh as an initial step before reintroduction to Mongolia (French licences of legal capacity were held by Association Takh, who was responsible for the horses). The population expanded from an initial 11 individuals obtained from zoos, to 55 individuals by 2003. The original animals were released on site in 1993 and 1994. Apart from the 11 founders, all other horses were born at the study site. There was neither immigration nor emigration until 2004 except for one adult female who left Le Villaret in March 2002. Since then, 12 horses have been removed from the site in September 2004 and 10 horses in August 2005 for reintroduction to Mongolia. At the time of the study, the population was composed of five

families and two bachelor groups (all-male groups). The horses were not subject to any management, human intervention being kept to a minimum.

All horses from the population were recognizable individually by their own colour variations, body or mane shapes and stripe patterns on the legs. Long-term monitoring of the herd took place from the founding of the group, focusing on sanitary and veterinary aspects as well as on behavioural observations (per group: one hour a day until 1998 and then, one hour a week once the group number started to increase) making all animals accustomed to human observations. For this study, we observed a family composed of 12 individuals (G12: 1 adult stallion, 5 adult mares, 2 sub-adult females and 4 foals -2 males and 2 females) for 88 hours during March and April 2004. Two years later, we observed a family made up of 6 individuals (G6: 1 adult stallion, 3 adult mares and 2 colts -one-year-old males) for 120 hours during March and April 2006.

Study site

Le Villaret is located on a high calcareous plateau (elevation ranged from 900 to 1250 metres and mean temperatures from -6 to +27°C) offering a specific grassland area spread over combs, plains and crests. The vegetation present is described by Saïdi (1998). Usually, horses foraged on their own as the site provides a diversity of plants and grasses. They could also find natural shelters. During hard winters however, additional hay was supplied outside of observation sessions. Limited resources were water and some mineral elements supplied ad libitum on three discrete sites, of which only one was regularly used by the horses and called the “water site”. Combs, plains, crests and water sites were considered as four different ecological areas in our analyses. The home range used by horses was approximately the entire enclosure, but large differences in occupancy were observed according to seasons and locations (Feh & Carton de Grammont, *unpublished data*). Families moved daily over different locations and routinely used the same travel patterns, even if they had the opportunity to move to everywhere (Fig. 1).

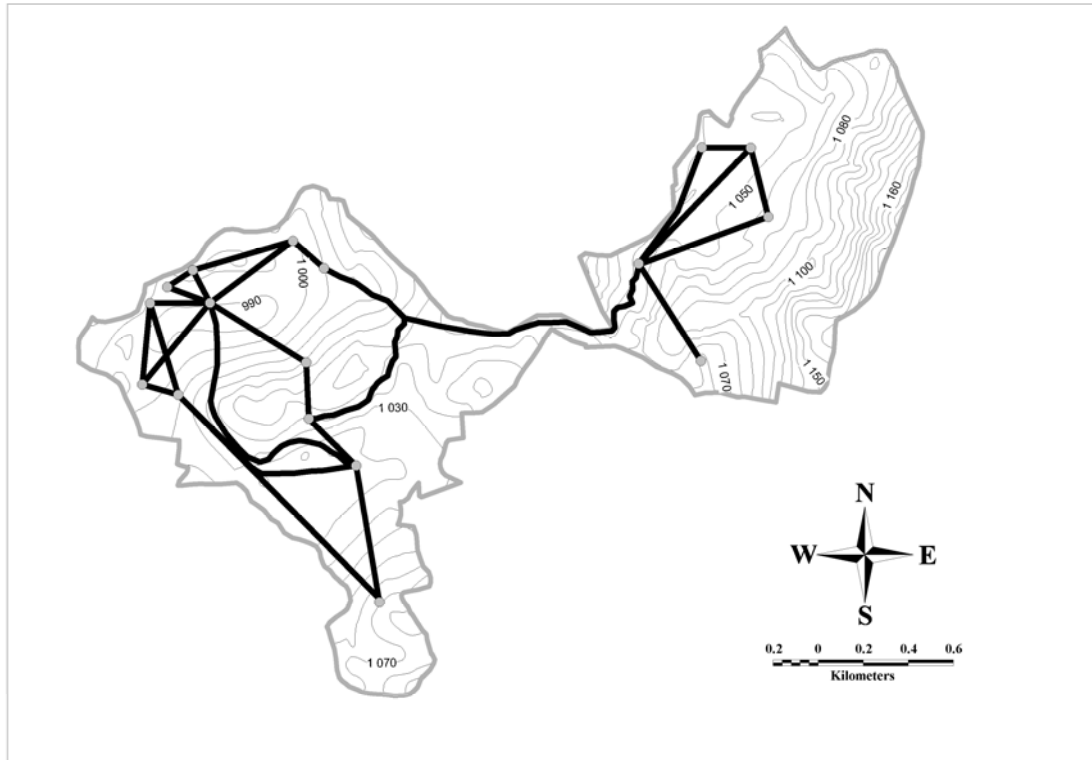


Fig. 1. Map of *Le Villaret*. Grey lines correspond to the fence and curves to the contour lines. Numbers indicate elevation in metres. Circles represent the centre of relevant ecological areas that observers geo-referenced using a geographical information system (© Mapinfo v. 7.5). Black lines represent common travel patterns used by horses and that were observed at least once during March and April 2004. Distances of these travel patterns were calculated taking elevation into account with a Vertical Mapper (© Mapinfo International).

Observation procedure

Each group was observed during four consecutive hours equally distributed over the daylight period because ultradian periods are reported to generate two to five activity bouts per day in Przewalski horses (Berger et al. 1999). Two observers collected data using tape recorders. The first observer recorded spatial dispersion and location of the group, distances from neighbour groups and activity of each individual by instantaneous sampling every 5 minutes (Altmann 1974). Such sampling was performed over the entire length of the observation except when horses moved collectively (i.e. up to 50% of the individuals were moving). The second observer recorded the patterns of collective movements using all occurrences sampling (Altmann 1974). A “start attempt” was defined as an individual horse walking over a distance greater than the diameter of the group, without stopping or foraging, with its neck in a horizontal position. A collective movement started with the departure of the first mover and ended when the last individual arrived. From preliminary observations we discriminated a preliminary period during which individuals showed several priming

behaviours from a real start attempt made by the first mover. Thus, the second observer recorded the priming behaviours, the time of the start attempt made by the first mover, the departure time of each individual of the group, and, if it occurred, the herding behaviour of the stallion during the movement. The time of each pause made by the first mover and/or the front individual was recorded as well as the time of pauses by a subgroup of individuals. The end of a collective movement was determined when all individuals joined a stationary subgroup of individuals making the whole group stationary. Locations of departure and arrival were recorded. We controlled the reliability between observers using the kappa coefficient of Cohen (1960) that rated at $k=0.90$.

Spatial patterns and behavioural units

Spatial dispersion of the group was termed “aggregated” when all individuals had at least a nearest neighbour at a shorter distance than three horse-body lengths, “subgroups” when two subgroups were separated by a distance larger than the diameter of each subgroup and “dispersed” in other cases. Locations of the group referred to relevant areas used by horses, identified by the observers and georeferenced using a geographical information system (© Mapinfo v. 7.5). Centroids on Fig. 1 correspond to the centres of gravity of these areas. Distances between centroids, corresponding to common travel patterns of horses, were then calculated taking elevation into account using a Vertical Mapper (© Mapinfo International). Activities recorded by instantaneous sampling for each individual were grazing, moving, resting-standing, lying recumbent, monitoring the environment, solitary and social behaviours. Priming behaviours recorded during the preliminary period are listed in Table 1. They included primary behaviours referring to initial conspicuous behaviours made by primer individuals and secondary behaviours in response to them. Herding behaviours performed by the stallion were considered separately: they may either have contributed to the preliminary period or become a start attempt with the stallion as the first mover. In all cases, herding behaviours were scored separately when they occurred before or after departure time.

Table 1- Priming behaviours occur during the preliminary period. Primary behaviours are those first observed, secondary behaviours follow. Primary and secondary behaviours may be performed by any group members. By contrast, herding behaviour is a stallion-specific behaviour.

Category	Priming behaviour	Definition
Primary behaviours	Moving away	An individual moves away from the group without foraging, and with its neck in a horizontal position, over a distance shorter than the diameter of the group
	Displaying a peripheral overhang	An individual stays on the periphery of the group, initially without close neighbours, and stretches the shape of the group by their location
Secondary behaviours	Following an individual that is moving away	An individual follows an individual moving away from the group at a shorter distance than three horse-body lengths
	Joining a peripheral individual	An individual starts from the group and joins an individual displaying a peripheral overhang
	Pausing	An individual joins a peripheral individual and repeatedly pauses, the body oriented in the direction of the peripheral individual
Herding behaviour		The stallion gathers his group members in approaching them from the back, ears laid back and neck stretched out (Feist & McCullough 1976)

Moving patterns

The duration of a movement corresponded to the time elapsed between departure of the first mover and arrival of the last individual. When all group members were observed to be stationary again, the collective movement did not end in all cases as individuals could restart immediately or after a short pause. We therefore distinguished two cases. Single-bout movements (SB movements): these consisted of a unique moving period. At arrival, all individuals changed activities or dispersed in different directions to forage. Multiple-bout movements (MB movements): these consisted of several moving periods separated by pauses made by all individuals simultaneously. Pauses did not exceed 30 minutes. During pauses, the group kept a conspicuous moving shape (stretched); all individuals foraged and oriented their body in the same direction, i.e. the direction of the preceding moving bout. If the group started again in the opposite direction a new collective movement was systematically recorded. So, the duration of the MB movement was calculated from the last moving bout.

Statistical analyses

We checked the inter-variability of moving patterns by comparing the duration of SB and MB movements using Mann-Whitney U tests. We classified distances of moving patterns as “short distance” or “long distance” according to whether they were shorter or longer than the median distance of movement observed in 2004, i.e. 468 meters. We counted the number of activity changes and ecological area shifts at the arrival of each type of movement. The activity of the group was the one displayed by a majority of individuals. Departure and arrival sites were clumped according to the difficulty of access; restricted or large access. We used Fisher exact tests to compare distances, activity changes, ecological area shifts, and departure and arrival sites between both moving patterns.

We performed single and multiple linear regressions (SPSS 12.0 software) on 28 to 33 MB movements and 38 to 45 SB movements from G6, as well as 38 to 43 SB movements from G12 according to the availability of data. We chose movement duration and adhesion length as dependent variables. Adhesion length was defined as the time elapsed between departure of the first mover and departure of the last mover, i.e. the time required for the whole group to start moving. To test which factors might shorten adhesion processes, we calculated “indices of adhesion length” by subtracting the adhesion length of each movement from the longest adhesion length observed. Independent variables were defined as follows: (1) Duration of the preliminary period: time elapsed between first priming behaviour performed and start attempt; (2) Number of herding behaviours in the last 20 minutes before the start attempt; (3) Number of priming and herding behaviours in the last 20 minutes before the start attempt; (4) Number of individuals displaying priming behaviours in the preliminary period; (5) Spatial dispersion of the group before the start attempt; (6) Number of adhesion subgroups, i.e. number of events for which several individuals started simultaneously; (7) Number of herding behaviours displayed by the stallion during movements (see Table 2).

The small number of MB movements in G12 prevented us from performing regression analyses. Instead, non-parametric statistics (Spearman correlations) were performed when possible. All tests were two-tailed and level of significance set at 0.05.

Table 2- Simple and multiple linear regression models

Model	Independent variables	Dependent variables	
		Adhesion length	Movement duration
1	Adhesion length		√
2	Duration of preliminary period		√
3	Number of herding behaviours and preliminary behaviours	√	
4	Numbers of individuals included in the preliminary period	√	
5	Spatial dispersion of the group		√
6	Number of adhesion subgroups	√	
7	Number of herding behaviours during movement		√

Results

Intrinsic and ecological properties of moving patterns

Activities and movements

In groups G12 and G6, horses spent respectively 10% and 8% of their day-time moving collectively. Group movement and standing-rest were the second main activities of these families, while grazing occupied 78% of their day-time budget in G12 and 76% in G6. Families moved daily over a 380 ha home range containing a variety of ecological areas (four of them were distinguished for this study, see Methods) over which they routinely used identical travel patterns (Fig. 1). A collective movement initiated by a start attempt induced the movement of the whole group in 93% of the cases, making failures infrequent. Distances covered were estimated in 2004 and ranged from about 130 meters to 1800 meters. Multiple-bout movements and single-bout movements were observed in both groups. MB movements were more often performed over long distances (36.1%) than SB movements (6.60%) in G6 (Fisher test: $p=0.001$) but not in G12 (MB movements: 25.0%, SB movements: 11.6%, Fisher test: $p=0.352$).

Multiple and single-bout movements

MB movements lasted significantly longer than SB movements (Mann-Whitney: G12: $n_1=12$, $n_2=43$, $U=104$, $p=0.002$; G6: $n_1=30$, $n_2=41$, $U=323$, $p<0.0001$) (Fig. 2). MB movements lasted on average 1643 ± 377 seconds whereas SB movements lasted on average 829 ± 112 seconds in group G12. Durations were shorter in G6: MB movements lasted 784 ± 95 seconds and SB movements 362 ± 66 seconds. MB movements involved 1 to 10 bouts separated by pauses by the whole group (less than 30 minutes, see Methods) during which all individuals continued to orientate in the direction of the preceding moving bout. In both groups, MB movements occurred significantly more often in shifts of ecological areas and changes of group activities than SB movements (ecological area: MB movements: 68.7%, SB movements: 37.5%, Fisher test: $p=0.0006$; activities: MB movements: 48.4%, SB movements: 24.6%, Fisher test: $p=0.022$). Thus, after MB movements, both groups tended to show a different activity than before departure. Likewise, both groups more often shifted ecological areas with MB movements than with SB movements.

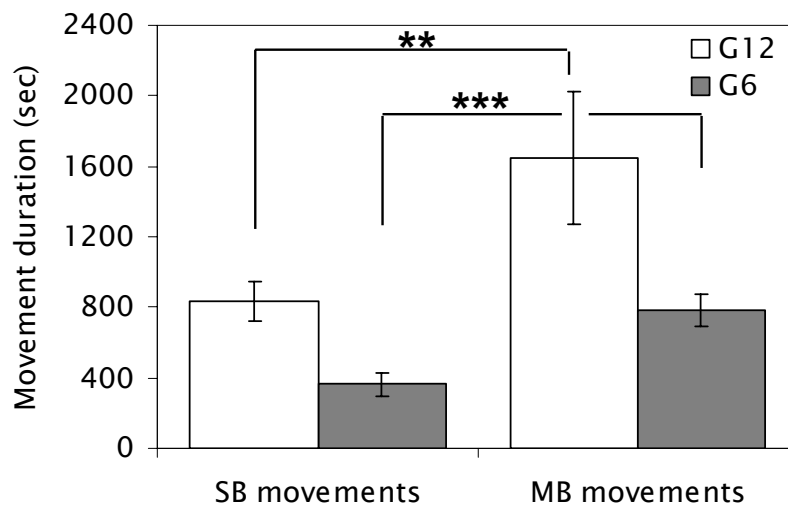


Fig. 2. Durations of SB and MB movements in both study groups. White bars represent the G12 group of 12 individuals observed in 2004. Grey bars represent the G6 group of 6 individuals observed in 2006. ** $p<0.01$, *** $p<0.001$ (Mann-Whitney U test).

Accessibility of ecological areas

We distinguished departure and arrival sites according to their restricted or large access; large access concerned plains and combs while restricted access concerned crests and water site.

We compared the departure and arrival sites in G6 for both moving patterns. We found no statistically significant differences in arrival sites between MB and SB movements (Fisher test: $p=0.270$). However, horses tended to leave restricted access areas (water site and crests) significantly more often with MB movements (65.8%) whereas they left large access areas (combs and plains) more often with SB movements (74.4%) (Fisher test: $p<0.001$).

Processes of adhesion in collective movements

To test if MB and SB moving patterns were supported by the same process, we aimed to explain the intra-variability of each moving pattern by investigating them separately. Statistical models were built following chronological events of a collective movement (before the departure until all individuals stopped moving). The different models performed are summarized in Table 2.

Adhesion length

In a first step, we verified the link between adhesion length and movement duration. Adhesion length significantly influenced movement duration in both study groups for MB movements (G6: $F=11.1$, $df=31$, $p=0.002$, $r^2=0.284$) and SB movements (G12: $F=24.0$, $df=35$, $p<0.0001$, $r^2=0.369$; G6: $F=311$, $df=43$, $p=0.0001$, $r^2=0.889$). Movement duration increased with adhesion length regardless of the group and the type of movement.

Duration of the preliminary period

The length of the preliminary period affected neither the duration of MB movements (G6: $F=0.46$, $df=28$, $p=0.505$) nor the duration of SB movements (G12: $F=1.20$, $df=36$, $p=0.280$, $r^2=0.032$; G6: $F=0.01$, $df=39$, $p=0.958$).

Priming and herding behaviours

We tested the role of priming and herding behaviours displayed during the preliminary period on the commencement of a group movement. The results showed that they significantly affected the adhesion length of MB movements in G6 ($F=3.89$, $df=28$, $p=0.033$, $r^2=0.224$). Only the number of priming behaviours explained significantly 44.9% of the variance of the

adhesion length. Interestingly, the more frequently these behaviours occurred, the longer was the adhesion length. Herding behaviours did not significantly affect the adhesion length of MB movements. Similarly, we found that the more frequently priming behaviours occurred the longer was the adhesion length on the MB movements sampled in G12 (Spearman correlation test: $N=12$, $r=-0.69$, $p<0.05$). Nevertheless, the number of priming behaviours did not affect the adhesion length of SB movements for both study groups (G12: $F=2.04$, $df=36$, $p=0.145$; G6: $F=0.90$, $df=39$, $p=0.417$).

Primers involved in the preliminary period

The number of individuals involved in the preliminary period (primers) significantly influenced the adhesion length of MB movements (G6: $F=6.96$, $df=28$, $p=0.013$, $r^2=0.199$) and explained 19.9% of the variance of this dependent variable (Fig. 3). Here too the more individuals that were involved in the preliminary period, the longer was the adhesion length. Nevertheless, the number of primers did not affect the adhesion length of SB movements for either study group (G12: $F=2.66$, $df=36$, $p=0.111$; G6: $F=0.00$, $df=39$, $p=0.967$).

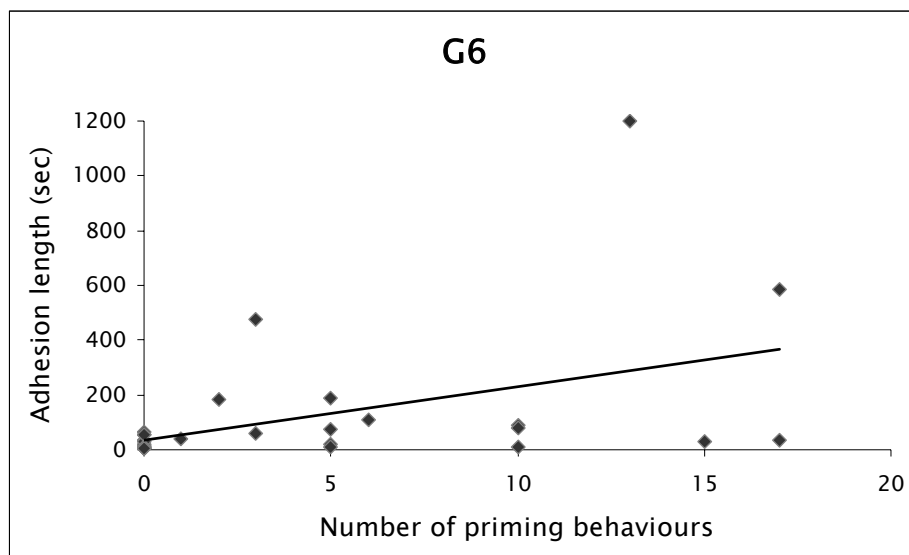


Fig. 3. Relationship between number of priming behaviours (primary and secondary behaviours) and adhesion length for multiple-bout movements in group G6.

Primary and secondary behaviours

Since the number of primers influenced the adhesion length of MB movements in G6, we investigated the priming behaviours occurring in preliminary periods with more or less than three primers, three being the median number. Primary behaviours occurred in 62.5% of preliminary periods with less than three primers while 37.5% included only herding behaviours of the stallion. While secondary behaviours occurred in 25% in these previous cases, we found that 100% of preliminary periods with more than three primers included primary and secondary behaviours. Secondary behaviours occurred significantly more often in preliminary periods with more than three primers (Fisher test: $p=0.0023$).

Spatial dispersion

Spatial dispersion of a group just before departure explained 19.5% of the variance of the duration of MB movements (G6: $F= 6.28$, $df=26$, $p=0.019$, $r^2=0.195$) by shortening the duration of movements when a group was aggregated (Fig. 4). However, the spatial dispersion of the group did not significantly influence the duration of SB movements (G12: $F=0.01$, $df=36$, $p=0.937$; G6: $F=2.65$, $df=36$, $p=0.122$).

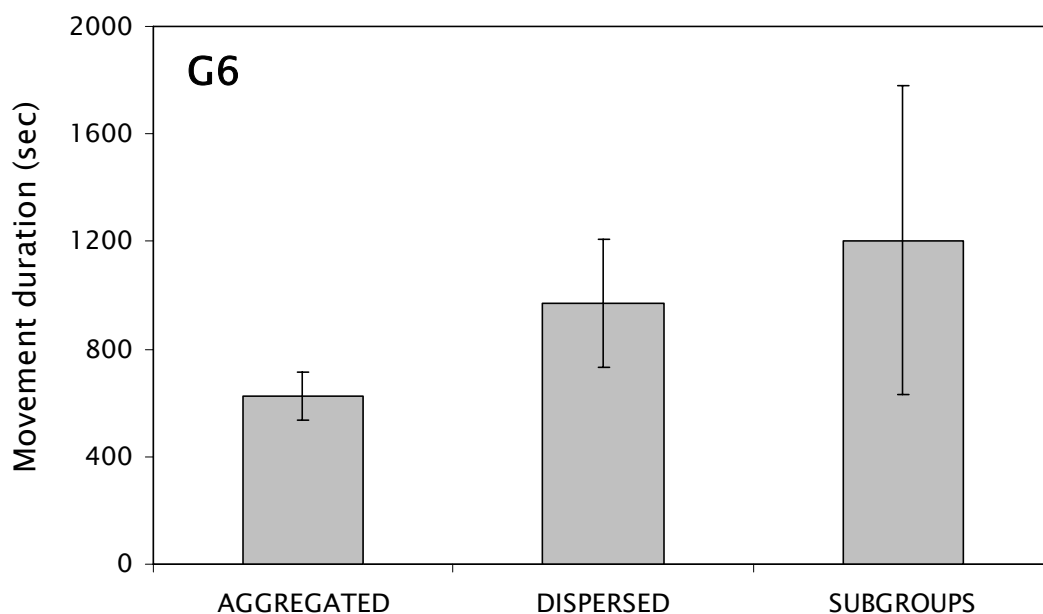


Fig. 4. Influence of spatial dispersion on the duration of multiple-bout movements in G6. Three categories of dispersion were distinguished: aggregated (every horse has at least one neighbour at a shorter distance than three horse-body lengths), subgroups (two subgroups are separated by a distance larger than the diameter of each subgroup), dispersed (all other configurations).

Adhesion subgroups

At the time of departure, several group members could start simultaneously as a subgroup. This adhesion in subgroups significantly shortened the adhesion length for MB movements ($F=4.87$, $df=31$, $p=0.035$, $r^2=0.136$) and also for SB movements in G6 ($F=6.23$, $df=43$, $p=0.017$, $r^2=0.126$), but not for SB movements in G12 ($F=0.885$, $df=41$, $p=0.352$).

Herding behaviours

During progression, the number of herding behaviours performed by the stallion neither influenced the duration of MB movements (G6: $F=0.07$, $df=31$, $p=0.798$) nor the duration of SB movements over either year (G12: $F=0.085$, $df=41$, $p=0.772$; G6: $F=0.01$, $df=43$, $p=0.993$).

Discussion

The horses displayed two patterns of movements that could be distinguished by the absence or presence of collective pauses. Single-bout (SB) and multiple-bout (MB) movements additionally differed by their duration, the distance covered by animals, and their context of occurrence. In terms of duration, SB movements were shorter and also occurred mostly on shorter distances than MB movements. In both cases, however, groups rarely failed to keep cohesion. Horses apparently matched their movement patterns to the environmental context. SB movements mostly occurred when animals started from large access areas and remained within the same ecological area; they did not induce activity changes. By contrast, horses generally started MB movements from restricted access areas and this was followed by activity changes and shifts of ecological areas. It could be the case that the interplay between environmental contexts and individual motivations made MB movements longer than SB movements. Furthermore, the time required for the whole group starting to move influenced the duration of movements. A group movement commenced as soon as an individual made a start attempt. However, this relied on actions occurring beyond the preliminary period, where horses showed spatial priming behaviours, until after departure because adhesion by subgroups could shorten the adhesion process.

Horses sometimes walked in single file in both movement types but the horses forming successive fronts of two to five horses was more frequently observed. Walking was the normal gait for daily movements between two regularly attended sites, as described in

feral horses (Tyler 1972; Berger 1977). We observed movements including collective pauses where all horses kept their body orientation in the direction of the preceding period of movement. Tyler (1972) similarly reports that, in ponies, the stop or re-start of the first mover induces the stop or re-start of all group members. Here, MB movements lasted longer than SB movements and occurred over greater distances for G6, though not for G12. Both types of movements lasted longer in G12 than in G6. The limited sample of MB movements recorded for G12 may partly explain such variations. The different number of individuals per group may also account for the contrasts observed between families; if individuals were to stop by chance, the occurrence probability of a collective pause is lower for 12 individuals than six. Therefore, a group of six pausing individuals might have been considered rather than the pause of the entire group in G12.

