



Etude des processus décisionnels lors des déplacements collectifs chez le cheval domestique (*Equus ferus caballus*)

Léa Briard

► To cite this version:

Léa Briard. Etude des processus décisionnels lors des déplacements collectifs chez le cheval domestique (*Equus ferus caballus*). Biologie animale. Université de Strasbourg; Université libre de Bruxelles (1970-..), 2015. Français. $\langle$ NNT : 2015STRAJ010 $\rangle$. $\langle$ tel-01256644 $\rangle$

HAL Id: tel-01256644

<https://theses.hal.science/tel-01256644v1>

Submitted on 15 Jan 2016

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

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



HAL Authorization



UNIVERSITÉ DE STRASBOURG



ÉCOLE DOCTORALE des Sciences de la Vie et de la Santé

IPHC, Département Ecologie, Physiologie et Ethologie

En co-tutelle avec l'Université libre de Bruxelles

Service d'Ecologie Sociale

THÈSE présentée par :

Léa BRIARD

soutenue le : **28 septembre 2015**

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

Docteur de l'Université libre de Bruxelles

Discipline/ Spécialité : Sciences du Vivant / Ecologie - Ethologie

**Etude des processus décisionnels lors
des déplacements collectifs chez le cheval
domestique (*Equus ferus caballus*)**

THÈSE dirigée par :

Dr. PETIT Odile

Pr. DENEUBOURG Jean-Louis

Directrice de Recherche, IPHC/Université de Strasbourg

Professeur, Université libre de Bruxelles

RAPPORTEURS :

Dr. BON Richard

Dr. PAYS-VOLARD Olivier

Maître de Conférence, Université Toulouse III - Paul Sabatier

Maître de Conférence, Université d'Angers

AUTRES MEMBRES DU JURY :

Dr. THIERRY Bernard

Pr. TOMBERG Claude

Directeur de Recherche, IPHC/Université de Strasbourg

Professeur, Université libre de Bruxelles

A ma famille,

Remerciements

En tout premier lieu, je veux remercier les membres du jury, Dr. Richard Bon, Dr. Olivier Pays-Volard, Dr. Bernard Thierry et Pr. Claude Tomberg pour avoir accepté d'évaluer ce travail de thèse.

Je souhaite remercier tout particulièrement mes deux co-directeurs, Odile Petit et Jean-Louis Deneubourg pour l'enseignement dont ils m'ont fait bénéficier au cours de ces quatre années. Vous formez, à vous deux, le duo de co-directeurs que tout étudiant de thèse peut espérer. Un savant mélange de flegme belge et d'impulsivité provençale, tout aussi passionné l'un comme l'autre, toujours présents lorsque j'en avais besoin et avec un incroyable sens de la pédagogie. J'ai été très chanceuse d'avoir croisé votre route. Vos deux perspectives, vos deux manières d'aborder les phénomènes collectifs ont été pour moi d'indispensables garde-fous qui m'ont toujours permis d'osciller sans basculer entre individualisé et auto-organisé. J'en ressors, je l'espère, avec un sens aiguisé de la parcimonie que je ne manquerai pas de cultiver tout au long de ma carrière scientifique qui commence.

Jean-Louis, merci pour ta présence intellectuelle, ton humour et l'éclectisme de nos conversations. De l'aberration de la taille des taureaux BBB à la dynamique temporelle du syndrome de Gilles de la Tourette en passant par l'extinction des dragons, il n'est pas un seul sujet que je n'ai apprécié aborder avec toi. Arrivée à la fin de cette thèse, je regrette simplement de ne pas avoir passé plus de temps à Bruxelles.. Mais tout ne s'arrête pas avec la thèse, j'espère pouvoir continuer à collaborer avec toi. J'ai déjà quelques idées...

Odile... il est des réussites qui ne se mesurent pas en terme de publications. Il ressort de ce projet de thèse, une amitié sur fond de jazz oriental, de Pommard et de Causette. Tu m'as accueillie les bras ouverts dans ton équipe, dans ta maison. Tu m'as guidée durant ces quatre années avec une indéniable bienveillance et sincérité. Et puis de cette thèse est né un projet complètement fou, que ni toi ni moi n'avions vu venir. Un délire improbable et grisant qui me fait entrevoir un prometteur projet de recherche (oui, déjà à peine sortie de l'œuf). Je réalise pleinement la chance que j'ai de travailler

avec toi (je ne parlerai sûrement pas au passé car rien ne s'arrête): merci d'avoir vu avec moi la mine d'or sur laquelle nous étions assises. Merci aussi d'avoir été si humaine dans un domaine où la productivité et la compétition auraient pu t'insister à m'empêcher ce détour.

Sans l'élevage de la Ferme de Bonjacques et l'élevage du Pré Prince, ce travail de thèse n'aurait pas été possible. Alors un grand merci à Brigitte Laurent et Alain Palanchon pour leur accueil chaleureux au sein de leur élevage. Continuez votre travail, vos chevaux vivent là une belle vie de cheval domestique, toujours dehors, jamais seuls. Merci aussi au duo de choc de la ferme de Bonjacques, Mowgli et Mathilde pour m'avoir intégré à leurs joyeuses soirées. Mes pensées vont aussi à Daniel, parti trop tôt, qui a rendu notre séjour si spécial dans la petite ferme bourguignonne de St Martin. Ton humour, ton accent bourguignon et tes deux petits chiens resteront un beau souvenir de mon séjour. Enfin merci à Marc Michelot de l'association ARTHEN-bugerbivore qui m'a permis d'accéder au groupe d'étalons Tarpans du plateau d'Hauteville-Lompnes. Les observations réalisées sur ces petits chevaux écolos n'apparaissent pas dans ce travail de thèse mais elles ont indéniablement changé le cours de ma jeune carrière ! J'ai hâte de voir ce que l'avenir me réserve et n'oublierai jamais que c'est là qu'a commencé mon intérêt pour la zoopharmacognosie.

Je remercie les différents soutiens financiers qui ont permis la réalisation de ce travail: le Ministère de la Recherche et de l'Enseignement supérieur, le Collège Doctoral Européen de Strasbourg, le bureau des relations internationales de l'Université libre de Bruxelles, le GDR d'éthologie 2822, le Fonds de Meurs – François, le fonds David et Alive van Buuren, la fondation des Treilles.

Merci à Christelle Roy, directrice de l'IPHC pour l'accueil au sein du laboratoire et François Criscuolo, responsable du DEPE pour l'accueil au sein du département. Merci à l'ensemble des chercheurs et ITA du DEPE pour les repas à l'extérieur, les conseils lors des répétitions, nos discussions en tout genre. Merci à Yannick pour ton soutien informatique avec mon vieux dinosaure d'ordinateur et tes conseils pour l'acquisition du nouveau ! Je tiens également à remercier Yvon le Maho pour avoir répondu il y a 9 ans maintenant, à l'email d'une jeune lycéenne de 18 ans qui rêvait de faire de l'étude

des animaux son métier. Merci aussi à Sylvie Massemin et Ronald Noë pour leur enseignement durant le Master Ecophysiologie et Ethologie. Enfin, je remercie tout particulièrement Jean-Patrice Robin, qui a été d'un grand soutien logistique et humoristique depuis le début de l'aventure herbe à poneys ! Ta rigueur et ton sens de l'organisation de physiologiste ont été précieux pour la jeune éthologiste que je suis.

Un merci tout particulier va à l'équipe des irréductibles éthologistes: Valérie, Bernard, Pierre et Hélène. Quel bonheur que nos discussions animées et drôles dans le couloir du bâtiment 30 ou pendant les repas dans la petite cuisine de l'équipe d'étho. Je souhaite une belle continuation à Palmyre et Fanny pour la suite de leur thèse: merci pour vos rires dans le couloir, votre enthousiasme des premières années (bouuuuh je parle comme une vieille) ! Merci à Mathilde Valenchon pour sa bonne humeur aka Hévéa ^_^ Plus sérieusement merci pour ta présence pendant ces deux dernières années, nos échanges scientifiques et/ou militants ont été une abondante source d'enrichissement professionnel et personnel ! Merci à Julie Duboscq (tu es dans cette section parce que pour le moment tu as été plus EE que EPE) pour sa bonne humeur et son éternelle vigilance en terme de bitching !

Je tiens également à remercier l'ensemble des étudiants stagiaires, sans lesquels ce travail aurait été tout simplement impossible: Valentin Julien, Tristan Juette, Amélie Colle, Charlotte Wagner, Lauriane Faraut, Marjory Thomas, Myriam, Sarah Fernique, Morgane Papin, Emmeline Chollet, Axelle Bono, Pamela Amiard, Wendy Kipper, Sébastien Kirrhherr, Florence Gaime, Léna Lapique, Noémie Capelle, Virginie Nierat, Marine Levé, Amandine Ramos, Sarah Brocard. Je les remercie pour leur investissement enthousiaste et leurs capacités d'adaptation sur le terrain. Vous rencontrer a été extrêmement enrichissant (en témoigne nos nombreuses conversations enregistrées par les caméras).

Merci à Marie Bourjade pour ses très nombreux conseils pour ma première année de terrain. Merci d'avoir répondu présente chaque fois que j'avais un doute (et j'en avais un petit paquet au début des observations).

Merci à Joanna Lignot pour les corrections d'anglais et tous les commentaires ponctués de jurons lorsqu'un reviewer américain nous donne des leçons de grammaire anglaise ! J'ai hâte d'avoir ton avis sur l'article « étalon », je sens qu'on va bien rigoler à trouver un titre.

Merci à Cédric Zimmer pour son soutien durant les premières années de thèse au quotidien à Strasbourg ou depuis St-Andrews. J'ai hâte de voir la mini-toi !

Merci à tous les thésards du labo déjà partis pour leur post-doc et les amis connus à travers vous : Sophie, Antoine, Anne-Math., Floriane, Mey, Carole, Martin, Lucie... ça aurait été vachement moins fun sans vous. Un merci tout spécial à Amélie, Céline et Julien (cherchez pas un ordre de préférence vous êtes dans l'ordre alphabétique ^_^) pour leur présence au quotidien au labo comme en terrasse :) vous êtes formidables ! Vous me manquez les poupettes, vivement votre retour du Congo et d'Indonésie !

Cristian : @ mio !

Enfin merci à ma petite famille pour son soutien depuis le début de mes études (9 ans ça commence à faire). J'espère qu'après ces quatre années à vous demander ce que j'ai bien pu faire avec mes poneys, la soutenance aura répondu à vos interrogations.

Publications

Publiées

Briard L., Dorn C. & Petit O. 2015. Personality and affinities play a key role in the organisation of collective movements in a group of domestic horses. *Ethology* doi: 10.1111/eth.12402

Briard L. & Petit O. Resocialisation d'un étalon au sein d'un groupe de juments : reconstitution de la structure naturelle du cheval. Acte de la 40ème Journée de la recherche équine, 18 mars 2014, Paris, Institut Français du Cheval et de l'Equitation. Paris : édité par l'IFCE, 2014.

Sueur C., **Briard L.** & Petit O. 2011. Individual Analyses of Lévy Walk in Semi-Free Ranging Tonkean Macaques (*Macaca tonkeana*). Plos One 6 (10)

Prêtes pour soumission

Briard, L., Petit, O. & Deneubourg J.-L. Decision-making in domestic horses occurs before departure.

Briard, L., Deneubourg J.-L. & Petit, O. Why science bet on the wrong horse? the real role of stallions during collective movements of domestic horses

En préparation

Briard, L., Deneubourg, JL & Petit, O. The movement is played by the quatuor : keystone individuals lead group movements in white-faced capuchins.

Briard, L., Petit, O. & Deneubourg J.-L. Global communication and local interactions: a study on collective movements in domestic horses.

Communications

Communications orales

Valenchon M., **Briard L.** & Petit O. Réseaux sociaux chez les chevaux domestiques élevés en groupe : comment les différences entre individus influencent-elles l'organisation sociale ? *Journée d'information sur les actualités en éthologie équine*, Saumur, 9 avril 2015.

Petit O., Valenchon M. & **Briard L.** Les décisions collectives chez le cheval domestique : il n'y a pas de leader sans suiveurs. *Journée d'information sur les actualités en éthologie équine*, Saumur, 9 avril 2015.

Briard, L., Deneubourg, JL & Petit, O. Ma thèse en 180 secondes : Etude du processus décisionnels lors des déplacements collectifs chez le cheval domestique. 1^{ère} Journée des doctorants de la Recherche Equine, 13 mars 2015 (Prix de la meilleure présentation)

Briard, L., Deneubourg, JL & Petit, O. Ré-organisation du réseau social d'un groupe familial après le retrait de l'étalon. Colloque 2013 de la Société française pour l'étude du comportement animal Dijon 19 - 21 Novembre 2013

Briard, L., Deneubourg, J-L, & Petit, O. Réorganisation du réseau social et des déplacements collectifs d'un groupe familial après le retrait de l'étalon. International Ethological Conference (Behaviour 2013), Newcastle (UK), 4 - 8 Juillet 2013.

Briard, L. & Petit, O. Influence of the social network on collective movements in white-faced capuchins and domestic horses. Workshop SNAAS (Social Network Analysis in Animal Societies), Strasbourg, 3 - 4 Juillet 2013.

Communications affichées

Briard, L., Deneubourg, JL & Petit, O. The movement is played by the quatuor : keystone individuals lead group movements in white-faced capuchins. European Federation of Primatology, 25 – 28 août 2015.

Valenchon M., **Briard L.**, Dorn C., Amadouche M. & Petit O. 2015. Organisation sociale des chevaux domestiques élevés en groupe : Influence des caractéristiques individuelles sur le statut social. Poster. 41^e *Journée de la Recherche Equine*, Paris, 12 mars 2015, p-134-137

Briard, L. & Petit, O. Personality and social relationships play a key role in the organisation of collective movements in a group of domestic horses. ASAB Winter Meeting 2014, Londres, 4-5 Decembre 2014

Briard, L., Pasquaretta C. & Petit, O. Is there a cost of social centrality ? A study from a non-territorial herbivore, the domestic horse (*Equus ferus caballus*). ECBB 2014, Prague, 17 - 20 Juillet 2014

L., Briard, O. Petit. Resocialisation d'un étalon au sein d'un groupe de juments : reconstitution de la structure naturelle du cheval. 40^{ème} journée de la recherche équine, Paris, 18 mars 2014

Boos M., Zimmer C., **Briard L.**, Petit O., Grenna M., Malacarne G., Bernard-Laurent A. and Robin J-P. Does disturbance response match the starvation-predation risk trade-off in the rock partridge (*Alectoris graeca saxatilis*)? XXXth Congrès de l'union internationale des biologistes du gibier. Barcelone 5-9 Septembre 2011

Boos M., Keller, A., Zimmer C., **Briard L.**, Petit O., Malacarne G., Bernard-Laurent A., Robin J-P. Differential control of body mass and wing loading in experimentally disturbed rock partridges (*Alectoris graeca saxatilis*)? 31st Congrès IUGB, Bruxelles 27-29 août 2013.

Vulgarisation scientifique

Rédaction d'un article « le cheval, ce grand marcheur » pour Cheval Magazine

Thème : Capacité de déplacements du cheval, conséquence du confinement en box (Publication en septembre 2015)

Rédaction d'un article dans l'écho des tarpans pour l'association Bugarbivore

Présentation du travail réalisé sur un groupe d'étalons tarpans dans le Marais de Vaux

Valorisation du groupe et de son intérêt pour la recherche en éthologie (Publié en 2014)

Projets annexes

– Resocialisation d'un étalon

En 2012, Odile Petit et moi-même avons proposé à l'éleveuse de la Ferme de Bonjacques notre aide dans la resocialisation de son nouvel étalon acquis un an auparavant. Son but était de pouvoir le laisser, comme son ancien étalon, vivre avec les poulinières au moins une partie de l'année. L'ancien propriétaire avait déjà fait une tentative infructueuse de mise en troupeau avec des juments. L'étalon avait été lâché directement avec l'ensemble du groupe et s'était *a priori* retrouvé mis à l'écart. Pour éviter de répéter l'histoire, nous avons développé avec Odile un protocole de

mise en contact progressif, inspiré des protocoles de resocialisation des primates. Préalablement à la mise en contact, la hiérarchie de dominance et les relations affiliatives entre les juments ont été établies *via* des observations des interactions agonistiques, des interactions affiliatives et des proximités. Des tests de tempérament ont aussi été effectués pour déterminer leur sensibilité à la séparation sociale et à la nouveauté. La mise en contact a consisté à amener les juments dans le pré de l'étalon les unes après les autres jusqu'à reconstitution du groupe. Les délais entre les introductions ont varié entre une demi-journée à plusieurs semaines en fonction de la réaction de l'étalon. Aucune agression intense n'a été observée et une proximité immédiate de l'étalon avec les juments a été constatée. Parce qu'il avait perdu du poids pendant cette période, étant peu habitué à vivre 24h sur 24 en extérieur, l'étalon a été rentré au début de l'automne. Le contact avec l'éleveuse ayant été maintenu, nous savons que l'étalon a réintégré le troupeau les années suivantes sans aucun problème. Ce projet a fait l'objet d'une présentation à la 40^{ème} Journée de la Recherche Equine et d'un court article dans les actes du colloque. Durant cette journée, des contacts avec les haras nationaux ont été établis notamment pour un projet de constitution de troupeaux de célibataires avec des étalons jusqu'à maintenant isolés.

– *Sélectivité alimentaire et parasitisme chez le cheval : un cas d'automédication ?*

Ce projet a été démarré en 2013 suite aux observations réalisées sur un groupe d'étalons utilisés par l'association ARTHEN-Bugerbivore pour l'entretien de zones écologiques d'intérêt. Ces chevaux ne sont pas vermifugés et développent donc un parasitisme naturel. L'observation de consommations importantes et répétées, plus fréquentes que sur les groupes vermifugés observés les années passées, sur des arbres tels que les saules (connus pour leur effet antiparasitaire chez les moutons) nous ont amené à envisager un lien entre parasitisme et sélectivité alimentaire. Pour étudier la question des échantillons fécaux ont été prélevés deux fois par semaine, pendant toute la durée des observations ainsi que 7 échantillons de chaque espèce végétale qui avait été consommée par au moins un individu. Le hasard a fait que pour les besoins de mon projet de thèse, un deuxième groupe familial devait être étudié et que l'élevage qui nous a ouvert ses portes, ne vermifugés pas non plus ces chevaux.

Deuxième heureux hasard, la végétation du parc était très similaire à celle du pré du premier groupe, avec notamment plusieurs espèces de saules représentées. Ce deuxième groupe a donc fait l'objet du même suivi en terme d'alimentation et de coprologie. Les échantillons une fois rapatriés au DEPE à Strasbourg ont commencé à être traités (et le sont encore aujourd'hui). Grâce à une collaboration avec l'Institut de Parasitologie et Pathologie Tropicale de Strasbourg (Pr. Ermanno Candolfi et Dr. Julie Brunet), les charges parasitaires individuelles ont pu être estimées. L'analyse des plantes est réalisée au sein de l'IPHC grâce aux docteurs Jean-Patrice Robin, Caroline Habold du DEPE, et Eric Marchioni et Diane Julien-David du département des sciences analytiques (Chimie Analytique des Molécules BioActives). Enfin, le docteur Jacques Cabaret de l'INRA à Nouzilly, spécialiste de parasitologie vétérinaire, a apporté son soutien au projet à partir de 2014. Ce projet a fait l'objet de demandes de financement auprès de l'Institut Français du Cheval et de l'Equitation. La demande de 2015 a été acceptée (24.000€) et permettra de réaliser en 2016 des tests *in vitro* des extraits de plantes sur des cultures de larves infestantes. Ce projet me permet de signer un CDD de 6 mois à partir de janvier 2016 pour réaliser les expériences.