Patterns of adhesion were less variable in SB movements than in MB movements which were strongly affected by social and contextual factors. The adhesion process of MB movements was therefore longer as the number of decision-makers and priming behaviours before departure increased. Likewise, it was longer as the degree of group dispersion before departure increased. Examining adhesion processes brings insights into the variations found in group movements. The preliminary period preceding movements could last until one hour or more but its duration had no significant effect on adhesion processes. Except for the adhesion of individuals by subgroups, we found no factor affecting adhesion processes for those SB movements; individuals – alone or by subgroups – more or less quickly followed the moves of others. This suggests a response facilitation at the time of departure similar to those reported in white-faced capuchin monkeys (Meunier et al. 2006). Further studies are needed to know if allelomimetic behaviours occur at this stage. It may be asked whether group movements result from a passive consensus of individuals following a first mover or whether departure acts as a catalyst for a decision taken previously. The occurrence of primary spatial behaviours in the preliminary period resembles the ‘notifying behaviours’ of yellow baboons, *Papio cynocephalus* (Norton 1986) and African buffalos (Prins 1996) that precede their prompt departures. As for scout bees, the decision that it is time to leave could be transmitted through a two-time process in which the preliminary period plays a priming role while the start attempt acts as a releaser (see Visscher & Seeley 2007).

On the other hand, the adhesion process of MB movements was longer as the number of decision-makers and priming behaviours before departure increased. In most preliminary periods involving less than three primers we found only primary behaviours like “peripheral overhang” or “moving away” and this was associated with quicker adhesions by group mates,

suggesting a low degree of motivational divergence between horses. In contrast, all of the preliminary periods involving more than three primers included diverse primary behaviours performed by primers in different or similar directions, together with several secondary behaviours. Such a large contribution of decision-makers was associated with slow subsequent adhesions suggesting a reluctance of group mates to start moving, meaning that the consensus was difficult to achieve. A similar phenomenon has been reported in hamadryas baboons (Kummer 1968). Male baboons indicate the travel direction they favour by aggregating – with females and offspring – in columns oriented in the corresponding direction. The troop eventually departs in the direction indicated by the larger column. As in the present study, the greater the number of individuals that participated, the longer was the duration of the decision-making process before leaving, which suggests a negotiation phase occurred among group members.

As Feist & McCullough (1976) stressed, herding behaviour performed by stallions could also induce collective movements especially during the breeding season (Bourjade et al. *manuscript*) but this behaviour had no significant effect on the adhesion length. When herding events occurred before departure or during the adhesion process, stallions gathered together group members who then could move in subgroups that shortened the adhesion process. In contrast, the opposite increase of group dispersion significantly slowed down the adhesion process. These results suggest that herding behaviours were not performed in order to shorten adhesion processes but rather to prevent the adhesion process slowing down. Consequently, group cohesion during collective movements was preserved through a tendency to wait, stallions' herding behaviours and also collective pauses during movements.

Processes of decision-making appear related to context. We may consider primary behaviours as stimuli to which animals responded differently according to contexts. Horses expressed their motivational divergences through different priming behaviours prior to MB movements; the latter were commonly used to leave restricted access areas such as crests or water sites and switch to different activities and ecological areas. On the contrary, horses preferentially left large access areas using SB movements and stayed in the same habitat without changing activity, for example they changed from foraging in one comb to foraging in another. Since MB movements corresponded to a wider range of ecological choices, it is understandable that horses faced larger motivational divergences during decision periods. From our results, it is possible to predict the occurrence of extensive movements from the initial social situation but further studies are necessary to investigate the relationships between the dynamics of preliminary periods and the final ecological sites actually selected by groups.

It is known that herbivores decide to leave a patch in a heterogeneous habitat based on trade-offs between diet selection and grouping (Dumont et al. 2002). They leave patches of high resource prematurely according to optimal foraging theory (Parsons & Dumont 2003). They are either constrained to leave by social factors (Boissy & Dumont 2002) or by physiological needs (Rands et al. 2003). Moreover, habitat patchiness increases the probability of a group split (Wittemyer et al. 2005) and some authors consider it as a cause of sexual segregation in ungulates (Bon et al. 2005). Nevertheless, in Przewalski horses, group cohesion appears to be a prerequisite to the decision-making process that was particularly obvious when contrasting ecological conditions compel individuals to struggle to reach a collective decision.

Lastly, it must be emphasized that decision-making processes involved several individuals in groups of Przewalski horses and that each individual could fulfil different roles in each decision-making instance (Bourjade et al. *in prep.*). This concurs with the idea of a “partially shared consensus decision” (Conradt & Roper 2005; Sueur & Petit *in press*). Collective processes of decision-making involving trade-offs between efficiency and equity (i.e. number of decision-makers) are affected by individual motivations, themselves influenced by environmental conditions. Trade-offs in shared decisions may affect their accuracy (Conradt & Roper 2003; Couzin & Krause 2003; List 2004; Conradt & Roper 2005). Future studies should address this issue by looking for possible links between collective processes of decision-making and the information available to animals about the available resources.

Acknowledgments

We acknowledge the MAVA Foundation and the *Station Biologique de la Tour du Valat* for financial and logistic support. We are grateful to all “*Villaret* observers” for their contribution: Maïc Moulinot, Lucie Wilkins and Marie-Sophie Delhing. Additional thanks are due to Dr. Lewis Halsey for English advice, Marc Pichaud for working on MapInfo and Martine Hausberger and Claudia Feh for critical comments. Our experiment complies with the current French laws and French licences of legal capacity were held by Association Takh, who was responsible for the horses.

References

- Altmann, J.** 1974. Observational study of behaviour: Sampling methods. *Behaviour*, **49**, 227-267.
- Berger, A., Scheibe, K.-M., Eichhorn, K., Scheibe, A. & Streich, J.** 1999. Diurnal and ultradian rhythms of behaviour in a mare group of Przewalski horse (*Equus ferus przewalskii*), measured through one year under semi-reserve conditions. *Applied Animal Behaviour Science*, **64**, 1-17. [doi:10.1016/S0168-1591\(99\)00026-X](https://doi.org/10.1016/S0168-1591(99)00026-X).
- Berger, J.** 1977. Organizational system and dominance in feral horses in the grand canyon. *Behavioural ecology socio-biology*, **2**, 131-136. doi:10.1007/BF00361898.
- Biesmeijer, J. C.** 2003. The Occurrence and Context of the Shaking Signal in Honey Bees (*Apis mellifera*) Exploiting Natural Food Sources. *Ethology*, **109**, 1009-1020.
- Black, J. M.** 1988. Preflight signaling in swans: a mechanism for group cohesion and flock formation. *Ethology* 79:143—157
- Boinski, S.** 1991. The coordination of spatial position: a field study of the vocal behaviour of adult female squirrel monkeys. *Animal Behaviour*, **41**, 89-102. [doi:10.1016/S0003-3472\(05\)80505-6](https://doi.org/10.1016/S0003-3472(05)80505-6).
- Boinski, S. & Campbell, A. F.** 1995. Use of trill vocalizations to coordinate troop movement among white-faced capuchins: a second field test. *Behaviour*, **132**, 875-901.
- Boissy, A. & Dumont, B.** 2002. Interactions between social and feeding motivations on the grazing behaviour of herbivores: sheep more easily split into subgroups with familiar peers. *Applied Animal Behaviour Science*, **79**, 233-245. [doi:10.1016/S0168-1591\(02\)00152-1](https://doi.org/10.1016/S0168-1591(02)00152-1).
- Bon, R., Deneubourg, J.-L., Gérard, J.-F. & Michelena, P.** 2005. Sexual segregation in ungulates: from individual mechanisms to collective patterns. In: *Ecology of the Two Sexes* (Ed. by Ruckstuhl, K. E. & Neuhaus, P.), pp. 180-199. Cambridge: Cambridge University Press.
- Boyd, L. & Keiper, R.** 2005. Behavioural ecology of feral horses. In: *The domestic horse, the evolution, development and management of its behaviour* (Ed. by Mills, D. & McDonnell, S.), pp. 55-82. Cambridge: Cambridge University Press.
- Byrne, R. W., Whiten, A. & Henzi, S. P.** 1990. Social relationships of mountain baboons: Leadership and affiliation in a non-female-bonded monkey. *American Journal of Primatology*, **20**, 313-329. doi: 10.1002/ajp.1350200409.
- Camazine, S., Deneubourg, J.-L., Franks, N. R., Sneyd, J., Theraulaz, G. & Bonabeau, E.** 2001. *Self-organization in biological systems*. Princeton: Princeton University.

- Cohen, J.** 1960. A coefficient of agreement for nominal scales. *Educational and Psychological Measurement*, **20**, 37-46.
- Conradt, L. & Roper, T. J.** 2003. Group decision-making in animals. *Nature*, **421**, 155-158. doi:10.1038/nature01294.
- Conradt, L. & Roper, T. J.** 2005. Consensus decision making in animals. *Trends in Ecology & Evolution*, **20**, 449-456. doi:10.1016/j.tree.2005.05.008.
- Couzin, I. D. & Krause, J.** 2003. Self-organization and collective behavior of vertebrates. *Advances in the Study of Behavior*, **32**, 1-75. doi:10.1016/S0065-3454(03)01001-5.
- Couzin, I. D., Krause, J., Franks, N. R. & Levin, S. A.** 2005. Effective leadership and decision-making in animal groups on the move. *Nature*, **433**, 513-516. doi:10.1038/nature03236.
- Couzin, I. D., Krause, J., James, R., Ruxton, G. D. & Franks, N. R.** 2002. Collective memory and spatial sorting in animal groups. *Journal of Theoretical Biology*, **218**, 1-11. doi:10.1006/jtbi.2002.3065.
- Cresswell, W.** 1994. Flocking is an effective anti-predation strategy in redshanks, *Tringa totanus*. *Animal Behaviour*, **47**, 433-442. doi:10.1006/anbe.1994.1057.
- De Schutter, G.** 1997. Collective intelligence among unrelated : how to share collective benefits or what do gulls do at night ? In: *Autoorganisation et comportement* (Ed. by Théraulaz, G. & Spitz, F.), pp. 157-168. Paris: Hermès.
- Deneubourg, J.-L. & Goss, S.** 1989. Collective patterns and decision-making. *Ethology, Ecology & Evolution.*, **1**, 295-311.
- Dumont, B., Carrere, P. & D'hour, P.** 2002. Foraging in patchy grasslands diet selection by sheep and cattle is affected by the abundance and spatial distribution of preferred species. *Animal Research*, **51**, 367-381. doi: 10.1051/animres:2002033.
- Erhart, E. & Overdorff, D.** 1999. Female Coordination of Group Travel in Wild Propithecus and Eulemur. *International Journal of Primatology*, **20**, 927-940. doi: 10.1023/A:1020830703012.
- Feist, J. D. & McCullough, D. R.** 1976. Behaviour patterns and communication in feral horses. *Z. Tierpsychology*, **41**, 337-373.
- Fernández-Juricic, E., Siller, S. & Kacelnik, A.** 2004. Flock density, social foraging and scanning: an experiment with starlings. *Behavioral Ecology*, **15**, 371-379. DOI: 10.1093/beheco/arh017.
- Fischhoff, I. R., Sundaresan, S. R., Cordingley, J., Larkin, H. M., Sellier, M.-J., Rubenstein, D. I.** 2007. Social relationships and reproductive state influence

- leadership roles in movements of plains zebra, *Equus burchellii*. *Animal Behaviour*, **73**, 825-831. [doi:10.1016/j.anbehav.2006.10.012](https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2006.10.012).
- Gerard, J. F. & Loisel, P.** 1995. Spontaneous Emergence of a Relationship between Habitat Openness and Mean Group Size and its Possible Evolutionary Consequences in Large Herbivores. *Journal of Theoretical Biology*, **176**, 511-522. [doi:10.1006/jtbi.1995.0217](https://doi.org/10.1006/jtbi.1995.0217).
- Hilton, G. M., Cresswell, W. & Ruxton, G. D.** 1999. Intraflock variation in the speed of escape-flight response on attack by an avian predator. *Behavioral Ecology*, **10**, 391-395.
- Kappeler, P. M.** 2000. Grouping and movement patterns in Malagasy primates. In: *On the Move* (Ed. by Boinski, S. & Garber, P. A.), pp. 470-490. Chicago: University of Chicago Press.
- Kummer, H.** 1968. *Social Organization of Hamadryas Baboons*. Chicago: University of Chicago Press.
- Leca, J.-B., Gunst, N., Thierry, B. & Petit, O.** 2003. Distributed leadership in semifree-ranging white-faced capuchin monkeys. *Animal Behaviour*, **66**, 1045-1052. [doi:10.1006/anbe.2003.2276](https://doi.org/10.1006/anbe.2003.2276).
- List, C.** 2004. Democracy in animal groups: a political science perspective. *Trends in Ecology & Evolution*, **19**, 168-169. [doi:10.1016/j.tree.2004.02.004](https://doi.org/10.1016/j.tree.2004.02.004).
- Menzel, C. R. & Beck, B. B.** 2000. Homing and Detour Behavior in Golden Lion Tamarin Social Groups. In: *On the Move* (Ed. by Boinski, S. & Garber, P. A.), pp. 299-326. Chicago: University of Chicago Press.
- Meunier, H., Deneubourg, J.-L., Petit, O.** 2007. How many for dinner? Recruitment and monitoring by glances in capuchins. *Primates*, **49**, 26-31. doi: 10.1007/s10329-007-0055-0.
- Meunier, H., Leca, J. B., Deneubourg, J. L. & Petit, O.** 2006. Group movement decisions in capuchin monkeys: the utility of an experimental study and a mathematical model to explore the relationship between individual and collective behaviours. *Behaviour*, **143**, 1511-1527.
- Monard, A. M., Duncan, P. & Boy, V.** 1996. The proximate mechanisms of natal dispersal in female horses. *Behaviour*, **133**, 1095-1124.
- Norton, G. W.** 1986. Leadership decision processes of group movement in yellow baboons. In: *Primate ecology and conservation* (Ed. by Else, J. G. & Lee, P. C.), pp. 145-156. Cambridge: Cambridge University Press.

- Parrish, J. K. & Edelman-Keshet, L.** 1999. Complexity, Pattern, and Evolutionary Trade-Offs in Animal Aggregation. *Science*, **284**, 99-101. doi: 10.1126/science.284.5411.99.
- Parsons, A. J. & Dumont, B.** 2003. Spatial heterogeneity and grazing processes. *Animal Research*, **52**, 161-179. doi: 10.1051/animres:2003013.
- Prins, H. H. T.** 1996. *Ecology and behaviour of the African buffalo*. London: Chapman & Hall.
- Rands, S. A., Cowlshaw, G., Pettifor, R. A., Rowcliffe, J. M. & Johnstone, R. A.** 2003. Spontaneous emergence of leaders and followers in foraging pairs. *Nature*, **423**, 432-434. doi:10.1038/nature01630.
- Romey, W. L.** 1996. Individual differences make a difference in the trajectories of simulated schools of fish. *Ecological Modelling*, **92**, 65-77. doi:10.1016/0304-3800(95)00202-2.
- Saïdi, S.** 1998. Evolution d'une pelouse post-ovine sous l'effet du pâturage du cheval de Przewalski (*Equus Przewalski*/Poliakov 1881). pp 332. France, Montpellier : Université Paul Valéry.
- Seeley, T. D., Camazine, S. & Sneyd, J.** 1990. Collective decision-making in honey bees: how colonies choose among nectar sources. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **28**, 277-290. doi: 10.1007/BF00175101.
- Sigg, H. & Stolba, A.** 1981. Home range and daily march in a hamadryas baboon troop. *Folia primatologica*, **36**, 40-75.
- Stewart, K. J. & Harcourt, A. H.** 1994. Gorillas' vocalizations during rest periods: signals of impending departure? *Behaviour*, **130**, 29-40.
- Sueur, C. & Petit, O.** Shared or unshared consensus decision in macaques? *Behavioural Processes*, in press. doi:10.1016/j.beproc.2008.01.004
- Sumpter, D. J. T.** 2006. The principles of collective animal behaviour. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London: Series B*, **361**, 5-22. doi: 10.1098/rstb.2005.1733.
- Thierry, B., Theraulaz, G., Gautier, J. Y. & Stiegler, B.** 1996. Joint memory. *Behavioural Processes*, **35**, 127-140. doi:10.1016/0376-6357(95)00039-9.
- Tyler, S. J.** 1972. The behaviour and social organization of the New Forest ponies. *Animal Behaviour Monographs*, **5**, 85-196.
- Visscher, P. & Seeley, T.** 2007. Coordinating a group departure: who produces the piping signals on honeybee swarms? *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **61**, 1615-1621. doi: 10.1007/s00265-007-0393-3
- Welsh, D. A.** 1975. Population, behavioural and grazing ecology of the horses of Sable

island. pp. 405. Halifax: Dalhousie University.

Wittemyer, G., Douglas-Hamilton, I. & Getz, W. M. 2005. The socioecology of elephants: analysis of the processes creating multitiered social structures. *Animal Behaviour*, **69**, 1357-1371. [doi:10.1016/j.anbehav.2004.08.018](https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2004.08.018).

4.2. Influences des caractéristiques individuelles sur les processus collectifs de décision

La précédente étude a mis en évidence un processus collectif de décision au sein des familles de chevaux de Przewalski du Villaret. Les deux types de déplacements identifiés semblent adaptés au contexte environnemental et ne sont pas soumis à la même modulation sociale. Dans cette deuxième partie de l'étude, nous avons recherché si les caractéristiques des individus étaient susceptibles d'interférer dans les processus décisionnels collectifs ; par exemple, certains individus seraient-ils plus à même d'entraîner l'adhésion rapide de tous les membres du groupe ? Nous avons également examiné les contributions de chaque individu pour les différents comportements coordonnés récurrents au sein du phénomène collectif ; si plusieurs individus sont actifs, le sont-ils indépendamment de leurs caractères propres et, dans le cas contraire, selon quels caractères seraient les plus influents ? Les résultats de ces travaux sont présentés dans l'ARTICLE 6.

SYNTHESE DE L'ARTICLE 6

QUESTIONS

Quelles caractéristiques individuelles permettraient à certains chevaux d'emmener le groupe plus rapidement que d'autres ? Tous les individus participent-ils de manière équitable aux rôles saillants dans le déplacement ? Si non, quelles seraient les caractéristiques individuelles responsables d'une participation plus importante de certains chevaux ? La saison de reproduction a-t-elle un effet sur la contribution de l'étalon aux déplacements collectifs ?

METHODES

Nous avons observé et enregistré les différents comportements de déplacements collectifs sur deux familles de chevaux, ainsi que les comportements sociaux lors de la phase préliminaire. Nous avons également relevé les interactions sociales des membres du groupe et effectué des observations complémentaires sur deux familles en début de saison de reproduction.

RESULTATS

Aucun membre de la famille n'était plus influent qu'un autre quant à l'adhésion des suiveurs au déplacement. Les adultes participaient plus que les jeunes à la phase préliminaire et effectuaient plus de départs. Certains individus partaient préférentiellement en premier, il s'agissait souvent de juments adultes plutôt âgées. Les contributions individuelles étaient inversement corrélées au nombre de comportements exploratoires et positivement corrélées au temps passé en périphérie du groupe. La contribution de l'étalon augmentait nettement lors de la saison de reproduction.

CONCLUSIONS

L'adhésion des membres du groupe ne dépend pas des caractéristiques du premier individu parti. La plus forte contribution des adultes suggère chez ces derniers une meilleure connaissance de l'environnement qui pourrait conférer de meilleurs choix écologiques à l'ensemble du groupe.

ARTICLE 6

Are there specific individuals launching collective movements in Przewalski horses (*Equus ferus przewalskii*)?

Marie Bourjade^{1,2}, Bernard Thierry³, Martine Hausberger¹, Odile Petit³

(1) Ethologie-Evolution-Ecologie, Centre National pour la Recherche Scientifique, Université de Rennes 1, Rennes, France

(2) Association Takh pour le cheval de Przewalski, Station Biologique de la Tour du Valat, Arles, France

(3) Département Ecologie, Physiologie & Ethologie, IPHC, Centre National pour la Recherche Scientifique, Université Louis Pasteur, Strasbourg, France

Manuscrit en préparation

Abstract

It is generally assumed that leaders are responsible for decision-making and synchronization of movements. In Przewalski horses, we previously found that several group members actively contribute to group coordination. In this study, we investigated the relative contribution of individuals and how their characteristics might affect the timing of group movements. We also aimed to know whether the breeding season affected stallions' contribution to group movements. We observed four families of Przewalski horses living in semi-free ranging conditions. The analyses failed to show any individual characteristic linked to quicker adhesions by groupmates. Nevertheless, first movers' pausing behaviour correlated with movements' duration. We found that first movers were mainly adult females occupying peripheral spatial positions, those being older and higher-ranking or displaying low exploration rates. Stallions did not initiate group movements more than females during winter, but they contributed largely at the beginning of the breeding season, thus displaying stronger control over the group at this period. Overall, this study shows that individuals' characteristics affect contribution to rather than efficiency in decision-making processes in collective movements. As adults contributed more and could carry a better environmental knowledge, we argued for a kind of seniority which could function as a guarantee of rewarding ecological choices.

Keywords: Leadership, social role, consensus decision, group movement, Equidae

Introduction

Whether collective movements are outcomes of decision processes that involve a few leaders or many group members has become an issue critical to our understanding of the resolution conflicts of interest among animals (Reebs 2000, Conradt & Roper 2003). A growing body of evidence indicates that individuals occupy specific positions or roles in group movements in a wide range of vertebrates, from fishes (roaches, *Rutilus rutilus*, and chubs, *Leuciscus leuciscus*: Krause 1993; golden shiners, *Notemigonus crysoleucas*: Reebs 2000, Leblond & Reebs 2006), to ungulates for instance (domestic heifers, *Bos taurus*: Dumont et al. 2005; plains zebras, *Equus burchellii*: Fischhoff et al. 2007). Leadership is the most commonly identified role in group movements (Boinski & Garber 2000). It refers either to the first moving individual (e.g. feral horses, *E. ferus caballus*: Tyler 1972; bar-headed geese, *Anser indicus*: Lamprecht 1992; sifakas, *Propithecus diadema*, and redfronted lemurs, *Eulemur fulvus rufus*: Erhart & Overdorff 1999; white-faced capuchin monkeys, *Cebus capucinus*: Leca et al. 2003) or to the individual in front position (e.g. feral horses: Berger 1977; cows, *B. indicus*: Reinhardt 1983, Dumont et al. 2005; plains zebras: Fischhoff et al. 2007). It is generally assumed that leaders are responsible for decision-making and synchronization of movements. This role may be attributed to a single individual in which case it is called *consistent leadership* (Conradt & Roper, 2005) (e.g. mountain gorillas, *Gorilla gorilla*: Schaller 1963; group-living carnivores: Holekamp et al. 2000). When leaders differ from one movement to another, this is *variable leadership* (Conradt & Roper 2005) (e.g. feral horses: Berger 1977; cows: Reinhardt 1983; bar-headed geese: Lamprecht 1992; Bighorn ewes, *Ovis canadensis*: Réale & Festa-Bianchet 2003; white-faced capuchins: Leca et al. 2003). It may also happen that several group members actively contribute to decision-making and coordination within a single movement. In such cases, the decision is distributed between group members and illustrates a *shared consensus decision* (or *distributed leadership*) (Leca et al., 2003; Conradt & Roper, 2005) (e.g. hamadryas baboons, *Papio hamadryas*: Kummer 1968; yellow baboons, *P. cynocephalus*: Norton 1986; African buffalos, *Syncerus cafer*: Prins 1996; white-faced capuchins: Leca et al. 2003; Przewalski horses, *E. f. Przewalskii*: Bourjade et al. *manuscript*).

We still know little about how the characteristics of individuals and their social relationships may affect decision-making processes. In a previous paper (Bourjade et al. *manuscript*), we demonstrated that single-bout movements and multiple-bout movements were two distinct moving patterns that differed by the occurrence of collective pauses, the duration of movements, the distance covered and their context of occurrence. In the present

paper, we studied the influence of individuals on these movement patterns in four different ways: (1) we examined the possibility that some individuals were more influential than others on the timing of adhesion length and/or the duration of movement. (2) We tested the possibility that recurrent coordinated roles during preliminary periods and at departure time were randomly distributed or skewed towards particular individuals. (3) We investigated continually which individuals' characteristics were associated with differential contributions of individuals in the collective movement. (4) We looked for the effect of the breeding season on stallions' contributions to group movements.

Individuals could affect the timing and pattern of collective movements through either their immediate behaviour or their social status. In capuchin monkeys, first movers look backward, emit trills and modulate their speed to recruit followers (Leca et al. 2003). In domestic cows, being a leader seemed to be a key role since the herd struggles to start moving when the leader is experimentally removed (Reinhardt 1983). In horses, experienced individuals and herding stallions (Feist & McCullough 1976) could be followed quicker than others. So, we predicted that first movers' behaviours like pauses have an effect on patterns of movements. We also tested whether adhesion length may be influenced by the age and sex of the first and second movers, the number of relatives and the number of pauses of the first mover and kinship between the first and the second movers.

The contributions of individuals to the lead depend on their needs and motivations (Rands et al. 2003; Couzin et al. 2005), they may be more or less evenly distributed among groupmates. Conversely, contributions may be biased towards particular categories of individuals or even single individuals as reported in long-lasting social groups (Boinski & Garber 2000). Such consistent contributions become systematic or reduce the number of decision-makers, thus diminishing the time-consuming cost of decision processes (Couzin & Krause 2003). A main but not consistent leader is often reported in horses (Tyler 1972; Berger 1977), plains zebras (Fischhoff et al. 2007) and domestic cows (Reinhardt 1983; Dumont et al. 2005). In Przewalski horses, we expected the occurrence a main leaders, together with a widespread contribution of groupmates since we knew that several horses contributed salient behaviours in each moving event (Bourjade et al. *manuscript*). We thus studied the number of start attempts performed by individuals, and asked whether main first movers were involved in preliminary periods as well.

Several explanations may account for a differential contribution of individuals to group movements. Individuals may be driven by their physiological needs (e.g. fishes: Krause 1993; whooper swans *Cygnus cygnus* and Bewick's swans *Cygnus columbianus bewickii*:

Black 1988) or their reproductive state (plain zebras: Fischhoff et al. 2007; primates: Erhart & Overdorff 1999; Byrne 2000). Nonetheless, despite individual motivations to move, leading a group, while avoiding fission, may be energetically costly and not an attainable goal for every group members. Otherwise, individuals would not necessarily have the same information quality about their environment (Romey 1996; Reeb 2000); older individuals may be more experienced (Reinhardt 1983; Couzin et al. 2005) and possess better environmental knowledge, providing shared benefits among group members (McComb et al. 2001). They are indeed often reported to contribute more than others in several mammal species (e.g. feral horses: Tyler 1972; Berger 1977; cows: Reinhardt 1983; yellow baboons: Norton 1986; African buffalos: Prins 1996; Bighorn ewes: Réale & Festa-Bianchet 2003). Leadership roles are often fulfilled by individuals of the philopatric sex having better knowledge of the habitat (e.g. males: hamadryas baboons: Kummer 1968; females: Wrangham 1980; Boinski & Campbell 1995; Kappeler 2000; Verreaux's sifakas *Propithecus verreauxi*: Trillmich et al. 2004). If skewed leadership patterns appear in horses, we would therefore expect that the accuracy of decisions is ensured by better-experienced individuals, or group members having previously led their mates to rewarding locations (Galef 1995). We predicted an effect of age and dominance rank on individuals' contribution to the preliminary periods and start attempts. We also tested the effect of individual spatial position and exploration rates on the number of start attempts. Finally, since in feral horses Feist & McCullough (1976) reported stallions to be main leaders, we investigated the influence of the breeding season on the stallions' contributions to group movements.