Sommaire

Remerciements	i
Publications	v
Communications	v
Projets annexes	vii

CHAPITRE 1 : INTRODUCTION GENERALE	1
1. LA VALEUR ADAPTATIVE DE LA VIE EN GROUPE	2
1.1. AVANTAGES	2
1.2. COUTS	3
2. DIFFERENTS DEGRES DE SOCIALITE	4
3. MAINTIEN DE LA COHESION DU GROUPE ET PROCESSUS DE DECISION COLLECTIVE	5
3.1. COHESION ET COMMUNICATION	6
3.2. COMMUNICATION LOCALE	7
3.3. COMMUNICATION GLOBALE	9
3.4. AUTO-ORGANISE VS INDIVIDUALISE : UN DEBAT OBSOLETE	11
4. PARTAGE ET COUT DE LA DECISION COLLECTIVE	12
4.1. PROCESSUS INDIVIDUALISE ET DECISION NON PARTAGEE	13
4.2. PROCESSUS DISTRIBUE ET DECISION PARTAGEE	14
4.3. PROBLEMES D'ECHELLE ET DE TERMINOLOGIES	15
4.3.1. Un continuum du partage de la décision	15
4.3.2. Echelle temporelle et processus décisionnel	16
4.3.3. L'utilisation du terme leader	17
5. LES DIFFERENCES INTERINDIVIDUELLES : L'ARBRE QUI CACHE LA FORET ?	18
5.1. LES CARACTERISTIQUES INTRINSEQUES	18
5.1.1. Age et sexe	18
5.1.2. La personnalité	19
5.2. LES RELATIONS SOCIALES	20
5.2.1. Les relations de dominance	21
5.2.2. Les relations affiliatives	22
6. OBJECTIFS DE LA THESE	23

CHAPITRE 2 : METHODOLOGIE GENERALE	27
1. PRESENTATION DU MODELE BIOLOGIQUE	27
1.1. CLASSIFICATION, EVOLUTION ET DOMESTICATION	27
1.2. ORGANISATION SOCIALE DU CHEVAL DOMESTIQUE	29
1.3. SYSTEMES SENSORIELS ET COMMUNICATION INTERINDIVIDUELLE	30
1.4. RELATIONS SOCIALES AU SEIN DU GROUPE	33
2. PRESENTATION DES GROUPES D'ETUDES	34
2.1. GROUPE A : 36 JUMENTS	35
2.2. GROUPE B : 9 JUMENTS ET 1 ETALON	37
2.3. GROUPE C : 9 JUMENTS	39
2.4. GROUPE D : 12 JUMENTS ET 1 ETALON	41
3. METHODES GENERALES D'OBSERVATION	43
3.1. COMPORTEMENTS RELEVES EN CONTINU	44
3.1.1. Comportements agonistiques	44
3.2. COMPORTEMENTS RELEVES PAR ECHANTILLONNAGE INSTANTANE	45
3.2.1. Proximités interindividuelles	45
3.2.2. Activité et orientation	46
4. L'ANALYSE DES DEPLACEMENTS COLLECTIFS	47
4.1. INITIATION ET ADHESION	48
4.2. PROGRESSION ET ARRIVEE	49
4.3. PERIODE PRE – DEPART	50
CHAPITRE 3 : DECISIONS COLLECTIVES ET CARACTERISTIQUES INDIVIDUELLES	50
SYNTHÈSE DE L'ARTICLE 1	53
ARTICLE 1 : <i>Personality and affinities play a key role in the organisation of collective movements in domestic horses</i>	54
CHAPITRE 4 : COMMENT LA PERIODE PRE-DEPART INFLUENCE L'ISSUE DU DEPLACEMENT ?	79
SYNTHÈSE DE L'ARTICLE 2	81
ARTICLE 2 : <i>Decision occurs before departure in domestic horses</i>	82
CHAPITRE 5 : DYNAMIQUE DE L'ADHESION	108
SYNTHÈSE DE L'ARTICLE 3	113
ARTICLE 3 : <i>Global communication and local interactions: a study on collective movements in domestic horses</i>	114
CHAPITRE 6 : LEADERSHIP ET POLYGYNIE : LE ROLE DE L'ETALON	112
SYNTHÈSE DE L'ARTICLE 4	139

ARTICLE 4 : <i>Why science bet on the wrong horse? The real role of stallions during collective movements</i>	140
CHAPITRE 7 : DISCUSSION GENERALE	167
1. RESUME DES RESULTATS	167
2. LA DISTRIBUTION DES AFFINITES CHEZ LE CHEVAL	168
3. L'IDENTITE DES INITIATEURS	170
4. LE ROLE DE LA PERIODE PRECEDANT LE DEPART	176
5. LE ROLE DE L'ETALON DANS LES GROUPES FAMILIAUX	177
6. CONCLUSION GENERALE	182
CHAPITRE 8 : REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES	184

CHAPITRE 1

Introduction générale

Introduction générale

« *Nothing in Biology Makes Sense Except in the Light of Evolution* »

Theodosius Dobzhansky, 1973

La description de la diversité des organismes, leurs différences et similitudes dans leurs interactions et adaptations, dans leurs répartitions géographiques et dans leurs comportements ne semblait qu'un chaos déconcertant de faits et d'anecdotes avant la théorie de l'évolution. Si elle a été pour la première fois formulée par Jean-Baptiste Lamarck (1744 – 1829) avec sa théorie du transformisme, la théorie de l'évolution, telle qu'elle est acceptée aujourd'hui, s'est développée essentiellement autour du concept d'évolution par sélection naturelle avancé par Charles Darwin pour la première fois en 1859 dans son ouvrage *On the Origin of Species*. Le terme « sélection naturelle » se réfère au processus par lequel les pressions environnementales amènent les individus d'une population d'organismes possédant des caractéristiques différentes à varier dans leur capacité à survivre et à se reproduire (i.e. *fitness*). Les individus avec les caractéristiques les mieux adaptées à une existence et une reproduction dans un environnement particulier, par rapport aux autres organismes de cet environnement, sont ceux qui sont les plus à même de survivre et de produire une descendance. Si nous savons aujourd'hui que la sélection naturelle n'est pas le seul mécanisme de l'évolution des espèces (Gould & Lewontin 1979), il est certain que la théorie de l'évolution doit plus à Charles Darwin qu'à tout autre évolutionniste, et qu'il est aujourd'hui impossible d'étudier la vie sans ce cadre de pensée.

Le concept de sélection naturelle et la *lutte pour l'existence* des organismes pourraient nous amener à penser que la nature ne favorise que des individus « égoïstes ». Pourtant, elle a aussi forgé des entités hautement coopératives comme la cellule eucaryote, les organismes multicellulaires ou les insectes eusociaux. L'ubiquité des phénomènes collectifs, qu'ils nous constituent ou nous entourent, suggère que la vie en collectivité n'est autre qu'une forme supplémentaire d'adaptation à l'environnement que la nature aurait sélectionnée au même titre que les adaptations physiologiques et anatomiques. L'étude des phénomènes collectifs est aussi importante en biologie du comportement qu'en biologie cellulaire ou du développement. Les groupes d'animaux

offrent de nombreux exemples-clé de ces phénomènes et certainement parmi les plus spectaculaires visuellement. Les nuées d'étourneaux ou les bancs de sardines tournant à l'unisson, se séparant et se reformant après chaque attaque d'un prédateur ; les millions de monarques ou d'ongulés se rassemblant pour migrer sur des milliers de kilomètres ; et les longues pistes le long desquelles les fourmis transportent nourriture et matériel ont depuis longtemps fasciné les scientifiques (Sumpter 2011). Ce travail de thèse s'interroge sur la façon dont les animaux interagissent pour former de tels groupes. Mais pour comprendre comment les animaux parviennent à vivre en groupe, la première étape consiste à comprendre au préalable pourquoi les groupes se forment.

La valeur adaptative de la vie en groupe

1.1. Avantages

La vie en groupe est polyphylétique : les espèces sociales se retrouvent chez les invertébrés, les poissons, les oiseaux ou les mammifères (Krause & Ruxton 2002). Plusieurs hypothèses tentent d'expliquer l'avantage adaptatif de la vie en groupe pour les individus qui les composent et l'évolution des sociétés animales.

Tout d'abord, le groupe représente une protection contre les prédateurs via plusieurs effets. Le nombre représente un avantage en lui-même puisqu'il réduit la probabilité d'un individu d'être pris pour cible par un prédateur (*Dilution effect* : Hamilton 1971; Cresswell 1994a; Dias 2006; Marino & Baldi 2008). Ensuite les individus peuvent plus efficacement détecter un prédateur puisqu'ils sont plus nombreux à surveiller l'environnement (*many-eyes effect* ou *hypothesis* : Dehn, 1990; Fairbanks & Dobson, 2007; Pays et al., 2007; Pulliam, 1973; Schmitt, Stears, Wilmers, & Shrader, 2014). Une fois, le prédateur détecté, l'émission de comportements et/ou de vocalisations permet la transmission de l'information à l'ensemble du groupe (Davis 1975; Cresswell 1994b; Lima 1995; Arnold & Zuberbühler 2006; Pays et al. 2013) qui a alors deux possibilités : fuir ou faire face au prédateur. Dans les deux cas, le groupe offre encore certains avantages. Lors de la fuite, l'effet de confusion augmente la difficulté pour un prédateur de se focaliser sur une proie (Neill & Cullen 1974; Morse 1977; Cresswell 1993; Schradin 2000). Lorsque le groupe fait face au prédateur, des stratégies

de défense collective peuvent être mises en place afin de faire fuir ce dernier (van Schaik & van Noordwijk 1985; Chapman & Chapman 2000).

Vivre en groupe peut aussi permettre d'améliorer la recherche alimentaire au niveau individuel. Tout d'abord, l'effet de dilution du risque de prédation et la vigilance partagée permettent d'augmenter le temps consacré à d'autres activités dont l'acquisition de nourriture (Brown 1999; Lima & Bednekoff 1999; Chapman & Chapman 2000; Pays et al. 2012; Schmitt et al. 2014). Les prédateurs sociaux peuvent chasser des proies beaucoup plus volumineuses qu'eux en chassant collectivement (Gese et al. 1988; Fanshawe & FitzGibbon 1993; Creel & Creel 1995). Enfin le groupe peut permettre une exploration de l'environnement et une exploitation des ressources plus efficaces *via* le transfert d'informations entre les membres du groupe, on parle d'information publique (Wrangham 1980; Valone 1989; Ducoing & Thierry 2003; Danchin et al. 2004).

La troisième théorie aborde l'origine de la vie en collectivité en terme d'avantages reproductifs : vivre en groupe, et notamment avec des individus du sexe opposé, réduit considérablement le temps passer à chercher un partenaire sexuel (Rubenstein 1994; Nordell & Valone 1998). Ce mode de vie permettrait aussi d'améliorer la survie des jeunes par une meilleure protection et/ou un élevage coopératif (Chapman & Chapman 2000; Covas et al. 2004).

Bien que basées sur des pressions de sélection différentes, ces hypothèses ne sont pas mutuellement exclusives et il est fort probable qu'elles participent conjointement à la formation des groupes.

1.2. Coûts

Toutes les espèces animales ne sont pas sociales ce qui suggère que ce mode de vie comporte également certains désavantages. Tout d'abord un groupe est plus facilement détectable par un prédateur qu'un individu isolé (Hamilton 1987; Krause & Ruxton 2002). Deuxièmement, la présence de congénères en un même site augmente la compétition alimentaire. Une telle compétition a clairement des effets sur la fitness des individus notamment, en augmentant la mortalité (Dittus 1979) ou en diminuant le taux de reproduction des femelles Whitten (1983). Cette compétition s'exerce de deux manières : *via* la contestation des ressources (Nicholson 1954; Janson 1985; van Schaik

1989) et de la réduction de ces ressources par les compétiteurs (van Schaik & van Noordwijk 1985; Chapman & Chapman 2000). Une autre conséquence de la vie en groupe est l'augmentation de la transmission de maladies du fait d'une proximité accrue entre les individus (Alexander 1974; Cote & Poulin 1995; Loehle 1995; MacIntosh et al. 2012).

La socialité s'étant maintenue au cours de l'évolution, les espèces sociales ont sans aucun doute développé des stratégies pour maintenir un équilibre où les coûts de la socialité sont limités par rapport aux avantages que procure ce mode de vie. En fonction du poids de chacun de ces effets, qu'ils soient avantageux ou coûteux, et des autres contraintes environnementales, les groupes qui se forment vont varier dans leur stabilité et leur organisation interne, ainsi que dans leur taille.

Différents degrés de socialité

Différentes définitions de la socialité ont été proposées mais je m'en tiendrais à celle de Chauvin (1963) qui considère que la socialité est l'attirance mutuelle des individus qui n'est ni sexuelle, ni parentale, ni environnementale. En fonction de la stabilité temporelle et de la complexification des comportements sociaux, Wilson (1975) puis Jaisson (1993) ont défini différents degrés de socialité.

Le premier niveau de socialité est appelé grégarisme et correspond à ce phénomène d'attirance mutuelle indépendamment de la reproduction ou de l'environnement. Ce premier niveau se retrouve chez des espèces d'insectes comme les criquets (e.g. Buhl et al. 2006) ou les blattes (e.g. Bell et al. 2004), chez les poissons (e.g. Parrish & Hammer 1997; Krause & Ruxton 2002) ou les oiseaux (e.g. Ballerini et al. 2008). Il s'agit de groupes plus ou moins temporaires dans lesquels les individus manifestent des comportements collectifs mais n'ont pas de relation particulière les uns avec les autres. Ces regroupements permettent néanmoins aux individus de bénéficier d'une protection vis-à-vis des prédateurs.

L'apparition des comportements parentaux définit les animaux subsociaux. L'apparition de ce caractère s'est faite de manière indépendante dans différents taxons et semble être un pré-requis à la socialité (Aron & Passera 2009). Chez les mammifères et les oiseaux, le nom définit la fonction puisque les soins aux jeunes sont obligatoires

(allaitement ou incubation). Quand la reproduction ou le soin au jeune se réalise sur des sites spécifiques mais qu'il n'y a pas de coopération dans l'élevage des jeunes, les espèces sont qualifiées de coloniales. C'est le cas de nombreux coléoptères du genre Scolytidae et de nombreux oiseaux (Aron & Passera 2009). La coopération des adultes dans les soins aux jeunes désigne les espèces communales. Ainsi chez certaines espèces de guêpes, de fourmis ou d'abeilles, les adultes partagent un même nid et s'occupent de tous les œufs quel que soit le degré d'apparentement.

A l'autre extrémité de l'échelle des niveaux de socialité, on trouve les espèces eusociales qui se définissent selon trois critères principaux : les soins collectifs aux jeunes, le chevauchement d'au moins une génération et la spécialisation des individus dans les tâches à effectuer entraînant la formation de castes (Crespi & Yaneda 1995). Ces critères, très stricts, font que les espèces qui appartiennent à la catégorie des espèces eusociales sont peu nombreuses. La quasi-totalité sont des insectes hyménoptères (i.e. fourmis, guêpes, abeilles, frelons et bourdons) ou isoptères (i.e. termites). Seules deux espèces de mammifères font partie de cette catégorie, le rat-taupe nu (*Heterocephalus glaber*) et le rat-taupe de Damara (*Cryptomys damarensis*) et des crustacés du genre *Synapheus* (Aron & Passera 2009).

Nous l'aurons compris les espèces sociales présentent différents niveaux de socialité et vivent dans des groupes qui peuvent grandement varier en terme de composition et de stabilité. La taille de ces regroupements varie également, et si le minimum d'individus pour former un groupe est de deux, les plus grands groupes d'insectes eusociaux peuvent rassembler plusieurs dizaines de millions d'individus (e.g. les fourmis légionnaires ; Gotwald 1995). La question se pose alors de savoir comment des groupes, qu'ils soient petits ou grands, parviennent à rester ensemble.

Maintien de la cohésion du groupe et processus de décision collective

Dans un environnement où toutes les ressources seraient concentrées en même lieu et illimitées, les individus pourraient mener les activités nécessaires à leur survie et à leur reproduction sans bouger. Un tel environnement n'existe pas et les animaux doivent donc se déplacer. L'animal, qu'il soit solitaire ou social, fait face à la nécessité de faire des choix quant à l'exploitation de son environnement pour satisfaire au mieux l'ensemble de ses besoins. Chez les espèces sociales, ces choix dépendent également des

congénères. En effet, les individus doivent se coordonner spatialement et temporellement (synchronisation) pour pouvoir rester cohésifs et exploiter collectivement leur environnement. La synchronisation est définie comme étant le phénomène d'ajustement des rythmes individuels (Pikovsky et al. 2003). Les individus doivent donc effectuer les mêmes activités dans des fenêtres temporelles similaires. La coordination spatiale implique que les individus effectuent leurs activités au même endroit (Conradt & Roper 2000). Les espèces sociales doivent donc décider collectivement de l'organisation de leur budget-temps, et ce, malgré les forces dispersives, comme les divergences de besoins et de motivations entre les individus. Sans organisation à l'échelle collective, le groupe se fragmenterait et cela entraînerait la diminution, voire la perte, des avantages évoqués plus haut.

La cohésion du groupe n'est pas maintenue en permanence chez toutes les espèces. En effet, certaines sociétés animales sont dites de type fission-fusion comme chez les chimpanzés (*Pan troglodytes*), les hyènes (*Crocuta Crocuta*) ou les chauves-souris de Bernstein (*Myotis bechsteinii*). Dans ces sociétés, les membres du groupe se séparent en sous-groupes de manière temporaire, pour une durée de quelques heures à plusieurs jours, et la composition de ces sous-groupes peut varier d'une fission à l'autre (Holekamp et al. 2000; Kerth et al. 2006; Aureli et al. 2008). Cette dynamique permet de résoudre temporairement les conflits d'intérêts liés aux divergences de besoins et de motivations (Kerth 2010). En revanche, les fissions observées dans des groupes présentant habituellement une structure stable dans le temps sont considérées comme des échecs du maintien de la cohésion car réduisant les avantages procurés par la vie en collectivité (Boinski & Garber 2000; Conradt & Roper 2005, 2007).

1.3. Cohésion et communication

Rester cohésif et prendre des décisions collectives nécessitent que les membres d'un groupe communiquent entre eux. La communication est définie par Vauclair (1992) comme un phénomène social d'échanges entre deux ou plusieurs individus : elle utilise un code de signaux spécifiques dans le cadre des finalités globales de survie et de cohésion de groupe. Des auteurs font la distinction entre le signal, qui a évolué dans le but de transmettre une information (communication active), et l'indice qui transmet une information, mais de manière accidentelle (communication passive ; Danchin et al.

2005). Les pistes de phéromones déposées par les fourmis sont des signaux qui ont évolué pour permettre la communication au sein de la colonie, tandis que les pistes créées par les passages répétés des herbivores ne sont que des indices. Le signal se distingue également de l'indice parce qu'il procure un bénéfice pour l'émetteur et qu'il découle d'une intention de communiquer (Danchin et al. 2005). Au sein d'un groupe, on distingue également deux échelles de communication : l'échelle locale où les individus communiquent uniquement avec leurs plus proches voisins et l'échelle globale, où un individu peut communiquer avec l'ensemble des membres de son groupe. De ces deux échelles va dépendre le type de mécanismes sous-jacents aux décisions collectives. Enfin, les capacités cognitives des espèces qui constituent les groupes vont évidemment influencer la capacité des individus à traiter les informations reçues ainsi que la complexité des comportements qui vont être utilisés pour parvenir à des décisions communes.

1.4. Communication locale

Dans les groupes composés de milliers d'individus, un animal ne peut pas percevoir ou être perçu par l'ensemble des membres de son groupe. Il est évident que dans une telle configuration, la transmission des informations, et notamment des décisions individuelles, ne peut se faire directement (ou cela nécessiterait un temps important qui empiéterait sur les autres activités). Les individus ne se basent alors que sur les informations locales pour prendre leurs décisions, c'est à dire sans avoir une connaissance du phénomène dans sa globalité. De l'ensemble des décisions individuelles basées sur les interactions locales avec leur environnement physique et social, va émerger le phénomène collectif, un processus qualifié d'auto-organisé (Deneubourg & Goss 1989; Bonabeau et al. 1997; Camazine et al. 2001). Ainsi des décisions collectives peuvent être prises sans nécessiter de capacités cognitives avancées ou une connaissance globale de l'environnement (Camazine et al. 2001; Hemelrijk 2002; Deneubourg et al. 2005). Les physiciens et les chimistes furent les premiers à utiliser le terme d'auto-organisation pour décrire comment des structures macroscopiques pouvaient émerger de processus microscopiques. Ce n'est que tardivement que le terme a été appliqué aux phénomènes collectifs animaux.