Methods

Study population

The study took place at *Le Villaret* in southern France (Lozère, base camp office: 44°15'9"N, 3°26'29"E) on a high calcareous plateau, where Przewalski horses' population inhabit a 400-ha enclosure. Site and population were managed by the *Association Takh* as an initial step before reintroduction to Mongolia. The population grew-up from 11 individuals, coming from different zoos and released on site in 1993 and 1994, to 55 individuals in 2003. Apart from the 11 founders, all other horses were born on the study site. There was neither immigration nor emigration until 2004, except for 1 adult female who left *Le Villaret* in March 2002. Then, 12 horses were removed from the site in September 2004 and 10 more in August 2005 to be reintroduced in Mongolia. At the time of study, the population was

composed of 35 to 55 individuals according to years and contained 7 groups in 2004, 8 groups in 2005 and 7 groups in 2006. The horses were not subject to any management: horses foraged on their own except hard winters where additional hay was supplied outside of observation sessions. Despite human interventions were kept to a minimum, horses were accustomed to observation made by human as a long-term follow-up was carried out each day since 1993.

Study animals

All horses from the population were recognizable individually by their own colour variations, body or mane shapes and stripe patterns on legs. For this study, we observed four families made up from 5 to 12 individuals over three different periods. During March and April 2004 a 12-individuals family (*G12*) was observed for 88 hours. *G12* group was composed of 1 eight-year-old adult stallion, 5 adult mares (4, 4, 5, 15 & 16 years), 2 two-year-old females and 4 one-year-old foals (2 males and 2 females). Two years later, we observed a 6-individuals family (*G6*) at the same period (March and April 2006) for 120 hours. *G6* group was composed of 1 twelve-year-old adult stallion, 3 adult mares (8, 9 & 9 years) and 2 one-year-old males. In order to investigate the stallion's role in collective movements at the beginning of the breeding season, during the intermediate year 2005, we observed a 5-individuals family (*G5*) and a 7-individuals family (*G7*) each for 18 hours in May. *G5* group was a multi-stallions group made up of 1 seven-year-old dominant stallion, 1 ten-year-old adult mare, 2 four-year-old subordinate stallions and 1 two-year-old sub-adult mare. *G7* group was made up of 1 eleven-year-old stallion, 3 adult mares (7, 8 & 8 years) and 3 two-year-old males.

Maternal and paternal kinships were known thanks to genetic analyses performed by ETH (Swiss Federal Institute of Technology, Zürich) and Labogena (Jouy-en Josas, France). DNA was extracted from blood samples or skin biopsies taken with the help of a hypodermic gun on foals during their first year or on dead or still-born foals. Analyses were based on the 17 standard commercial micro-satellites used for pedigree analysis in domestic horses.

Data collection

We observed groups *G12* and *G6* out of the breeding season for four consecutive hours equally distributed over the daylight period. Ultradian periods generate 2 to 5 activity bouts per day in Przewalski horses (Berger et al. 1999), making occurrences of social interactions and collective movements highly distributed over the day. A first observer

performed instantaneous sampling every 5 minutes (Altmann 1974) to record the spatial position of each horse in his group when the group was stationary. The same observer recorded agonistic interactions, identities of performer and recipient, and response of the recipient over both years using all occurrence sampling (Altmann 1974). Exploratory behaviours were scored in the same way in 2006 (G6) as complementary information. A second observer sampled the features of collective movements and of preliminary periods when present using all occurrence sampling (Altmann 1974). Preliminary periods were defined as those preceding movements when individuals displayed priming behaviours. A collective movement was scored when an individual, i.e. the first mover, made a start attempt: the first mover walked over a distance longer than the diameter of the group, without stopping or foraging, with its neck in a horizontal position. A collective movement started with the departure of the first mover and ended when the last individual arrived. The observer recorded the identity of individuals displaying priming behaviours, the identity of the first mover and the time of start attempt, the identities and departure time of each group member and the time of pauses made by the first mover during the movement. The end of a collective movement occurred when all individuals joined a stationary subgroup of individuals. We controlled the reliability between observers over different years using the kappa coefficient of Cohen (1960) which rated at $K=0.90$.

We observed groups G5 and G7 over two consecutive hours equally distributed over the daylight period at the beginning of the breeding season. Observations focused on the start attempts of collective movements. The observer recorded the identity and start attempt of the first mover using all occurrence sampling. We determined the end of the movement as described above. We also scored successes and failures of start attempts; failures occurred when the first mover or a subgroup of individuals came back in their group after a departure or when the partial adhesion of group members resulted in a temporary fission of the main group.

Definitions of behaviours

Collective movements do not necessary end when all group members stop since individuals sometimes restart immediately or after a short delay. This corresponds to two types of group movements that differed in their duration and outcome (Bourjade et al., *manuscript*). *Single-bout movements* (SB movements) consisted in a unique moving period and *multiple-bout movements* (MB movements) in several moving periods separated by pauses made by all individuals simultaneously.

Positions of individuals were scored as “central” when they were located between other individuals and the centre of the group; otherwise they were scored “peripheral” (see Clutton-Brock et al. 1976). Position was recorded in G12 only because the number of individuals in G6 was too small to discriminate central and peripheral group members.

Agonistic interactions were defined as follows (Feh 1987): *Head threat*: an individual A turns its head and/or neck in the direction of an individual B, ears back and mouth closed. *Bite attempt and bite*: an individual A turns its head and/or neck in the direction of an individual B, ears back and mouth open, bite may occur. *Avoidance*: after an agonistic interaction, B moves away from A in walking, trotting or galloping.

Exploratory behaviours were defined as follows: *Object-exploration*: an individual approaches its head close to an object in its environment; it may sniff or touch the object while keeping its mouth closed. *Object-investigation*: an individual touches an object in its environment with its lips or teeth.

Assessment of dominance rank

We used head threats, bites and bite attempts followed by a clear avoidance response of the recipient to establish dominance hierarchies in groups G12 and G6. We ranked individuals in a dominance matrix minimizing dominance inconsistencies. We carried out a hierarchical rank order analysis and verified the linearity of the hierarchy (de Vries 1995) using Matman (de Vries et al. 1993, Noldus[©]) for each group (G12: $h^2=0.63$, $p=0.002$, G6: $h^2=1$, $p=0.023$).

Statistical Analyses

We carried out single and multiple linear regressions (SPSS 12.0 software) on 19 to 22 MB movements and 29 to 35 SB movements from G6, as well as 24 to 27 SB movements from G12 according to available data. The small number of MB movements in G12 prevented us from performing regression analyses. These collective movements were all initiated by a single individual. We chose duration of movement and adhesion length as dependent variables. Adhesion length was defined as the time elapsed between departure of the first mover and departure of the last mover, i.e. the time required for the whole group start moving. To test which factors might shorten adhesion processes, we calculated “indices of adhesion length” by subtracting the adhesion length of each movement from the longest adhesion length observed. Independent variables were defined as follows: (1) Position of first mover at departure time, central or peripheral, (2) Age of first mover, (3) Sex of first mover, (4)

Number of first mover's relatives in the group; relatives were defined as individuals with a kinship degree of at least 0.5 (i.e. between mother and offspring or between father and offspring, see Table 1). (5) Number of pauses made by the first mover during movement, (6) Age of second mover, (7) Sex of second mover, (8) Existence of a kinship link between first and second mover (one/zero).

Table 1- Number of first mover's relatives per individual in both groups. We considered individuals with a kinship degree of at least 0.5 (i.e. between mother and offspring or between father and offspring). Maternal and paternal kinships were known thanks to genetic analyses performed with blood samples or skin biopsies (see Methods).

<u>Group</u>	<u>Individual</u>	<u>Number of relatives</u>
G12	E12	4
	F1	4
	F2	2
	F3	1
	f4	1
	F5	2
	F6	1
	f7	2
	f8	1
	f9	2
	m1	2
	m2	2
G6	E6	2
	F10	1
	F11	1
	F12	0
	m3	2
	m4	2

We used such non-parametric statistics as Kruskal-Wallis, Kendall correlation and Mann-Whitney U tests to analyse types of movements and individuals' features (Siegel & Castellan 1988). We performed a partitioned chi-square goodness-of-fit test to distinguish regular first movers. We performed Kendall correlation and Kendall partial correlation tests to investigate tendencies to initiate by individuals characteristics (age, dominance rank...). Finally, we used Fisher exact tests to analyse the influence of the breeding season on the stallions' propensity to make start attempts. All tests were two-tailed and level of significance set at 0.05.

Results

Do individual characteristics affect moving patterns?

We tested whether individuals could influence SB and MB movements using regression analyses that focused on first movers (departure time) and second movers (after departure time). Models built are summarized in Table 2.

Table 2- Linear regression models performed on dependent variables according to their relevancy.

Model number	Models and Independent variables	Dependent variables	
		Adhesion length	Duration of the movement
Model 1:	Position of the first mover		√
Model 2:	Age and sex of the first mover	√	
Model 3:	Number of direct relatives of the first mover	√	
Model 4:	Number of pauses made by the first mover		√
Model 5:	Age and sex of the second mover	√	
Model 6:	Direct kinship between the first and the second mover	√	

First mover. Age and sex of first mover neither significantly influenced the adhesion length of MB movements in G6 (G6: $F=1.09$, $df=20$, $p=0.357$) nor the adhesion length of SB movements in both groups (G12: $F=0.07$, $df=26$, $p=0.928$; G6: $F=0.30$, $df=33$, $p=0.743$). The number of first mover's relatives present in the group did not significantly affect the adhesion length of MB movements in G6 (G6: $F=0.36$, $df=20$, $p=0.553$) and the adhesion length of SB movements in both groups (G12: $F=0.79$, $df=26$, $p=0.382$; G6: $F=0.05$, $df=33$, $p=0.820$). However, the number of pauses made by the first mover significantly explained 37.1% of the variance for the duration of MB movements in G6 (G6: $F=11.8$, $df=20$, $p=0.003$, $r^2=0.371$). The duration of SB movements was also affected by the number of pauses made by the first mover in G12 (G12: $F=8.60$, $df=26$, $p=0.007$, $r^2=0.249$) but not in G6 (G6: $F=0.14$, $df=33$, $p=0.714$).

Second mover. Age and sex of the second mover neither significantly influenced the adhesion length of MB movements in G6 (G6: $F=0.09$, $df=20$, $p=0.913$) nor the adhesion length of SB movements in both groups (G12: $F=0.78$, $df=26$, $p=0.469$; G6: $F=1.23$, $df=33$, $p=0.310$). As the first mover could be followed by its year-foal, we checked the percentage of movements where the second mover was a direct relative of the first mover. Although the second mover was not a direct relative of the first in most cases, this yet occurred at the following rates: G12: 0% of MB movements and 25% of SB movements, G6: 32% of MB movements and

20% of SB movements. Kinship between first and second mover neither influenced in a significant way the adhesion length of MB movements in G6 (G6: $F=0.04$, $df=20$, $p=0.835$) nor the adhesion length of SB movements in both groups (G12: $F=1.33$, $df=26$, $p=0.259$; G6: $F=1.69$, $df=33$, $p=0.203$).

Are specific individuals regular first movers?

We investigated if some individuals contributed more than others as first movers. We quantified the participation of each individual in both movement patterns and then, tested for a relationship between them. We also compared the participation of adults and juveniles (non-dispersant individuals) and distinguished regular first movers when they made more start attempts than expected by chance. Secondly, we characterized the tendency to be first mover by individual characteristics such as age, dominance rank, spatial position in the group (central or peripheral) and exploration rate.

Number of start attempts. The contributions of each individual as first movers ranged from 0% to 35.8% of collective movements in G12 and 2.8% to 35.9% in G6 (Fig. 1). Failures to recruit partners were rare (11.2% in G12 and 4.2% in G6), and 93.0% of recorded start attempts triggered the departure of the whole group. The number of MB movement's start attempts per individual was correlated with numbers of SB movement's start attempts in both groups (Kendall test: G12: $N=12$, $\tau=0.65$, $p<0.001$, G6: $N=6$, $\tau=0.73$, $p=0.002$) (Fig. 2), which led us to pool both patterns in subsequent analyses.

Although being first mover was highly distributed among group members (Fig. 1), adults tended to perform start attempts more often than juveniles in both groups (Mann-Whitney test: G12: $N_{adult}=6$, $N_{juveniles}=6$, $z=-2.48$, $p=0.012$). The weak number of juveniles did not allow running statistical tests in G6. Among adults in G12, one female (F1) performed significantly more start attempts than expected by chance ($Khi^2=19$, $df=1$, $p<0.001$) whereas two others did them significantly less (F5: $Khi^2=4.64$, $df=1$, $p<0.05$, F6: $Khi^2=4.92$, $df=1$, $p<0.05$). We found similar pattern in G6: one adult female (F10) performed more start attempts than expected by chance ($Khi^2=15.55$, $df=1$, $p<0.001$) and both juveniles did them less (m3: $Khi^2=4.06$, $df=1$, $p<0.05$, m4: $Khi^2=8.34$, $df=1$, $p<0.01$). Adult stallions did not perform more start attempts than expected by random in both groups (Fig. 1).

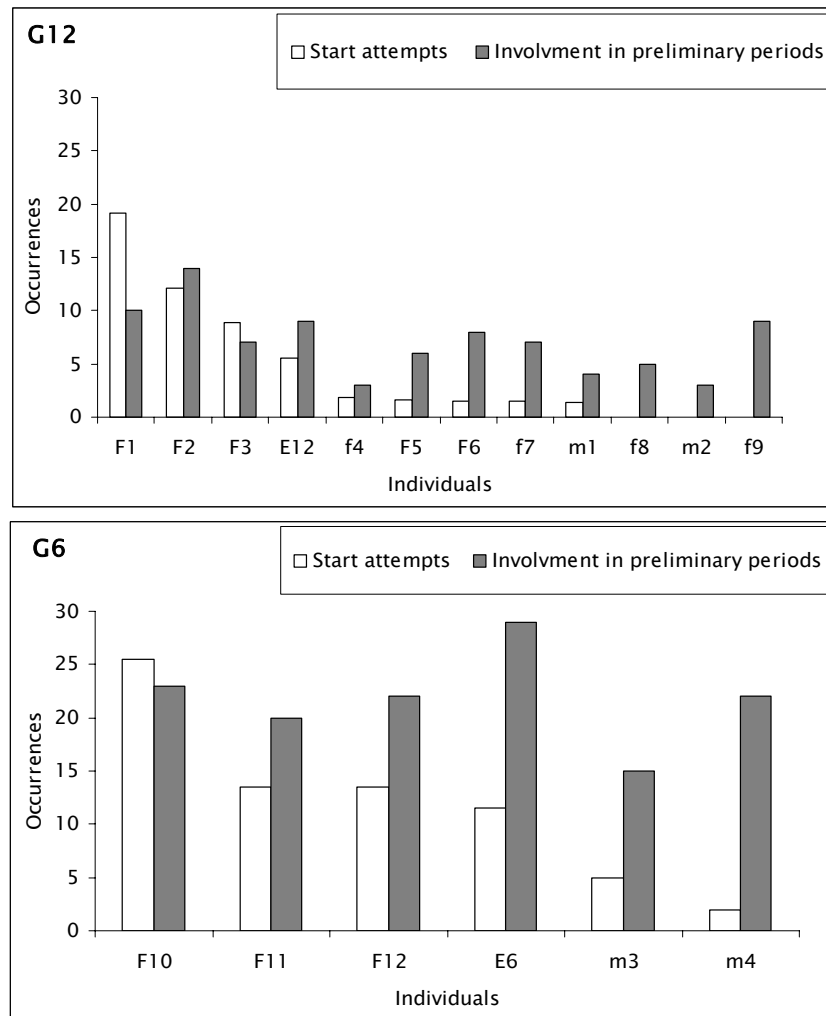


Fig. 1- Individual contributions to starts attempts and involvement in the preliminary period, groups G6 and G12 (F: adult females, E: adult stallions, f: young females (2-yr-old or less), m: 1-yr-old males; G12: 12-individual family, G6: 6-individual family).

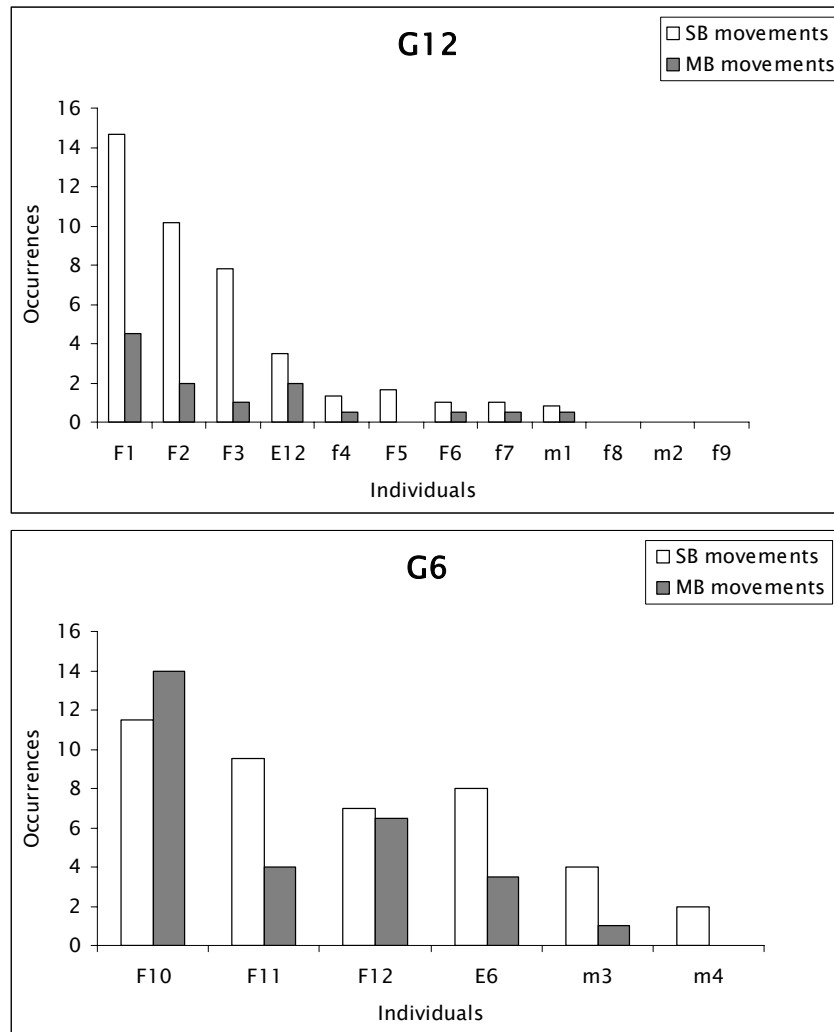


Fig. 2- Individual contributions to starts of single-bout (SB) and multiple-bout (MB) movements in groups G6 and G12 (F: adult females, E: adult stallions, f: young females (2-yr-old or less), m: 1-yr-old males; G12: 12-individual family, G6: 6-individual family).

Regular first movers. Age and dominance rank were significantly correlated in both groups (Kendall test: G12: $N=12$, $\tau=-0.82$, $p<0.001$, G6: $N=6$, $\tau=-0.87$, $p=0.011$). We therefore performed Kendall partial correlation tests, keeping age and rank constant by turns with the number of start attempts per individual. None of these tests led to statistical significance (Kendall test: G12, age constant: $N=12$, $\tau=-0.15$, $p>0.05$, G12, rank constant: $N=12$, $\tau=-0.04$, $p>0.05$, G6, age constant: $N=6$, $\tau=0.06$, $p>0.05$, G6, rank constant: $N=6$, $\tau=0.12$, $p>0.05$) while testing the association of age and rank with the number of start attempts yielded highly significant correlations in G12 (Kendall test: age - start attempts: $N=12$, $\tau=0.62$, $p=0.002$, rank - start attempts: $N=12$, $\tau=-0.67$, $p=0.002$). Regular first movers were also found more often on group periphery in G12 (Fig. 3): the four most regular first movers spent in average

54.7 ± 5.7% of their diurnal time-budget on periphery whereas others spent 24.1 ± 4.3% of their time in this location (Kendall test: N=12, $\tau=0.57$, $p=0.008$).

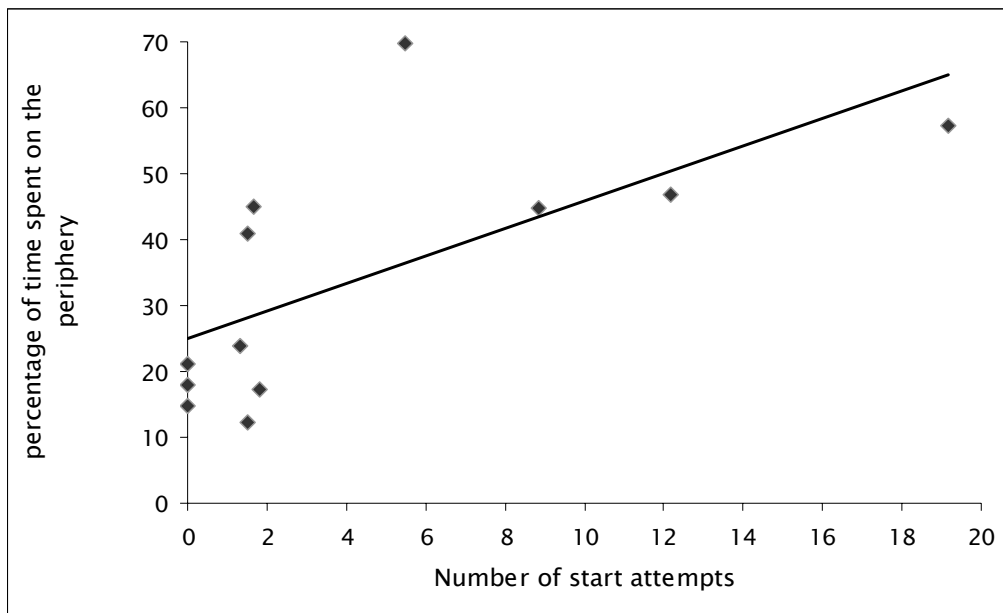


Fig. 3- Relationship between percentage of time spent on group periphery and number of start attempts in the collective movements of the twelve individuals composing G 12 group.

In 2006, we additionally scored the exploration rates of individuals in order to test links with individuals' contributions. Exploration corresponded to less than 2% of their day-time budget. As young animals explored more than adults, we performed a Kendall partial correlation test, keeping age constant, between number of start attempts and number of exploration behaviours per individual. We found that the tendency to initiate a collective movement was negatively correlated with level of environmental exploration (Kendall partial correlation test: N=6, $\tau=-0.77$, $p<0.001$) (Fig. 4).

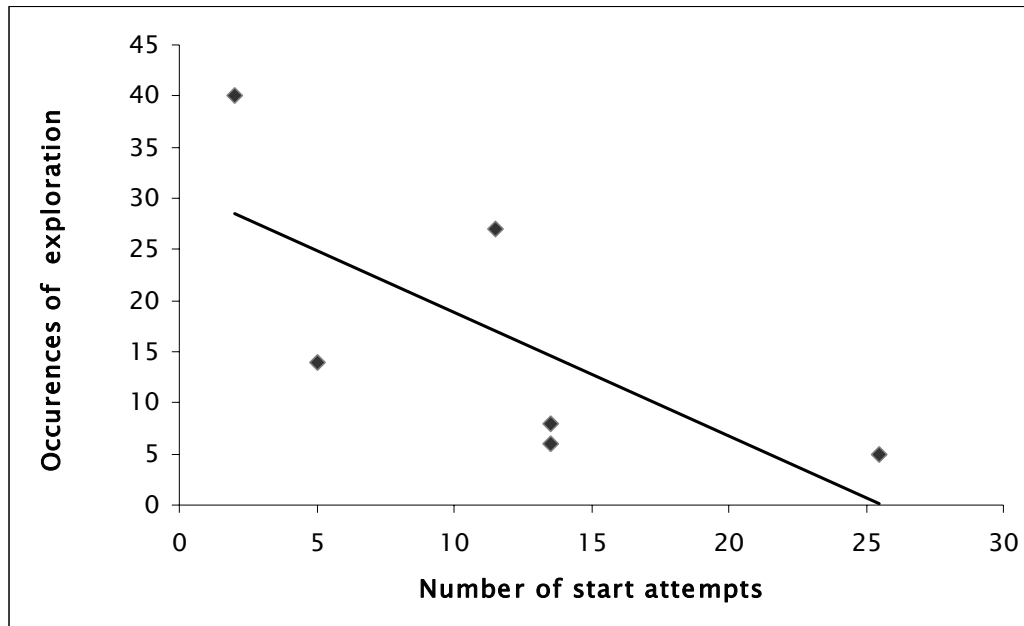


Fig. 4- Relationship between total number of exploration behaviours scored over the whole observation period and number of start attempts in the collective movements of the six individuals composing G6 group.

Does breeding season affect stallions' tendency to perform start attempts?

We tested the influence of the breeding season on the stallions' propensity to start collective movements. We quantified the number of start attempts made by all individuals in G5 and G7 groups and we compared the proportion of collective movements initiated by the stallion and other group members out of the breeding season and at the beginning of the breeding season.

Stallions' start attempts. Even if stallions did not perform more start attempts than mares out of the breeding season; their start attempt behaviours conspicuously differed from those of mares. Stallions of G12 and G6 groups started respectively 100% and 74% of their collective movements by herding mares, a behaviour usually performed to gather group members (Feist & McCullough 1976). Nevertheless, stallions' herding behaviours did not significantly affect the adhesion length of collective movements (see above for sex effect) probably because stallions initiated only 13.1% of collective movements in both groups.