Le concept d'auto-organisation appliqué aux sociétés animales repose sur un phénomène qui lui était connu depuis longtemps : l'*allélomimétisme* (Scott 1958; Sudd 1963; Altmann 1985). Le principe d'allélomimétisme peut se résumer par « faire ce que mon voisin fait » (Deneubourg & Goss 1989). Par exemple, un oiseau prend son envol, ceux qui sont près de lui s'envolent et rapidement, l'ensemble du groupe s'envole. Un autre exemple classique d'allélomimétisme est le recrutement chez les insectes sociaux. Chez de nombreuses espèces de fourmis, les ouvrières, lorsqu'elles découvrent une source de nourriture, retournent à la fourmilière en déposant sur le chemin une trace chimique de phéromones. Les autres ouvrières qui rencontrent cette trace vont être influencées dans leur choix de direction, et vont à leur tour déposer des phéromones. De cette manière, une direction spécifique est rapidement et collectivement choisie alors même que plusieurs sites de nourriture peuvent avoir été découverts simultanément (Deneubourg & Goss 1989; Beckers et al. 1992; Bonabeau et al. 1997; Detrain et al. 1999; Detrain & Deneubourg 2006). Un phénomène similaire a été observé chez les abeilles qui, lorsqu'elles découvrent une ressource, rentrent au nid et effectuent une danse (i.e. *waggle dance*) qui indique l'orientation, la distance et la qualité de la ressource (*Apis mellifera*, von Frisch 1967). Cette danse permet de recruter un certain nombre de congénères qui vont à leur tour visiter et évaluer la ressource et revenir au nid pour danser, recrutant d'autres individus. Le même processus est utilisé durant le phénomène d'essaimage, lorsque la colonie ou une partie de la colonie quitte le nid pour s'établir sur un autre site (Camazine & Sneyd 1991; Seeley 1995; Seeley et al. 2006; Visscher & Seeley 2007).

L'allélomimétisme est par définition autocatalytique, c'est à dire que si je fais ce que font les autres font et que les autres font ce que je fais, nous finissons tous par faire la même chose (Deneubourg & Goss 1989). D'autres noms comme *facilitation sociale* ou *rétroaction positive* ont été utilisés pour nommer cette idée que la probabilité qu'un individu adopte un comportement ou un état particulier augmente avec le nombre d'individus qui présentent déjà ce comportement ou cet état (Clayton 1978; Deneubourg & Goss 1989). Dans un contexte de maintien de la cohésion du groupe, il est aisé de comprendre comment ces règles simples peuvent permettre aux individus de synchroniser leurs activités et de se coordonner durant leurs déplacements. Chez le mouton, la synchronisation des activités de repos et de recherche alimentaire est allélomimétique (*Ovis aries*, Gautrais et al. 2007). Chez le cerf élaphe, les individus

synchronisent leurs activités avec celles de leurs plus proches voisins (*Cervus elaphus*, Rands et al. 2014). La vitesse et la précision de la coordination des bancs de poissons ou des vols d'étourneaux subissant l'attaque d'un prédateur peuvent être expliquées par trois règles simples qui reposent sur les interactions locales : l'alignement, le maintien d'une distance maximale et d'une distance minimale avec les plus proches voisins (Czirok & Vicsek 2001). Il a également été montré chez les étourneaux que ces interactions locales reposaient sur la distance topologique entre les individus et que chaque oiseau interagit avec un nombre relativement fixe d'individus (*Sturnus vulgaris*, Ballerini et al. 2008). Chez les primates et les moutons, la mise en mouvement progressive des individus lors des déplacements du groupe peut être expliquée par des règles d'imitation simples reposant notamment sur le nombre d'individus déjà en mouvement et/ou sur le nombre d'individus stationnaires (Meunier et al. 2006; Petit et al. 2009; Sueur et al. 2009; Jacobs et al. 2011a; Pillot et al. 2011).

1.5. Communication globale

Lorsque le nombre d'individus dans un groupe est relativement faible, un individu peut communiquer simultanément, ou du moins rapidement, avec chacun de ses partenaires. Chaque individu a donc la possibilité de transmettre ses motivations à tous les membres de son groupe et peut les recruter simultanément (Boinski & Campbell 1995; Prins 1996; Conradt & Roper 2005). Le faible effectif permet également aux individus de percevoir le phénomène collectif dans sa globalité, contrairement aux grands groupes. Enfin contrairement aux processus auto-organisés qui se définissent par l'absence de contrôle central, une communication globale peut permettre en théorie à un individu de contrôler la décision de l'ensemble du groupe et donc mener à l'émergence de leaders (Conradt & Roper 2005; King et al. 2009; Petit & Bon 2010). Des comportements complexes de négociation et de vote peuvent alors émerger où les individus vont chercher à s'influencer mutuellement et vont exprimer leur décision au reste du groupe.

L'exemple classique est celui décrit par Kummer (1968) chez le babouin hamadryas (*Papio hamadryas*) qui lorsque les individus quittent leurs sites de repos le matin, ils vont décider collectivement de la future zone de fourragement. La prise de décision a été décrite de la manière suivante : chaque mâle choisit et s'oriente dans une

direction particulière, puis tente d'influencer les autres mâles par un comportement nommé « *notifying behaviour* ». Kummer décrit ce processus comme ressemblant à une amibe dont les pseudopodes s'avancent, se rétractent et fusionnent au fur et à mesure que les individus s'orientent, s'influencent et choisissent une direction. A la fin du processus de négociation, toute la troupe se met en route dans la direction qui a été choisie par le plus grand nombre de mâles. De manière similaire, chez les macaques de Tonkean (*Macaca tonkeana*, Sueur et al. 2010b) et chez les babouins chacma (*Papio h. ursinus*, Strandburg-Peshkin et al. 2015), les individus indiquent leur motivation à se diriger dans une certaine direction en se positionnant à la périphérie du groupe et la direction choisie dépend de l'angle entre les deux propositions de déplacement et du nombre d'individus orientés dans chaque direction.

Chez ces primates, le positionnement spécifique et l'orientation des individus ont été décrits comme étant un processus actif de recrutement des membres du groupe (i.e. intentionnel). Chez d'autres espèces, le même positionnement à la périphérie a été identifié mais l'intentionnalité du recrutement n'a pas nécessairement été identifiée (i.e. recrutement passif, (Ramseyer et al. 2009a,c). Toutefois l'expression de ces comportements joue sur le recrutement des membres du groupe, puisqu'elle donne des indices sur la motivation de ceux qui les réalisent. Par exemple chez les moutons et les vaches les individus s'orientent et s'éloignent progressivement du groupe dans la direction du futur déplacement avant le départ, et le nombre d'individus exprimant ces comportements avant le départ influence le recrutement (Ramseyer et al. 2009a,c). Un comportement similaire a également été identifié par Bourjade et al. (2009, 2015) chez le cheval de Przewalski (*Equus ferus przewalskii*).

D'autres comportements peuvent être utilisés par les individus pour indiquer leur motivation à l'ensemble du groupe. Par exemple, chez les capucins moines (*Cebus capucinus*) l'émission de vocalisations appelées « trilles » permettrait la coordination des mouvements du groupe (Boinski & Campbell 1995) et augmenterait la probabilité d'un déplacement collectif (Leca et al. 2003). Chez cette espèce, l'utilisation de pauses fréquentes et de regards en arrière a également été identifiée comme influençant la probabilité d'un individu en déplacement d'être suivi (Leca et al. 2003; Meunier et al. 2006). Chez les suricates, l'émission de vocalisations déclenche l'accélération du groupe et la probabilité de changer de zones de fourragement (*Suricata suricatta*, Bousquet et

al. 2010). Les abeilles éclaiveuses produisent des signaux sonores aigus dit flutés (i.e. *piping signals*) qui incitent les membres de la colonie à réchauffer leurs muscles alaires et à se préparer à voler vers le nouveau site où la colonie s'établira (Seeley & Tautz 2001; Visscher & Seeley 2007).

Enfin une dernière forme de recrutement pouvant permettre la cohésion du groupe est le recrutement coercitif. Contrairement au recrutement décrit ci-dessus qui se base sur l'interattraction des individus, la coercition se base sur la contrainte. Un individu (le recruteur) impose sa décision sur l'individu qu'il souhaite recruter. Ce comportement a notamment été décrit chez les équidés (Feist & McCullough 1976 ; Waring 2003) et certaines espèces de babouins (Watts 2000) vivant en groupe polygyne où le mâle guide son groupe dans une direction donnée. Il s'agit d'un comportement très spécifique utilisé principalement pour éloigner le groupe d'un mâle rival ou ramener une femelle qui se serait éloignée. Sa nature coercitive en fait un comportement à part mais il est certain que ce dernier a évolué dans le but de maintenir la cohésion du groupe (Walther 1991). La coercition lors de déplacements collectifs a aussi été identifiée par Ramseyer et al. (2009a,c) dans des groupes composés uniquement d'agnelles ou de génisses où des individus poussent des membres du groupes pour les inciter à se déplacer.

1.6. Auto-organisé vs individualisé : un débat obsolète

La description de ces systèmes de communication et mécanismes de maintien de la cohésion anime de nombreux débats dans la communauté scientifique. Longtemps auto-organisation et communication locale ont été attribuées aux grands groupes d'animaux et aux espèces possédant des capacités cognitives limitées tandis que la communication globale et les comportements individualisés, c'est-à-dire, basés sur les différences interindividuelles (en terme de motivation, de physiologie et de statut social) et qui expriment une intention, ont été attribués aux petits groupes d'animaux et aux espèces possédant des capacités cognitives avancées comme les primates (Conradt & Roper 2005). L'accumulation des observations et expériences nous montre que ces mécanismes coexistent chez une même espèce et que les mettre en opposition est stérile. En effet, un comportement intentionnel ne dépend pas de l'échelle de communication ; le dépôt de phéromone par les fourmis, la danse ritualisée des abeilles

ou l'émission d'une vocalisation sont tous des signaux, et donc, par définition, intentionnels (Danchin et al. 2005). Comment ne pas comparer le processus d'orientation et d'éloignement progressif des babouins hamadryas à celui des abeilles au moment de voler dans la direction du nid qui a été choisie par les éclaireuses ? En effet, une fois les muscles alaires réchauffés, les milliers d'individus qui forment la colonie s'envolent en quelques secondes mais ne se dirigent pas immédiatement vers le nouveau site. Lindauer (1955) a rapporté avoir vu des centaines d'abeilles s'élancer rapidement depuis l'essaim vers la périphérie pour ensuite y revenir lentement par les côtés (i.e. *streaker bees*). Interprétés par Lindauer (1955) comme étant des comportements de notification de la direction à prendre, des études récentes utilisant des systèmes automatiques de suivi ont confirmé son intuition (Schultz et al. 2008). Du fait de la taille du groupe, il est fort probable qu'une seule abeille ne soit pas perçue par l'ensemble de l'essaim, mais ce comportement qui consiste à traverser rapidement le groupe, répété plusieurs fois et effectué par des centaines d'individus, permet d'influencer globalement le comportement collectif. Enfin, les comportements auto-organisés peuvent exister dans des petits groupes où la communication globale est possible comme en témoignent les travaux réalisés sur les primates et les moutons. Par conséquent l'identification des mécanismes de cohésion ne repose plus sur la recherche de l'un ou l'autre des deux processus mais bien sur leur recherche conjointe et l'identification des étapes à laquelle ils interviennent dans les différents phénomènes collectifs.

Dans l'étude des décisions collectives, si l'identification des mécanismes est importante pour comprendre comment la décision est prise, il est aussi important de savoir si le processus décisionnel est un processus distribué à l'ensemble du groupe et donc partagé. En effet, du partage de la décision va dépendre sa rapidité et sa précision, et également le coût que peut représenter la décision collective finale au niveau individuel.

Partage et coût de la décision collective

Le maintien de la cohésion du groupe suppose que les individus parviennent à se mettre d'accord et prennent une décision commune, un processus appelé consensus (Britton et al. 2002; Conradt & Roper 2005; Petit & Bon 2010). Cette décision

consensuelle doit satisfaire au maximum les besoins des individus qui constituent le groupe auquel cas, les coûts dépassent les bénéfices, incitant les individus insatisfaits à se désolidariser du groupe. Ainsi, dans un groupe, l'individu a donc tout intérêt à exprimer ses motivations puisque cela augmente la probabilité que la décision finale soit en adéquation avec ses propres besoins. La mise en commun des connaissances permet également d'augmenter la précision de la décision (Sumpter & Pratt 2009) et donc son adéquation avec les besoins des membres du groupe. En revanche, la recherche d'un consensus est un processus qui peut être long, car il est le produit des volontés de chacun et de la nécessité de maintenir la cohésion dans le but d'équilibrer avantages et coûts. Les variations en terme de précision et de vitesse vont dépendre du nombre d'individus impliqués dans la décision.

1.7. Processus individualisé et décision non partagée

Lorsque le choix collectif résulte de la décision d'un seul individu on parle de processus individuel et/ou de décision non partagée (Conradt & Roper 2005). Cet individu est généralement appelé « leader » parce qu'il décide de la direction et du moment du départ. La notion de leader suppose un processus allélomimétique où la probabilité d'imitation est biaisée en faveur du leader (Scott 1958). Dans la littérature, le leader est traditionnellement décrit comme étant l'individu qui se déplace à l'avant du groupe lors des déplacements collectifs (Dumont et al. 2005; Fischhoff et al. 2007; King & Cowlishaw 2009b), ou bien le premier individu à partir (Boinski & Garber 2000; Peterson et al. 2002; Leca et al. 2003), ou encore n'importe quel individu qui parvient à recruter des membres du groupe (Byrne et al. 1990; King et al. 2008; Collignon & Detrain 2010). L'initiation d'un déplacement et/ou marcher en tête est interprété par certains auteurs comme étant une stratégie « égoïste » des individus visant à influencer la décision finale en leur faveur et/ou pour avoir un accès prioritaire aux ressources à l'arrivée (Fischhoff et al. 2007; Conradt et al. 2009; King & Cowlishaw 2009b).

Du point de vue de la vitesse, la décision basée sur le choix d'un individu est très rapide puisqu'elle ne nécessite pas la mise en commun de différentes décisions individuelles potentiellement divergentes. Néanmoins, du point de vue de la précision, une décision basée uniquement sur les connaissances d'un individu peut s'avérer erronée si les informations qu'il possède sont incorrectes ou que le choix de cet individu

ne satisfait pas les besoins des membres de son groupe (Sumpter & Pratt 2009; Kao & Couzin 2014). Les exemples de ce type de décision dans la nature sont rares voire inexistants si l'on juge que les seuls cas évoqués sont anecdotiques et ne reposent pas sur une quantification méthodique du comportement des individus. Toutes les espèces qui ont été décrites comme présentant des processus décisionnels individuels sont des espèces qui vivent en système polygyne. Les mâles chez le gorille (*Gorilla b. berengei*), le babouin hamadryas et le babouin de montagne (*Papio h. ursinus*) seraient les individus qui dirigeraient et coordonneraient les mouvements de leur groupe de femelles (Schaller 1963 ; Byrne et al. 1990 ; Watts 2000). Chez le cheval, l'étalon a aussi été cité comme étant celui qui menait les actions collectives de son groupe familial (Feist & McCullough 1976 ; Ebhardt 1954). Chez les chevaux cependant, le recrutement coercitif a été considéré au même titre que le recrutement actif ou passif alors que dans un tel cas, aucune décision collective n'est prise et le consensus n'est pas recherché. Cet exemple est peut-être finalement le seul vrai cas de processus non partagé au sein du règne animal. Contrairement aux travaux cités ci-dessus, d'autres études anecdotiques et empiriques rapportent que le processus décisionnel est distribué entre les juments et l'étalon (Tyler et al. 1972 ; Bourjade et al. 2009, 2015 ; Krueger et al. 2014), et en ce qui concerne les espèces de primates, des vocalisations précédant le départ du mâle gorille ont été rapportées, vocalisations qui pourraient traduire la motivation du groupe à se déplacer (Stewart & Harcourt 1994). Chez les babouins des montagnes, les femelles ont été décrites comme étant capables d'influencer la décision du mâle (Byrne et al. 1990 ; Watts 2000). Si le mâle gorille ne part que lorsque la décision de se déplacer a déjà été prise ou bien que le mâle babouin peut être influencé par les femelles de son groupe, alors nous ne sommes pas en présence d'un processus individuel mais bien d'un processus distribué de prise de décision.

1.8. Processus distribué et décision partagée

Lorsque plusieurs individus participent à l'élaboration de la décision on parle de processus distribué ou de décision partagée (Leca et al. 2003; Conradt & Roper 2005; Couzin et al. 2005). Chaque membre du groupe contribue, de manière égale ou non, à la décision finale. Les coûts de la décision collective résultant d'un processus distribué seraient inférieurs aux coûts de la décision d'un seul individu en ce sens que la décision

finale prend en compte les besoins et les motivations de chacun (Conradt & Roper 2005; Wray et al. 2012). En effet, une paire de pigeons retrouve plus efficacement son chemin qu'un individu isolé (Biro et al. 2006). Le recrutement par rétroaction positive des fourmis ou des abeilles permet à la colonie de choisir l'ordre dans lequel les ressources sont exploitées par rapport à leur qualité et à leur distance du nid (Deneubourg & Goss 1989; Beckers et al. 1992; Camazine et al. 2001; Franks et al. 2002; Detrain & Deneubourg 2006). La transmission des informations possédées par chaque individu *via* le dépôt de phéromones ou une danse ritualisée permet à la colonie d'exploiter son environnement de manière efficace. Le choix n'est cependant pas instantané puisqu'il repose sur un processus relativement lent de recrutement progressif des membres de la colonie. Il a été rapporté que les abeilles pouvaient danser jusqu'à trois jours avant de parvenir à une décision unanime (Seeley & Buhrman 1999; Leadbeater & Chittka 2007). Chez les babouins hamadryas, la décision finale à l'échelle de la troupe est la résultante d'un long processus de recrutement et de négociation entre les individus (Kummer 1968). En revanche, il semblerait que seuls les mâles participent au processus décisionnel, ce qui fait que le processus n'est pas distribué à l'ensemble du groupe. Cet exemple soulève le problème de l'échelle à laquelle l'observateur se place pour considérer si le processus décisionnel est partagé ou non, ou du moins s'il est partagé par tous ou seulement par une partie des individus.

1.9. Problèmes d'échelle et de terminologies

1.9.1. Un continuum du partage de la décision

Je n'ai décrit dans les deux parties précédentes que les extrémités de ce qui semble être un continuum depuis un processus décisionnel individualisé à un processus décisionnel distribué (i.e. partagé et non-partagé). Tout d'abord, au vu de l'absence de démonstration solide de l'existence de processus décisionnel reposant sur un seul et unique individu, appelé aussi leadership personnel (Leca et al. 2003), ce continuum semble plutôt se concentrer sur le degré de partage de la décision (i.e. décision partiellement ou totalement partagée). En effet, chez certaines espèces, le choix d'une destination repose seulement sur les informations d'une partie du groupe. Couzin et al. (2005) ont montré à l'aide de modèles théoriques comment un consensus pouvait être

atteint alors même que seule une faible proportion d'individus possède des informations sur l'environnement. Ces résultats théoriques ont depuis été confirmés par une étude sur les babouins chacma en milieu sauvage (Strandburg-Peshkin et al. 2015). Chez les abeilles, le choix d'un nid repose également sur un processus partiellement distribué. En effet, seule une partie des membres du groupe visitent les sites potentiels de relocalisation du nid. Le choix du site repose uniquement sur ces individus informés qui, une fois leur décision prise, vont recruter le reste de la colonie et les guider vers le nouveau site (Seeley 1995; Britton et al. 2002). La décision partiellement partagée semble être un compromis entre rapidité de la décision, puisque l'ensemble de la colonie (i.e. 50 000 individus) ne peut pas explorer chaque site potentiel, et précision de la décision, puisqu'il y a un partage d'information entre les individus informés (Seeley 1995; Britton et al. 2002). Le partage des informations entre les individus informés n'est pas nécessairement réalisé avant le recrutement des individus naïfs. Chez certaines fourmis (e.g. *Tetramorium caespitum*), les individus informés recrutent indépendamment les autres membres du groupe sans avoir cherché à atteindre un consensus au préalable (Collignon & Detrain 2006). Contrairement au choix du nid qui nécessite l'unanimité, l'exploitation des ressources alimentaires ne nécessite pas nécessairement de passer par un long processus du consensus.

1.9.2. *Echelle temporelle et processus décisionnel*

Le partage de la décision dépend également de l'échelle temporelle à laquelle on étudie le processus. Chez de nombreuses espèces, certains individus peuvent être identifiés comme occupant un rôle spécifique dans le déclenchement et la progression des déplacements collectifs, ce qui leur vaut d'être qualifié de leader (Conradt & Roper 2005; King et al. 2009; Petit & Bon 2010; Bourjade et al. 2015). D'un point de vue temporel, si l'on se place au niveau du déplacement, ces individus peuvent apparaître comme des leaders, cependant si on se place à une échelle plus grande, c'est-à-dire si l'on considère l'ensemble des déplacements effectués par un groupe, on peut s'apercevoir que ces individus ne sont pas systématiquement les mêmes et que les initiations peuvent être distribuées à plusieurs membres du groupe, voire à tous (Petit & Bon 2010; Collignon & Detrain 2010; Jacobs et al. 2011b; Krueger et al. 2014; Bourjade et al. 2015; Briard et al. 2015). Cette distribution indique qu'il n'y a pas de

biais d'imitation envers un individu en particulier du groupe comme on pourrait l'attendre d'une relation de type leader - suiveur (Scott 1958). Enfin, le processus distribué décrit jusqu'à maintenant implique l'intervention simultanée des individus au cours du processus décisionnel, or ce dernier peut être distribué dans le temps. Le recrutement et la prise de décision pourraient être réalisés à différentes étapes du phénomène collectif. Dans ce contexte, ne considérer qu'une étape ne permet pas de percevoir l'ensemble du processus décisionnel. Par exemple, se concentrer uniquement sur les individus se déplaçant en tête du déplacement ne suffit pas pour comprendre comment la décision est prise (Fischhoff et al. 2007 ; King et al. 2009)

1.9.3. *L'utilisation du terme leader*

L'utilisation du terme leader est relativement controversée dans le domaine des décisions collectives car ce terme, qui est loin d'être neutre, présuppose que certains individus jouent un rôle particulier (Bourjade et al. 2015). Il laisse également penser que les membres du groupe suivent le leader parce qu'ils respectent sa décision (i.e. *abide by this decision*, Conradt & Roper 2005, 2007). Certains auteurs ne considèrent pas le suivi comme un choix, ce qui les amènent à utiliser des termes oxymoroniques tels que « consensus non partagé » (Conradt & Roper 2005, 2007). Or, le consensus est par définition partagé puisqu'il résulte de l'accord général des parties (tacite ou manifeste). Suivre, c'est décider de soutenir une décision. Comme le souligne Lamprecht (1992), il n'y a pas de leader sans suiveur : en l'absence de suivi, l'individu initiateur n'a d'autre choix que de se ranger à l'avis général. Pour bien comprendre le processus décisionnel, il est donc extrêmement important de se concentrer non seulement sur le comportement des recruteurs, mais également sur le comportement des individus recrutés. Par exemple, chez les capucins moines, le renoncement des individus qui ne parviennent pas à recruter des membres du groupes, nous indique que les individus s'influencent mutuellement (Gautrais 2010; Petit & Bon 2010). De même chez les moutons, la probabilité de départ d'un individu dépend à la fois de ceux qui sont en mouvement et de ceux qui sont encore stationnaires (Pillot et al. 2011).

Les différences interindividuelles : l'arbre qui cache la forêt ?

« [...] But the truth is, there would be no forest without those trees – just like there would be no groups without individuals. And except in rare cases, those individuals are not identical clones of one another » - **From Cells to Societies, 2014**

Les individus qui constituent un groupe ne sont pas identiques et ces différences peuvent influencer leur choix. Tout d'abord, les individus possèdent des caractéristiques intrinsèques tel que l'âge, le sexe ou la personnalité. Deuxièmement, dans un groupe stable, les individus peuvent développer des relations sociales dont la distribution n'est pas nécessairement homogène. Les choix des individus peuvent être modifiés en fonction de ces facteurs intrinsèques et sociaux, et par conséquent impacter le processus de décision collective.

1.10. Les caractéristiques intrinsèques

1.10.1. *Age et sexe*

Considérant la définition de la socialité, le groupe social réunit des individus d'âges différents, notamment des individus adultes, sexuellement matures et dont la croissance est terminée, et des individus subadultes et juvéniles, immatures sexuellement et qui continuent à grandir. En fonction de leur âge, les individus ne vont pas avoir la même connaissance de leur environnement. Dans les sociétés animales, les individus âgés sont présentés comme étant une source vitale d'informations, notamment en ce qui concerne la localisation de ressources rares ou des routes migratoires (Dagg 2009). L'âge va donc affecter la capacité des individus à prendre des décisions écologiquement pertinentes. Ainsi, les singes vervets sont plus attentifs au cri d'alarme des adultes que des juvéniles (*Chlorocebus pygerythrus*, Gould & Gould 1999). Chez les éléphants d'Afrique, l'âge de la matriarche influence la réponse du groupe à une présence simulée de prédateurs (*Loxodonta africana*, McComb et al. 2011). Dans le contexte des déplacements collectifs, chez les oies du Canada (*Branta canadensis*, Raveling 1969) et à tête barrée (*Anser indicus*, Black 1988), les individus adultes sont plus suivis que les juvéniles. Chez le cheval de Przewalski, les juvéniles ne participent pas à la prise de décision (Bourjade et al. 2009). L'âge influence aussi les capacités de

déplacements des individus qui, lorsqu'ils sont très jeunes ou trop âgés, ne peuvent pas parcourir les mêmes distances au même rythme que les adultes en pleine force de l'âge (Valentinuzzi et al. 1997; Steudel 2000).

Les besoins énergétiques associés à chaque sexe vont impacter les décisions des individus. Par exemple, chez les mammifères, les femelles allaitantes ont des besoins en eau plus important et il n'est pas rare de les voir marcher en tête des déplacements qui mènent à un point d'eau (Kummer 1968, Fischhoff et al. 2007). De la même manière, le statut social qui est parfois associé à chaque sexe va influencer le rôle des individus dans les décisions collectives. Par exemple chez les Sifakas de Verreaux, comme chez la plupart des lémuriens, ce sont les femelles qui sont dominantes et ce sont également elles qui parviennent à recruter le plus d'individus sur de plus grandes distances (*Propithecus verreauxi*, Trillmich et al. 2004).

1.10.2. *La personnalité*

Il existe de nombreuses définitions de la personnalité, parfois appelé tempérament ou individualité. Je retiendrai celle de Réale et al. (2007) qui considèrent que ces trois termes se réfèrent aux différences interindividuelles comportementales stables dans le temps et/ou à travers les contextes (Budaev 1997; Lowe & Bradshaw 2001). Ici le terme stable ne signifie pas que les valeurs des traits comportementaux ne puissent pas changer avec l'expérience ou l'âge, mais signifie que les différences sont maintenues entre les individus (Réale et al. 2007). La stabilité permet de prédire le comportement d'un individu dans une situation donnée, chaque individu ayant des prédispositions spécifiques.

Il est possible d'évaluer le tempérament de trois manières : 1) à partir de l'observation de l'individu dans son milieu naturel et de la quantification de son comportement, 2) par des tests expérimentaux et 3) à partir de questionnaires (Maestripieri 2000; Dingemanse & Réale 2005; Freeman & Gosling 2010). L'utilisation de ces méthodes va dépendre des caractéristiques de l'espèce et des conditions d'observation. Chez une espèce sociale, l'utilisation de tests nécessitant l'isolement de l'individu (i.e. *open-field*, Hall 1934) rend difficile l'interprétation des résultats et leur généralisation au contexte social. Dans ce cas-là, des tests avec des individus spectateurs peuvent permettre de tester un individu seul mais sans l'isoler socialement (Lansade et

al. 2008a, b). L'utilisation de tels tests nécessite cependant que les individus puissent être manipulés ce qui n'est pas toujours possible. Les observations du comportement en milieu naturel ont l'avantage de correspondre aux situations que l'animal rencontre réellement au cours de sa vie. Cependant, pour les espèces sociales, le comportement des individus peut être influencé par la présence des autres, ne permettant pas à l'observateur de savoir si le comportement enregistré correspond à la réponse spécifique de l'individu ou bien à une réponse influencée par le groupe. Enfin les observations en milieu naturel ne permettent pas de mesurer tous les aspects de la personnalité, certaines situations étant trop rares ou imprévisibles pour permettre la récolte de données utilisables. Enfin, les questionnaires peuvent être très utiles mais nécessitent l'intervention de plusieurs évaluateurs et parfois de plusieurs séances d'évaluation pour s'assurer de la fiabilité des mesures (Le Scolan et al. 1997 ; Lloyd et al. 2007 ; Petelle & Blumstein 2014).

Concernant l'influence de la personnalité sur les processus de décision, les études ne manquent pas, l'étude de la personnalité connaissant actuellement un véritable essor. Il a été montré que la personnalité des individus et la composition du groupe en terme de personnalité avaient un impact sur de nombreux comportements collectifs tels que la dispersion (Cote et al. 2010), la productivité du groupe (Modlmeier & Froitzik 2011), la défense du groupe (Modlmeier et al. 2014a) et son succès (Pruitt & Keiser 2014). Chez les poissons, l'audace des individus influence leur réactivité aux congénères ainsi que leur taux d'initiations (Nakayama et al. 2012a,b ; Pike et al. 2008 ; Harcourt et al. 2009). Chez les oies, les individus qui se déplacent en tête sont les individus les plus curieux/audacieux (Kurvers et al. 2009). Chez les vaches et les moutons, les taux d'initiations sont liés aux traits sociaux de la personnalité en terme de sociabilité et d'indépendance spatiale (Ramseyer et al. 2009b). Enfin chez deux espèces de fourmis, il a été montré que la décision en terme de vitesse et de précision était influencée par les personnalités des individus composant le groupe (*Temnothorax longispinosus* : Modlmeier et al. 2014a ; *Linepithema humile* : Hui & Pinter – Wollman 2014).

1.11. Les relations sociales

Une relation sociale entre deux individus résulte des interactions sociales répétées qu'ont présenté ces deux individus. La relation sociale n'est pas observable

directement mais est inférée à partir du relevé des interactions (Kummer 1968; Hinde 1976). La représentation de ces relations par les animaux va dépendre de leur capacité à se reconnaître mutuellement et à mémoriser les interactions passées (Cords 1997). Il existe deux types de relations pouvant lier les individus entre eux : les relations de dominance et les relations d'affinités. La distribution de ces relations va dépendre des caractéristiques de l'individu lui-même mais aussi des autres membres du groupe.

1.11.1. Les relations de dominance

La proximité d'individus possédant des besoins nutritionnels et des motivations similaires (i.e. recherche de partenaires sexuels) entraîne inévitablement des conflits entre les individus (Krause & Ruxton 2002; Randler 2005; Silk 2007; Rieucau & Giraldeau 2009). La dominance résulte de cette compétition entre les individus et a été définie comme étant la conséquence de la somme des conflits successifs qui impliquent deux partenaires. À l'issue d'une interaction agonistique, il est possible de distinguer l'individu qui a pris l'ascendant et qu'on nommera « gagnant », de l'individu qui a « perdu » le conflit. Si ce résultat se répète, le « gagnant » sera considéré comme le dominant et le perdant comme le subordonné : c'est ce qu'on nomme la dominance formelle (Datta 1988; de Waal & Luttrell 1989). L'ensemble des relations de dominance des membres du groupe social forme un réseau appelé « hiérarchie de dominance-subordination » ; les individus sont classés du plus dominant au plus dominé. Chez de nombreuses espèces, cette hiérarchie est linéaire (Appleby 1983) et les individus sont capables de reconnaître le statut social de leurs congénères (Dasser 1987; Krueger & Heinze 2008).

La dominance impacte de nombreux aspects de la vie d'un individu comme l'accès ou la monopolisation d'une ressource (Wilson 1975; Petit et al. 1992), ou la disposition spatiale des individus (Hemelrijk 2000). Elle peut aussi impacter la décision d'un animal lorsqu'il doit faire un choix. La dominance est principalement évoquée pour parler du leadership personnel où un individu unique, le dominant, prend la décision pour l'ensemble de son groupe. Chez les mangoustes (*Helogale parvula*), la femelle alpha prendrait la décision concernant la direction, la distance à parcourir et la destination (Rasa 1987). Comme je l'ai déjà évoqué, le mâle dominant chez le gorille et le babouin de montagne serait l'individu qui coordonnerait et dirigerait les déplacements de son

groupe (Schaller 1963, Byrne et al. 1990). Chez l'irrisor moqueur (*Phoeniculus purpureus*), les individus dominants sont ceux qui initient le plus les vols vers les nouveaux sites de nourriture (Radford 2004). Chez le macaque rhésus, les individus dominants recrutent plus d'individus lors de leur départ que les subordonnés (*Macaca mulatta*, Sueur & Petit 2008). Il est important de noter que le rang hiérarchique influencé par les caractéristiques intrinsèques de l'individu. J'ai déjà évoqué le sexe et le dimorphisme sexuel mais la personnalité peut aussi influencer ce rang hiérarchique (Colléter & Brown 2011). Par conséquent cette propension à initier liée au rang hiérarchique peut-être aussi une conséquence de la personnalité.

1.11.2. Les relations affiliatives

Les relations d'affiliatives ou affinités sont le résultat d'une interattraction préférentielles des individus. Elles sont basées sur les interactions positives tels que les contacts et le toilettage mais également sur des proximités interindividuelles (Cords 1997, Waring 2003). Au sein d'un groupe, les relations affiliatives sont rarement distribuées de manière homogène, et l'on constate des relations privilégiées entre certaines paires d'individus. Les affinités des individus vont être influencées, au même titre que la dominance, par les caractéristiques intrinsèques des individus. Par exemple, l'homophilie, i.e. la tendance à être attiré par des individus similaires, basée sur le sexe et/ou l'âge est fréquente dans de nombreuses sociétés animales (Chimpanzé : Massen et al. 2014, babouin : Seyfarth et al. 2014, Carter et al. 2015; zèbre : Sundaresan et al. 2007 ; dauphin *Tursiops spp.* : Lusseau & Newman 2004; autres primates : Brent et al. 2011). Les affinités basées sur la similitude du rang hiérarchique sont aussi relativement fréquentes (suricate : Madden et al. 2011; capucin brun *Cebus apella* : Janson 1990; cheval domestique *Equus ferus caballus* : Wells & Goldschmidt-Rothschild 1979, Kimura 1998, Heitor et al. 2006b, van Dierendonck et al. 2004 ; éléphant d'Afrique : Wittemyer et al. 2005; cerf élaphe : Appleby 1983; macaque rhésus : de Waal 1991; babouins chacma : Seyfarth et al. 2014).

Les relations d'affinités se basant sur l'interattraction des individus au même titre que les mécanismes de coordination et de synchronisation, elles sont à même d'influencer la dynamique collective. Chez les moutons et les vaches, les premiers individus recrutés sont les plus proches voisins qui sont également les individus

présentant des relations préférentielles avec l'initiateur (Ramseyer et al. 2009a, c). Chez le macaque de Tonkean (Sueur et al. 2009) et le lémur brun (*Eulemur fulvus fulvus*, Jacobs et al. 2011a), les relations affiliatives influencent le processus mimétique lors de l'adhésion à un déplacement.

Objectifs de la thèse

L'objectif de ce travail de thèse est d'étudier les processus décisionnels lors des déplacements collectifs chez le cheval domestique, *Equus ferus caballus*, et notamment l'influence des différences interindividuelles et des relations sociales sur ces phénomènes. Le cheval est une espèce hautement sociale, vivant en groupes stables et développant des relations de dominance et d'affinité avec les membres de son groupe (Waring 2003 ; Heitor et al. 2006a,b ; Krueger et al. 2014). La complexité de ses comportements sociaux peut être comparée dans une certaine mesure aux comportements des primates et témoignent de ses capacités cognitives (Feh 1999; Krueger & Flauger 2008; Krueger & Heinze 2008; Cozzi et al. 2010; Schneider & Krueger 2012) Bien que domestiquée, les nombreuses populations férales témoignent de l'aptitude de l'espèce à survivre sans l'intervention de l'Homme. C'est également une espèce qui présente une certaine flexibilité sociale puisque dans la nature, la composition et la taille des groupes varient selon les conditions écologiques. Les chevaux ont été observés vivant en groupe familial, i.e. un étalon et plusieurs juments, en groupes de célibataires ou en groupe mixtes d'individus immatures (Waring 2003). Les études sur les comportements collectifs chez les ongulés ayant porté principalement sur les ovins et les bovins, l'étude du cheval domestique permet de compléter et de généraliser les règles décisionnelles décrites chez les ongulés. Sa complexité sociale et cognitive en fait un modèle de choix pour une comparaison avec les primates, chez qui les phénomènes collectifs sont très souvent étudiés et dont on pense qu'ils ont principalement développé des processus complexes de décision. Enfin, l'organisation polygyne du cheval domestique en fait un excellent candidat pour étudier et discuter l'existence d'un leadership unique dans les sociétés animales.

Une première partie de ce travail présentée dans le **chapitre 3 (Article 1)** s'attache à comprendre comment les relations sociales et les caractéristiques intrinsèques influencent la dynamique des déplacements collectifs au sein d'un groupe

de 36 juments. En observant le comportement de chaque individu, j'ai cherché à mettre en évidence le type de processus décisionnel qui pouvait sous-tendre les déplacements. Je me suis notamment intéressée à l'effet de l'identité de l'initiateur sur la dynamique observée en terme de rapidité de recrutement. J'ai également exploré l'influence des caractéristiques intrinsèques sur la distribution des affinités au sein du groupe.

Dans un deuxième temps, j'ai étudié la période précédant le départ qui, chez de nombreuses espèces, joue un rôle fondamental dans le processus de prise de décision collective. J'ai cherché à savoir si les individus se préparaient au départ, et si oui, comment ils réalisaient cette préparation. Je me suis notamment intéressée à la structure spatiale du groupe et à la position des individus préalablement au départ. J'ai également voulu savoir si les comportements exprimés traduisaient l'imminence du déplacement. Cette étude a été réalisée sur deux groupes de 9 juments et est exposée dans le **chapitre 4 (Article 2)**.

Dans un troisième temps j'ai cherché à savoir si le processus d'adhésion au déplacement pouvait être expliqué par des règles simples et locales basées sur le nombre d'individus en mouvement, les distances interindividuelles et les affinités. L'objectif de ce chapitre était d'identifier les mécanismes auto-organisés pouvant sous-tendre la dynamique collective et l'influence des préférences sociales sur ces mécanismes. Ce travail a nécessité le développement d'un modèle multi-agents permettant de tester différentes hypothèses en confrontant les données simulées aux données empiriques. Les données utilisées sont issues des deux groupes de 9 juments étudiés dans le chapitre précédent et les résultats sont présentés dans le **chapitre 5 (Article 3)**.

Enfin dans un quatrième et dernier chapitre de résultats (**chapitre 6 – Article 4**), j'ai considéré le rôle de l'étalon lors des déplacements collectifs. Il s'agit à ma connaissance de la première étude qui quantifie précisément l'implication de l'étalon, et de manière générale du mâle unique d'un système polygyne, dans les décisions collectives. Le comportement de deux étalons, de l'initiation à l'arrivée, a été comparé à celui des juments pour identifier d'éventuelles différences. Le comportement de conduite (i.e. *herding*) a aussi été relevé pendant et en dehors des déplacements collectifs. Enfin, une expérience a été effectuée sur l'un des groupes où l'étalon a été retiré pendant 2 mois afin d'observer les éventuelles modifications de la dynamique des

déplacements en son absence et d'appréhender son rôle exact lors du processus décisionnel.