Breeding season effect. Observations made at the beginning of the breeding season showed that stallions were definitely more often first movers during the breeding season (0.36 h^{-1}) than out of the breeding season (0.08 h^{-1}). Their relative contribution to start attempts compared to those of other group members were also higher at the beginning of the breeding

season (44.8%) than out of the breeding season (13.1%, Fisher test: $p=0.015$). Stallions succeeded less frequently to start collective movements at the beginning of the breeding season (they were responsible for 83.3% of failures in their group) as compared to non-breeding season where group members always comply on (Fisher test: $p=0.015$).

Do specific individuals contribute more to preliminary periods?

We compared the numbers of individuals involved in the preliminary period for both types of movements, then the contributions of adults and juveniles.

Participation in preliminary periods. The numbers of individuals involved in preliminary periods did not differ according to types of movements and groups (Kruskal-Wallis test: $H=3.46$, $N=66$, $p=0.327$) and averaged 3.2 ± 0.2 individuals. The first mover was involved in the preliminary period preceding the movements that it initiated from 57.0% to 81.0% of cases according to groups and types of movements. The second mover was involved in the preliminary period from 0% to 65% of cases according to groups and types of movements (Table 3).

Table 3. Percentage of movements where first and second movers were involved in the preliminary period preceding movements. MB movements: Multiple-bout movements, SB movements: Single-bout movements. G12: Twelve-individual family, G6: Six-individual family.

Percentage of movements	G12		G6	
	MB movements (N=7)	SB movements (N=21)	MB movements (N=17)	SB movements (N=22)
First mover included in the preliminary period	57%	81%	65%	77%
Second mover included in the preliminary period	0%	33%	65%	59%

Adults and juveniles. All individuals participated at least once in a preliminary period (Fig. 1) but adults tended to contribute more than juveniles in both groups (Fig. 5) albeit the weak number of juveniles in G6 precluded statistical testing (Mann-Whitney: G12: $N_{adult}=6$, $N_{juveniles}=6$, $z=2.08$, $p=0.036$). All preliminary periods actually involved at least one adult in both groups whereas 43% in G12 and 59% in G6 of the preliminary periods included at least one juvenile. On average, each adult participated in 32% to 60% of preliminary periods while each juvenile did in 18% to 47% of these periods according to groups.

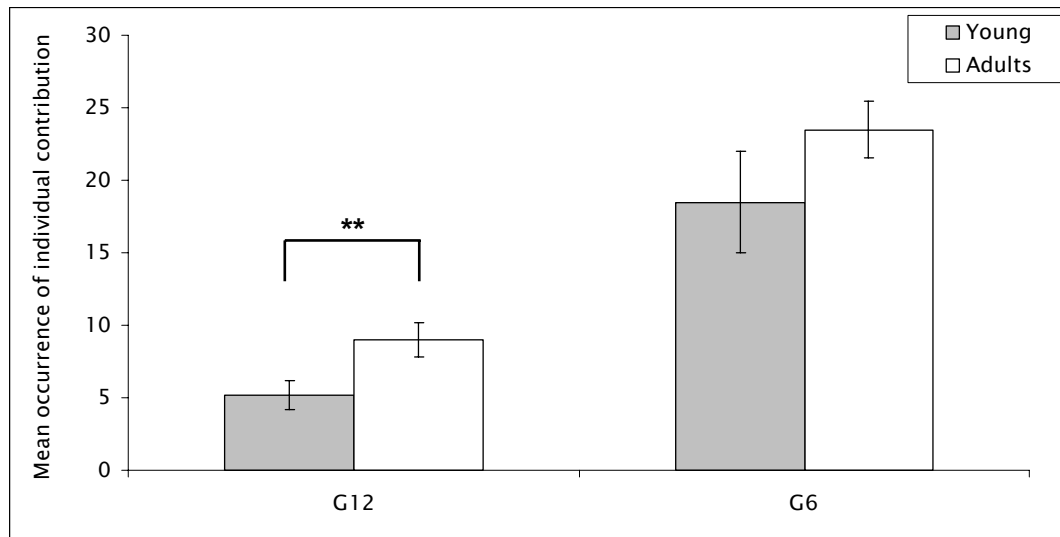


Fig.5- Involvement of individuals in the preliminary period according to age. Adults are individuals in their breeding group and juveniles are individuals that were still in their natal group. Mean occurrence indicates the mean number of preliminary period in which an adult or a juvenile participated. MB movements: Multiple-bout movements, SB movements: Single-bout movements. ** $p < 0.05$ (Mann-whitney test).

Discussion

This study highlighted that social status of the first and second movers had no effect on the speed of adhesion processes of both single-bout and multiple-bout movements despite contrasted ecological contexts (see Bourjade et al. *manuscript*). Nonetheless, first movers punctuated long movements with more pauses, which may be evidence of the occurrence of active coordination behaviours. Even if almost all individuals contributed at least once in preliminary periods and start attempts regardless of the type of movement, individuals' contributions appeared slightly skewed in favour of adult group members in two families. This bias points at a *partially shared consensus decision* as defined by Conradt & Roper (2005), where individuals' contributions, even if highly distributed among group members, are significantly concentrated on a specific class of individuals. In the two families studied, main first movers were adult females who tended to occupy peripheral spatial positions; they were older and higher-ranking in one family while they displayed lower exploration rates in the second one. Stallions did not contribute more than other group members during winter, but their involvement increased at the beginning of the breeding season, when they went with an increase of failed start attempts.

It had been reported that Przewalski horses' families matched their moving patterns to ecological contexts (Bourjade et al. *manuscript*). Single-bout movements were short, occurred

within same ecological areas that were freely accessible in contrast with multiple-bout movements that occurred to leave restricted access areas and involved activity changes and areas shifts. The latter were more costly and strongly slowed down by the increasing of individuals' contributions to preliminary periods and by group dispersion (Bourjade et al. *manuscript*). Here, we expected that individuals with high social status or herding stallion would be responsible for rapid adhesion in SB movements whereas active behaviours would lead to similar effects in MB movements. In fact, we did not find any effect of social status or of individual characteristics on the speed of adhesion processes of both types of movements.

We may consider age rather than dominance rank as proxy for social status because both variables were highly correlated in study groups like in other populations of horses (see Clutton-Brock et al. 1976; Wells & von Goldschmidt-Rotschild 1979; Heitor et al. 2006). Because of their herding behaviours, stallions are often held as leaders in feral horses (Feist & McCullough 1976). Here, pushed sub-groups moved quicker than usual, but we did not find any shortening of adhesion processes. Finally we expected that kin-related second movers could act as “helpers” since apparent coordinated start attempts were reported in monkeys (e.g. white-faced capuchins: Boinski & Campbell 1995; rhesus and Tonkean macaques, *Macaca mulatta* and *M. tonkeana*: C. Sueur, *unpublished data*), but neither these potential helpers significantly speed the adhesion up, nor did the total number of direct relatives of first movers. Overall, these results suggest that variability in adhesion lengths did not depend on first movers' characteristics, but rather on the adhesion responses of group mates. Rapid adhesion might act as a local enhancement process where individuals use public information - i.e. what the others do- to guide their own behaviour (Danchin et al. 2004). Slow adhesion would correspond to individuals actively contributing to collective decisions through social compromises.

Pausing and waiting performed by first movers (which are usually individuals at front position in horses: M. Bourjade, *unpublished data*) were previously reported by Tyler (1972) in New Forest ponies. In G6 group, pauses did not affect the duration of SB movements. This result was mostly due to the almost absence of pausing by the first mover during these short movements. Pausing could therefore act as a punctuation of the movements, allowing leading individuals to service social contacts with group mates; several authors see such behaviour as essential for group cohesion (Henzi et al. 1997; Leca et al. 2003; Couzin et al. 2005). This may indicate that first movers displayed active coordination and adjusted their behaviours to their group mates' responses, ensuring better compromises between them.

We showed that no specific group member was more efficient than others for launching both movement patterns while all individuals could contribute in preliminary periods and start attempts as well. Adults yet acted more often than juveniles. Two reasons may explain such a result. First, achieving a leader role may first result from a maturational process. Young animals would be unable to readily monitor their group mate and coordinate their movements, and conversely adult group members might inhibit the expression of such behaviours in juveniles. For instance, young males in their natal group rarely performed start attempts whereas they did significantly more often in bachelor groups (all-male groups) that containing young males and sometimes elderly stallions (M. Bourjade, *unpublished data*). In addition to the influence of age, the confounding effect of group composition might also occur as reported for lionesses (*Panthera leo*: Stander 1992) and bar-headed geese (Lamprecht 1992). Our results support this hypothesis since the young male in G6 group contributed more to leads than same-age peers in G12 group where more adults and sub-adults were present. We are aware that our conclusions are drawn from two families of the same population, however, and further field studies will be needed to assess their accuracy.

A second reason liable to explain our results, is that adult group members were more experienced in their environment and were more likely to lead the group in rewarding locations. As Conradt & Roper (2003) stressed it, the more decision-makers contribute, the more accurate should be the decision. But the principle of majority leading to more accurate decision (Conradt & Roper 2003; List 2004; Couzin et al. 2005) may be balanced by contrasted information storages among individuals, leading some of them (even a minority) to act more often as leaders as well as in collective decision-making processes in general (Prins 1996; Reeb 2000; Couzin et al. 2005; Sumpter 2006; Visscher & Seeley 2007). This phenomenon could be socially maintained since the social information acquired by followers (i.e. by following an experienced group mate) remains rewarding (Galef 1995).

Main fist movers were observed in the two studied families, what corroborated previous results in populations of feral horses (Tyler 1972; Berger 1977). They were adult females who tended to be old and high-ranking in both families. On the other hand, this relationship between age, dominance rank and tendency to lead was significant only in G12 group, for which both age and rank effects correlated with number of start attempts. We would argue that some kind of seniority would act as a guarantee when looking for rewarding ecological choices (see Reinhardt 1983; McComb et al. 2001). This hypothesis is in line with the negative correlation found between contributions to start attempts and exploration rates in

G6. This cancels out the potential confounding effect of age, which would mean that main first movers already knew their environment at best.

Several authors linked the tendency of individuals to lead animal groups with temperament correlates. In feral horses living in the Grand Canyon, for instance, Berger (1977) showed that leaders had a lower nervousness index than others, whereas the most nervous mares always triggered random flights when danger was immediate. Recent studies on golden shiners (Leblond & Reeb 2006) and Bighorn ewes (Réale & Festa-Bianchet, 2003) suggest that leader individuals are more risk-prone but such an effect remained to be confirmed. In our study, main first movers were peripheral individuals; a feature that could reveal risk-prone trends or rather a tendency for independence or “individualistic behaviour”, a trait already identified as a correlate for individuals starting collective movements (e.g. feral horses: Wells & von Goldschmidt-Rotschild, 1979; roe deers *Capreolus capreolus*: Gérard & Loisel 1995). Nonetheless, the first mover could also start recovering energetic losses as it was demonstrated for fishes (Rands et al. 2003), birds (Black 1988) and lactating females in mammals (Erhart & Overdorff 1999; Byrne 2000; Fischhoff et al. 2007). That led several authors to argue that leadership would be an alternative non-aggressive strategy of group mates which aims to increase their own foraging efficiency (Norton 1986; Boinski 1991; Erhart & Overdorff 1999; Trillmich et al. 2004) and fulfil a social role within their group (O. Petit, *unpublished data*). A recent study in plains zebras emphasized such interplay between reproductive state and habitual roles in harem movements, pointing at the fitness consequences of leadership roles in group decisions (Fischhoff et al. 2007). In our study groups, all mares were suited, preventing us to test the possible effect of the females' reproductive state on their contributions to start attempts.

Stallions' contribution was much highlighted in the past. It was viewed as making group mates feel secure through the dominant status and protecting roles of stallions (Feist & McCullough 1976; Berger 1977). In Przewalski horses, we found that stallions were no more involved in start attempts than other individuals and no more efficient to provoke adhesion responses in others during winter. Stallions yet started most movements by herding group members; a stallions-specific coercitive behaviour that gathers mares (Feist & McCullough 1976). Moreover, they strongly increased their contribution to moving patterns at the beginning of the breeding season, exerting this way stronger control over group movements at this period. The correlated increase of failed start attempts revealed the confounding function of herding behaviour; stallions would herd their group to avoid rivals while females -that always gave in- sometimes implemented group movements but frequently turned round.

Competitor avoidance is proposed as a cause of males' start attempts in other mammals too (Reinhardt 1983; Ehrart & Overdorff 1999; Trillmich et al. 2004). The males' flexibility and their contribution to collective movements invite to investigate the influence of reproductive contexts on group decisions and moving patterns.

Acknowledgments

We thank the MAVA Foundation and *Station Biologique de la Tour du Valat* for financial and logistic support. Particular thanks go to all the "Villaret observers": Maïc Moulinot, Lucie Wilkins and Marie-Sophie Delhing. Many thanks go to Claudia Feh for her helpful comments.

References

- Altmann J (1974) Observational study of behaviour: sampling methods. *Behaviour* 49:227-267
- Berger J (1977) Organizational system and dominance in feral horses in the Grand Canyon. *Behavioural Ecology and Sociobiology* 2:131-136
- Berger A, Scheibe K-M, Eichhorn K, Scheibe A, Streich J (1999) Diurnal and ultradian rhythms of behaviour in a mare group of Przewalski horse (*Equus ferus przewalskii*), measured through one year under semi-reserve conditions. *Applied Animal Behaviour Science* 64:1-17
- Black JM (1988) Preflight signaling in swans: a mechanism for group cohesion and flock formation. *Ethology* 79:143-157
- Boinski S (1991) The coordination of spatial position: a field study of the vocal behaviour of adult female squirrel monkeys. *Animal Behaviour* 41:89-102
- Boinski S, Campbell AF (1995) Use of trill vocalizations to coordinate troop movement among white-faced capuchins: a second field test. *Behaviour* 132:875-901
- Boinski S, Garber PA (2000) *On the move*. University of Chicago Press, Chicago
- Bourjade M, Thierry B, Petit O Decision-making processes in the collective movements of Przewalski horses (*Equus ferus przewalskii*): Influences of the environment. *submitted*
- Byrne RW (2000) How monkeys find their way: leadership, coordination, and cognitive maps of African baboons. In: Boinski S, Garber PA (eds) *On the move*. University of Chicago Press, Chicago, pp 491-518
- Clutton-Brock TH, Greenwood PJ, Powell RP (1976) Ranks and relationships in Highland ponies and Highland cows. *Zeitschrift für Tierpsychologie* 41:202-216

- Cohen J (1960) A coefficient of agreement for nominal scales. *Educational and Psychological Measurement* 20:37-46
- Conradt L, Roper TJ (2003) Group decision-making in animals. *Nature* 421:155-158
- Conradt L, Roper TJ (2005) Consensus decision making in animals. *Trends in Ecology and Evolution* 20:449-456
- Couzin ID, Krause J (2003) Self-organization and collective behavior of vertebrates. *Advances in the Study of Behavior* 32:1-75
- Couzin ID, Krause J, Franks NR, Levin SA (2005) Effective leadership and decision-making in animal groups on the move. *Nature* 433:513-516
- Danchin E, Giraldeau LA, Valone T, Wagner RH (2004) Public information: from nosy neighbors to cultural evolution. *Science* 305:487-491
- de Vries H, Netto WJ, Hanegraaf PLH (1993) MatMan: a program for the analysis of sociometric matrices and behavioural transition matrices. *Behaviour* 125:157-175
- de Vries H (1995) An improved test of linearity in dominance hierarchies containing unknown or tied relationships. *Animal Behaviour* 50:1375-1389
- Dumont B, Boissy A, Achard C, Sibbald AM, Erhard HW (2005) Consistency of animal order in spontaneous group movements allows the measurement of leadership in a group of grazing heifers. *Applied Animal Behaviour Science* 95:55-66
- Erhart E, Overdorff D (1999) Female coordination of group travel in wild *Propithecus* and *Eulemur*. *International Journal of Primatology* 20:927-940
- Feh C (1987) Etude du développement des relations sociales chez des étalons de race Camargue et de leur contribution à l'organisation sociale. In. Aix-Marseille University, Marseille, France
- Feist JD, McCullough DR (1976) Behaviour patterns and communication in feral horses. *Zeitschrift für Tierpsychology* 41:337-373
- Fischhoff IR, Sundaresan SR, Cordingley J, Larkin HM, Sellier MJ, Rubenstein DI (2007) Social relationships and reproductive state influence leadership roles in movements of plains zebra, *Equus burchellii*. *Animal Behaviour* 73:825-831
- Galef BG (1995) Why behaviour patterns that animals learn socially are locally adaptive. *Animal Behaviour* 49:1325-1334
- Gerard JF, Loisel P (1995) Spontaneous emergence of a relationship between habitat openness and mean group size and its possible evolutionary consequences in large herbivores. *Journal of Theoretical Biology* 176:511-522
- Heitor F, Oom MDM, Vicente L (2006) Social relationships in a herd of Sorraia horses: Part I.

- Correlates of social dominance and contexts of aggression. *Behavioural Processes* 73:170-177
- Henzi SP, Lycett JE, Piper SE (1997) Fission and troop size in a mountain baboon population. *Animal Behaviour* 53:525-535
- Holekamp KE, Boydston EE, Smale L (2000) Group travel in social carnivores. In: Boinski S, Garber PA (eds) *On the move*. University of Chicago Press, Chicago, pp 587-627
- Kappeler PM (2000) Grouping and movement patterns in Malagasy primates. In: Boinski S, Garber PA (eds) *On the move*. University of Chicago Press, Chicago, pp 470-490
- Krause J (1993) The relationship between foraging and shoal position in a mixed shoal of roach (*Rutilus rutilus*) and chub (*Leuciscus cephalus*): a field study. *Oecologia* 93:356-359
- Kummer H (1968) *Social organization of hamadryas baboons*. University of Chicago Press, Chicago
- Lamprecht J (1992) Variable leadership in bar-headed geese (*Anser indicus*): an analysis of pair and family departures. *Behaviour* 122:105-120
- Leblond C, Reeb SG (2006) Individual leadership and boldness in shoals of golden shiners (*Notemigonus crysoleucas*). *Behaviour* 143:1263-1280
- Leca JB, Gunst N, Thierry B, Petit O (2003) Distributed leadership in semifree-ranging white-faced capuchin monkeys. *Animal Behaviour* 66:1045-1052
- List C (2004) Democracy in animal groups: a political science perspective. *Trends in Ecology and Evolution* 19:168-169
- McComb K, Moss C, Durant SM, Baker L, Sayialel S (2001) Matriarchs as repositories of social knowledge in African elephants. *Science* 292:491-494
- Norton GW (1986) Leadership decision processes of group movement in yellow baboons. In: Else JG, Lee PC (Eds) *Primate ecology and conservation*. Cambridge University Press, Cambridge, pp 145-156
- Prins HHT (1996) *Ecology and behaviour of the African buffalo*. Chapman & Hall, London
- Rands SA, Cowlshaw G, Pettifor RA, Rowcliffe JM, Johnstone RA (2003) Spontaneous emergence of leaders and followers in foraging pairs. *Nature* 423:432-434
- Reale D, Festa-Bianchet M (2003) Predator-induced natural selection on temperament in bighorn ewes. *Animal Behaviour* 65:463-470
- Reeb SG (2000) Can a minority of informed leaders determine the foraging movements of a fish shoal? *Animal Behaviour* 59:403-409
- Reinhardt V (1983) Movement orders and leadership in a semi-wild cattle herd. *Behaviour*

83:251-264

- Romey WL (1996) Individual differences make a difference in the trajectories of simulated schools of fish. *Ecological Modelling* 92:65-77
- Schaller GB (1963) *The mountain gorilla: Ecology and behavior*. University of Chicago Press, Chicago
- Siegel S, Castellan NJ (1988) *Nonparametric statistics for the behavioral sciences*. McGraw-Hill, Singapore.
- Stander PE (1992) Cooperative hunting in lions: the role of the individual. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 29:445-454
- Sumpter DJT (2006) The principles of collective animal behaviour. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London: Series B* 361:5-22
- Trillmich J, Fichtel C, Kappeler PM (2004) Coordination of group movements in wild Verreaux's sifakas (*Propithecus verreauxi*). *Behaviour* 141:1103-1120
- Tyler SJ (1972) The behaviour and social organization of the New Forest ponies. *Animal Behaviour Monographs* 5:85-196
- Visscher P, Seeley T (2007) Coordinating a group departure: who produces the piping signals on honeybee swarms? *Behavioral Ecology and Sociobiology* 61:1615-1621
- Wells SM, von Goldschmidt-Rotschild B (1979) Social behaviour and relationships in a herd of camargue horses. *Zeitschrift Fur Tierzuchtung und Zuchtungsbiologie* 49:363-380
- Wrangham RW (1980) An ecological model of the evolution of female-bonded groups of primates. *Behaviour* 75:262-300

4.3. Conclusions

Les résultats de ce chapitre montrent que les déplacements des familles de chevaux de Przewalski reposent sur des processus collectifs plus larges que le simple déplacement simultané de tous les individus du groupe. Ces processus collectifs n'avaient jusqu'alors pas été étudiés chez le cheval. Les descriptions rapportées dans la littérature étaient centrées sur le rôle d'un individu « leader » emmenant le groupe (Tyler 1972 ; Feist & McCullough 1976 ; Berger 1977), sans que les déplacements soient envisagés comme résultant d'un processus collectif, i.e. impliquant plusieurs membres du groupe. Chez de multiples espèces, les travaux sont restés focalisés sur le rôle de leader, conduisant à occulter de nombreuses interactions sociales moins apparentes. Par exemple chez les gorilles de montagne, le mâle adulte est couramment considéré comme l'unique leader, usant de son statut hiérarchique dominant pour conduire le groupe (Schaller 1963), alors que d'autres auteurs ont décrits par la suite que des signaux vocaux émis par divers membres du groupe précèdent de fait les déplacements collectifs chez cette espèce (Stewart & Harcourt 1994).

Parmi les éléments majeurs ressortant de nos résultats, l'existence d'une période préliminaire précédant le départ suppose que le phénomène collectif débute en amont du déplacement lui-même et implique plusieurs individus actifs. Les chevaux s'éloignaient ou se postaient en périphérie du groupe parfois une heure avant le déclenchement du déplacement, induisant un système en deux étapes qui s'apparente à ce qui a été observé chez les abeilles (Visscher & Seeley 2007). Le temps mis par l'ensemble du groupe pour adhérer au déplacement était corrélé à la durée du déplacement.

Nos résultats montrent que les familles de chevaux de Przewalski usaient de deux types de déplacements, différant par la présence ou l'absence de pauses collectives, mais également par leurs durées, les distances parcourues, les contextes environnementaux et les modulations sociales auxquelles ils étaient soumis. Les déplacements sans pause (à phase unique) survenaient plus souvent au départ d'une zone écologique à large accès (combe, plaine) et donnaient lieu à peu de changements d'activités ou de zones écologiques. Ces déplacements étaient peu variables et plus courts que les déplacements comprenant des pauses (à phases multiples). Ces derniers survenaient plus fréquemment au départ d'une zone à accès limité (crête, point d'eau) et impliquaient plus souvent un changement d'activité, ainsi qu'un changement de zone écologique. Ils étaient également plus longs que les précédents et

d'autant plus lents que le nombre d'individus effectuant des comportements de préparation avant départ augmentait. Les phases préliminaires impliquant plus de trois préparateurs comprenaient toutes des éloignements dans des directions parallèles ou différentes, appuyées par l'adhésion d'autres individus du groupe. Cette phase s'apparente à la période de négociation observée chez les babouins hamadryas (Kummer 1968) ou les buffles africains (Prins 1996). Nos résultats peuvent s'expliquer par une plus grande difficulté des membres du groupe à atteindre un compromis quant au moment du départ et à la direction à choisir. Cela suggère que la qualité du site de départ influence le processus décisionnel collectif.

Nous n'avons trouvé aucune influence significative des caractéristiques du premier individu parti sur la durée nécessaire au groupe pour adhérer au déplacement, cependant le premier parti ponctuait les déplacements plus longs par ses pauses. Ce résultat indique que la variabilité du processus d'adhésion ne dépend pas tant du premier individu parti que de la réponse des membres du groupe. Celle-ci paraît influencée par le contexte environnemental ou la dispersion du groupe. Notre étude montre également que tous les membres d'une famille contribuaient à la préparation ou au départ d'un déplacement collectif, mais que les adultes étaient plus souvent impliqués que les jeunes. Cette large contribution au processus décisionnel correspond à la définition de Conradt & Roper (2005) de « *partially shared consensus decision* ». Dans chaque famille, certains individus s'engageaient plus que d'autres dans les départs. Il s'agissait des juments adultes, pas nécessairement dominantes, mais plus souvent périphériques aux groupes, ainsi que de l'étalon, mais en ce qui le concerne à la seule saison de reproduction.

L'ensemble de nos résultats montre que le terme de leadership dans le cas des déplacements collectifs des familles de chevaux n'a pas le sens qu'on lui a attribué jusqu'ici. Un seul individu leader n'est pas responsable de la synchronisation de tout le déplacement, ni de son déclenchement, ni même nécessairement de sa direction. De plus amples investigations sont nécessaires afin de mieux comprendre le lien entre la phase préliminaire et l'issue d'un déplacement collectif.

Chapitre 5- Discussion



Chapitre 5- Discussion générale

Au cours de ce travail, nous avons recherché les sources d'influences sociales que les chevaux utilisent pour former, mais aussi pour modifier leur comportement à différentes étapes de leur vie. Dans un premier temps, nous avons étudié le contexte social de développement des jeunes chevaux afin d'identifier le rôle de ces influences dans la sociogenèse, puis leurs conséquences lors de l'insertion sociale des mâles célibataires. Dans un deuxième temps, nous nous sommes concentrés sur les mécanismes de coordination sociale impliqués dans les déplacements collectifs des familles ainsi que sur les processus décisionnels sous-jacents.