Dans ma discussion générale (**chapitre 7**), j'ai tenté de replacer mes résultats au regard de la littérature du domaine et de discuter dans quelle mesure cette thèse contribuera à confirmer qu'une approche leader-centrée ne permet pas de rendre compte des processus observés. De plus, les caractéristiques de mon modèle d'étude m'ont permis de démêler les contributions respectives des processus auto-organisés et individualisés, et d'envisager de nouvelles perspectives dans l'étude des prises de décision collective. Enfin, j'ai cherché à discuter dans ce dernier chapitre de l'importance de considérer les processus auto-organisés et les caractéristiques individuelles conjointement, et ce, quel que soit le modèle considéré.

CHAPITRE 2

Méthodologie générale

1. Présentation du modèle biologique

1.1. Classification, évolution et domestication

Le cheval domestique appartient à l'ordre des Périssodactyles (nombre impair de doigts) qui inclue les rhinocéros (Rhinocerotidés), les tapirs (Tapiridés) et les équidés. Le genre *Equus* regroupe sept espèces sauvages qui sont les seules survivantes de toutes les formes d'équidés ayant existé pendant les 55 derniers millions d'années : le zèbre de Grévy (*Equus grevyi*), le zèbre de montagne (*Equus zebra*), le zèbre de plaine (*E. quagga*), l'âne sauvage d'Afrique (*E. africanus*), l'hémione (*E. hemionus*), le kiang (*E. kiang*) et le cheval de Przewalski (*E. ferus przewalskii*). De plus, il existe deux espèces domestiques, l'âne (*E. asinus*) et le cheval domestique (*E. ferus caballus*).

Le plus ancien fossile d'équidés connu à ce jour date du début de l'Eocène (54 – 55 millions d'années), il s'agit de *Hyracotherium* (anciennement *Eohippus*), un mammifère de la taille d'un renard possédant 4 doigts à l'avant et 3 à l'arrière. Le groupe des Equidés s'est ensuite agrandi au Miocène (25 – 5,3 millions d'années) atteignant le nombre de 12 genres aujourd'hui tous éteints. Le genre *Equus*, lui, n'apparaît qu'au Pléistocène il y a environ 3,9 millions d'années (Fig. II.1 ; pour plus de détails voir Waring 2003). Les équidés actuels ne possèdent plus qu'un doigt en contact avec le sol et une morphologie adaptée à la course.

La domestication du cheval reste un sujet qui fait l'objet de nombreux

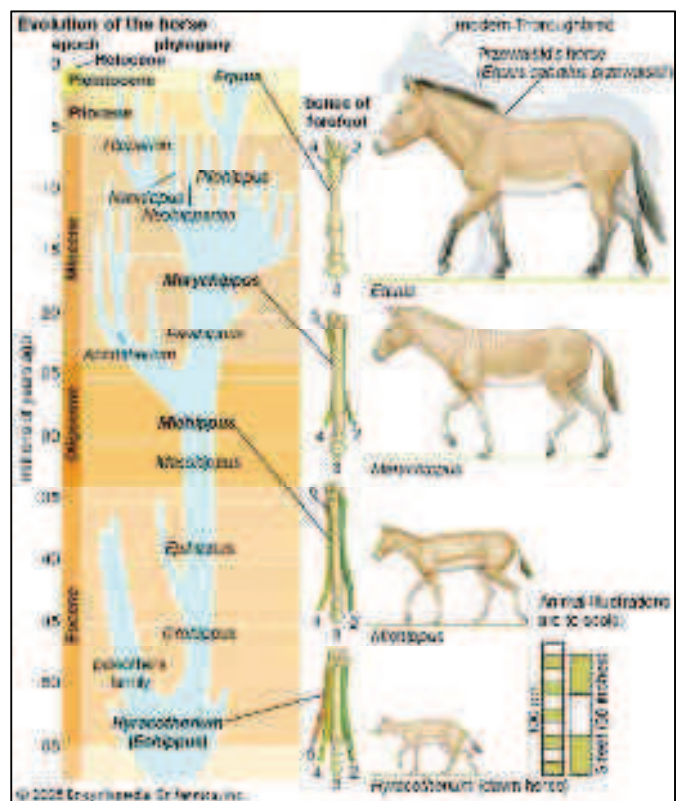


Fig. II.1 - Arbre évolutif des équidés depuis 55 millions d'années à nos jours.

débats. Les études qui ont été menées à ce sujet ont donné lieu à des conclusions différentes parfois contradictoires sur son origine et sa propagation. Actuellement, on situe le début de la domestication du cheval entre 5000 et 3000 avant JC (Zeder 2006), ce qui est relativement tardif comparé aux chiens (entre 100 000 et 15 000 ans) ou aux chèvres (10 000 ans). Le cheval, contrairement aux autres espèces domestiques, se caractérise par une importante diversité génétique mitochondriale traduisant l'apport régulier de nouvelles juments sauvages dans la population domestique (Zeder 2006). En revanche, la faible variabilité du chromosome Y traduit quant à elle l'utilisation d'un petit nombre d'étalons fondateurs sauvages (Warmuth et al. 2012). L'étude de Warmuth et al. (2012) apporte aussi des éléments en faveur de l'émergence de la domestication du cheval dans une région géographique limitée aux steppes eurasiennes occidentales et de sa propagation vers l'ouest de l'Europe. Enfin la plupart des études considèrent que l'ancêtre du cheval domestique n'est pas le cheval sauvage asiatique dit de Przewalski. Bien que les chevaux domestiques et de Przewalski puissent s'hybrider et donner des descendants fertiles, ce dernier possède une paire de chromosome supplémentaire ($2n = 66$). Le cheval de Przewalski est donc considéré comme une espèce sœur du cheval domestique, et c'est le cheval sauvage européen ou tarpan (*E. f. ferus*), déclaré éteint en 1851, qui est actuellement le meilleur candidat (Zeder 2006 ; Fig. II.2).

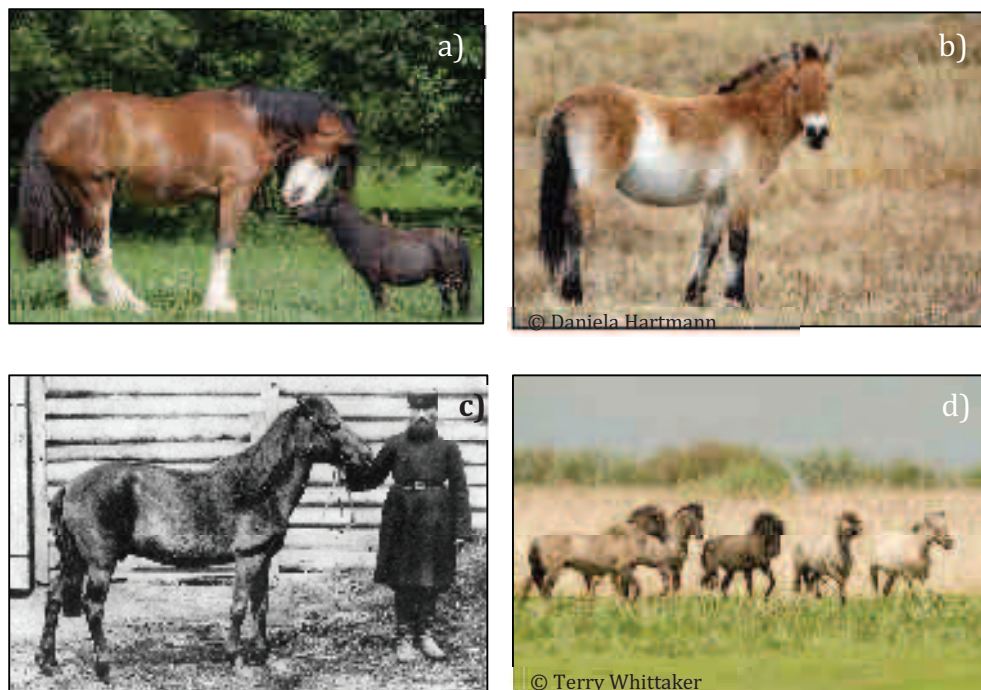


Fig. II.2 – a) Chevaux domestiques de race shire et falabella, b) cheval de Przewalski, c) unique photo connue d'un présumé Tarpan (1884) et d) chevaux de race konik polski, représentant les plus proches (morphologiquement et génétiquement) du cheval sauvage européen.

Si le débat sur l'origine et la propagation de la domestication du cheval est si important c'est que cette dernière a eu un profond impact sur la civilisation. Les chevaux servaient de source de nourriture (viande, lait), de moyen de transport et de combat et ont permis la propagation des langues et de la culture indo-européenne (Vilà et al. 2001). Aujourd'hui 682 races de chevaux domestiques sont répertoriées dans le monde, en plus des 107 sont déclarées éteintes (Hall 2005). Sélectionnés pour leur force, leur endurance, leur aptitude au saut ou tout simplement pour leur beauté, les chevaux d'aujourd'hui ressemblent peu physiquement à leur ancêtre et cousin sauvages. Mais que l'on ne s'y trompe pas, de nombreuses caractéristiques ancestrales ont été conservées. Les traits physiologiques et comportementaux basiques semblent avoir été peu altérés par la domestication (Waring 2003), en témoignent les dix-neuf populations férales décrites dans la littérature (par analogie au terme anglais *feral* ; Linklater 2000). Elles ont colonisé l'ensemble des continents à l'exception de l'Antarctique et occupent une variété importante d'habitats : du désert (Berger 1977) aux montagnes (Feist & McCullough 1976 ; Krueger et al. 2014) en passant par les îles (Welsh 1975) et les marais (Feh 1990 ; voir Boyd & Keiper 2005 pour une description plus exhaustive). Ces chevaux féraux présentent les traits de survie typiques des espèces qui n'ont jamais été domestiquées (Waring 2003) et par conséquent, leurs comportements seront considérés comme étant caractéristiques de l'espèce.

1.2. Organisation sociale du cheval domestique

« Quand les animaux se rassemblent en unité pour des bénéfices tels que la défense collective, ils ont tendance à le faire avec un certain niveau d'ordre minimisant les conflits entre individus et permettant au groupe de fonctionner efficacement au jour le jour. Par conséquent, l'organisation sociale comprend la taille du groupe et sa composition, sa stabilité et des aspects tels que les responsabilités et les privilèges de chaque individu. » Waring 2003

Les chevaux domestiques féraux et de Przewalski, les zèbres de plaine et de montagne vivent en petits groupes stables, appelés familles ou harem, comprenant classiquement un étalon adulte, quelques juments adultes et les jeunes immatures nés dans les années précédentes (Fig. II.3). Il n'est pas rare que certains groupes reproducteurs comportent plusieurs étalons qui défendent ensemble le groupe mais

seul le mâle dominant semblent pouvoir se reproduire (Berger 1986). Les tailles de groupes peuvent grandement varier d'une population et d'une saison à l'autre (de 1 à 21 ; Waring 2003). Pour les groupes familiaux, le nombre moyen de femelles oscille entre 1 et 12 selon les populations avec des moyennes aux alentours de 3 – 5 (Houpt & Keiper 1982; Kimura 1998; Waring 2003; Cameron et al. 2009). En dehors de l'unité reproductrice, les mâles peuvent constituer des groupes de célibataires pouvant persister un à trois ans ou encore rester solitaires (Waring 2003). Occasionnellement, juments et poulains peuvent se retrouver sans étalon et des groupes multi-mâles multi-femelles de juvéniles et subadultes peuvent se constituer lorsque ceux-ci émigrent de leur groupe maternel. La fréquence de ces différentes organisations sociales dépend notamment du contexte environnemental et de la densité de la population.

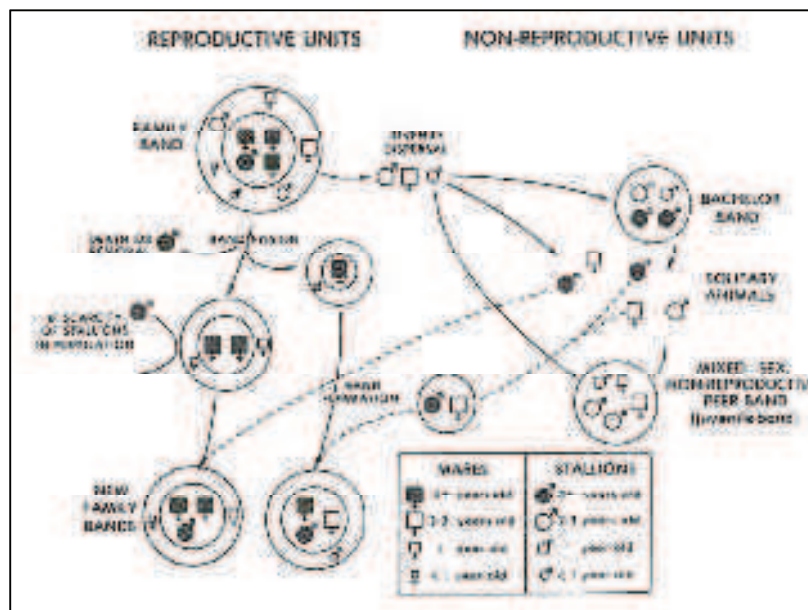


Fig. II.3 – Les différentes organisations sociales adoptées par les chevaux féroces libres (issu de Waring 2003).

1.3. Systèmes sensoriels et communication interindividuelle

Il me semble nécessaire, à ce stade de la description de la vie sociale de mon modèle biologique, de parler ici du système sensoriel des chevaux et de son impact sur les interactions interindividuelles. En effet pour pouvoir comprendre comment les chevaux se coordonnent, se synchronisent, et interagissent, il me semble indispensable de comprendre comment ils se perçoivent les uns les autres.

La vision est sans aucun doute le sens le plus important chez le cheval en témoigne la taille de ces yeux, une des plus grandes du règne animal. Chaque œil possède un champ de vision d'environ 190°, champs qui se superposent à l'avant permettant une vision binoculaire d'environ 70° (Duker-Elder 1958). En tant que proie vivant dans de grands espaces ouverts dont les prédateurs et la nourriture se trouvent au sol, l'espèce a développé un champ de vision dirigé vers le sol mais également vers l'horizon qui lui permet de voir aussi bien de loin que de près, de nuit comme de jour. Comme illustrée par la figure II.4, le cheval possède un angle mort sous son nez et à l'arrière dans le prolongement de son corps.

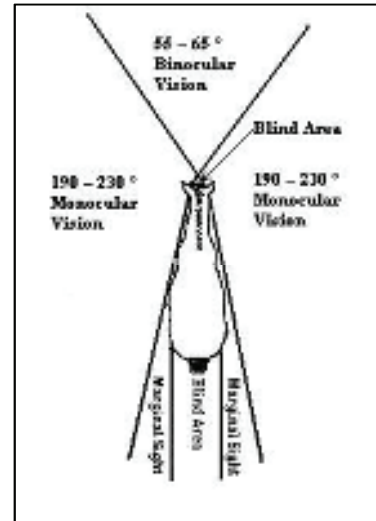


Fig. II.4 – Champ de vision du cheval

Cependant, un simple mouvement de la tête lui permet de scanner ces zones. Le cheval se repose essentiellement sur sa vue pour surveiller son environnement, détecter un danger ou inspecter un objet suspect. Hanggi & Ingersoll (2012) ont récemment démontré les capacités de discrimination des chevaux en condition expérimentale. Les chevaux testés ont été capables de parfaitement discriminer des objets situés à 90° ou 138° en arrière de leur tête. Une anecdote de Wolski et al. (1980) rapporte également que des chevaux étaient capables de différencier leur propriétaire d'un inconnu habillé de la même manière à plus de 400m. Cette acuité visuelle permet aussi au cheval de communiquer et d'interagir avec ces congénères de manière parfois très subtile (Waring 2003). Les interactions sociales, notamment les interactions agonistiques, reposent sur toute une gradation de signaux visuels (position des oreilles, pincement des narines et de la bouche, mouvement de la queue et des jambes). Récemment une étude de Wathan et al. (2015) a mis en évidence la diversité des expressions faciales chez le cheval et leur similarité avec celles des primates ou d'autres espèces domestiques. La reconnaissance interindividuelle mère – jeune mais également entre congénères se base notamment sur la vision (Wolski et al. 1980; Proops et al. 2009).

Le champ auditif du cheval est relativement proche du notre (0.20 – 22kHz). En revanche, il possède une capacité relativement mauvaise à localiser les sons (Heffner & Heffner 1986). Contrairement à beaucoup d'espèces qui se basent sur la localisation précise d'un son pour orienter leur tête et leurs yeux vers un objet pour l'inspecter

visuellement, le cheval se baserait lui principalement sur son large champ de vision et son acuité visuelle pour détecter un potentiel danger. Pour autant ce sens ne doit pas être sous-estimé, car la communication vocale joue un rôle important dans la vie sociale du cheval. Plusieurs types de vocalisations existent et sont utilisés dans différents contextes sociaux. Le hennissement est la vocalisation la plus longue et la plus audible et peut être détectée à au moins 1 km (Waring 2003). Il est donc utilisé dans la communication interindividuelle longue distance et notamment lorsqu'il n'y a plus de contact visuel. Lemasson et al. (2009) ont montré que le hennissement transmettait des informations sur le sexe et la taille de l'émetteur ainsi que son identité, un résultat confirmé par Proops et al. (2009). Le nicker (aucune traduction française satisfaisante) est une vocalisation basse fréquence et qui est utilisé dans la communication à faible distance. Elle est émise soit par l'étalon lors de l'approche d'une jument potentiellement réceptive soit par une jument en direction de son poulain. Enfin le couinement est une vocalisation très aigue utilisée lors des interactions agonistiques ou sexuelles qui d'après Rubenstein & Hack (1992), transmet des informations sur l'identité (voir Waring 2003 pour une description plus détaillée des différentes vocalisations).

Le sens du toucher du cheval est plus ou moins développé selon la partie du corps. L'innervation des follicules pileux fait qu'une très légère stimulation tactile peut être détectée comme en témoigne le tressaillement de la peau d'un cheval lorsqu'un insecte se pose. Certains poils plus épais et spécialisés dans la perception tactile se trouvent également concentrés sur la tête notamment autour des yeux, des lèvres et du nez (Talukdar et al. 1972). Enfin la lèvre supérieure mobile est particulièrement sensible au toucher grâce à la présence de trois catégories de terminaisons nerveuses connues pour leur implication dans la perception du toucher, la pression et la thermoréception (Waring 2003). Cette lèvre mobile est utilisée bien évidemment dans l'alimentation mais aussi dans l'exploration des objets et dans les contacts avec les congénères. Un toilettage mutuel entre deux individus commence généralement par le frottement de cette lèvre supérieure puis par le mordillement de la zone avec les dents.

La chémoréception chez le cheval implique au moins trois organes : 1) les terminaisons nerveuses olfactives au niveau de la cavité nasale, 2) l'organe voméronasal et 3) les bourgeons du goût. Si ces derniers sont surtout utilisés dans les choix alimentaires, les deux premiers sont notamment utilisés durant les interactions

interindividuelles. Après séparation des dyades mère-jeune et perturbation des indices olfactifs, Wolski et al. (1980) ont observé que la mère et le poulain avaient des difficultés à se retrouver. Rubenstein et Hack (1992) ont trouvé que les étalons féraux exploreraient plus longtemps le crottin d'étalons non familiers. Enfin, l'utilisation de l'organe voméro-nasal est facilitée par l'utilisation du flehmen (i.e. contraction des narines par le soulèvement de la lèvre supérieure) et semble permettre une meilleure identification du congénère via son inspection directe ou indirecte (e.g. urine, crottin).