Au terme de ce travail, plusieurs éléments de réponse se dessinent concernant la pertinence des sources d'influences sociales. Rappelons qu'à l'âge d'un ou deux ans, le comportement des chevaux peut être associé à certaines caractéristiques de leur groupe natal, comme la proportion de jeunes mâles ou le ratio jeune/adulte de la famille. Ces mêmes jeunes, selon leur âge, sont également susceptibles de moduler l'influence de leur environnement social au travers du développement de préférences pour certains partenaires. De même, la qualité des relations qu'ils entretiennent avec les congénères adultes d'une part, et les autres jeunes d'autre part, pourrait constituer deux voies d'influences sociales complémentaires, nécessaires à la sociogenèse. Notre étude expérimentale chez des jeunes chevaux domestiques confirme cette complémentarité. En l'absence d'adultes, les jeunes ne développent pas les mêmes relations entre eux que lorsque des adultes sont introduits temporairement dans les groupes, même en l'absence d'interactions privilégiées entre jeunes et adultes. De plus, les jeunes domestiques réagissent différemment face aux adultes et aux autres jeunes du groupe, avec des différences comparables à celles des relations élaborées par les jeunes chevaux de Przewalski envers leurs différents types de partenaires. Cette expérience suggère que les adultes représentent une influence sociale spécifique que les jeunes perçoivent en tant que telle et qui semble nécessaire au développement de leur comportement social.

Par ailleurs, les influences entre congénères adultes apparaissent au travers d'ajustements immédiats entre les membres des groupes dans les phénomènes collectifs. En effet, dans notre étude sur les déplacements collectifs, la phase préliminaire au déplacement implique des modifications spontanées du comportement (comportements primaires) ainsi que des réponses d'autres membres du groupe (comportements secondaires); l'ensemble

constituant des influences sociales fondées sur la somme des « initiation-adhésion » au sein du groupe. Les phases préliminaires aux déplacements ainsi que les décisions collectives qui y sont réalisées pourraient être entièrement fondées sur ces influences mutuelles entre les différents membres du groupe. Une étude dynamique de la phase préliminaire permettrait de valider statistiquement ces influences mutuelles.

Les influences exercées par les congénères pourraient également avoir des conséquences à long terme sur les compétences sociales des individus. Cet aspect longitudinal reste à explorer chez les chevaux. Toutefois, nous sommes en mesure de montrer que les asymétries de compétences sociales des étalons célibataires ont des conséquences sur leur succès reproducteur ultérieur. En outre, les étalons de faible rang hiérarchique, produisant moins de poulains, montrent des comportements sociaux complexes et hautement ritualisés. Cela indique que tous les étalons du groupe ont une capacité générale à développer des stratégies sociales appropriées. Pour les subordonnés, il pourrait s'agir d'alternatives non-agressives au recours à un haut rang hiérarchique. Par ailleurs, au sein des familles, les conséquences fonctionnelles des décisions prises collectivement en amont des déplacements sont plus difficilement quantifiables. Cependant, nos interprétations fondées sur l'estimation d'une forme de séniorité, ou d'une plus grande expérience chez les individus les plus âgés, suggèrent que certains individus seraient plus à même d'entraîner des bénéfiques, partagés ensuite par l'ensemble du groupe (e.g. McComb et al. 2001).

5.1. Les influences sociales dans la sociogenèse

Chez les jeunes chevaux de Przewalski, les relations spatiales préférentielles semblent assez stables. Elles n'évoluent ni avec l'âge des jeunes ni en fonction de la composition du groupe. En revanche, cette stabilité des préférences pour les partenaires spatiaux n'est pas observée chez les jeunes chevaux domestiques élevés en l'absence d'adultes. Or, les partenaires préférentiels des jeunes chevaux de Przewalski jusqu'à l'âge de deux ans, sont la mère ou un autre jeune du groupe. La présence de la mère est reconnue comme un facteur important dans le développement des préférences sociales chez de nombreuses espèces (e.g. chevaux domestiques : Araba & Crowell-Davis 1994 ; écureuils de Belding : Holmes & Mateo 1998 ; ongulés domestiques : Veissier et al. 1998). Cependant, l'absence de la mère

dans les groupes de jeunes chevaux domestiques ne peut être invoquée pour expliquer notre résultat. En effet lorsque des adultes non-apparentés sont introduits dans les groupes, les jeunes développent spontanément des préférences sociales entre eux ; un résultat concordant avec ce qui est observé chez les vachers à tête brune (White et al. 2002b) et les étourneaux (Poirier et al. 2004). Cela suggère que la présence d'adultes est essentielle à l'établissement de préférences sociales chez les jeunes chevaux de un et deux ans. Aussi, il paraît nécessaire de s'intéresser plus précisément à l'établissement de ces préférences sociales chez les chevaux. Chez les jeunes Przewalski, le père et les juments adultes sont spatialement évités par les jeunes indépendamment de leur âge, mais deviennent des partenaires préférentiels d'interactions chez les jeunes de deux ans. A l'inverse, à cet âge, la mère reste un partenaire spatial préférentiel bien que les interactions échangées avec elle diminuent. En revanche, les autres jeunes du groupe restent des partenaires spatiaux et d'interactions préférentiels quelque soit l'âge des jeunes. Chez les jeunes chevaux domestiques, les préférences sociales qui se développent lors de la présence d'adultes sont également dirigées vers les autres jeunes, de même que celles développées chez de jeunes oiseaux comme les vachers à tête brune (White et al. 2002b). L'ensemble de ces résultats soulève la question de savoir à quelles interactions sociales sont associées ces préférences sociales et en quoi les adultes et les jeunes interfèrent dans ces influences.

L'étude approfondie des relations entre jeunes chevaux en présence d'adulte versus en absence d'adulte peut amener certains éléments de réponse à cette question. Au sein de la famille, les jeunes chevaux de Przewalski développent des relations sociales diversifiées impliquant notamment du jeu social, des interactions agonistiques et affiliatives, de l'investigation sociale et des relations spatiales préférentielles quelque soit leur âge. Toutefois, lorsque la proportion de jeunes augmente dans le groupe, les relations spatiales deviennent plus sélectives et se traduisent par une augmentation des évitements significatifs et un rapprochement entre voisins ; un résultat également observé au sein des groupes de veaux lorsque leur taille augmente (Færevik et al. *in press*). Cette modification des relations spatiales s'accompagne d'une augmentation des interactions agonistiques chez les jeunes, qui pourrait éventuellement être la conséquence de cette proximité. Par ailleurs, ces taux supérieurs d'interactions agonistiques dans les groupes où les jeunes sont plus nombreux (i.e. les plus grands groupes) pourraient également être dus au fait que les jeunes, contrairement aux adultes, sont les partenaires principaux de ces interactions. Chez les veaux, l'augmentation de la sélectivité des partenaires spatiaux dans les larges groupes

s'accompagne, à l'inverse, d'une diminution des interactions agonistiques et d'une augmentation de l'activité (Færevik et al. *in press*). Plusieurs études rapportent par ailleurs une diminution des interactions agonistiques avec l'augmentation de la taille du groupe (Andersen et al. 2004 ; Estevez et al. 2003), parfois associée à une diminution corrélative des distances interindividuelles (Estevez et al. 2007). A l'inverse, les jeunes chevaux ne présentent pas de relations hiérarchiques clairement établies (Wells & Von Goldschmidt-Rotschild, 1979 ; Rho et al. 2004) et la surreprésentation de ces interactions pourrait servir l'établissement progressif de leur position hiérarchique.

En outre, en l'absence d'adulte, les jeunes chevaux domestiques présentent des fréquences d'interactions agonistiques plus élevées, une absence quasi-totale de relations préférentielles, de toilettages mutuels et de repos en position couchée. La surreprésentation des interactions agonistiques dans les groupes de jeunes sans adultes a été préalablement reportée chez les éléphants (Slotow et al. 2000) ainsi que les étourneaux (Henry et al. *manuscript*). De façon intéressante, les jeunes vachers élevés sans adulte présentent également un comportement atypique caractérisé par de faibles associations entre congénères et une faible compétition intraspécifique mais également par un comportement de cour différent (White et al. 2002b). En revanche, lorsque des individus adultes sont présents dans ces groupes, les jeunes développent des associations spatiales préférentielles, chantent moins mais orientent leurs interactions sociales vers les partenaires adéquats (White et al. 2002a,b). Similairement, chez nos jeunes chevaux domestiques, l'introduction temporaire d'adultes non apparentés provoque le développement de relations spatiales préférentielles, l'augmentation des interactions sociales positives et la diminution des interactions agonistiques. Les jeunes se mettent également à dormir en position couché, ce qui révèle un état de tranquillité (McCann et al. 1988 ; BenHajali et al. *in press*). Ces résultats chez les chevaux et les oiseaux suggèrent que les jeunes nécessitent la présence d'adultes pour exprimer un comportement social plus complexe et adéquat, et pour maîtriser les codes de la vie en groupe.

L'investigation de la relation directe entre le jeune et l'adulte complète notre compréhension du phénomène. Les jeunes chevaux de Przewalski entretiennent avec leur mère une relation essentiellement fondée sur des comportements affiliatifs tandis que la relation avec le père repose sur les conduites qu'il effectue et le snapping que les jeunes lui adressent. Chez les chevaux domestiques ou féroces, la mère est susceptible d'affecter le rang hiérarchique de son jeune (Feh 1990) et ses préférences sociales (Araba & Crowell-Davies, 1994 ; Weeks et al. 2000), et elle constitue un modèle privilégié pour le poulain (Henry et al.

2005). Selon les espèces de mammifères, les variations du comportement maternel affectent le développement neurobiologique des jeunes, leurs réactions ultérieures aux conditions stressantes ou leur futur comportement maternel (Meaney 2001 ; Fleming et al. 2002), le développement de préférences alimentaires (e.g. Thorhallsdóttir et al. 1990) ou encore le réseau de relations (e.g. Berman et al. 1997 ; Chauvin & Berman 2004) le rang hiérarchique (e.g. Bastian et al. 2003) et les compétences sociales (e.g. Fairbanks 1996). En revanche, les relations sociales avec le père sont moins bien connues chez les mammifères mais quelques études chez les rongeurs indiquent que sa présence favorise le développement comportemental des jeunes (Wynne-Edwards & Lisk 1989 ; Piovanotti et al. 2004). Chez les chevaux de Przewalski, Boyd (1988) reporte que les jeunes femelles de deux ans interagissent plus avec l'étalon de la famille lors de leur premier œstrus et que celui-ci répond de manière agressive. Dans notre étude, le père devient effectivement un partenaire préférentiel pour les jeunes de deux ans, mais la nature des relations sociales reste inchangée.

Rappelons qu'au sein de la famille de Przewalski, les femelles adultes autres que la mère sont spatialement évitées par les jeunes et le nombre d'interactions échangées avec elles est fonction de leur nombre dans le groupe. Parallèlement, le nombre d'interactions échangées avec d'autres jeunes de même âge ne varie pas en fonction de la disponibilité de ces partenaires. Les jeunes pourraient ainsi sélectionner activement des partenaires de même âge alors que les interactions avec les juments adultes seraient plus opportunistes et fonction de la probabilité de les rencontrer. En outre, les relations avec ces femelles reposent essentiellement sur les ruades ou menaces de ruade dirigées vers les jeunes. Chez les jeunes chevaux domestiques, les relations développées avec les adultes introduits dans les groupes sont également fondées sur les interactions agonistiques, alors que les jeunes échangent plus de jeu et de comportements affiliatifs entre eux. Ces similitudes dans les relations jeune-adulte entre chevaux domestiques et chevaux de Przewalski appuient le fait que les jeunes chevaux domestiques perçoivent le statut de l'individu *adulte* au moins autant, sinon plus que le statut de *nouvel individu* ; même si, seuls les effets d'une introduction parallèle d'individus de même âge permettraient de le confirmer. En présence d'adultes, les jeunes domestiques effectuent également de nouveaux comportements, typiquement adultes ou exclusivement observés envers des individus plus âgés (e.g. snapping : Crowell-Davis et al. 1985). L'interaction avec des individus adultes conduit également à un enrichissement du répertoire comportemental des jeunes mangabeys (Deputte & Quris 1996) et pourrait favoriser la sélection de l'adulte comme modèle social (Galef & Laland 2005).

De manière générale, nos résultats indiquent que les jeunes chevaux domestiques, privés de la diversité usuelle de leurs partenaires, ont besoin d'apprendre ou tout au moins, de rencontrer les stimulations sociales nécessaires à l'expression de certains comportements (Cf. Ladewig et al. 2005). Chez les chevaux de Przewalski, la richesse des relations entretenues entre jeunes ainsi que les réponses du père et des juments adultes aux sollicitations des jeunes pourraient constituer des voies d'influences sociales complémentaires pour leur apprentissage des règles de la vie sociale. Il est intéressant de noter qu'en présence d'adulte, les interactions agonistiques diminuent chez les jeunes chevaux domestiques, comme dans les familles de Przewalski où le ratio jeune/adulte est plus faible. Les adultes pourraient ainsi inhiber les interactions agonistiques chez les jeunes comme cela a été observé chez les éléphants (Slotow et al. 2000) ou les étourneaux (Henry et al. *manuscrit*). Toutefois, la diversité des classes d'âge pourrait également générer une hiérarchie de dominance plus claire (Christensen et al. 2002b ; Sigurjónsdóttir et al. 2003) ; l'âge et le rang étant des facteurs importants de la structuration des groupes chez les chevaux (Clutton-Brock et al. 1976 ; Kimura 1998). Cette structuration sociale même, pourrait constituer un élément majeur de stimulation dans l'environnement social précoce qui expliquerait par conséquent l'importance du ratio jeune/adulte dans la composition des groupes. Des manipulations expérimentales de la composition des groupes chez l'étourneau sansonnet ont montré que les jeunes en présence d'individus adultes continuent de partager le chant des individus de même âge (Poirier et al. 2004), excepté lorsque le jeune est en contact exclusif avec un adulte qui devient alors le tuteur de chant (Bertin et al. 2007). Par ailleurs, plusieurs études sur les oiseaux chanteurs ont montré que les associations spatiales préférentielles favorisaient le partage des motifs de chant (Hausberger et al. 1995 ; Freeberg 1999 ; Smith et al. 2002), suggérant que les préférences sociales ouvrent des voies privilégiées d'apprentissage social (White et al. 2002a). Chez les chevaux, le développement de préférences sociales chez les jeunes pourrait également agir comme un « filtre » social sur les influences potentielles de l'environnement social précoce.

Compte-tenu des variables sociales considérées dans cette étude, les jeunes chevaux ne présentent pas de différences sexuelles concernant les interactions sociales ni les préférences sociales. De manière similaire, Boyd (1988) n'avait pas mis en évidence de différence comportementale selon le sexe, excepté pour les jeunes femelles qui montraient plus de comportements agonistiques. Des différences selon le sexe dans le jeu social ou la relation à la mère ont été rapportées chez les poulains de Camargue (Wells & Von Goldschmidt-Rotschild, 1979; Duncan et al. 1984b), alors qu'elles étaient absentes chez les poneys Welsh

(Crowell-Davis 1985 ; Crowell-Davis et al. 1987). Toutefois, chez ces derniers, la durée et le type de jeu diffèrent selon le sexe même si la fréquence reste identique (Crowell-Davis et al. 1987). En outre, dans les familles où les jeunes femelles sont absentes ou rares, les jeunes Przewalski passent moins de temps en interactions sociales, suggérant que la mixité des sexes est également un facteur de stimulation sociale. Finalement, nos résultats montrent que l'interaction de la présence de jeunes et d'adultes de même que la mixité des sexes entre pairs sont sources d'importantes stimulations sociales dans la sociogenèse des jeunes chevaux. Ces éléments soulignent l'intérêt de manipuler le ratio jeune/adulte des groupes de chevaux et le sex-ratio des jeunes pour appréhender l'étude des influences sociales. Nous suggérons également que l'étude plus fine du choix des partenaires de jeu social permette de mieux cerner le rôle des autres jeunes dans la sociogenèse.

5.2. Effet des compétences sociales sur le succès reproducteur

Si les jeunes échangent fréquemment des interactions agonistiques dans leur groupe natal, ce n'est pas le cas des étalons dans les groupes de mâles célibataires. Ces derniers présentent une fréquence d'interactions agonistiques relativement faible comparée aux fréquences de jeu et de toilettage mutuel échangés au sein des groupes. Le jeu social est effectivement un comportement caractéristique des groupes de mâles célibataires (e.g. chevaux féraux : Hoffman 1985 ; chevaux de Przewalski : Boyd & Houpt 1994). Toutefois, nos observations présentent des différences avec celles de Hoffmann (1985) qui rapporte une croissance continue des interactions agonistiques chez les étalons entre trois et cinq ans ainsi qu'une décroissance du toilettage mutuel et du jeu social après trois ans. Dans la population de chevaux de Przewalski du Villaret, qui a évolué naturellement pendant dix années, les étalons célibataires montrent une nette prédominance pour le jeu social et une faible fréquence d'interactions agonistiques fortes (i.e. charge, poursuite), indépendamment de leur rang hiérarchique.

Par ailleurs, les étalons de haut rang, en contrôlant les effets de l'âge, produisent plus de poulains entre trois et six ans lorsqu'ils quittent le groupe natal et semblent donc bénéficier d'un avantage reproductif à être dominants. Quelques auteurs ont rapporté précédemment que les étalons dominants du groupe de mâles célibataires accédaient les premiers à la

reproduction (Feist & McCullough 1976) mais seule une étude sur les chevaux Camargue a montré qu'ils produisaient plus de poulains ultérieurement (Feh 1999). Chez les espèces polygynes, la compétition intra-sexuelle mène couramment à une répartition inégale des paternités au sein des populations (Clutton-Brock 1988 ; Roden et al. 2003 ; Alberts et al. 2006), souvent biaisées en faveur de quelques mâles (e.g. babouins de savane : Alberts et al. 2003). Une étude à long terme du pattern reproductif d'une population de babouins de savane met en évidence que la hiérarchie de dominance fonctionne comme une file d'attente (*queuing*) où les mâles attendent leur tour pour se reproduire. Nos résultats chez les étalons de Przewalski corroborent cette hypothèse. Par ailleurs, les auteurs rapportent également des événements de court-circuitage de cette file d'attente (*queue-jumping*) lorsque des mâles accèdent à la reproduction sans être les plus dominants (Alberts et al. 2003), par exemple au travers de la formation de coalitions.

De façon significative, notre étude montre que les étalons célibataires subordonnés échangent plus de rituels avec d'autres étalons que les individus dominants du groupe. Or, chez les babouins, des comportements ritualisés entre mâles apparaissent couramment dans la formation des alliances de reproduction (Stammbach, 1986). De plus, chez les chevaux de Camargue, des étalons célibataires de faible rang entretenant des relations préférentielles dans le groupe de célibataires peuvent former des alliances de reproduction (Feh 1999). Au sein de ces alliances, l'étalon subordonné de la paire échange plus de rituels avec les étalons rivaux. Aussi, les rituels échangés entre les étalons de Przewalski pourraient être un mécanisme sous-jacent à la formation d'alliances de reproduction chez les chevaux.

Ces rituels sont des séquences de comportements complexes et hautement ritualisés résultant d'une ontogenèse longue qui aboutit généralement lors de la période de célibat des étalons entre trois et cinq ans (Hoffmann 1985). Cette période de célibat en groupes de mâles, transitoire entre la maturité sexuelle et sociale, est reconnue comme primordiale dans le développement des comportements spécifiquement mâles. Les jeunes éléphants par exemple, rejoignent des groupes de mâles où ils apprennent des individus plus âgés comment s'orienter et communiquer correctement (Bradshaw & Schore 2007). Parmi les hypothèses fonctionnelles de la formation des groupes de mâles (meilleure détection des femelles et des prédateurs, formation d'alliances de reproduction, évaluation des capacités compétitives etc. : Cf. Waterman 1997), celle de la transmission sociale d'informations entre les générations paraît fondamentale dans cette phase de la sociogenèse. Chez les chevaux, les groupes de

mâles célibataires pourraient reposer sur une ségrégation sociale des sexes transitoire, permettant cette phase importante du développement. Enfin, il serait intéressant de comprendre dans quelle mesure les influences sociales précoces affectent le rang hiérarchique des étalons célibataires ainsi que la mise en place des rituels entre étalons. Il semble également nécessaire de rechercher si la fonction réelle des rituels s'apparente plus à un rôle de régulation sociale et/ou à la formation des alliances entre étalons subordonnés.

5.3. Les déplacements collectifs des familles

L'étude des déplacements collectifs des familles de chevaux de Przewalski procure un nouvel axe de réflexion sur les mécanismes et les rôles des influences sociales au sein du groupe. L'étude des interactions sociales précédant les déplacements de groupe, indique l'existence de différents types de décision collective chez les chevaux, susceptibles d'être affectés par les motivations individuelles, elles-mêmes influencées par les conditions environnementales.

Tout d'abord, le phénomène collectif dépasse le déplacement lui-même. En effet, il repose sur un processus en deux temps comprenant d'abord une phase préliminaire, puis le départ d'un individu du groupe et l'adhésion des membres du groupe qui s'ensuit. Lors de la phase préliminaire, les chevaux effectuent des éloignements spontanés ou prennent des postures périphériques dans des directions différentes ou parallèles. Les comportements apparaissant pour la première fois dans une direction donnée (primaires) sont en général effectués par des adultes, tandis que les jeunes sont plus susceptibles de suivre en réponse (secondaires). Après le départ, le temps mis par l'ensemble du groupe pour adhérer au déplacement corrèle avec la durée totale du déplacement. De tels processus comportant une phase préliminaire précédant le déplacement ont été décrits chez les babouins hamadryas et les buffles africains et interprétés comme des processus collectifs de prise de décision (Kummer 1968 ; Prins 1996). En outre, chez les babouins de savane (Norton 1986) de même que chez les abeilles (Visscher & Seeley 2007), les comportements préliminaires semblent servir à la préparation des membres du groupe. Chez les chevaux de Przewalski, les comportements préparatoires peuvent, avant un déplacement à phases multiples (avec des pauses), ralentir l'adhésion des membres du groupe alors qu'ils n'ont pas d'effet sur les

déplacements à phase unique (sans pause). Dans l'ensemble, les comportements de préparation, de départ et d'adhésion des membres du groupe impliquent la participation active et simultanée de plusieurs individus et écartent par conséquent l'hypothèse d'un seul individu responsable du mouvement et de sa coordination.

Par ailleurs, nous avons montré que les chevaux adultes participaient plus à la phase préliminaire et effectuaient plus de départs que les jeunes, même si tous étaient susceptibles de le faire. Les motivations individuelles pour se déplacer, c'est-à-dire quitter un site pour un autre, pourraient reposer sur des besoins physiologiques (e.g. poissons : Krause 1993 ; Cygnes chanteurs ou de Bewick : Black 1988) ou être liées à l'état reproductif des individus comme cela a été mis en évidence chez les zèbres de plaines (Fischhoff et al. 2007). Dans notre étude, nous n'avons pu comparer l'état reproductif des juments par manque de variabilité inter-individuelle. En revanche, nous avons exploré l'effet de la saison de reproduction sur la contribution de l'étalon aux déplacements collectifs. En début de saison de reproduction, l'étalon effectue plus de départs de déplacements collectifs, accompagnés de plus d'échecs. Ce phénomène s'explique probablement par la double fonction de la conduite effectuée par le mâle : éloigner ses juments d'un mâle concurrent ou les rassembler, et initier un déplacement en poussant son groupe (Feist & McCullough 1976; Berger 1977). Cependant, cela illustre également qu'il n'est pas simple d'imposer un déplacement à un groupe entier même par l'usage d'un comportement coercitif. Aussi, il n'est pas étonnant que certains individus, parmi les plus âgés, soient plus souvent responsables du départ que d'autres. Cette forme de séniorité, dépendante de l'âge ou du statut social, pourrait impliquer une meilleure connaissance de l'environnement par les individus les plus âgés. Ces derniers seraient dès lors, susceptibles de faire de meilleurs choix écologiques dont les bénéfices seraient ensuite partagés par l'ensemble des membres du groupe (Cf. Reinhardt 1983; McComb et al. 2001).

En outre, nous nous sommes intéressés à la réaction des animaux face à un stimulus spatial effectué par un de leur congénère pour explorer les mécanismes sous-jacents aux processus décisionnels collectifs dans les familles de chevaux. Dans le cas d'un processus auto-organisé, nous nous attendions à ce que tous les individus obéissent à la même règle locale. Indépendamment, l'observation de différentes réactions de la part des individus face à un même stimulus était attendue dans le cas de conflits d'intérêt nécessitant la réalisation d'un compromis. Nos résultats montrent que lors de la phase préliminaire, les chevaux ne réagissent pas de la même manière à un comportement préparatoire primaire. Certains

individus suivent immédiatement en réponse ou après un délai ; d'autres se positionnent dans une direction parallèle ou différente. Ceci confirme que les chevaux effectuent probablement un compromis entre leurs motivations personnelles et le maintien de la cohésion du groupe. Par ailleurs, d'un point de vue méthodologique, il semblerait que des conditions environnementales contrastées précédant le déplacement permettent une meilleure mise en évidence de la réalisation d'un compromis. En effet, les déplacements à phase unique, peu variables, courts et sans enjeu écologique majeur ne sont modulés que par le départ de plusieurs individus en sous-groupes qui accélèrent ainsi l'adhésion au déplacement. L'adhésion rapide des membres du groupe à ces déplacements s'apparenterait plus volontiers à une réponse mimétique, comme cela a été observé chez les capucins moines (Meunier et al. 2006). Toutefois, il n'est pas exclu qu'un compromis, effectué lors de la phase préliminaire, précède une réponse facilitée socialement lors de l'adhésion au déplacement. En revanche, les déplacements à phases multiples, plus longs et impliquant des enjeux écologiques plus importants, sont affectés avant le départ par plusieurs facteurs sociaux et spatiaux. Ces déplacements surviennent préférentiellement au départ d'une zone écologique à accès limité (comme le point d'eau ou les crêtes), sur laquelle il peut sembler coûteux de revenir. En effet, le parc comprenait un seul point d'eau pour 380ha et trois crêtes pour lesquelles la montée peut sembler coûteuse. Les comportements préparatoires à ces déplacements ainsi que le nombre d'individus préparateurs impliqués dans la phase préliminaire retardent l'adhésion des suiveurs et ralentissent le déplacement. Par ailleurs, la durée de ces déplacements est d'autant plus longue que la dispersion du groupe est grande avant le départ, et que le premier individu parti effectue de pauses durant le déplacement. L'ensemble de ces résultats suggère que le groupe est plus réticent à quitter une zone rare ou présentant une ressource importante (point d'eau). Cette réticence se traduirait par une forte dispersion, une phase préliminaire où se réalise un compromis, explicité par les comportements divergents des individus et le ralentissement qu'ils produisent et enfin, par un déplacement ponctué de pauses individuelles et collectives.