1.4. Relations sociales au sein du groupe

Au sein du groupe et quelque soit sa composition, les individus synchronisent leurs activités (Rifa 1990) et exploitent ensemble de larges domaines vitaux qui se superposent avec ceux des autres groupes, les chevaux n'étant pas territoriaux (Boyd & Keiper 2005). La stabilité du groupe dépend des liens établis entre les individus du groupe, et pour le groupe reproducteur, de la migration des jeunes et de la capacité de l'étalon à éloigner les rivaux (Waring 2003). Au sein des groupes peuvent s'observer la présence d'une hiérarchie et de préférences sociales. La hiérarchie est relativement linéaire chez les chevaux et s'établit au fur et à mesure des interactions agonistiques qui avec le temps diminuent en intensité (Estep et al. 1993; Heitor et al. 2006a; b; Krueger et al. 2014; Bourjade et al. 2015; Briard et al. 2015; Fig. II.5) Le rang hiérarchique n'est pas déterminé par le poids ou la taille, ni chez les mâles (Feh 1990), ni chez les femelles (Duncan 1992), et l'étalon n'occupe pas systématiquement la position dominante dans la hiérarchie (Wells & Goldschmidt - Rothschild 1979; Haupt & Keiper 1982; Krueger et al. 2014). Lors de l'arrivée d'une nouvelle jument, les femelles résidentes montrent plus d'agressions envers cette dernière (Monard 1992). Concernant leurs préférences sociales, les chevaux ont généralement entre un et trois partenaires préférentiels à proximité desquels ils sont observés plus souvent et/ou avec lesquels ils effectuent plus de toilettages (Clutton-Brock et al. 1976; Feh 1987; Monard 1992; Sigurjónsdóttir et al. 2003; Van Dierendonck et al. 2004). Ces préférences semblent influencées par des facteurs tels que l'âge, le sexe, le rang hiérarchique ou la parenté (Clutton-Brock et al. 1976; Kimura 1998; Sigurjónsdóttir et al. 2003; Heitor et al. 2006b; Rho et al. 2007; Briard et al. 2015). Le toilettage mutuel semble avoir pour fonction principale de renforcer les liens sociaux et de diminuer les tensions au sein du groupe (Feh & de

Mazières 1993; Kimura 1998 ; Fig. II.5). Sa fréquence est cependant dépendante de la saison et notamment de la disponibilité alimentaire (i.e. en hiver le temps passé à brouter augmente).

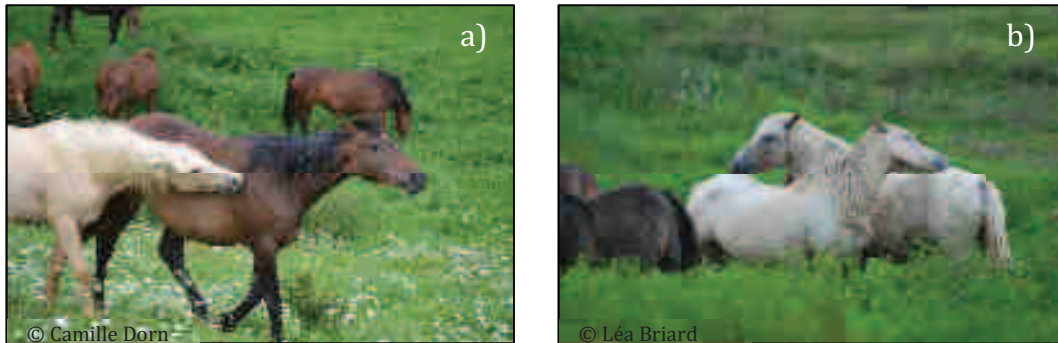


Fig. II.5 – Illustration a) d’une interaction agonistique (morsure avec évitement) et b) d’une interaction affiliative (toiletage mutuel).

Dans les groupes familiaux, l’étalon est parfois décrit comme satellitaire et ses interactions sociales avec les juments se résument aux accouplements et à la défense du groupe. Pourtant, il participe activement à la vie sociale et développe des relations plus ou moins fortes avec chaque jument (Waring 2003 ; Heitor 2006a,b). Enfin, les relations sociales chez les chevaux ne se résument pas à des interactions dyadiques. Cozzi et al. (2010) ont en effet montré l’existence de comportements affiliatifs post-conflit non seulement au niveau dyadique mais aussi triadique, s’apparentant donc à de la réconciliation et de la consolation. Schneider et Krueger (2012) ont également rapporté l’existence d’interventions agressives d’un cheval tiers dans les interactions affiliatives.

2. Présentation des groupes d’études

Les deux premières années de ce travail de thèse ont été consacrées à la récolte des données comportementales sur 4 groupes différents de chevaux : deux groupes familiaux un groupe d’étalons et un groupe de juments. Les données sur le groupe d’étalons ne sont pas présentées dans ce manuscrit car le groupe n’a réalisé aucun déplacement collectif et montré une cohésion sociale très faible. Deux raisons peuvent notamment être évoquées pour expliquer ce phénomène : la perte accidentelle de deux individus qui a perturbé la stabilité du groupe peu de temps avant les observations et un hiver particulièrement difficile et long qui a poussé les individus à se disperser pour chercher leur nourriture. Enfin, des données récoltées par Camille Dorn (étudiante de

master 2) sur un groupe de 36 juments ont été ajoutées et analysées au cours de ma thèse.

Trois des quatre groupes (GROUPES A, B et C) présentés dans ce manuscrit appartenaient à l'élevage de la Ferme de Bonjacques dans le département des Vosges (Belrupt : 48°5'22.139"N, 6°5'31.12", 327m). Cet élevage produit essentiellement des chevaux de loisir et ne se concentre pas sur la production d'une race en particulier. Les races utilisées sont cependant des races relativement rustiques, comme le New-Forest ou le Welsh, qui sont issues d'une tradition d'élevage en semi-liberté. Les groupes étaient composés de chevaux de races très variées (cf tableaux descriptifs des groupes). Cet élevage a été choisi notamment parce qu'il laisse ses étalons vivre toute l'année avec les poulinières, ce qui nous a permis d'étudier un premier groupe familial. De plus, l'exploitation étant de taille importante (100 hectares de pré, environ 30 naissances par an), l'élevage nous permettait de trouver en un même lieu, plusieurs groupes d'études. L'élevage suit un fonctionnement plutôt classique (en dehors de la monte en liberté). Les chevaux sont vermifugés une à deux fois par an, au moment de l'identification des poulains ou de leur sevrage (à 6 mois vers la fin de l'année). Durant l'hiver, les animaux sont nourris avec du foin et de l'orge aplatie produite sur l'exploitation. Aucun complément alimentaire (i.e. granulés) n'est apporté aux chevaux vivant à l'extérieur si ce n'est du foin en hiver et un bloc de sel toute l'année.

2.1. GROUPE A : 36 juments

Ce groupe a été observé par Camille Dorn dans le cadre de son stage de Master 2. Les observations ont été réalisées entre juin et août 2011 et les vidéos analysées entre janvier et juin 2012. Il s'agit d'un groupe uni-sexe de 36 juments adultes et subadultes issues de la reproduction de l'élevage (Tableau II.1 pour les caractéristiques individuelles). Deux poulains étaient présents (issus d'une reproduction accidentelle et nés avant les observations) mais n'ont pas été considérés dans les analyses du fait de leur jeune âge. La composition du groupe est restée inchangée pendant toute la période d'observation (juin – août 2011). L'ensemble du mois de juin a été utilisé comme période d'habituation bien que le groupe semblait s'être habitué relativement rapidement aux observateurs. La raison est que le parc à la fin du mois de juin a été agrandi (une fois la fauche des foins terminée) passant de 10 à 30 hectares.

Relativement isolé, le pré est entouré de champs utilisés pour cultiver des céréales ou pour faire du foin, sauf pour un côté qui est bordé par une petite route peu fréquenté (Fig. II.6). Aucun animal ne se trouvait dans ces champs au moment des observations. Le pré était vallonné, ce faisant il ne pouvait être aperçu dans son ensemble depuis un même point de vue. Le pré était connu des individus de plus d'un an mais était totalement nouveau pour les individus d'environ 1 an. Du fait de sa composition particulière et d'une prise de données légèrement différente, ce groupe a fait l'objet d'un article indépendant (ARTICLE 1 – Chapitre 3).

Tableau II.1 - Tableau récapitulatif des caractéristiques individuelles pour le groupe A. Les individus marqués d'un * sont les mères des deux poulains.

Nom	Sexe	Race	Age (ans)
Alo	F	New-Forest	2
Ang	F	New-Forest	1
Cara	F	New-Forest	2
Carr	F	New-Forest	1
Cer	F	Selle français	4
Chan	F	Cheval de selle	3
Chat	F	New-Forest	2
Chau	F	Selle français	2
Chi	F	New-Forest	6
Cho	F	New-Forest	1
Cig	F	New-Forest	1
Cre	F	Welsh	2
Cro	F	New-Forest	1
Enc	F	Demi-sang arabe	1
Epi	F	New-Forest	2
Fin	F	Selle français	1
Fjo	F	Fjord	1
Glu	F	Selle français	2
Mel	F	Selle français	1
Mou	F	Selle français	2
Nua	F	New-Forest	2
NzR*	F	New-Forest	2
Pip	F	New-Forest	2
Pom	F	Poney français de selle	3
Pri	F	Selle français	2
Ras	F	New-Forest	2
Rei	F	Selle français	3
Ros	F	Demi-sang arabe	2
Sab*	F	Welsh	2
Ser	F	Selle français	1

Sou	F	Cheval de selle	1
Swa	F	Cheval de selle	1
Tac	F	New-Forest	1
Tra	F	Demi-sang arabe	1
Val	F	Selle français	2
Ven	F	Selle français	2

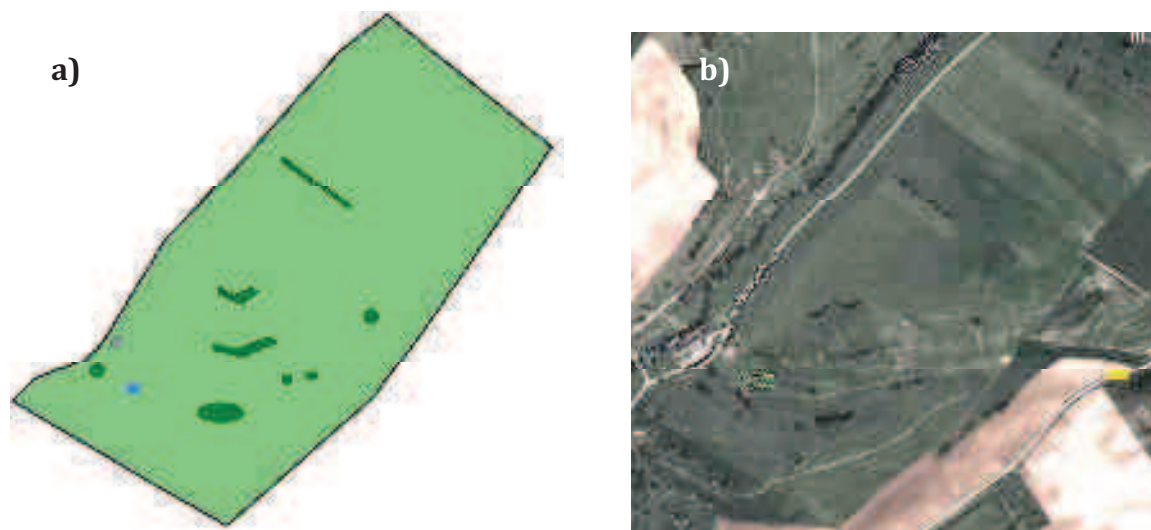


Fig. II.6 a) Représentation schématique et b) vue aérienne du pré du groupe A. Les zones vert-foncé représentent les zones arborées principalement utilisées par les chevaux pour s'abriter des intempéries ou pour se reposer aux heures les plus chaudes. Le carré bleu représente l'abreuvoir et le rond gris la pierre à sel.

2.2. GROUPE B : 9 juments et 1 étalon

Ce groupe a été étudié de janvier à août 2012 mais a subi plusieurs modifications : (1) mars - avril 2012, l'étalon a été retiré afin de pouvoir étudier l'effet de son retrait, (2) mai – juillet 2012, de nouvelles juments ont été ajoutées par l'éleveuse pour la reproduction et de nombreuses naissances ont eu lieu, perturbant la stabilité du groupe qui n'a pas été étudié à cette période. Le groupe sous sa forme « 9 juments sans étalon » a été utilisé pour les études sur la période pré-départ (ARTICLE 2 – Chapitre 4), la dynamique d'adhésion (ARTICLE 3 – Chapitre 5) et le rôle de l'étalon durant les déplacements collectifs (ARTICLE 4 – Chapitre 6). Pour ce dernier article, les données sur le groupe sous sa forme « 9 juments avec étalon » ont aussi été prises en compte. Cependant seules les données collectées en juillet – août 2012 ont été considérées pour

des questions de comparabilité des conditions environnementales avec le deuxième groupe familial (groupe D) qui a été étudié quant à lui durant l'été 2013. Les caractéristiques des individus sont détaillées dans le tableau II.2.

Tableau II.2 Récapitulatif des caractéristiques du groupe B. Les juments avec un * sont celles qui avaient un poulain durant la période juillet – août 2012.

Nom	Sexe	Race	Age (ans)
Dan	M	New-Forest	21
Gr*	F	Poney français de selle	18
Ha*	F	Demi-sang arabe	17
Is*	F	Welsh	16
Ju*	F	Welsh	15
Li*	F	Demi-sang arabe	13
Ma*	F	Poney français de selle	12
Pa*	F	Demi-sang arabe	9
Su*	F	Poney origine inconnue	28
Ve	F	Poney origine inconnue	27

Ce groupe évoluait dans un pré d'environ 8 hectares (Fig. II.7) qui était bordé par une route au nord, un chemin à l'est et par des champs vides ou contenant des vaches au sud et à l'ouest. Du fait de la proximité avec la route, des promeneurs ont parfois effrayé ou interagi avec les chevaux. Ces périodes étaient identifiées aux dictaphones et sur les caméras, et éliminées pour les analyses. La large zone arborée pouvait être traversée de part et d'autre. L'étang n'était pas accessible pour des raisons de sécurité vis-à-vis des poulains. La partie gauche de la grande partie était en relief, et le bas du pré (la rivière) ne pouvait être vus depuis le haut du pré.

L'ensemble des poulains sont nés entre mai et juillet 2012 sauf un poulain né durant le mois d'avril. Cette naissance n'a cependant pas semblé perturber le comportement de la mère en terme de proximité sociale avec les autres juments ou de comportements collectifs. Il n'y avait que des liens de parenté de type paternel ou grand-paternel (i.e. Ju et Is) sauf pour la dyade Dan - Ma qui est une dyade père – fille. La jument Ma n'avait pas été en contact avec Dan depuis son sevrage aux alentours de 6 mois et était de retour dans le troupeau depuis 2010.

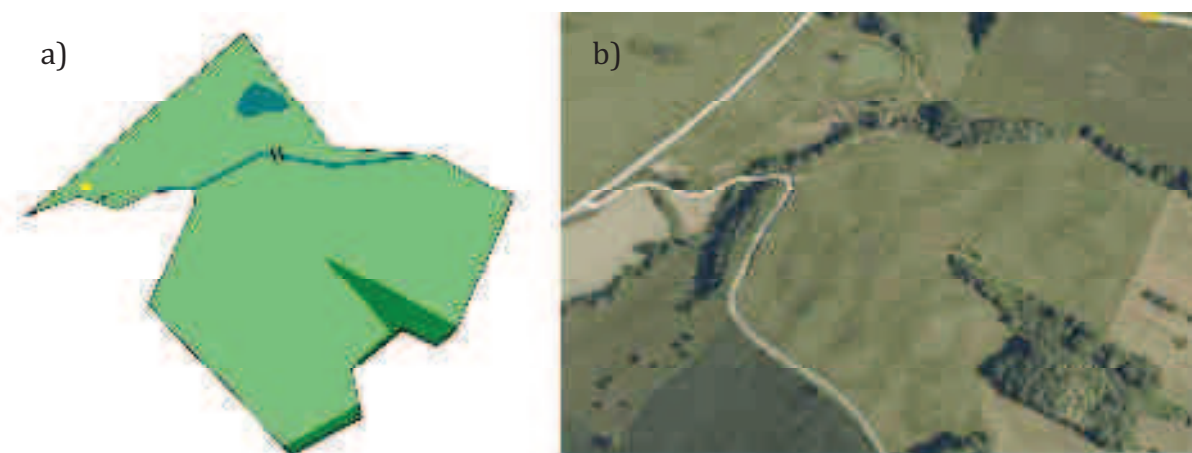


Fig. II. 7 a) Représentation schématique et b) vue aérienne du pré du groupe B. Les zones vert-foncé représentent les zones arborées principalement utilisées par les chevaux pour s'abriter des intempéries ou pour se reposer aux heures les plus chaudes. La ligne et le polygone bleu représentent respectivement la rivière et l'étang. L'unique passage permettant de passer d'une partie à l'autre est représenté par les deux lignes noires. Le carré jaune représente le râtelier à foin et le carré gris la pierre à sel.

2.3. GROUPE C : 9 juments

Ce groupe a été étudié d'août à octobre 2012. Les 9 juments se connaissaient toutes avant le début de l'étude. Il s'agissaient de 4 poulinières gestantes (saillie durant l'été 2012) et 5 jeunes juments nées à l'élevage (Tableau II.3). Les individus ne présentaient pas de liens de parenté ou uniquement des liens de parenté paternels sauf la paire Tx – Vo qui était une paire mère-fille. Cependant, les deux juments avaient été séparées depuis le sevrage de Vo et ne présentaient pas de relation particulière (ni agressive ni extrêmement proche). Le mois d'août a été utilisé comme période d'habituation et de formation des étudiants. Les données de septembre – octobre ont été utilisées pour les études sur la période pré-départ (ARTICLE 2 – Chapitre 4) et la dynamique d'adhésion (ARTICLE 3 – Chapitre 5) avec le groupe B sous la forme « 9 juments sans étalon ».

Le groupe évoluait dans un pré vallonné d'environ 11 hectares (Fig. II.8) traversé par une rivière et divisé en 4 parties bien distinctes. Du fait de la proximité des habitations, il arrivait que les chevaux soient attirés par des personnes. Comme précédemment, ces périodes étaient exclues des analyses. Le pré possédait également trois pommiers en fruit au moment des observations et qui ont été le but de nombreux déplacements collectifs. La forêt au centre n'était pas accessible par les chevaux mais

était utilisée par les observateurs pour devancer les déplacements et observer les arrivées.

Tableau II.3 - Récapitulatif des caractéristiques des individus du groupe C. Les quatre premières juments sont les poulinières gestantes.