L'influence directe de l'environnement sur les processus collectifs de décision a été mise en évidence notamment chez les cygnes chanteurs qui signalent pendant plus ou moins de temps leur envol, en fonction de leur destination (Black 1988). Par ailleurs, cette question est largement étudiée chez les herbivores dans le contexte de la théorie optimale d'approvisionnement (Charnov 1976). En effet, les herbivores semblent quitter un site hétérogène de façon prématurée en comparaison de ce qui est attendu d'après la théorie

optimale d'approvisionnement (Parsons & Dumont 2003). La décision de partir relève d'un compromis entre des facteurs sociaux, comme le fait de suivre un congénère, et de nombreux facteurs liés à l'attractivité du site (Dumont et al. 2002; Boissy & Dumont 2002). Une étude récente montre que le rang hiérarchique des moutons interfère avec leurs informations personnelles sur la qualité des sites ainsi que sur leur recours à l'information sociale dans la décision de quitter un site (Hewitson et al. 2007). Néanmoins, ces études ne nous informent pas sur le phénomène collectif dans sa globalité. Chez les chevaux de Przewalski, la décision de quitter un site dont l'accès est limité se traduit par la modulation sociale du processus collectif de prise de décision et permet de mettre en évidence l'existence d'un compromis entre les membres du groupe.

Finalement, la question d'un processus décisionnel individuel ou collectif peut sembler quelque peu triviale dès lors que nous l'avons abordée initialement en tant que phénomène collectif. Toutefois, les études sur le leadership ont longtemps été orientées sur des processus « despotiques », relevant de la décision d'un seul individu, car il n'y avait pas de preuve de processus plus « démocratiques » reposant sur la distribution du processus décisionnel entre les différents membres du groupe (Conradt & Roper 2003). Or, il semblerait que l'implication d'un seul individu mène à des décisions extrêmes moins profitables à l'ensemble des membres du groupe (Conradt & Roper 2003), à l'inverse des décisions prises par la majorité du groupe (Conradt & Roper 2003 ; List 2004). Toutefois, ces dernières sont susceptibles d'être parfois moins adaptées si certains individus sont mieux informés que d'autres sur leur environnement (Reebs 2000 ; Couzin et al. 2005). Aussi, nous suggérons, comme Conradt & Roper (2005) l'ont préalablement souligné, que la question pertinente n'est pas tant de savoir s'il s'agit d'une décision individuelle ou collective mais plutôt d'identifier le degré de participation des membres du groupe dont dépend le processus décisionnel. Dans leur récente synthèse, ces auteurs proposent que les animaux effectuent des *décisions par consensus*, lorsqu'ils choisissent entre deux situations mutuellement exclusives dans le but spécifique d'atteindre un consensus. Cependant, leur définition n'explicite pas la réalisation d'un compromis par les animaux et ne paraît pas opérationnelle au regard des comportements qui sont responsables de ce phénomène chez les individus. Par ailleurs, le consensus peut impliquer la participation active de plusieurs membres du groupe, de même que l'acceptation passive de plusieurs membres du groupe, et fédère ainsi différents patterns de comportements collectifs. Or, nos résultats suggèrent qu'il est pourtant pertinent de mettre en évidence la réalisation d'un compromis, qui semble plus discriminant que le consensus. La distinction

entre des processus passifs, de type mimétique et ceux impliquant des compromis sociaux, permettrait une investigation plus facilitée de leur juxtaposition probable au sein des phénomènes collectifs du monde animal.

Cependant, même si nos résultats proviennent de deux familles d'une même population et que les caractéristiques des déplacements et de leurs modulations sont susceptibles de varier selon l'environnement, il semble nécessaire de souligner l'importance des interactions précédant le déplacement et la manière dont elles peuvent révéler le processus décisionnel collectif. Une analyse dynamique des phases préliminaires et d'adhésion aux déplacements permettrait une meilleure compréhension des processus impliqués. Il paraît plausible en effet qu'un lien dynamique unisse ces deux phases ou que des processus mimétiques se juxtaposent à la réalisation d'un compromis dans les déplacements collectifs des chevaux.

5.4. Perspectives

Si les influences sociales étudiées de manière transversale dans l'ensemble de ce travail se montrent utiles à l'acquisition de compétences sociales chez les jeunes, puis à celle d'un statut social et finalement permettent la coordination des individus dans les phénomènes collectifs ; un certain nombre d'aspects pourraient être explorés afin de mieux comprendre leur fonctionnement.

La sélection graduelle des partenaires d'interactions effectuée par le jeune pourrait traduire la recherche de certaines stimulations nécessaires au développement social. Dans cette perspective, deux questions fondamentales pour la compréhension de la sociogenèse émergent chez les jeunes chevaux. L'apprentissage des jeunes au contact direct de leurs partenaires devrait être plus amplement exploré dans la construction longitudinale des relations sociales du jeune lors de la sociogenèse. La quantification des réponses comportementales des partenaires jeunes et adultes aux sollicitations du jeune permettrait dans un premier temps de différencier le type de relation instaurée. Par ailleurs, l'étude longitudinale des interactions et celle de l'évolution parallèle des relations spatiales envers les différents partenaires permettraient de mieux appréhender la façon dont le jeune intègre les réponses comportementales de ses partenaires. Par exemple, les jeunes Przewalski de un an échangent des toilettages mutuels avec les autres jeunes, alors que les jeunes de deux ans se

toiletent préférentiellement avec leur mère. Par ailleurs, les séquences de toilettage mutuel observées chez les jeunes chevaux domestiques se sont révélées totalement désordonnées et asynchrones, laissant suggérer la nécessité d'un apprentissage de ce comportement complexe chez les jeunes chevaux. L'étude de l'évolution de cette interaction sociale (de même que celle d'autres interactions sociales essentielles) entre le jeune et ses différents partenaires pourrait fournir des éléments importants sur les mécanismes d'apprentissage social impliqués dans la sociogenèse, mais aussi sur les stimulations nécessaires pour le développement de compétences sociales adéquates.

En outre, une étude plus fine de la sélection des partenaires de jeu social permettrait sans doute de mieux cerner le rôle des autres jeunes dans la sociogenèse. En effet, nous n'avons mis en évidence aucune différence selon le sexe des jeunes dans leurs interactions, ni leurs préférences sociales. Toutefois, l'observation suggère que des différences dans le jeu social, si elles n'existent pas dans les fréquences de jeu, devraient apparaître dans la qualité des interactions utilisées par les mâles et les femelles, de même que dans la durée et la structure des séquences. Le jeu est une activité motrice, sans but apparent, dans laquelle les schémas moteurs issus d'autres contextes fonctionnels identifiables peuvent apparaître modifiés ou altérés dans leur enchaînement temporel (Bekoff & Allen, 1998). Il offre potentiellement la possibilité aux individus de renforcer leurs liens sociaux (Bekoff & Byers, 1998) mais aussi de tester leurs propres capacités physiques et celles de leurs partenaires (Fagen, 1981). Le jeu développerait l'habileté motrice et cognitive, favoriserait l'innovation et la flexibilité comportementale (Fagen, 1981) et induirait un apprentissage latent de l'environnement (McDonnell & Poulin, 2002). Par ailleurs, il est également considéré comme un entraînement physique (Fagen & George, 1977). Toutefois, si le jeu promeut l'exagération, la répétition et l'imprévisibilité des actes moteurs, il n'en est pas moins un comportement élaboré et construit dont l'étude par des modèles dynamiques fait, jusqu'ici, défaut, de même que la quantification, et l'élaboration de techniques fiables de description du mouvement (Fagen, 1981). Dans nos futures études, l'investigation de la structure interne des séquences de jeu social selon l'âge et le type de partenaire des jeunes chevaux de Przewalski pourrait révéler différents types d'entraînement social entre jeunes. Par la suite, il serait de tout intérêt d'évaluer dans quelle mesure les tactiques de jeu présentées par les jeunes mâles sont en rapport avec les tactiques de combat qu'ils utilisent à l'âge adulte. Cette hypothèse d'entraînement (i.e. *practice hypothesis*) à la réalisation de comportements adultes stipule qu'à terme, la qualité du jeu social pourrait influencer sur les conséquences fonctionnelles présumées dans les comportements adultes analogues.

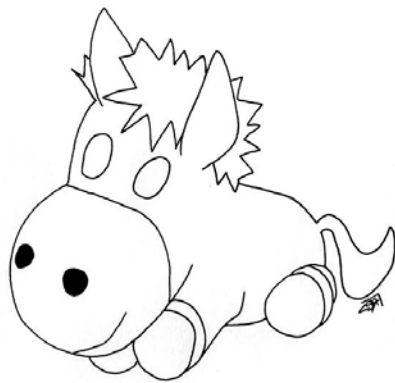
L'ensemble des travaux présentés jusqu'ici met en évidence une différenciation des relations sociales chez les chevaux dès leur plus jeune âge et suggère une forte influence de ces relations dans la structuration sociale des groupes. Or, cela pourrait représenter un important facteur de modulation des processus décisionnels collectifs chez les animaux. Les futures études devraient s'attacher à la structuration socio-spatiale des groupes lors des différentes phases des déplacements collectifs des familles de chevaux afin de comprendre dans quelle mesure les relations sociales établies au sein des groupes sont susceptibles d'interférer dans le processus collectif. Par exemple, l'influence du rang hiérarchique des moutons sur la tendance d'un individu à suivre un partenaire qui s'éloigne interfère avec l'utilisation de l'information sociale dans la décision du départ (Hewitson et al. 2007). Chez les chevaux, les relations d'affinité ou de dominance pourraient inciter certains individus à adhérer plus ou moins rapidement au déplacement de même qu'affecter leur participation active au processus décisionnel collectif.

5.5. Conclusion générale

Les différents aspects explorés et développés au cours de ce travail apportent une meilleure compréhension des influences sociales intra- et intergénérationnelles au sein des groupes sociaux ainsi que de leurs conséquences sur l'acquisition des compétences sociales et le fonctionnement des groupes. Nos résultats contribuent à prouver l'importance du contexte social précoce sur le développement social de l'individu, et donnent un aperçu de la complexité des interférences entre les différentes influences sociales présentes au sein du groupe. Le rôle de la présence d'adulte dans le développement comportemental des jeunes représente un champ primordial d'investigation pour les futures études dans ce domaine. La transmission verticale de l'information sociale semble en effet essentielle dans la sociogenèse et pourrait affecter les compétences sociales des individus à long terme. Par ailleurs, ces compétences sociales revêtent une importance particulière dans la capacité des animaux à exploiter collectivement leur environnement, et permettent la réalisation de compromis entre leurs motivations individuelles et la cohésion du groupe. De la même manière, l'investigation plus fine des dynamiques sociales sous-tendant les processus décisionnels collectifs, par le biais de la modélisation des interactions sociales précédant les déplacements collectifs, permettrait une meilleure compréhension des poids individuels dans le processus décisionnel.

Il semble opportun à l'avenir de manipuler la qualité des conditions environnementales, ainsi que l'information détenue par les différents individus du groupe afin de mieux comprendre l'utilisation de la connaissance sociale au sein du groupe et les bénéfices qu'elle pourrait entraîner pour ses membres.

Références bibliographiques



Références bibliographiques

- Alberts SC, Buchan JC, Altmann J (2006) Sexual selection in wild baboons: from mating opportunities to paternity success. *Animal Behaviour* 72:1177-1196
- Alberts SC, Watts HE, Altmann J (2003) Queuing and queue-jumping: long-term patterns of reproductive skew in male savannah baboons, *Papio cynocephalus*. *Animal Behaviour* 65:821-840
- Altmann J (1974) Observational study of behaviour: Sampling methods. *Behaviour* 49:227-267
- Altmann J (1980) Baboon mothers and infants. Chicago University Press, Chicago
- Andersen IL, Naevdal E, Bakken M, Boe KE (2004) Aggression and group size in domesticated pigs, *Sus scrofa*: when the winner takes it all and the loser is standing small. *Animal Behaviour* 68:965-975
- Araba BD, Crowell-Davis SL (1994) Dominance relationships and aggression of foals (*Equus caballus*). *Applied Animal Behaviour Science* 41:1-25
- Ballou JD (1994) Chapter 6. Population biology. In: Boyd L, Houpt KA (eds) Przewalski's horse. The history and biology of an endangered species. State University of New York Press, New York, pp 93-114
- Baptista LF, Gaunt SLL (1997) Social interaction and vocal development in birds. In: Snowdon CT, Hausberger M, editors. Social influences on vocal development. Cambridge: Cambridge University Press. pp. 23-40.
- Bashaw MJ, Bloomsmith MA, Maple TL, Bercovitch FB (2007) The Structure of Social Relationships Among Captive Female Giraffe (*Giraffa camelopardalis*). *Journal of Comparative Psychology* 121:46-53
- Bastian ML, Sponberg AC, Suomi SJ, Higley JD (2003) Long-term effects of infant rearing condition on the acquisition of dominance rank in juvenile and adult rhesus macaques (*Macaca mulatta*). *Developmental Psychobiology* 42:44-51
- Bateson PPG, Martin P (1993) Measuring behaviour, an introductory guide. Cambridge University Press, Cambridge
- Beecher MD, Stoddard PK, Campbell ES, Horning CL (1996) Repertoire matching between neighbouring song sparrows. *Animal Behaviour* 51:917-923
- Bekoff M (1977) Mammalian Dispersal and Ontogeny of Individual Behavioral Phenotypes.

American Naturalist 111:715-732

- Bekoff M (1981) Mammalian sibling interactions. Genes, facilitative environment, and the coefficient of familiarity. In: Gubernick DJ, Klopfer PH (eds) Parental care in mammals. Plenum Pub Corp, New York
- Bekoff M, Allen C (1998) Intentional communication and social play: how and why animals negotiate and agree to play. In: Bekoff M, Byers JA (eds) Animal Play: Evolutionary, Comparative, and Ecological Perspectives. Cambridge University Press, Cambridge, pp 97-114
- Bekoff M, Byers JA (1998) Animal Play: Evolutionary, Comparative, and Ecological Perspectives. Cambridge University Press, Cambridge
- Benhajali H, Richard-Yris M-A, Leroux M, Ezzaouia M, Charfi F, Hausberger M A note on the time budget and social behaviour of densely housed horses: A case study in Arab breeding mares. Applied Animal Behaviour Science In Press, Corrected Proof
- Berger J (1977) Organizational system and dominance in feral horses in the grand canyon. Behavioural ecology socio-biology 2:131-136
- Berger J (1986) Wild horses of the great basin. University of Chicago press, Chicago
- Berman CM (1982) The ontogeny of social relationships with group companions among free-ranging infant rhesus monkeys I. Social networks and differentiation. Animal Behaviour 30:149-162
- Berman CM, Rasmussen KLR, Suomi SJ (1997) Group size, infant development and social networks in free-ranging rhesus monkeys. Animal Behaviour 53:405-421
- Bertin A, Hausberger M, Henry L, Richard-Yris M-A (2007) Adult and peer influences on starling song development. Developmental Psychobiology 49:362-374
- Black JM (1988) Preflight signaling in swans: a mechanism for group cohesion and flock formation. Ethology 79:143—157
- Bøe KE, Færevik G (2003) Grouping and social preferences in calves, heifers and cows. Applied Animal Behaviour Science 80:175-190
- Boinski S (1991) The coordination of spatial position: a field study of the vocal behaviour of adult female squirrel monkeys. Animal Behaviour 41:89-102
- Boinski S, Campbell AF (1995) Use of trill vocalizations to coordinate troop movement among white-faced capuchins: a second field test. Behaviour 132:875-901
- Boinski S, Garber PA (2000) On the Move. University of Chicago Press, Chicago
- Boissy A, Le Neindre P (1990) Social influences on the reactivity of heifers: Implications for learning abilities in operant conditioning. Applied Animal Behaviour Science 25:149-

- Boissy A, Dumont B (2002) Interactions between social and feeding motivations on the grazing behaviour of herbivores: sheep more easily split into subgroups with familiar peers. *Applied Animal Behaviour Science* 79:233-245
- Bon R (1991) Trajectoires sociales chez le Mouflon de Corse: rôle des processus d'attachement dans la sociogénèse. In: Université Paul Sabatier, Toulouse
- Bon R, Campan R (1996) Unexplained sexual segregation in polygamous ungulates: a defense of an ontogenetic approach. *Behavioural Processes* 38:131-154
- Bonnie KE, Earley RL (2007) Expanding the scope for social information use. *Animal Behaviour* 74:171-181
- Bouman I, Bouman J (1994) Chapter 2. The history of Przewalski's horse. In: Boyd L, Houpt KA (eds) *Przewalski's horse. The history and biology of an endangered species*. State University of New York Press, New York, pp 5-38
- Boyd L, Bandi N (2002) Reintroduction of takhi, *Equus ferus przewalskii*, to Hustai National Park, Mongolia: time budget and synchrony of activity pre- and post-release. *Applied Animal Behaviour Science* 78:87-102
- Boyd L, Houpt KA (1994) *Przewalski's horse. The history and biology of an endangered species*. State University of New York Press, New York
- Boyd L, Keiper R (2005) Behavioural ecology of feral horses. In: Mills D, McDonnell S (eds) *The domestic horse. The evolution, development and management of its behaviour*. Cambridge University Press, Cambridge, pp 55-82
- Boyd LE (1988) Ontogeny of behavior in Przewalski horses. *Applied Animal Behaviour Science* 21:41-69
- Bradshaw GA, Schore AN (2007) How Elephants are Opening Doors: Developmental Neuroethology, Attachment and Social Context. *Ethology* 113:426-436
- Byrne RW (2000) How monkeys find their way: Leadership, coordination, and cognitive maps of African baboons. In: Boinski S, Garber PA (eds) *On the Move*. University of Chicago Press, Chicago, pp 491-518
- Byrne RW, Whiten A, Henzi SP (1990) Social relationships of mountain baboons: Leadership and affiliation in a non-female-bonded monkey. *American Journal of Primatology* 20:313-329
- Calhim S, Shi J, Dunbar RIM (2006) Sexual segregation among feral goats: testing between alternative hypotheses. *Animal Behaviour* 72:31-41
- Camazine S, Deneubourg J-L, Franks NR, Sneyd J, Theraulaz G, Bonabeau E (2001) Self-

- organization in biological systems. Princeton University, Princeton
- Cameron E, Linklater W, Stafford K, Minot E (2003) Social grouping and maternal behaviour in feral horses (*Equus caballus*): the influence of males on maternal protectiveness. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 53:92-101
- Cameron E, Linklater W, Stafford K, Minot E (2003) Social grouping and maternal behaviour in feral horses (*Equus caballus*): the influence of males on maternal protectiveness. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 53:92-101
- Cameron EZ, du Toit JT (2005) Social influences on vigilance behaviour in giraffes, *Giraffa camelopardalis*. *Animal Behaviour* 69:1337-1344
- Chalmers N (1979) Dominance and subordinancy. In: Arnold E (ed) *Social behaviour in primates*, London, pp 160-184
- Charnov EL (1976) Optimal foraging, the marginal value theorem. *Theoretical Population Biology* 9:129-136
- Chase ID (1982) Behavioral Sequences During Dominance Hierarchy Formation in Chickens. *Science* 216:439 - 440
- Chase ID, Tovey C, Spangler-Martin D, Manfredonia M (2002) Individual differences versus social dynamics in the formation of animal dominance hierarchies. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 99:5744-5749
- Chauvin C, Berman CM (2004) Intergenerational transmission of behavior. In: Thierry B, Singh M, Kaumanns W (eds) *Macaque Societies: A Model for the Study of Social Organization*. Cambridge University Press, Cambridge, pp 434
- Christal J, Whitehead H (2001) Social Affiliations within Sperm Whale (*Physeter macrocephalus*) Groups. *Ethology* 107:323-340
- Christensen JW, Ladewig J, Sondergaard E, Malmkvist J (2002a) Effects of individual versus group stabling on social behaviour in domestic stallions. *Applied Animal Behaviour Science* 75:233-248
- Christensen JW, Zharkikh T, Ladewig J, Yasinetskaya N (2002b) Social behaviour in stallion groups (*Equus przewalskii* and *Equus caballus*) kept under natural and domestic conditions. *Applied Animal Behaviour Science* 76:11-20
- Clark AB, Ehlinger TJ (1987) Pattern and adaptation in individual behavioral differences. In: Bateson PPG, Klopfer PH (eds) *Perspectives in Ethology*, vol 7. Plenum Press, New York, pp 1-47
- Clutton-Brock TH (1988) *Reproductive success*. University of Chicago Press, Chicago
- Clutton-Brock TH, Albon SD, Guinness FE (1988) *Reproductive success in male and female*

- red deer.-. In: Clutton-Brock TH (ed) Reproductive Success. University of Chicago Press, Chicago, pp 235-343
- Clutton-Brock TH, Greenwood PJ, Powell RP (1976) Ranks and relationships in Highland ponies and Highland cows. *Z. Tierpsychol.* 41:202-216
- Clutton-Brock TH, Harvey PH (1978) Mammals, resources and reproductive strategies. *Nature* 273:191-195
- Clutton-Brock TH, Parker GA (1995) Punishment in animal societies. *373*:209-216
- Clutton-Brock TH, Russell AF, Sharpe LL, Young AJ, Balmforth Z, McIlrath GM (2002) Evolution and Development of Sex Differences in Cooperative Behavior in Meerkats. *Science* 297:253 - 256
- Cohen J (1960) A coefficient of agreement for nominal scales. *Educational and Psychological Measurement* 20:37-46
- Colmenares F (1992) Clans and harems in a colony of hamadryas and hybrid baboons: Male kinship, familiarity and the formation of brother-teams. *Behaviour* 121:61-94
- Conradt L, Roper TJ (2003) Group decision-making in animals. *Nature* 421:155-158
- Conradt L, Roper TJ (2005) Consensus decision making in animals. *Trends in Ecology & Evolution* 20:449-456
- Cords M (1997) Friendships, alliances, reciprocity and repair. In: Whiten A, Byrne RW (eds) Machiavellian intelligence II. Cambridge University Press, Cambridge, pp 24-49
- Cords M, Aureli F (2000) Reconciliation and relationship qualities. In: Aureli F, De Waal FBM (eds) Natural conflict resolution. University of California Press, Berkeley, pp 177-198
- Coussi-Korbel S, Frigaszy DM (1995) On the relation between social dynamics and social learning. *Animal Behaviour* 50:1441-1453
- Couzin ID, Krause J (2003) Self-organization and collective behavior of vertebrates. *Advances in the Study of Behavior* 32:1-75
- Couzin ID, Krause J, Franks NR, Levin SA (2005) Effective leadership and decision-making in animal groups on the move. *Nature* 433:513-516
- Croney CC, Newberry RC (2007) Group size and cognitive processes. *Applied Animal Behaviour Science* 103:215-228
- Crook JH, Ellis JE, Goss-Custard JD (1976) Mammalian social systems: Structure and function. *Animal Behaviour* 24:261-274
- Cross PC, Lloyd-Smith JO, Getz WM (2005) Disentangling association patterns in fission-fusion societies using African buffalo as an example. *Animal Behaviour* 69:499-506

- Crowell-Davis SL (1985) Nursing behaviour and maternal aggression among Welsh ponies (*Equus caballus*). *Applied Animal Behaviour Science* 14:11-25
- Crowell-Davis SL (1986) Spatial relations between mares and foals of the Welsh pony (*Equus caballus*). *Animal Behaviour* 34:1007-1015
- Crowell-Davis SL, Houpt KA, Burnham JS (1985) Snapping by foals of *Equus caballus*. *Zeitschrift für Tierpsychologie* 69:42-54
- Crowell-Davis SL, Houpt KA, Kane L (1987) Play development in Welsh pony (*Equus caballus*) foals. *Applied Animal Behaviour Science* 18:119-131
- Crowell-Davis SL, Weeks JW (2005) Maternal behaviour and mare-foal interaction. In: Mills D, McDonnell S (eds) *The domestic horse, the evolution, development and management of its behaviour*. Cambridge University Press, Cambridge, pp 126-138
- Danchin E, Giraldeau L-A, Valone T, Wagner RH (2004) Public Information: From Nosy Neighbors to Cultural Evolution. *Science* 305:487-491
- De Schutter G (1997) Collective intelligence among unrelated : how to share collective benefits or what do gulls do at night ? In: Théraulaz G, Spitz F (eds) *Autoorganisation et comportement*. Hermès, Paris, pp 157-168
- Delville Y, David JT, Taravosh-Lahn K, Wommack JC (2003) Stress and the development of agonistic behavior in golden hamsters. *Hormones and Behavior* 44:263-270
- Deneubourg J-L, Goss S (1989) Collective patterns and decision-making. *Ethology, Ecology & Evolution*. 1:295-311
- Deputte BL, Quris R (1996) Socialization processes in primates: Use of multivariate analyses. I: Application to social development of captive mangabeys. *Behavioural Processes* 36:135-149
- Deputte BL, Quris R (1997) Socialization processes in primates: use of multivariate analyses: II--Influence of sex on social development of captive rhesus monkeys. *Behavioural Processes* 40:85-96
- Drapier M, Ducoing AM, Thierry B (1999) An experimental study of collective performance at a foraging task in Tonkean macaques. *Behaviour* 136:1-19
- Drews C (1993) The concept and definition of dominance in animal behaviour. *Behaviour* 125:283-313
- Ducoing AM, Thierry B (2004) Following and Joining the Informed Individual in Semifree-Ranging Tonkean Macaques (*Macaca tonkeana*). *Journal of Comparative Psychology* 118:413-420
- Dumont B, Carrere P, D'hour P (2002) Foraging in patchy grasslands diet selection by sheep

- and cattle is affected by the abundance and spatial distribution of preferred species. *Animal Research* 51:367-381
- Dunbar R (1982) Intraspecific variations in mating strategy. In: Bateson PPG, Klopfer PH (eds) *Perspectives in Ethology*, vol 5. Plenum Press, New York, pp 385-431
- Dunbar R (1992) A model of the gelada socio-ecological system. *Primates* 33:69-83
- Dunbar RIM (1984) *Reproductive Decisions*. Princeton University Press, Princeton
- Duncan P (1992) *Horses and grasses: the nutritional ecology of equids and their impact on the Camargue*. Springer-Verlag, New York
- Duncan P, Feh C, Gleize JC, Malkas P, Scott AM (1984a) Reduction of inbreeding in a natural herd of horses. *Animal Behaviour* 32:520
- Duncan P, Harvey Wells PH, Susan M (1984b) On lactation and associated behaviour in a natural herd of horses. *Animal Behaviour* 32:255
- Ellard CG, Byers RD (2005) The influence of the behaviour of conspecifics on responses to threat in the Mongolian gerbil, *Meriones unguiculatus*. *Animal Behaviour* 70:49-58
- Emlen ST, Oring LW (1977) Ecology, sexual selection, and the evolution of mating systems. *Science* 197:215-223
- Erhart E, Overdorff D (1999) Female Coordination of Group Travel in Wild *Propithecus and Eulemur*. *International Journal of Primatology* 20:927-940
- Estevez I, Andersen I-L, Naevdal E (2007) Group size, density and social dynamics in farm animals. *Applied Animal Behaviour Science* 103:185-204
- Estevez I, Keeling LJ, Newberry RC (2003) Decreasing aggression with increasing group size in young domestic fowl. *Applied Animal Behaviour Science* 84:213-218
- Faarevik G, Andersen IL, Jensen MB, Boe KE Increased group size reduces conflicts and strengthens the preference for familiar group mates after regrouping of weaned dairy calves (*Bos taurus*). *Applied Animal Behaviour Science* In Press, Corrected Proof
- Fagen R (1981) *Animal play behaviour*. Oxford University Press, Oxford
- Fagen RM, George TK (1997) Play behavior and exercise in young ponies (*Equus caballus* L.). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 2:267-269
- Fairbanks LA (1996) Individual differences in maternal style: Causes and consequences for mothers and offspring. *Advances in the study of behaviour* 25:579-611
- Fairbanks LA, McGuire MT (1979) Inhibition of control role behaviors in captive vervet monkeys (*Cercopithecus aethiops sabaesus*). *Behavioural Processes* 4:145-153
- Feh C (1987) Etude du développement des relations sociales chez des étalons de race Camargue et de leur contribution à l'organisation sociale. In. Aix-Marseille University,

Marseille, France

- Feh C (1988) Social behaviour and relationships of Prezewalski horses in Dutch semi-reserves. *Applied Animal Behaviour Science* 21:71-87
- Feh C (1990) Long-term paternity data in relation to different aspects of rank for camargue stallions, *Equus caballus*. *Animal Behaviour* 40:995-996
- Feh C (1999) Alliances and reproductive success in Camargue stallions. *Animal Behaviour* 57:705-713
- Feh C (2001) Alliances between stallions are more than just multivariate groups: reply to Linklater & Cameron. *Animal Behaviour* 61:F27-F30
- Feh C (2005) Relationships and communication in socially natural horse herds. In: Mills D, McDonnell S (eds) *The domestic horse, the evolution, development and management of its behaviour*. Cambridge University Press, Cambridge, pp 83-93
- Feh C, de Mazieres J (1993) Grooming at a preferred site reduces heart rate in horses. *Animal Behaviour* 46:1191-1194
- Feh C, Munkhtuya B, Enkhbold S, Sukhbaatar T (2001) Ecology and social structure of the Gobi khulan *Equus hemionus* subsp. in the Gobi B National Park, Mongolia. *Biological Conservation* 101:51-61
- Feist JD, McCullough DR (1976) Behaviour patterns and communication in feral horses. *Z. Tierpsychologie* 41:337-373
- Fernández-Juricic E, Siller S, Kacelnik A (2004) Flock density, social foraging and scanning: an experiment with starlings. *Behavioral Ecology* 15:371-379
- Fischhoff IR, Sundaresan SR, Cordingley J, Larkin HM, Sellier M-J, Rubenstein DI (2007) Social relationships and reproductive state influence leadership roles in movements of plains zebra, *Equus burchellii*. *Animal Behaviour* 73:825-831
- Fleming AS, Kraemer GW, Gonzalez A, Lovic V, Rees S, Melo A (2002) Mothering begets mothering: The transmission of behavior and its neurobiology across generations. *Pharmacology Biochemistry and Behavior* 73:61-75
- Förster S, Cords M (2005) Socialization of infant blue monkeys (*Cercopithecus mitis stuhlmanni*): Allomaternal interactions and sex differences. *Behaviour* 142:869-896
- Freeberg TM (1999) Spatial associations provide a context for social learning of courtship patterns in brown-headed cowbirds (*Molothrus ater*). *Journal of Comparative Psychology* 113:327-332
- Galef BG (1995) Why behaviour patterns that animals learn socially are locally adaptive. *Animal Behaviour* 49:1325-1334

- Galef BG, Giraldeau L-A (2001) Social influences on foraging in vertebrates: causal mechanisms and adaptive functions. *Animal Behaviour* 61:3-15
- Galef BG, Laland KN (2005) Social learning in animals: empirical studies and theoretical models. *Biosciences* 55:489-499
- Galef BJ, Jr. (1988) Imitation in animals: History, definition, and interpretation of data from the psychological laboratory. In: Zentall TR, Galef BG, Jr. (eds) *Social learning: Psychological and biological perspectives*. NJ: Erlbaum, Hillsdale, pp 3-28
- Geist V (1974) On the relationship of social evolution and ecology in ungulates. *American zoologist* 14:205-220
- Gerard JF, Dubois MJ, Mechkour F, Bideau E, Maublanc ML (2005) Comportement et Cognition: la perspective de l'enaction. In: Presses Universitaires de Lyon (ed) *Autour de l'Ethologie et de la Cognition Animale*.
- Gerard JF, Loisel P (1995) Spontaneous Emergence of a Relationship between Habitat Openness and Mean Group Size and its Possible Evolutionary Consequences in Large Herbivores. *Journal of Theoretical Biology* 176:511-522
- Gottlieb G (1991) Experiential Canalization of Behavioral Development: Theory. *Developmental Psychology* 27:4-13
- Gouzoules H, Gouzoules S, Fedigan L (1982) Behavioural dominance and reproductive success in female Japanese monkeys (*Macaca fuscata*). *Animal Behaviour* 30:1138-1150
- Gouzoules S, Gouzoules H (1987) Kinship. In: Smuts BB, Cheney DL, Seyfarth RM, Wrangham RW, Struhsaker TT (eds) *Primate Societies*. University of Chicago Press, Chicago, pp 299–305
- Grassé PP (1963) Les phénomènes sociaux chez les animaux. *Cahiers de l'institut de Science Economique Appliquée Supplément* 139:7-23
- Griffiths PE & Gray RD (2004) The developmental systems perspective. Organismenvironment systems as units of development and evolution. —In: Pigliucci M & Preston K (eds) *Phenotypic integration*. Oxford University Press, Oxford, pp. 409-431
- Groves CP (1994) Chapter 3. Morphology, Habitat and Taxonomy. In: Boyd L, Houpt KA (eds) *Przewalski's horse. The history and biology of an endangered species*. State University of New York Press, New York, pp 39-60
- Groves CP (2002) Chapter 8. Taxonomy of Living Equidae. In: Moehlman PD (ed) *Equids: Zebras, Asses, and Horses: Status Survey and Conservation Action Plan*. IUCN/SCC

- Equid Specialist Group, IUCN (The World Conservation Union), Gland Switzerland and Cambridge, pp 94-107
- Guilhem C, Bideau E, Gerard J-F, Maublanc M-L, Pepin D (2006) Early differentiation of male and female interactive behaviour as a possible mechanism for sexual segregation in mouflon sheep (*Ovis gmelini*). *Applied Animal Behaviour Science* 98:54-69
- Hall SJG (2005) The horse in human society. In: Mills D, McDonnell S (eds) *The domestic horse. The evolution, development and management of its behaviour*. Cambridge University Press, Cambridge, pp 23-32
- Harlow HF, Harlow MK, Suomi SJ (1971) From thought to therapy: lessons from a primate laboratory. *American Scientist* 59:538-549
- Hausberger M, Le Scolan N, Muller C, Gautier E, Wolff A (28 février 1996) Caractéristiques individuelles dans le comportement du cheval : prédictibilité, facteurs endogènes et environnementaux. In: *Compte-rendu de la 22ème Journée d'Etude, C.E.R.E.O.P.A.*
- Hausberger M, Richard-Yris M-A, Henry L, Lepage L, Schmidt I (1995) Song sharing reflects the social organization in a captive group of European starlings (*Sturnus vulgaris*). *Journal of Comparative Psychology* 109:222-241
- Hausberger M, Henry S, Larose C, Richard-Yris M-A First suckling: a crucial event for mother-young attachment? An experimental study in horses (*Equus caballus*). *Journal of Comparative Psychology*, in press
- Hauser MD, Marler P (1993) Food-associated calls in rhesus macaques (*Macaca mulatta*): I. Socioecological factors. *Behavioral Ecology* 4:194-205
- Heitor F, do Mar Oom M, Vicente L (2006a) Social relationships in a herd of Sorraia horses: Part I. Correlates of social dominance and contexts of aggression. *Behavioural Processes* 73:170-177
- Heitor F, do Mar Oom M, Vicente L (2006b) Social relationships in a herd of Sorraia horses: Part II. Factors affecting affiliative relationships and sexual behaviours. *Behavioural Processes* 73:231-239
- Hemelrijk CK (1999) An individual-orientated model of the emergence of despotic and egalitarian societies. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 266:361
- Hemelrijk CK (2000) Towards the integration of social dominance and spatial structure. *Animal Behaviour* 59:1035-1048
- Hemelrijk CK (2002) Book review. *Animal Behaviour* 64:829-830
- Henry S (2006) Influence des expériences précoces sur le développement comportemental du poulain domestique. In: *Université de Rennes I, Rennes*, pp 239

- Henry S, Hemery D, Richard M-A, Hausberger M (2005) Human-mare relationships and behaviour of foals toward humans. *Applied Animal Behaviour Science* 93:341-362
- Henzi SP, Lycett JE, Piper SE (1997) Fission and troop size in a mountain baboon population. *Animal Behaviour* 53:525-535
- Hewitson L, Gordon IJ, Dumont B (2007) Social context affects patch-leaving decisions of sheep in a variable environment. *Animal Behaviour* 74:239-246
- Heyes CM (1993) Imitation, culture and cognition. *Animal Behaviour* 46:999-1010
- Heyes CM (1994) Cues, convergence and a curmudgeon: a reply to Povinelli. *Animal Behaviour* 48:242-244
- Hilton GM, Cresswell W, Ruxton GD (1999) Intraflock variation in the speed of escape-flight response on attack by an avian predator. *Behavioral Ecology* 10:391-395
- Hinde R (1983) *Primates social relationships. An integrated approach.* Blackwell Scientific Publications
- Hinde RA (1976) Interactions, relationships and social structure. *Man* 1:1-17
- Hoff MP, Nadler RD, Maple TL (1982) Control role of an adult male in a captive group of lowland gorillas. *Folia primatologia* 38:72-85
- Hoffman R (1985) On the development of social behaviour in immature males of a feral horse population (*Equus przewalskii f. caballus*). *Zeitschrift Für Semiotik* 50:302-314
- Holmes WG (1995) The ontogeny of littermate preferences in juvenile golden-mantled ground squirrels: effects of rearing and relatedness. *Animal Behaviour* 50:309-322
- Holmes WG, Mateo JM (1998) How mothers influence the development of litter-mate preferences in Belding's ground squirrels. *Animal Behaviour* 55:1555-1570
- Haupt KA, Keiper R (1982) The Position of the Stallion in the Equine Dominance Hierarchy of Feral and Domestic Ponies. *Journal of Animal Science* 54:945-950
- Jansen T, Forster P, Levine MA, Oelke H, Hurler M, Renfrew C, Weber J, Olek K (2002) Mitochondrial DNA and the origins of the domestic horse. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 99:10905-10910
- Janson CH (1990) Social correlates of individual spatial choice in foraging groups of brown capuchin monkeys, *Cebus apella*. *Animal Behaviour* 40:910-921
- Jarman PJ (1974) The social organisation of antelope in relation to their ecology. *Behaviour* 48:215-266
- Johannessen LE, Slagsvold T, Hansen BT (2006) Effects of social rearing conditions on song structure and repertoire size: experimental evidence from the field. *Animal Behaviour* 72:83-95

- Kappeler PM (2000) Grouping and movement patterns in Malagasy primates. In: Boinski S, Garber PA (eds) *On the Move*. University of Chicago Press, Chicago, pp 470-490
- Kappeler PM, Van Schaik CP (2002) Evolution of primate social systems. *International journal of primatology* 23:707-740
- Kendrick, KM, Haupt, MA, Hinton, MR, Broad, KD, & Skinner, JD (2001). Sex Differences in the Influence of Mothers on the Sociosexual Preferences of Their Offspring. *Hormones and Behavior* 40: 322-338
- Kimura R (1998) Mutual grooming and preferred associate relationships in a band of free-ranging horses. *Applied Animal Behaviour Science* 59:265-276
- King SRB (2002) Home range and habitat use of free-ranging Przewalski horses at Hustai National Park, Mongolia. *Applied Animal Behaviour Science* 78:103-113
- Klingel H (1975) Social organization and reproduction in equids. *Journal of Reproduction and Fertility Supplement* 23:7-11
- Klingel H (1982) Social organization of feral horses. *Journal of Reproduction and Fertility Supplement* 32:89-95
- Krause J (1993) The relationship between foraging and shoal position in a mixed shoal of roach (*Rutilus rutilus*) and chub (*Leuciscus cephalus*): a field study. *Oecologia* 93:356-359
- Kummer H (1968) *Social Organization of Hamadryas Baboons*. University of Chicago Press, Chicago
- Kusunose R, Sawazaki H (1984) Individual differences in the behavior of thoroughbred dams and their foal. *Japan Journal of Zootechnical Science* 55:272-278
- Kutsukake N (2006) The Context and Quality of Social Relationships Affect Vigilance Behaviour in Wild Chimpanzees. *Ethology* 112:581-591
- Ladewig J, Søndergaard E, Christensen JW (2005) Ontogeny: preparing the young horse for its adult life. In: Mills D, McDonnell S (eds) *The domestic horse, the evolution, development and management of its behaviour*. Cambridge University Press, Cambridge, pp 139-149
- Le Bohec C, Gauthier-Clerc M, Le Maho Y (2005) The adaptive significance of creches in the king penguin. *Animal Behaviour* 70:527-538
- Leca J-B, Gunst N, Thierry B, Petit O (2003) Distributed leadership in semifree-ranging white-faced capuchin monkeys. *Animal Behaviour* 66:1045-1052
- Lee PC, Jonhson JA (1992) Sex differences in alliances and the acquisition and maintenance of dominance status among immature primates. In: Harcourt AH, De Waal FBM (eds)

- Coalitions and alliances in Humans and other animals. Oxford science publications, Oxford, pp 391-414
- Lemasson A, Blois-Heulin C, Jubin R, Hausberger M (2006) Female social relationships in a captive group of Campbell's monkeys (*Cercopithecus campbelli campbelli*). American Journal of Primatology 68:1161-1170
- Lemasson A, Gautier J-P, Hausberger M (2005) A brief note on the effects of the removal of individuals on social behaviour in a captive group of campbell's monkeys (*Cercopithecus campbelli campbelli*): a case study. Applied Animal Behaviour Science 91:289-296
- Levine MA (2005) Domestication and early history of the horse. In: Mills D, McDonnell S (eds) The domestic horse. The evolution, development and management of its behaviour. Cambridge University Press, Cambridge, pp 5-22
- Linklater WL (2000) Adaptive explanation in socio-ecology: lessons from the Equidae. Biological reviews of the Cambridge philosophical society 75:1-20
- Linklater WL, Cameron EZ, Minot EO, Stafford KJ (1999) Stallion harassment and the mating system of horses. Animal Behaviour 58:295-306
- List C (2004) Democracy in animal groups: a political science perspective. Trends in Ecology & Evolution 19:168-169
- MacKinnon (2006) Social beginnings : the tapestry of infant and adult interactions. In: Campbell CJ, Fuentes A, MacKinnon KC, Panger M, Bearder SK (eds) Primates in Perspective. Oxford University Press, Oxford, pp 571-591
- Marler P, Dufty A, Pickert R (1986) Vocal communication in the domestic chicken: II. Is a sender sensitive to the presence and nature of a receiver? Animal Behaviour 34:194-198
- Mason WA (1978) Ontogeny of social systems. In: Chivers DJ, Herbert J (eds) Recent Advances in Primatology, Vol. 1: Behavior. Academic Press, London, pp 5-14
- McCann JS, Heird JC, Bell RW, Lutherer LO (1988) Normal and more highly reactive horses. I. Heart rate, respiration rate and behavioral observations. Applied Animal Behaviour Science 19:201-214
- McComb K, Moss C, Durant SM, Baker L, Sayialel S (2001) Matriarchs As Repositories of Social Knowledge in African Elephants
- McDonnell S (2003) A practical field guide to horse behavior. The equid ethogram. The Blood-Horse, Inc., Lexington
- McDonnell SM, Haviland JCS (1995) Agonistic ethogram of the equid bachelor band.

- Applied Animal Behaviour Science 43:147-188
- McDonnell SM, Poulin A (2002) Equid play ethogram. Applied Animal Behaviour Science 78:263-290
- McElligott AG, Gammell MP, Harty HC, Paini DR, Murphy DT, Walsh JT, Hayden TJ (2001) Sexual size dimorphism in fallow deer (*Dama dama*): do larger, heavier males gain greater mating success? Behavioral Ecology and Sociobiology 49:266 - 272
- Meaney MJ (2001) Maternal care, gene expression, and the transmission of individual differences in stress reactivity across generations. Annual Review of Neuroscience 24:1161-1192
- Menzel CR, Beck BB (2000) Homing and Detour Behavior in Golden Lion Tamarin Social Groups. In: Boinski S, Garber PA (eds) On the Move. University of Chicago Press, Chicago, pp 299-326
- Meunier H, Leca JB, Deneubourg JL, Petit O (2006) Group movement decisions in capuchin monkeys: the utility of an experimental study and a mathematical model to explore the relationship between individual and collective behaviours. Behaviour 143:1511-1527
- Meunier H, Deneubourg J-L, Petit O (2007) How many for dinner? Recruitment and monitoring by glances in capuchins. Primates
- Mineka S, Suomi SJ (1978) Social separation in monkeys. Psychological Bulletin 8:1376-1400
- Moehlman PD (2002) Equids: Zebras, Asses, and Horses: Status Survey and Conservation Action Plan. IUCN/SCC Equid Specialist Group, IUCN (The World Conservation Union), Gland Switzerland and Cambridge
- Moehlman PD, Kebede F, Yohannes H (1998a) The African wild ass (*Equus africanus*): conservation status in the horn of Africa. Applied Animal Behaviour Science 60:115-124
- Moehlman PD, Fowler LE, Roe JH (1998b) Feral asses (*Equus africanus*) of Volcano Alcedo, Galapagos: behavioral ecology, spatial distribution, and social organization. Applied Animal Behaviour Science 60:197-210
- Monard AM (1992) Causes et conséquences du départ des jeunes femelles de leur groupe natal dans un troupeau de chevaux Camargue en semi-liberté. In: Rennes I University, Rennes, France
- Monard AM, Duncan P, Boy V (1996) The proximate mechanisms of natal dispersal in female horses. Behaviour 133:1095-1124
- Nelson DA (1997) Social interaction and sensitive phases for song learning: a critical review.

- In:CT, Hausberger M, editors. Social influences on vocal development. Cambridge: Cambridge University Press. pp. 7-22.
- Nicol CJ (1995) The social transmission of information and behaviour. *Applied Animal Behaviour Science* 44:79-98
- Noe R (2006) Cooperation experiments: coordination through communication versus acting apart together. *Animal Behaviour* 71:1-18
- Norton GW (1986) Leadership decision processes of group movement in yellow baboons. In: Else JG, Lee PC (eds) *Primate ecology and conservation*. Cambridge University Press, Cambridge, pp 145-156
- Olsson IAS, Westlund K (2007) More than numbers matter: The effect of social factors on behaviour and welfare of laboratory rodents and non-human primates. *Applied Animal Behaviour Science* 103:229-254
- Pannoizzo PL, Phillips KA, Haas ME, Mintz EM (2007) Social Monitoring Reflects Dominance Relationships in a Small Captive Group of Brown Capuchin Monkeys (*Cebus apella*). *Ethology* 113:881-888
- Parrish JK, Edelman-Keshet L (1999) Complexity, Pattern, and Evolutionary Trade-Offs in Animal Aggregation. *Science* 284:99-101
- Parsons AJ, Dumont B (2003) Spatial heterogeneity and grazing processes. *Animal Research* 52:161-179
- Pays O, Benhamou S, Helder R, Gerard J-F The dynamics of group formation in large mammalian herbivores: an analysis in the European roe deer. *Animal Behaviour* In Press, Corrected Proof
- Pélabon C, Komers PE, Birgersson B, Ekvall K (1999) Social Interactions of Yearling Male Fallow Deer during Rut. *Ethology* 105:247-258
- Piovanotti MRA, Vieira ML (2004) Presence of the father and parental experience have differentiated effects on pup development in Mongolian gerbils (*Meriones unguiculatus*). *Behavioural Processes* 31:107-117
- Poirier C, Henry L, Mathelier M, Lumineau S, Cousillas H, Hausberger M (2004) Direct Social Contacts Override Auditory Information in the Song-Learning Process in Starlings (*Sturnus vulgaris*). *Journal of Comparative Psychology* 118:179-193
- Price EO (1999) Behavioral development in animals undergoing domestication. *Applied Animal Behaviour Science* 65:245-271
- Prins HHT (1996) *Ecology and behaviour of the African buffalo*. Chapman & Hall, London

- Rabaud E (1937) Phénomène social et société animale. F. Alcan, Paris
- Rajpurohit LS, Sommer V, Mohnot SM (1995) Wanderers between harems and bachelor bands: Male Hanuman langurs (*Presbytis entellus*) at Jodhpur in Rajasthan. Behavioural Ecology and Sociobiology 132:255-299
- Reale D, Festa-Bianchet M (2003) Predator-induced natural selection on temperament in bighorn ewes. Animal Behaviour 65:463-470
- Reebs SG (2000) Can a minority of informed leaders determine the foraging movements of a fish shoal? Animal Behaviour 59:403-409
- Reinhardt V (1983) Movement orders and leadership in a semi-wild cattle herd. Behaviour 83:251-264
- Rho JR, Srygley RB, Choe JC (2004) Behavioral ecology of the Jeju pony (*Equus caballus*): Effects of maternal age, maternal dominance hierarchy and foal age on mare aggression. Ecological Research 19:55-63
- Rifa H (1990) Social facilitation in the horse (*Equus caballus*). Applied Animal Behaviour Science 25:167-176
- Rissman E, Taymans S, Wayne N (1990) Social cues influence growth and sexual maturation of the male musk shrew (*Suncus murinus*). Journal of Reproduction and Fertility 89:697-706
- Roden C, Hilde V, Guy M, Linda VE (2003) Reproductive success of bison bulls (Bison bison bison) in semi-natural conditions. Animal Reproduction Science 79:33-43
- Rubenstein DI (1982) Reproductive value and behavioural strategies: coming of age in monkeys and horses. In: Bateson PPG, Klopfer PH (eds) Perspectives in Ethology, vol 5. Plenum press, New-York & London, pp 469-487
- Rubenstein DI (1986) Ecology and sociality in horses and zebras. In: Rubenstein DI, Wrangham RW (eds) Ecological Aspects of Social Evolution. Princeton University Press, Princeton, pp 282-302
- Rutberg AT, Keiper RR (1993) Promimate causes of natal dispersal in feral ponies: some sex differences. Animal Behaviour 46:969-975
- Ryder OA (1994) Chapter 5. Genetic studies of Przelwalski's horses and their impact on conservation. In: Boyd L, Houpt KA (eds) Przewalski's horse. The history and biology of an endangered species. State University of New York Press, New York, pp 75-92
- Saïdi S (1998) Evolution d'une pelouse post-ovine sous l'effet du pâturage du cheval de Przelwalski (*Equus Przelwalski*/Poliakov 1881). In. Université de Montpellier 3 - Paul Valéry, Montpellier, pp 332

- Sailer LD, Gaulin SJC (1984) Proximity, sociality, and observation: the definition of social groups. *Research reports* 86:91-98
- Salter RE, Hudson RJ (1982) Social organization of feral horses in western Canada. *Applied Animal Ethology* 8:207-223
- Sandnabba NK (1993) Effects of early exposure to intermale aggression on the aggressiveness of adult male mice varying in their genetic disposition for aggressive behavior. *Aggressive Behavior* 19:435-445
- Santiapillai C, Wijeyamohan S, Ashby KR (1999) The ecology of a free-living population of the ass (*Equus africanus*) at Kalpitiya, Sri Lanka. *Biological Conservation* 91: 43-53
- Schaller GB (1963) *The mountain Gorilla: Ecology and Behavior*. University of Chicago Press, Chicago
- Schino G, Speranza L, Ventura R, Troisi A (2003) Infant Handling and Maternal Response in Japanese Macaques. *International Journal of Primatology* 24:627-638
- Setchell JM (2003) Behavioural Development in Male Mandrills (*Mandrillus sphinx*): Puberty to Adulthood. *behaviour* 140:1053-1089
- Sigurjónsdóttir H, Van Dierendonck MC, Snorrason S, Thórhallsdóttir AG (2003) Social relationships in a group of horses without a mature stallion. *Behaviour* 140:783-804
- Silk JB, Altmann J, Alberts SC (2006a) Social relationships among adult female baboons (*Papio cynocephalus*) I. Variation in the strength of social bonds. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 61:183-195
- Silk JB, Alberts SC, Altmann J (2006b) Social Relationships among Adult Female Baboons (*Papio cynocephalus*) II: Variation in the Quality and Stability of Social Bonds. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 61:197-204
- Slotow R, van Dyk G, Poole J, Page B, Klocke A (2000) Older bull elephants control young males. *Nature* 408:425-426
- Small MF (1990) Alloparental behaviour in Barbary macaques, *Macaca sylvanus*. *Animal Behaviour* 39:297-306
- Smith VA, King AP, West MJ (2002) The context of social learning: association patterns in a captive flock of brown-headed cowbirds. *Animal Behaviour* 63:23-35
- Smuts BB (1986) Gender, aggression and influence. In: Smuts BB, Cheney DL, Seyfarth RM, Wrangham RW (eds) *Primate societies*. The University of Chicago press, Chicago, pp 400-412
- Snowdon CT, Hausberger M, s Ed (1997) *Social influences on vocal development*. Cambridge: Cambridge University Press. 352 p.