Nom	Sexe	Race	Age (ans)
Re	F	Selle français	7
Ti	F	Poney croisé New-Forest	5
Tq	F	Selle français	5
Tx	F	Cheval origine inconnue	22
Ul	F	Selle français	4
Uc	F	Poney français de selle	4
Vo	F	Cheval de selle	3
Vk	F	New-Forest x Demi – sang arabe	3
Vt	F	Demi-sang arabe	3

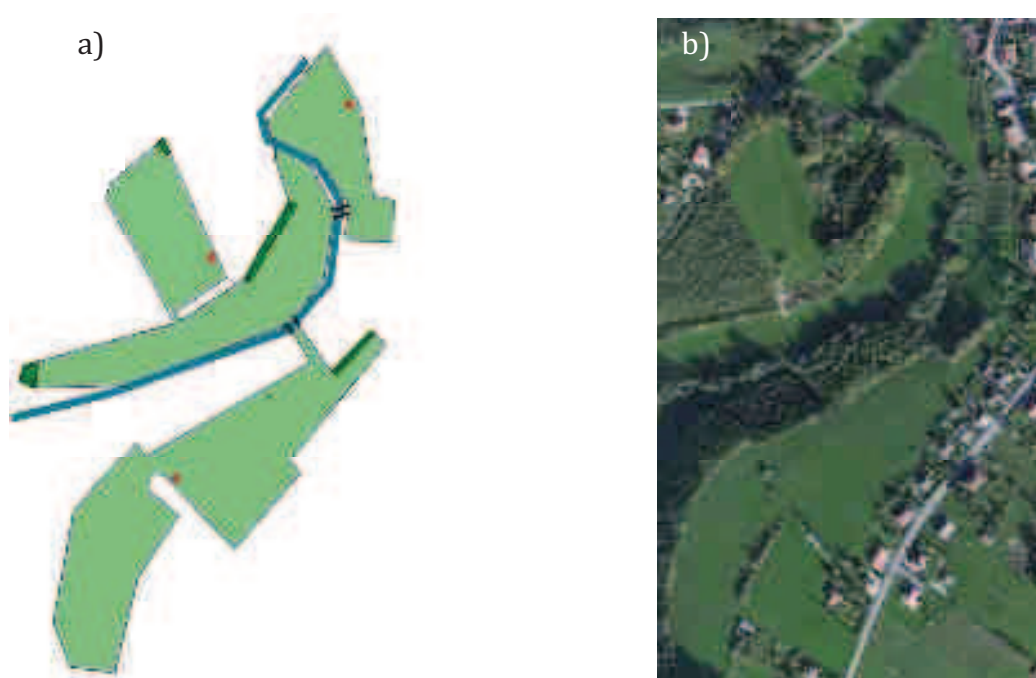


Fig. II.8 - a) Représentation schématique et b) vue aérienne du pré du groupe C. Les zones vert-foncé représentent les zones arborées utilisées quotidiennement par les chevaux pour s'abriter des intempéries ou pour se reposer aux heures les plus chaudes. La ligne bleue représente la rivière. Les passages permettant de traverser la rivière et d'accéder à l'eau sont représentés par deux tirets noirs. Les points rouges représentent des pommiers dont les pommes étaient consommées régulièrement par les chevaux. Le point gris représente la pierre à sel. La partie centrale était plus basse que les trois autres parties qui étaient accessible via une pente.

2.4. GROUPE D : 12 juments et 1 étalon

Ce groupe familial était détenu par l'élevage du Pré Prince en Bourgogne (Montmorot 46°40'38.341"N, 5°31'44.482"E). Comme pour l'élevage de Bonjacques, la production de cet élevage est axée sur le cheval de loisir et aucune race particulière n'est recherchée. Les races utilisées étaient, comme pour le premier élevage, plutôt rustiques avec des Welsh ou des poneys galiciens (poneys espagnols traditionnellement élevés en semi-liberté). Les pratiques de cet élevage sont un peu moins classiques. Les chevaux ne sont pas vermifugés et uniquement traités en cas de suspicion de pyroplasmose chronique. Les poulains ne sont séparés de leur mère que tardivement, aux alentours d'un an. Par conséquent, au moment de retirer le jeune du troupeau, la mère a déjà naturellement repoussé son poulain et ce dernier a déjà pris son indépendance en passant plus de temps avec des individus de son âge. Aucun supplément alimentaire n'est fourni si ce n'est du foin en hiver. Après autorisation par l'éleveur, une pierre à sel a été ajoutée par nos soins dans un souci d'harmonisation avec les autres groupes.

Tableau II.4 -Récapitulatif des caractéristiques des individus du groupe D. Les juments avec un * sont celles qui avaient un poulain

Nom	Sexe	Race	Age (ans)
Ap	F	Appaloosa x Galicien	4
Ga	F	Poney Galicien	20
Gl	F	Poney Galicien	20
Gw	F	Poney Galicien	20
La	F	Appaloosa	15
Meh	M	Asturcon x arabe/selle français	14
Mi	F	Trotteur x Galicien	14
Nu	F	Welsh/Arabe x Galicien	13
Pr	F	Anglo-arabe x Galicien	11
Qo	F	Welsh/Arabe x Galicien	27
Se	F	Welsh/Arabe x Galicien	8
Su	F	Welsh/Arabe x Galicien	8
Tr	F	Anglo-arabe x appaloosa	7

Les observations ont été réalisées de juin à août 2013. Peu de temps avant le début des observations, les poulains de 1 an et quelques juments ont été retirées du groupe pour diminuer la densité sur la pâture (voir tableau II. 3 pour le détail de la composition du groupe). Peu habitué à la présence humaine, l'habitué de ce groupe a

été plus longue que pour les groupes précédents. Enfin une naissance a eu lieu le 23 juillet 2013 et qui a profondément affecté le comportement de la jument (plus fréquemment en périphérie, changement de partenaires préférentiels). Par conséquent, seules les observations du mois d'août ont été utilisés pour l'étude sur le rôle de l'étalon durant les déplacements collectifs (ARTICLE 4 – chapitre 5).

Le parc dans lequel se trouvait ce groupe s'étendait sur 17 hectares environ (Fig. II.9). Relativement accidenté, il présentait un grand nombre d'espaces distincts marqués par des haies et des bosquets qui faisaient que l'ensemble du pré ne pouvait être visible depuis un point donné. Le pré était relativement isolé de toute perturbation extérieure, seuls les habitants de la maison mitoyenne ont été à l'origine de quelques perturbations. Ce groupe a fait en parallèle l'objet d'une étude sur la sélectivité alimentaire et le parasitisme. Par conséquent, des échantillons de crottins étaient prélevés 2 fois par semaine. Avant tout récupération d'un échantillon, chaque observateur attendait que le groupe s'éloigne pour éviter toute perturbation du groupe. Pour pouvoir observer ce que consommaient les chevaux, les observateurs utilisaient des jumelles et comme pour les échantillons fécaux, attendaient que le groupe s'éloigne pour identifier précisément l'espèce végétale. De cette manière, les observations sur les comportements sociaux n'ont pas été perturbées.



Fig. II.9 - a) Représentation schématique et b) vue aérienne du pré du groupe D. Les zones vert-foncé représentent uniquement les zones arborées utilisées quotidiennement par les chevaux pour s'abriter des intempéries ou pour se reposer aux heures les plus chaudes. La ligne bleue représente la rivière et le triangle beige, la « plage » permettant aux chevaux de descendre boire. Le point gris représente la pierre à sel. La ligne en pointillé représente une clôture qui divisait la partie supérieure droite du pré en deux.

3. Méthodes générales d'observation

Cette partie a pour objectif de fournir des éléments supplémentaires concernant les méthodes d'observation qui, par souci de concision n'ont pas été fournis dans les articles qui composent les chapitres. Le tableau II.5 présente un récapitulatif de l'effort réel d'observation pour chacun des groupes observés ainsi que le nombre d'heure et de scans utilisés pour les études présentées dans les chapitres suivants.

Tableau II. 5 – Récapitulatif de l'effort d'observation pour chacun des groupes observés

Groupe	Composition	Période d'observation (Nombre total d'heures)	Nombre d'heures utilisées	Nombre de scans utilisés
A	36 ♀	Juin - Août 2011 (> 200 h)	172 h	100
B	9 ♀ + 1 ♂	Janvier – février 2012 (183 h)	/	/
		Juillet – Août 2012 (116 h)	116 h	684
	9 ♀	Mars – Avril 2012 (184 h)	184 h	700
C	9 ♀	Août - octobre 2012 (190 h)	112 h	540
D	12 ♀ + 1 ♂	Août – octobre 2013 (226 h)	146 h	1120

Pour l'ensemble des groupes, au moins deux observateurs été systématiquement présents lors des observations. Il est arrivé que trois observateurs soient présents, soit pour permettre la formation d'un nouvel arrivant, soit parce qu'un protocole supplémentaire était appliqué (i.e. collecte d'échantillons fécaux du groupe D). Pour le groupe A, 3 observateurs (Camille Dorn et deux stagiaires) ont été impliquées dans la collecte des données. Pour le groupe B, 5 observateurs ont impliqués (Léa Briard et 4 stagiaires). Pour le groupe C, 2 personnes (Léa Briard et un stagiaire) et le groupe D 4 personnes (Léa Briard et 3 stagiaires). Avant leur arrivée sur le terrain, les stagiaires se voyaient fournir le protocole d'observation et la liste des comportements à connaître ainsi que les photos des chevaux et leur identité. Une fois sur le terrain, les stagiaires passaient par une phase de familiarisation avec le matériel et les chevaux durant laquelle l'observateur permanent (C. Dorn ou L. Briard) restait à proximité pour corriger d'éventuelles erreurs ou répondre aux questions. De manière générale et quel que soit leur nombre pendant les observations, les observateurs s'assuraient de rester au

maximum groupés sauf lorsque la dispersion des animaux nécessitait de se séparer. Par conséquent, leur majeure partie du temps, les observateurs pouvaient s'entendre et mutuellement se corriger en cas d'erreurs.

3.1. Comportements relevés en continu

3.1.1. *Comportements agonistiques*

Les interactions agonistiques spontanées ont été relevées pour les quatre groupes et durant toutes les périodes d'observations. L'éthogramme des comportements agonistiques basé sur McDonnell (2003) est présenté dans le tableau II.6. Ces interactions ont servi pour l'établissement de la hiérarchie de dominance. Seules les interactions qui se sont terminées par un évitement ont été prises en compte.

Tableau II.6 – Ethogramme des comportements agonistiques du cheval domestique (issu de McDonnell 2003).

Comportement	Description
Comportements de menace ou d'agression de l'émetteur	
Approche	E s'approche de R, potentiellement avec les oreilles en arrière (n'est considéré agonistique que si R évite E)
Menace de tête	E tourne la tête et/ou l'encolure en direction de R, les oreilles couchées, la bouche fermée.
Menace de morsure	E tourne la tête et/ou l'encolure en direction de R, les oreilles couchées, la bouche ouverte.
Menace de ruade	E, les oreilles couchées, tourne sa croupe vers R ou lève un ou deux postérieurs en direction de R sans étendre les membres.
Ruade	E, les oreilles couchées, lève les deux postérieurs et les projette en direction de R.
Morsure	E tourne la tête et/ou l'encolure en direction de R, les oreilles couchées, la bouche ouverte avec l'intention de mordre
Charge	E se déplace rapidement en direction de R, au trot ou au galop, les oreilles couchées, l'encolure tendue et la bouche ouverte
Poursuite	E se déplace rapidement en direction de R, au trot ou au galop, les oreilles couchées, l'encolure tendue et la bouche ouverte et tente à plusieurs reprises de mordre R.
Réactions du récepteur	

Pas de réaction	R reste immobile immédiatement après l'interaction subie.
Esquive	R ne change pas de place mais effectue un mouvement d'encolure pour esquiver le coup.
Evitement	R s'éloigne, d'au moins un pas immédiatement après l'interaction subie.

3.2. Comportements relevés par échantillonnage instantané

3.2.1. *Proximités interindividuelles*

La position des individus a été relevée toutes les 5 ou 15 minutes, selon le groupe, avec la méthode d'échantillonnage instantané (*instantaneous scan sampling*, Altmann 1974). Pour le groupe A, un croquis de la position relative de tous les individus a été effectué pour chaque scan sur une feuille quadrillée (carreau 1 cm de côté). Chaque individu était représenté par un point identifié par les trois premières lettres de son nom et la distance entre les individus étaient indiquée par le nombre de carreaux (1 carreau = 1m) ou lorsque la distance était trop grande par un chiffre indiquant la distance estimée en mètre. Seuls les scans où l'ensemble des individus était visible ont été conservés. Pour les autres groupes, une paire de jumelles télémétriques (précision : 1m, portée : 900m) ainsi qu'une boussole (précision : 1°) ont été utilisées. A chaque scan, l'observateur debout et immobile durant toute la durée du relevé enregistrait sur un dictaphone la distance entre lui et chaque cheval, puis l'angle entre l'axe observateur – cheval et l'axe observateur – Nord (Figure II.10).



Fig. II.10 Représentation schématique de l'angle (α) et la distance (d) relevé durant un point d'échantillonnage instantané pour un individu du groupe. L'observateur pivote sur ses pieds pour se positionner face à chaque individu. La flèche rouge représente la direction du Nord (N).

A partir de ces distances et de ces angles, les coordonnées xy de chaque individu ont été calculées à l'aide des formules suivantes :

$$X_i = \cos(\alpha_i) \times d_i$$

$$Y_i = -\sin(\alpha_i) \times d_i$$

Les distances interindividuelles ont ensuite été déterminées grâce à la formule suivante :

$$d_{ij} = \sqrt{(X_i - X_j)^2 + (Y_i - Y_j)^2}$$

avec d_{ij} la distance entre les individus i et j , X_i et Y_i les coordonnées de l'individu i et X_j et Y_j les coordonnées de l'individu j .

3.2.2. *Activité et orientation*

Durant les relevés instantanés des groupes B, C et D, l'orientation et l'activité des individus étaient aussi relevées. L'orientation était indiquée selon quatre points remarquables dans l'espace (e.g. un clocher) à 90° ou 180° les uns des autres. Le détail des activités relevées et leur définition se trouvent dans le tableau II.7.

Tableau II.7 – Ethogramme des activités relevées pendant les points d'échantillonnage instantané.

Comportement	Description
Comportements « actifs »	
Broute	L'individu est debout, mange l'herbe au sol ou mâche, immobile ou en déplacement.
Boit	L'individu avale de l'eau (un mouvement des oreilles peut être associé à chaque déglutition).
Vigilant	L'individu est debout, immobile, les yeux ouverts et les oreilles pointées dans une direction, encolure horizontale ou relevée.
Social	L'individu est en interaction (agonistique ou affiliative) avec un ou plusieurs individu(s)
Se déplace	L'individu marche au pas, au trot ou au galop sans brouter, et sans interaction.
Défécation	L'individu défèque

Miction	L'individu urine
Se roule	L'individu gratte le sol et tourne sur lui-même le nez au sol avant de se coucher au sol et de se frotte d'un côté ou des deux côtés du corps.
Se gratte	L'individu se frotte contre un support (i.e. arbre) ou se gratte avec les dents ou un sabot.
Pierre à sel	L'individu lèche la pierre à sel
Râtelier	L'individu mange au râtelier
Explore	L'individu renifle, touche et mordille un objet de son environnement.
Comportements « inactifs »	
Repose debout	L'individu est debout, immobile, les yeux ouverts ou fermés, les oreilles relaxées. Un des deux postérieurs est fléchi.
Repos couché	L'individu est couché « en vache » ou de tout son long, immobile, sans activité, les yeux ouverts ou fermés.

4. L'analyse des déplacements collectifs

Lors des observations, les chevaux étaient filmés en continu afin d'enregistrer tout événement de déplacement collectif. Tout au long des observations, les observateurs se déplaçaient autour du groupe afin qu'aucun individu ne se retrouve hors du champ des caméras. Si malgré tout des individus ne pouvaient pas être filmés, les observateurs commentaient avec précision leur activité, jusqu'à ce qu'ils puissent être à nouveau filmés. Grâce aux enregistrements vidéos, les déplacements ont pu être analysés finement. La figure II.11 résume l'organisation générale considérée pour un déplacement collectif et les éléments relevés pour chaque étape.

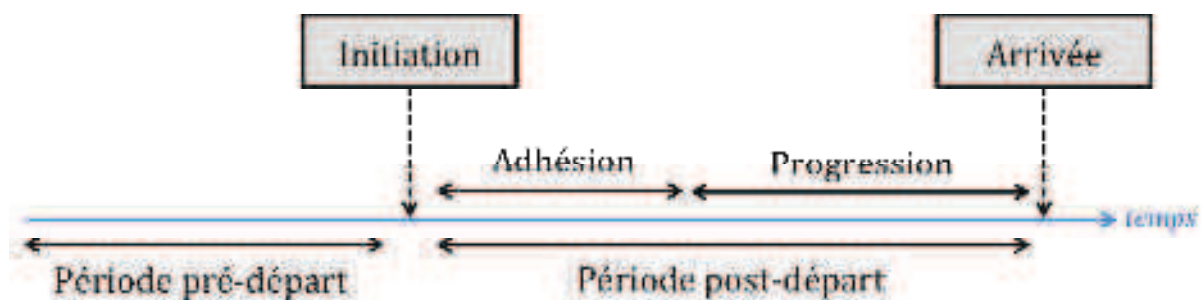


Fig. II.11 – Représentation schématique des différentes étapes caractérisant un déplacement collectif au cours du temps (basé sur Petit et Bon 2010)

Les vidéos du groupe A (ARTICLE 1 – Chapitre 3) ont été analysées entièrement par Camille Dorn. Les vidéos des trois autres groupes ont été analysées par moi-même et 3 autres personnes toujours sous ma supervision. Afin de s'assurer de la concordance des analyses, les observateurs ont analysé séparément les mêmes déplacements jusqu'à atteindre au moins 95% de concordance. Ce seuil une fois atteint, l'analyse de nouvelles vidéos en autonomie pouvait commencer. Tout au long du processus d'analyse, j'ai été présente afin de répondre à toute interrogation quant à l'identification d'un comportement. Les déplacements analysés ont ensuite été vérifiés par mes soins en présence de l'étudiant pour discuter d'éventuelles discordances.

4.1. Initiation et adhésion

L'initiation marque le début d'un déplacement collectif et a été définie comme un individu effectuant plus de 20 pas à l'extérieur du groupe sans s'arrêter, avec l'encolure relevée (Fig II.12). Tout individu qui sort du groupe en direction de cet individu initiateur est considéré comme un suiveur. Aucune limite de temps pour l'adhésion du premier suiveur n'a été utilisée, contrairement à certaines études sur les primates (Leca et al. 2003 ; Sueur et Petit, 2008). Je n'ai pas non plus appliqué de limite de temps maximale pour considérer une adhésion comme faisant partie ou non du déplacement. Si l'initiateur, et les quelques individus qui avaient suivi font demi-tour, le déplacement est considéré comme terminé à partir du moment où ils ont fait demi-tour. Un tel demi-tour était considéré comme un échec.



Fig. II.12 – Exemple d'initiation (cheval clair) suivi par deux individus (chevaux alezans en mouvement)

Pour chaque suiveur, son identité, sa latence (le temps écoulé entre son départ et celui de l'initiateur) et son rang d'adhésion ont été enregistrés. La durée de l'adhésion correspond au temps d'adhésion du dernier suiveur divisé par le nombre de suiveurs. Le succès d'un initiateur a été mesuré via le nombre de d'individus recrutés à chaque initiation et à la durée de la période d'adhésion. Plus il y a de suiveurs et plus l'adhésion

est rapide, plus l'initiateur a du succès. L'ordre d'adhésion permet également de déduire les préférences de suivi via les fréquences d'associations (qui suit qui). Ces données ont été utilisées dans l'ensemble des articles présentés dans ce manuscrit.

4.2. Progression et arrivée

Durant la progression, les individus peuvent exprimer un certain nombre de comportements : pauses pour brouter, pauses en vigilance, regard en arrière, défécation, miction, vocalisations (Fig. II.13). L'ensemble de ces comportements et l'identité de l'émetteur ont été relevés en continu grâce à l'analyse vidéo. Ces données ont été utilisées dans l'étude sur le rôle des étalons durant les déplacements collectifs (ARTICLE 4 – Chapitre 6). Pour le groupe A (ARTICLE 1 – Chapitre 3), les chemins empruntés par les individus ont été également enregistrés pour analyser les associations spatiales durant les déplacements. L'arrivée est définie par le changement d'activité des individus et la réorientation de l'ensemble du groupe. La zone d'arrivée, l'ordre d'entrée dans la zone et le temps écoulé depuis l'initiation ont été enregistrés.



Fig. II.13 – Exemples de comportements post-départ

- a) la jument en tête (flèche rouge) effectue un regard en arrière tandis que la jument au premier plan (flèche bleue) fait une pause pour brouter .
- b) L'étalon positionné à l'arrière du groupe (flèche rouge) effectue un regard en arrière.