- Stammbach E (1986) Desert, forest and montane Baboons: multilevel societies. In: Smuts BB, Cheney DL, Seyfarth RM, Wrangham RW (eds) *Primate societies*. The University of Chicago Press, Chicago, pp 112-120
- Stamps J (2003) Behavioural processes affecting development: Tinbergen's fourth question comes of age. *Animal Behaviour* 66:1-13
- Stander PE (1992) Cooperative hunting in lions: the role of the individual. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 29:445-454
- Stewart KJ, Harcourt AH (1994) Gorillas' vocalizations during rest periods: signals of impending departure? *Behaviour* 130:29-40
- Sumpter DJT (2006) The principles of collective animal behaviour. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London: Series B* 361:5-22
- Sundaresan SR, Fischhoff IR, Dushoff J, Rubenstein DI (2007) Network metrics reveal differences in social organization between two fission-fusion species, Grevy's zebra and onager. *Oecologia* 151:140-149
- Tatin L, Darreh-Shoori BF, Tourenq C, Tatin D, Azmayesh B (2003) The last populations of the Critically Endangered onager *Equus hemionus onager* in Iran: urgent requirements for protection and study. *Oryx* 37:488-491
- Thierry B (1997) Adaptation and self-organization in primate societies. *Diogenes* 180:39-71
- Thierry B (2004) Social epigenesis. In: Thierry B, Singh M, Kaumanns W (eds) *Macaque societies : a model for the study of social organization*. Cambridge University Press, Cambridge, pp 267-290
- Thierry B (2007) Behaviorology divided: Shall we continue? *Behaviour* 144:861-878
- Thierry B, Drapier M, Ducoing AM (1999) La fonction cognitive du groupe social chez les primates. In: Gervet J, Pratte M (eds) *Eléments d'Ethologie Cognitive*. Hermès, Paris, pp 261-274
- Thierry B, Petit O, Abegg C (1997) Des états attracteurs dans l'organisation sociale des macaques. In: Theraulaz G, Spitz F (eds) *Auto-organisation et comportement*. Editions Hermes, Paris, pp 294
- Thierry B, Singh M, Kaumanns W (2004) Why macaque societies ? In: Thierry B, Singh M, Kaumanns W (eds) *Macaque societies : a model for the study of social organization*. Cambridge University Press, Cambridge, pp 3-10
- Thierry B, Theraulaz G, Gautier JY, Stiegler B (1996) Joint memory. *Behavioural Processes* 35:127-140
- Thorhallsdottir AG, Provenza FD, Balph DF (1990) The role of the mother in the intake of

- harmful foods by lambs. *Applied Animal Behaviour Science* 25:35-44
- Tilson RL, Sweeny KA, Binczik GA, Reindl NJ (1988) Buddies and bullies: Social structure of a bachelor group of Przewalski horses. *Applied Animal Behaviour Science* 21:169-185
- Tyler SJ (1968) The behaviour and social organization of the New-Forest ponies. In: Cambridge University, Cambridge
- Tyler SJ (1972) The behaviour and social organization of the New Forest ponies. *Animal Behaviour Monographs* 5:85-196
- van Dierendonck MC, Bandi N, Batdorj D, Dugerlham S, Munkhtsog B (1996) Behavioural observations of reintroduced Takhi or Przewalski horses (*Equus ferus przewalskii*) in Mongolia. *Applied Animal Behaviour Science* 50:95-114
- van Dierendonck MC, Sigurjonsdottir H, Colenbrander B, Thorhallsdottir AG (2004) Differences in social behaviour between late pregnant, post-partum and barren mares in a herd of Icelandic horses. *Applied Animal Behaviour Science* 89:283-297
- Veissier I, Boissy A, Nowak R, Orgeur P, Poindron P (1998) Ontogeny of social awareness in domestic herbivores. *Applied Animal Behaviour Science* 57:233-245
- Vila C, Leonard JA, Gotherstrom A, Marklund S, Sandberg K, Liden K, Wayne RK, Ellegren H (2001) Widespread Origins of Domestic Horse Lineages. *Science* 291:474-477
- Visalberghi E, Addessi E (2000) Seeing group members eating a familiar food enhances the acceptance of novel foods in capuchin monkeys. *Animal Behaviour* 60:69-76
- Visscher P, Seeley T (2007) Coordinating a group departure: who produces the piping signals on honeybee swarms? *Behavioral Ecology and Sociobiology* 61:1615-1621
- Voelkl B, Schrauf C, Huber L (2006) Social contact influences the response of infant marmosets towards novel food. *Animal Behaviour* 72:365-372
- Waddington CH (1942) Canalization of Development and the Inheritance of Acquired Characters. *Nature* 150:563-565
- Wahaj SA, Holekamp KE (2006) Functions of sibling aggression in the spotted hyaena, *Crocuta crocuta*. *Animal Behaviour* 71:1401-1409
- Wakefield S, Knowles J, Zimmermann W, Van Dierendonck M (2002) Chapter 7. Status and Action Plan for the Przewalski's Horse (*Equus ferus przewalskii*). In: Moehlman PD (ed) *Equids: Zebras, Asses, and Horses: Status Survey and Conservation Action Plan*. IUCN/SCC Equid Specialist Group, IUCN (The World Conservation Union), Gland Switzerland and Cambridge, pp 82-92
- Walters JR, Seyfarth RM (1986) Conflict and cooperation. In: Smuts BB, Cheney DL,

- Seyfarth RM, Wrangham RW (eds) Primate societies. The University of Chicago press, Chicago, pp 306-317
- Waring GH (2003) Horse behavior. Noyes Publications, William Andrew Publishing, New York
- Waterman JM (1997) Why do male Cape ground squirrels live in groups? *Animal Behaviour* 53:809-817
- Weeks JW, Crowell-Davis SL, Caudle AB, Heusner GL (2000) Aggression and social spacing in light horse (*Equus caballus*) mares and foals. *Applied Animal Behaviour Science* 68:319-337
- Wells SM, Von Goldschmidt-Rotschild B (1979) Social behaviour and relationships in a herd of camargue horses. *Zeitschrift Für Tierzucht und Zuchtungsbiologie* 49:363-380
- Welsh DA (1975) Population, behavioural and grazing ecology of the horses of Sable island. In. Dalhousie University, Halifax, pp 405
- West MJ, King AP (1987) Settling nature and nurture into an ontogenetic niche. *Developmental Psychobiology* 20:549 - 562
- West MJ, King AP, White DJ (2003) The case for developmental ecology. *Animal Behaviour* 66:617-622
- White DJ, King AP, Cole A, West MJ (2002a) Opening the social gateway: early vocal and social sensitivities in brown-headed cowbirds (*Molothrus ater*). *Ethology* 108:23-37
- White DJ, King AP, West MJ (2002b) Facultative development of courtship and communication in juvenile male cowbirds (*Molothrus ater*) *Behavioural Ecology* 13:487-496
- Whitehead H, Waters S, Lyrholm T (1991) Social organization of female sperm whales and their offspring: constant companions and casual acquaintances. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 29:385-389
- Wiener SG, Johnson DF, Levine S (1987) Influence of postnatal rearing conditions on the response of squirrel monkey infants to brief perturbations in mother-infant relationships. *Physiology & Behaviour* 39:21-26
- Wilson EO (1975) Sociobiology: The new synthesis. Harvard University Press, Cambridge
- Wittemyer G, Douglas-Hamilton I, Getz WM (2005) The socioecology of elephants: analysis of the processes creating multitiered social structures. *Animal Behaviour* 69:1357-1371
- Wittemyer G, Getz WM (2007) Hierarchical dominance structure and social organization in African elephants, *Loxodonta africana*. *Animal Behaviour* 73:671-681

- Wolff A, Hausberger M (1994) Behaviour of foals before weaning may have some genetic basis. *Ethology* 96:1-10
- Wrangham RW (1980) An ecological model of the evolution of female-bonded groups of primates. *Behaviour* 75:262-300
- Wynne-Edwards KE, Lisk RD (1989) Differential effects of paternal presence on pup survival in two species of dwarf hamster (*Phodopus sungorus* and *Phodopus campbelli*). *Physiology & Behavior* 45:465-469

Annexes



ANNEXE 1

Définition des comportements :

a- activités relevées lors des points d'échantillonnage instantanés

Nom	Définition
Pâturage	L'individu broute ou mâche debout ou couché, immobile ou en déplacement.
Repos debout	L'individu est debout, immobile, sans activité, les yeux ouverts ou fermés, les oreilles en rotation latérale et relaxées. Il a 1 des deux postérieurs fléchi au repos.
Repos couché sternal	L'individu est couché « en vache », immobile, sans activité, les yeux ouverts ou fermés.
Repos couché latéral	L'individu est couché de tout son long, immobile, sans activité, les yeux ouverts ou fermés.
Actif	L'individu est debout, au pas, au trot ou au galop, avec une activité autre que le pâturage (se gratte, se toilette, activités solitaires).
Social	L'individu est en interaction avec 1 ou plusieurs individu(s).
Déplacement	L'individu se déplace au pas, au trot ou au galop, sans interaction, ni brout.
Observe	L'individu est debout, immobile, les yeux ouverts et les oreilles pointées dans une direction, l'encolure horizontale ou légèrement relevée.

b- comportements relevés en continu lors des suivis focaux.

« A » : individu acteur du comportement décrit / « D » : individu destinataire du comportement social décrit

MAINTENANCE

<u>Nom</u>	<u>Définition</u>
Miction	A urine.
Défécation	A défèque.
Baille	A effectue une profonde inhalation, suivie d'une profonde expiration, les dents sont visibles.
Etirement	A est debout, il tend ses membres l'un après l'autre ou arrondit son dos.
Se secouer	A secoue sa tête, son encolure ou l'ensemble de son corps de frissons rythmés et latéraux.
Alerte	A est debout, immobile, les yeux ouverts, l'encolure relevée et les oreilles pointées vers l'avant ou en girouette.
Roulade	A se couche au sol et se livre à un frottement de son cuir sur le sol, d'un côté puis de l'autre ou d'un côté seulement.
Auto-toilettage	A gratte une partie de son corps avec ses dents ou avec un de ses postérieurs. Il peut également frotter sa tête contre un de ses antérieurs.
Se gratter	A est debout, il effectue des petits mouvements répétitifs d'une partie de son corps sur un objet de l'environnement.
Explore	A s'occupe dans son environnement physique, son activité ne rentrant dans aucun des items comportementaux décrits ici.
Boit	A boit.
Pierre à sel	A lèche la pierre à sel.
Pâturage actif	A broute ou mâche debout et mobile avec beaucoup de déplacements alimentaires, l'encolure est basse ou horizontale.
Pâturage passif	A broute debout ou couché, immobile ou très peu mobile, l'encolure est basse ou horizontale.
Repos debout	A est debout, immobile, sans activité ni pâturage, les yeux ouverts ou fermés, les oreilles en rotation latérale, relaxées. Il a un des deux postérieurs fléchit au repos.
Repos couché sternal	A est couché en vache, immobile, sans activité, les yeux ouverts ou fermés.
Repos couché latéral	A est couché de tout son long, immobile, sans activité, les yeux ouverts ou fermés.
Debout immobile	A est debout, immobile, les yeux ouverts et les oreilles au repos ou pointées dans une direction. Il ne montre aucune activité particulière.
Déplacement	A se déplace au pas, au trot ou au galop, sans interaction ni brout.
Déplacement alimentaire	A se déplace au pas, tête baissée ou horizontale basse, en mâchant mais sans arracher d'herbe, d'un site de pâturage à un autre.

COMPORTEMENT DE MARQUAGE

<u>Nom</u>	<u>Définition</u>
Flehmen de marquage	Retroussement de la lèvre supérieure afin d'emprisonner des particules volatiles et de les analyser à l'aide de l'organe voméro-nasal (Boyd & Houpt 1994).
Flairage crottin	A, seul, renifle un crottin qu'il trouve sur son passage lors d'un déplacement.
Marquage urine	A urine sur un crottin après l'avoir reniflé (Leboucher 1992).
Marquage fèces	A défèque sur un crottin avant ou après l'avoir reniflé, dans une position particulière : le dos tendu, la tête et les oreilles droites, les membres antérieurs proches des postérieurs.

JEU SOLITAIRE

Exploration de l'environnement

<u>Nom</u>	<u>Définition</u>
Exploration objet	A approche sa tête d'un objet de l'environnement et le sent ou le touche, la bouche fermée.
Investigation objet	A manipule un objet de l'environnement avec ses lèvres ou ses dents.
Bouger un objet	A, un objet entre ses dents, exerce une pression sur ce dernier pour tenter de le déplacer.
Secouer un objet	A, un objet entre ses dents, secoue la tête de haut en bas.
Aller/Retour	A effectue des allers / retours au trot ou au galop entre sa mère et un objet de l'environnement, entre deux objets de l'environnement ou entre deux congénères.
Manège	A effectue des cercles au trot ou au galop autour d'un congénère, souvent la mère.

Jeu sexuel

<u>Nom</u>	<u>Définition</u>
Marquage Jeu	A s'approche d'un crottin ou d'une miction et le sent, puis tente de le marquer par son urine ou son crottin, à la façon d'un étalon adulte mais en séquence désorganisée.
Flairage crottin Jeu	A s'approche d'un crottin et le sent comme le ferait un étalon adulte. Un flehmen peut suivre.
Flehmen Jeu	A, comme un adulte, retrousse sa lèvre supérieure afin d'emprisonner des particules volatiles et de les analyser à l'aide de l'organe voméro-nasal (Boyd & Houpt 1994). Son encolure est souvent plus mobile que celle d'un adulte et il penche la tête.

Jeu locomoteur

<u>Nom</u>	<u>Définition</u>
Saut de mouton	A lève ses deux antérieurs puis ses deux postérieurs presque simultanément et projette (ou non) ses deux postérieurs en l'air, souvent avec une torsion du corps.
Court	A avance sans destination ni cause identifiable au trot ou au galop et sans dessiner de figure particulière (ex. aller/retour, manège).
Saut avant	A effectue un saut vers l'avant, ses antérieurs sont repliés pendant la phase de suspension et ses postérieurs tendus et dirigés vers le bas.
Rivalité Jeu	A trotte ou galope avec la tête relevée et la queue en panache. Ses allures sont aériennes et ses mouvements exagérés.
Ruade solitaire	A, les oreilles non couchées, bascule son poids du corps sur les antérieurs et projette ses postérieurs vers le haut, sans destinataire.

INTERACTIONS SOCIALES - JEU

Jeu sexuel

<u>Nom</u>	<u>Définition</u>
Nez à corps Jeu	A ballade son nez sur une partie ou sur tout le corps de D. Il s'agit d'un contact délicat, comme une caresse, où A peut sentir et/ou lécher tout le corps de D.
Monte Jeu	A lève les deux antérieurs pour poser son avant-corps sur le dos de D. Si A est un étalon, son pénis n'est pas en extension. La monte survient pendant une séquence de jeu et peut-être effectuée latéralement ou longitudinalement.

Jeu de combat

<u>Nom</u>	<u>Définition</u>
Pincement Jeu	A, les oreilles non couchées, referme ses lèvres sur D sans mordre, les dents ne sont pas visibles et la lèvre supérieure est particulièrement étirée.
Morsure Jeu	A, les oreilles non couchées, mord D sur une partie du corps. La morsure peut être fugace, les dents visibles ou pas, mais les dents se referment sur D.
Morsure prolongée Jeu	A, les oreilles non couchées, mord D sur une partie du corps. La morsure est longue, les dents visibles ou pas, et A et D sont souvent en mouvement.
Poursuite Jeu	Les deux chevaux sont au trot ou au galop, les oreilles non couchées.
Ruade Jeu	A, oreilles non couchées, lève un ou deux postérieur(s) en direction de D, avec ou sans extension du(des) postérieur(s).
Cabrage Jeu	A, oreilles non couchées, lève simultanément les deux antérieurs en face de D, son poids reposant entièrement sur les postérieurs.
Pousse Jeu	A appuie sa tête, son encolure ou son poitrail sur l'arrière main de D, souvent lors d'un déplacement au pas ou au trot.
Morsure Antérieurs Jeu	A et D sont face-à-face et se mordent respectivement les antérieurs, en se mettant ou non à genoux.
Cercle Jeu	A et D sont tête-bêche et se mordent respectivement les antérieurs et les postérieurs en décrivant des cercles sur eux-mêmes, les oreilles non couchées.

INTERACTIONS SOCIALES – « SNAPPING »

<u>Nom</u>	<u>Définition</u>
Snapping comme action	Claquement ou mâchouillement des dents, les lèvres tirées vers l'arrière, précédé d'aucun acte ou consécutif à un contact non agonistique (Feh 1987).
Snapping comme réaction	Claquement ou mâchouillement des dents, les lèvres tirées vers l'arrière, qui se produit en réaction à une action agonistique.

INTERACTIONS SOCIALES – POSITIVES

Interactions affiliatives

<u>Nom</u>	<u>Définition</u>
Tentative de toilettage mutuel	A gratte la peau de D avec sa lèvre supérieure ou avec ses dents (3 impacts des dents au maximum).
Toilettage mutuel	A gratte la peau de D avec les incisives, geste répété et rythmé (interaction enregistrée à partir du troisième impact des dents).
Frottement	A frotte sa tête latéralement contre le corps de D.
Contact tête-corps	A touche du plat de sa tête ou du front le corps de D.
Tête sur dos	A met sa tête sur le dos de D.
Tête sur croupe	A met sa tête sur la croupe de D.

Investigation sociale

<u>Nom</u>	<u>Définition</u>
Flairage naso-nasal	Contact des naseaux de A avec les naseaux de D.
Flairage naso-corporel	Contact des naseaux de A avec le corps de D.

Flairage naso-génital	Contact des naseaux de A avec les organes génitaux de D.
Approche	A s'approche de D (ou est approché par D), l'encolure horizontale ou relevée, en effectuant plusieurs foulées sans arrêt ni interaction avec d'autres individus.

INTERACTIONS SOCIALES - SEXUELLES

<u>Nom</u>	<u>Définition</u>
Approche en vocalisant	A (en général un étalon) s'approche de D (en général une jument) en vocalisant.
Monte	A lève les deux antérieurs pour poser son avant corps sur le dos ou la croupe de D. Si A est un étalon, son pénis n'est pas en extension.
Flairage naso-génital	Contact des naseaux de A avec les organes génitaux de D.

INTERACTIONS SOCIALES - COHESION DE GROUPE

<u>Nom</u>	<u>Définition</u>
Hennissement	Vocalisation longue de une à trois secondes, qui commence dans les fréquences aiguës et finit dans les fréquences graves. Le cheval a la tête relevée et les naseaux dilatés.
Conduite	A, généralement un étalon, oreilles couchées, encolure baissée, tête dans le prolongement de l'encolure, se dirige vers D au pas, au trot ou au galop.

INTERACTIONS SOCIALES – INTERACTIONS AGONISTIQUES

Interactions agonistiques (employées à éloigner le destinataire)

<u>Nom</u>	<u>Définition</u>
Faire partir	A s'approche de D au pas, les oreilles couchées mais sans diriger sa tête directement vers lui.
Menace de tête	A tourne la tête et/ou l'encolure en direction de D, les oreilles couchées, la bouche fermée.
Menace de ruade	A, les oreilles couchées, tourne sa croupe vers D ou lève un ou deux postérieurs en direction de D, mais sans étendre ses membres.
Ruade	A, les oreilles couchées, lève les deux postérieurs et les projette en direction de D.
Morsure	A tourne la tête et/ou l'encolure en direction de D, les oreilles couchées, la bouche ouverte.
Charge	A se déplace en direction de D au trot ou au galop, les oreilles couchées, avec une seule tentative de morsure.
Poursuite	A se déplace en direction de D au trot ou au galop, les oreilles couchées, avec plusieurs tentatives de morsure.

Réactions aux interactions précédentes

<u>Nom</u>	<u>Définition</u>
S'éloigne	D s'éloigne au pas, trot ou galop, d'au moins un pas, immédiatement après l'interaction subie.
Pas de réaction	D reste immobile immédiatement après l'interaction subie.
Évite	D ne change pas de place mais évite le coup par un mouvement d'encolure.

INTERACTIONS SOCIALES – COMPETITION ENTRE ETALONS

Rituels

<u>Nom</u>	<u>Définition</u>
Reniflement crottin	A et D s'approchent d'un même crottin et le reniflent simultanément ou dans un laps de temps très court (inférieur à 15 secondes).
Gratte crottin	A et D sont autour d'un crottin et A gratte le crottin.
Crottin parallèle	A et D se rapprochent l'un de l'autre et défèquent à distance simultanément ou dans un laps de temps très court (inférieur à 15 secondes).
Défécation	A et D défèquent au même endroit dans un laps de temps très court (inférieur à 15 secondes).

Rivalité

<u>Nom</u>	<u>Définition</u>
Cabrage	L'étalon A, oreilles couchées ou non, lève simultanément les deux antérieurs au dessus du sol face à l'étalon D, son poids reposant sur les postérieurs. Il n'y a pas de contact entre A et D.
Cabrage avec torsion	A lève simultanément les deux antérieurs au dessus du sol face à D, le corps de A est en torsion d'un côté ou de l'autre. Son poids repose sur les postérieurs. Les oreilles peuvent être couchées ou non, et il peut y avoir morsure ou non.
Coup de pied des antérieurs	A lève, souvent en vocalisant, un ou deux antérieurs (non simultanément) et le (ou les) repose immédiatement au sol.
« Dance »	A et D lèvent simultanément les deux antérieurs au dessus du sol face-à-face. Leur poids repose sur les postérieurs, et leurs antérieurs s'entrelacent. Les oreilles peuvent être couchées ou non.
Boxe	A et D lèvent simultanément les deux antérieurs au dessus du sol face-à-face. Leur poids repose sur les postérieurs. Les oreilles peuvent être couchées ou non. A et/ou D effectue(nt) des morsures ou des menaces de tête.
Interposition	A s'interpose entre deux individus en interaction. A peut interagir ou non avec les autres individus lors de son interposition.
Tentative de s'imposer	A, l'encolure rouée, avec des mouvements accentués des membres, s'approche de D au pas, au trot ou au galop (Feh 1987). Les oreilles peuvent être couchées ou non.
Roue l'encolure	A roue son encolure sans se déplacer lorsque D, un autre étalon, l'approche (Leboucher 1992).
Déplacement parallèle	A, l'encolure rouée, avec des mouvements accentués des membres, se déplace parallèlement à D, au pas, au trot ou au galop (D ayant la même allure et la même attitude) (Feh 1987).
Suivre rivalité	A suit D (encolures rouées) sur une ligne parallèle mais un peu en retrait, à la même allure et la même vitesse, sans montrer de comportement agonistique ni s'éloigner de D.
Secoue la tête	A et D, face-à-face, secouent la tête de haut en bas de façon exagérée, répétée et synchrone.
Ecart	A s'arrête soudainement et inverse la direction de son mouvement face à D. Les antérieurs peuvent simultanément se lever du sol.
Ruade croupe contre croupe	A et D sont dos-à-dos et croupe contre croupe. Ils effectuent simultanément une série de ruades, arrêtées par la présence de l'autre.

RESUME

Ce travail porte sur l'influence des congénères dans la régulation du comportement social chez le cheval. Un premier aspect de l'étude développe l'influence de l'environnement social sur l'acquisition des compétences sociales des jeunes, puis leurs conséquences sur le succès reproducteur précoce des étalons. Nos résultats montrent que le comportement des jeunes chevaux de Przewalski peut être associé à certaines caractéristiques de leur groupe natal, comme le ratio jeune/adulte du groupe. Au sein de la famille, le développement de leur réseau de relations s'accompagne d'une différenciation des interactions sociales des jeunes avec leurs différents partenaires jeunes et adultes, susceptibles de constituer des voies d'influences sociales complémentaires. L'influence des adultes non-apparentés sur le comportement des jeunes a été mise en évidence au travers d'une approche expérimentale sur des chevaux domestiques de même âge. Nos résultats indiquent un effet de l'interaction entre la présence de jeunes et d'adultes dans la sociogenèse des jeunes chevaux. En outre, un lien prédictif entre le rang hiérarchique des étalons célibataires et le nombre de poulains qu'ils conçoivent ultérieurement, a été mis en évidence dans la population de chevaux de Przewalski, suggérant d'importantes conséquences fonctionnelles au développement des compétences sociales des mâles. Enfin, ce travail explore les processus décisionnels impliqués dans les déplacements des familles de chevaux de Przewalski. Il s'avère que les chevaux effectuent des décisions collectives auxquelles les adultes participent plus que les jeunes. La coordination sociale des groupes y est affectée par des facteurs environnementaux. Nos résultats indiquent que les chevaux sont susceptibles d'effectuer un compromis entre leurs motivations individuelles et le maintien de la cohésion sociale. Certains individus plus influents, pourraient faire bénéficier au groupe d'une meilleure connaissance de l'environnement. Dans l'ensemble, ce travail contribue à une meilleure compréhension du rôle des influences sociales intra- et inter-générationnelles dans l'acquisition des compétences sociales et dans le fonctionnement des groupes.

MOTS CLEFS

Influence sociale, développement comportemental, succès reproducteur précoce, processus décisionnel, déplacement collectif

ABSTRACT

This study deals with the role of social influences on the regulation of social behaviour in horses. Our primary interest was how the social environment at early stages of development affected the development of social skills of young horses and its functional consequences on the early reproductive success of stallions. The results show that the behaviour of young Przewalski horses correlates with some features of their natal group, such as the young/adult ratio. Within families, the development of young's social preferences occurs with a differentiation of social relationships according to interacting partners. This suggests that both young and adult partners may constitute important and complementary social influences in the social development of young animals. Influences of an adult presence, tested in same-age domestic horses, reveal immediate effects on social relationships between young horses. These findings indicate interacting effects of the presence of young and adult partners in the young horses' sociogeny. Additionally, a predictive link between stallion dominance rank in all-male groups and their subsequent paternities until six –years old suggests there are important functional consequences of the development of males' social skills. The second part of this study investigates decision-making processes in the collective movements of Przewalski horse families. Przewalski horses perform collective decisions in which adults contribute more than young horses, suggesting they have a better knowledge of their environment. Indeed, the social dynamics of movement patterns are affected by environmental factors and the horses make compromises between their own motivations and social cohesion. Overall, this study contributes to a better understanding of intra- and intergenerational social influences in animals, and their role in the acquisition of social skills in young horses and in functioning of social groups.

KEYWORDS

Social influence, behavioural development, early reproductive success, decision-making, collective movement