4.3. Période pré – départ

La période pré-départ est la période qui précède l'initiation et débute à partir de la fin du déplacement précédent. Cette période a été identifiée comme pouvant être une période clé du processus décisionnel chez de nombreuses espèces, et notamment chez le cheval de Przewalski (Bourjade et al. 2009 ; Petit et Bon 2010). J'ai donc étudié l'impact de cette période sur la dynamique d'adhésion dans le Chapitre 4 (ARTICLE 2). Pour étudier cette période, j'ai utilisé les deux groupes de 9 juments (groupes B et C) et les points d'échantillonnage instantané effectués toutes les 5 minutes durant les observations. Bien que cette fréquence soit relativement élevée, il était très rare qu'un point d'échantillonnage ait eu lieu exactement au moment de l'initiation. J'ai par conséquent réalisé un point d'échantillonnage à l'instant où l'initiateur faisait son premier pas à partir des vidéos (et des points les plus proches). De la même manière, la zone d'arrivée ne pouvant pas être anticipée, sa localisation a été calculée *a posteriori* à partir des vidéos, des points les plus proches et d'un plan cadastral. A partir de ces points d'échantillonnage instantané, les coordonnées du barycentre X_{bc} et Y_{bc} ainsi que la dispersion D du groupe sont calculées :

$$X_{bc} = \frac{\sum X_i}{9} \text{ et } Y_{bc} = \frac{\sum Y_i}{9}$$
$$D = \frac{\sum \sqrt{(X_i - X_{bc})^2 + (Y_i - Y_{bc})^2}}{9}$$

La Figure II.14 résume les autres mesures réalisées durant la période pré-départ, de l'initiation jusqu'à une heure avant le départ:

- Orientation : nombre d'individus orientés vers la zone d'arrivée
- Activité : nombre d'individus inactifs et actifs (cf Tableau II.7)
- Distance du groupe à la zone d'arrivée : distance entre le barycentre et la zone d'arrivée
- Densité au front : le nombre d'individus à plus ou moins 10 m du front. Le front est défini par la plus petite distance entre un membre du groupe et la zone d'arrivée.
- Le rang topologique : calculé à partir des distances métriques à la zone d'arrivée, l'individu le plus proche obtient le rang 1 et l'individu le plus éloigné le rang 9.

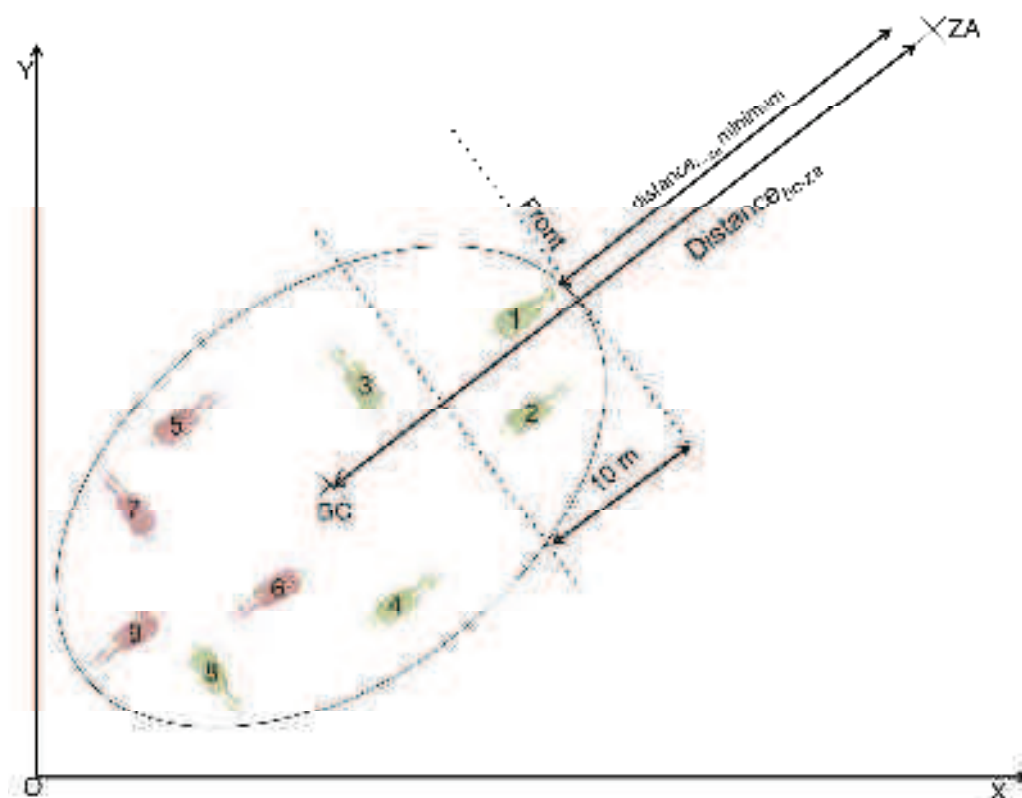


Fig. II.14 – Représentation schématique des différentes mesures calculées à partir des points d'échantillonnage instantané de la période pré-départ.

Les axes représentent un plan cartésien Oxy où O est l'origine (l'observateur). Les chevaux sont représentés vu du dessus, la zone d'arrivée par la croix annotée ZA. La croix BC indique le barycentre dont les coordonnées sont la moyenne des x et des y. La couleur des chevaux indique leur état d'activité (rouge : inactif ; vert : actif). Les chevaux dont la tête pointe vers ZA sont considérés comme orientés vers la zone d'arrivée (1) et les autres comme non orientés vers la zone d'arrivée (0). Le chiffre sur les chevaux indique leur rang topologique par rapport à la zone d'arrivée (1 = le plus proche). Le front du groupe est défini par la distance de l'individu le plus proche de la ZA.

CHAPITRE 3

Décisions collectives et caractéristiques individuelles

SYNTHÈSE DE L'ARTICLE 1

QUESTIONS

Comment les caractéristiques individuelles influencent les affinités entre les membres du groupe ? Comment les caractéristiques individuelles et les affinités influencent l'organisation des déplacements collectifs ? Qui initie, existe-t-il un ordre temporel et spatial spécifique, si oui sur quelle base ?

METHODES

Les déplacements collectifs de 38 chevaux (Groupe A) ont été observés pendant environ 2 mois. Les proximités interindividuelles ont été mesurées toutes les 15 minutes afin de déterminer les affinités entre les membres du groupe. Le rang hiérarchique de dominance, l'âge et la personnalité ont été utilisés pour caractériser les individus. La fréquence de proximité ainsi que la fréquence d'expression des comportements liés aux déplacements collectifs ont été confrontés à ces caractéristiques individuelles.

RESULTATS

Il a été montré que les affinités sont influencées par la similarité des individus en terme de rang hiérarchique et de personnalité. La fréquence d'initiation est significativement et positivement liée à la témérité des individus. En revanche le succès, en terme de rapidité du recrutement, n'est expliqué par aucune des caractéristiques de l'initiateur. De plus, le suivi est influencé par le réseau social d'affinités, avec les partenaires préférentiels se suivant plus souvent temporellement et spatialement. La personnalité a aussi une influence sur l'organisation des individus puisque les plus téméraires sont plus souvent à l'avant du déplacement.

CONCLUSIONS

Les affinités entre membre du groupe et les caractéristiques individuelles jouent un rôle important dans l'organisation des déplacements chez le cheval. Les résultats montrent l'importance de prendre en compte ces différences interindividuelles dans l'étude des comportements sociaux.

ARTICLE 1

Personality and affinities play a key role in the organisation of collective movements in a group of domestic horses

Léa BRIARD^{1,2,3}, Camille DORN⁴ & Odile PETIT^{1,2,3}

1 - Centre National de la Recherche Scientifique, Institut Pluridisciplinaire Hubert Curien, Strasbourg, France.

2 - Université de Strasbourg, Strasbourg, France

3 - Service d'Écologie Sociale, Université Libre de Bruxelles, Bruxelles, Belgique

4 - EthoLogic, 40 rue Gabriel Pravieux, Charnay, France

Article publié dans Ethology

ABSTRACT

Understanding how groups of individuals with different motives come to daily decisions about the exploitation of their environment is a key question in animal behaviour. While inter-individual differences are often seen only as a threat to group cohesion, growing evidence shows that they may to some extent facilitate effective collective action. Recent studies suggest that personality differences influence how individuals are attracted to conspecifics and affect their behaviour as an initiator or a follower. However, most of the existing studies are limited to a few taxa, mainly social fish and arthropods. Horses are social herbivores that live in long-lasting groups and show identifiable personality differences between individuals. We studied a group of 38 individuals living in a 30-ha hilly pasture. Over 200 hours, we sought to identify how far individual differences such as personality and affinity distribution affect the dynamic of their collective movements. First, we report that individuals distribute their relationships according to similar personality and hierarchical rank. This is the first study that demonstrates a positive assortment between unrelated individuals according to personality in a mammal species. Second, we measured individual propensity to initiate, and found that bold individuals initiated more often than shy individuals. However, their success in terms of number of followers and joining duration did not depend on their individual characteristics. Moreover, joining process is influenced by social network, with preferred partners following each other and bolder individuals being located more often at the front of the movement. Our results illustrate the importance of taking into account inter-individual behavioural differences in studies of social behaviours.

Keywords: decision-making, equids, hierarchy, leadership, social network

INTRODUCTION

Group living is an integral part of the life history of a large number of taxa. Groups, however, are typically heterogeneous. Individual group members can vary in age, sex, reproductive state or social status, which means that they have different daily needs. Conflicts of interest can therefore appear (Krause & Ruxton 2002). Understanding how groups come to a decision every day about where to go and what to do when individuals do not share the same motives is a key question in animal behaviour. Until quite recently, much of the research examining collective movements emphasised the threat of inter-individual differences to group cohesion and underlined how important it is for group members to adjust their behaviour to match those of their conspecifics (Krause & Ruxton 2002). Yet one look at collective movement studies is enough to see that individuals do not all contribute equally. There is, indeed, growing evidence that individual differences and relationship distribution may play an important role in decision-making processes (Petit & Bon 2010). There may, for instance, be recurrent initiators who trigger most of the collective movements, while others never take the lead (King et al. 2009). There may also be specific patterns of joining, with, for example, individuals following each other according to inter-individual affinities (Sueur & Petit 2008; Sueur et al. 2009; King et al. 2011). Variations in leadership and followership among group members have been observed in a variety of species and explained by diverse intrinsic characteristics (King et al. 2009; Petit & Bon 2010).

Among these intrinsic characteristics, personality has gained popularity in recent attempts to explain the differences observed between individuals during collective behaviours; in many taxa, individuals differ in gregariousness, aggressiveness, reaction to novelty, and fearfulness (Réale et al. 2007). These personality traits play a role in characterising the “shy-bold” continuum, a fundamental axis of behavioural differences in animals (Wilson et al. 1993) that has broad evolutionary and ecological consequences (Wolf & Weissing 2012). It has been shown that individual personality and group personality composition influence a myriad of collective behaviours such as dispersal tendency (Cote et al. 2010), group mating activity (Sih & Watters 2005), group productivity (Modlmeier & Foitzik 2011), colony defence (Modlmeier et al. 2014a) and group success (Pruitt & Keiser 2014). Theoretical studies have suggested that differences in leadership and followership tendencies may be also dictated by

differences in personality (Johnstone & Manica 2011; Webster & Ward 2011). Empirical studies carried out in three-spine sticklebacks found that bold individuals are less responsive to other individuals (Nakayama et al. 2012a) and initiate more movements from cover (Harcourt et al. 2009; Nakayama et al. 2012a, b) or to new patches (Pike et al. 2008), while shyer individuals prioritise shoaling and following. However, most of these studies focus on pairs of individuals (except Pike et al. 2008) and their results should be considered with caution, as the size of the group and the artificial context do not reflect the general necessity for group members to compromise with more than one individual and choose between more than two options (i.e. different sites for different activities). Studies of larger groups in other species (barnacle geese, *Branta leucopsis*: Kurvers et al. 2009, 2010, 2011; great tits, *Parus major*: Aplin et al. 2013, 2014; sheep, *Ovis aries*: Michelena et al. 2010) did however confirm some of these results. Modlmeier et al. (2014a) and Hui & Pinter-Wollman (2014) even found that group personality composition influences the speed and accuracy of collective decision-making in two species of ants (*Temnothorax longispinosus* and *Linepithema humile*). Although these studies featured more realistic group size, the majority of them used temporary experimental groups where social relationships could not be investigated, and they did not explore the possible effect of other intrinsic characteristics. To generalise about the influence of personality on collective behaviours, we need to study larger groups living under environmental constraints, taking other individual characteristics and social relationships into consideration in order to simultaneously weight their respective influence.

Horses are highly social herbivores that naturally live in long-lasting groups (i.e. in both feral and wild populations) and show identifiable inter-individual personality differences (Le Scolan et al. 1997; Visser et al. 2001; Lansade et al. 2008a, b). Studies have shown that personality in horses affects pain expression (Ijichi et al. 2014), maternal behaviours (Budzyńska & Krupa 2011), learning and memory performance (Christensen et al. 2012; Valençon et al. 2013). There are very few recent studies of collective decisions in horses and other equids (plains zebras, *Equus Burchelli*: Fischhoff et al. 2007; Przewalski horse, *Equus przewalski*: Bourjade et al. 2009; domestic horses, *Equus ferus caballus*: Krueger et al. 2014), and none have explored the impact of personality compared to other individual factors that are known to impact decision-making processes.

The aim of the present study is to explore how social network and individual characteristics such as personality influence the organisation of collective movements in a group of domestic horses foraging on a 30-ha pasture. The studied group was entirely composed of females aged between 1 and 6 years. This removed the possible influence of a stallion, known to regularly herd the group from behind, forcing the mares to move and thus preventing observers from recording the decisions made by each individual. In the light of recent studies on Przewalski horses (Bourjade et al. 2009) and feral horses (Krueger et al. 2014) we expect to observe a distributed leadership – with most of the initiation nevertheless being performed by a few individuals sharing a common characteristic such as a specific personality profile. As initiators are presumed to be less social and/or less fearful, we expect to find bolder individuals displaying high frequencies of initiation. Given the heterogeneous distribution of stable and long-lasting relationships among group members (Wells & Goldschmidt-Rothschild 1979; Kimura 1998; Cameron et al. 2009; Schneider & Krueger 2012), horses might join collective movements according to their affinities.

MATERIAL AND METHODS

Study population and site

The group under investigation was bred at La Ferme de Bonjacques, a horse husbandry located in eastern France (48°06'00.0"N, 6°06'01.0"E, 305m). The group was composed of 38 individuals of various breeds: 36 mares aged from 1 to 6 years old, and 2 foals (one filly and one colt) aged 4 months at the beginning of the study (see SI Appendix A for individuals details). Due to their age, the two foals were only included in the analyses as followers. Horses had known each other for anywhere between 4 months and 3 years. All horses were individually recognisable by their morphology, coat colours and white markings. They were kept on a 30-ha hilly pasture composed of large grassland areas with bushes and trees forming natural, shaded shelters. Due to the relief and the vegetation, individuals were never able to see the entire pasture from any given vantage point. They had free access to water and a salt lick stone, which was the only additional food provided. The whole group had been accustomed to human presence during a preliminary observation period (June 2011).

Our observations were carried out in full accordance with the ethical guidelines of our research institution, and comply with the European legislation for animal welfare. This study has been conducted with the approval of our local ethical committee (reference: AL/01/10/07/11).

Observation procedure

The group was observed and filmed continuously for at least six hours every day, equally distributed between 7 a.m. and 8 p.m. over the whole study period (July – August 2011). Two observers approached horses on foot up to a maximal distance of about 20m and used hand-held two-way radios to communicate when separated. They used two cameras to ensure that all individuals were continuously filmed and that every event of collective movement was recorded. Inter-individual proximities were recorded every 15 minutes outside collective movements by instantaneous scan sampling (Altmann 1974) on graph paper with a 1:100 scale. Finally, agonistic interactions were recorded by all-occurrences sampling (Altmann 1974) to determine the dominance-subordination hierarchy of the group.

Assessing dominance ranks

Agonistic interactions include approaches, threats to bite or to kick, bites and kicks. Hierarchy was built only on unidirectional interactions with clear avoidance by the recipient (97.12% of recorded interactions). We carried out an analysis of dominance hierarchy via SOCPROG 2.4 (Whitehead 2009) to obtain David's scores for each rank (de Vries et al. 2006) and then checked for hierarchy linearity ($h' = 0.774$, $p < 0.001$; de Vries 1995).

Assessing affiliative relationships

Affinities between horses are mainly expressed through inter-individual spatial proximity and mutual grooming (Waring 2003). Due to the scarcity of mutual grooming, we chose to build our affiliative social network on proximity. Two individuals were considered to be close when they were less than 5 meters apart outside of agonistic contexts (in which case the scans were discarded). Scans during the resting period were also discarded because the 38 horses would generally regroup around the same tree,

making inter-individual distances difficult to evaluate. A total of 100 scans were therefore used to build the social network based on inter-individual distances. Before conducting social network analysis, we chose to apply the “gambit-of-the-group” to our proximity data (GoG, Whitehead & Dufault 1999). Therefore, all individuals within a 5-meter radius were considered to be in close proximity. We calculated *Simple Ratio Index corrected for Gregariousness* (hereafter referred to as SRIG; Godde et al. 2013) as a measure of affinities. This index is based on the Simple Ratio Index which is calculated as: $SRI = x / (x + y_{ab} + y_a + y_b)$ where x represents the number of scans with a and b observed associated, y_{ab} is the number of scans with a and b identified but not associated, y_a and y_b the number of scans with respectively a or b identified. SRIG expands on the SRI by correcting for variation in gregariousness among individuals using the following formula: $SRIG_{ab} = SRI_{ab} (\Sigma SRI / \Sigma SRI_a \Sigma SRI_b)$, where ΣSRI is the sum of SRI for all individuals and ΣSRI_a and ΣSRI_b represent measures of an individual's gregariousness (Whitehead 2008). Correcting for gregariousness is important when investigating affinities because highly gregarious individuals will associate more often with other highly gregarious individuals just by chance, even if there is no mutual affiliation (Godde et al. 2013). It is also important for anyone investigating the influence of personality traits such as gregariousness versus affinities on a third variable (e.g. patterns of collective movements). A weighted and non-directional network was generated using Gephi (v. 0.8.2-beta; Bastian et al. 2009).

Assessing personality

We were interested in characterising individual gregariousness and fearfulness, two well-identified temperament traits in horses (Lansade et al. 2008a, b). However, the horses in our study group could not be manipulated or isolated, making it impossible to carry out personality tests like Lansade et al. (2008a, b) did. We therefore used a combination of quantitative measures and questionnaires. As suggested by Whitehead (2008), gregariousness, which measures an individual's tendency to form associations, can be measured by the sum of all dyadic association indices involving a particular individual (in our case ΣSRI). This gives us a measure of how often an individual is seen in proximity of any other individual and therefore its capacity to be more or less isolated. Concerning fearfulness, the discrete nature of fearfulness-related behaviours ruled out quantitative measures for this temperament trait. Le Scolan et al. (1997) and

Lloyd et al. (2007) demonstrated that questionnaires provide results that are comparable to those obtained from experimental tests and behavioural observations. We therefore developed a questionnaire with six questions on explorative behaviours and reactivity to external stimuli, i.e. fearfulness (Lansade et al. 2008a) for raters to answer using a five-point scale (see SI Appendix B).

The two observers rated each individual at the end of the observation period, completing one questionnaire per horse by circling the most appropriate number. We conducted Kendall's test of concordance ($W = 0.77, p < 0.001$) to ensure that there was no discordance between the two raters. We also tested score repeatability for each question by comparing a linear mixed effects model, using individual identity as random effect, with a linear model using a log-likelihood ratio test (Nakagawa & Schielzeth 2010). The identity of each rater and the age of each horse were used as fixed effects for both models. All questions were found to be significantly repeatable except question 3, which was discarded. To conduct our principal components analysis (R package psych v.1.4.5; Revelle 2014) we followed the procedure given by Field et al. (2012). Components were extracted according to the eigenvalue criterion (i.e. eigenvalue must be greater than one, see SI Appendix B). The individual scores obtained from this PCA were strongly correlated to individual scores of gregariousness ($\rho=0.71, p < 0.0001$). We therefore split the latter into 5 categories to mimic the 5-point-scales (category 1: low gregariousness scores), combined them with the questionnaire and conducted a new PCA. All items clustered on a single component and explained 68% of observed variance (eigenvalue = 4.06). According to the factor loadings (see SI Appendix B), individuals showing more anxiety are also less explorative and more gregarious. We think that this single component could represent individual boldness; in many species, sociability (propensity to stay close to conspecifics), explorative behaviour and/or fearfulness have been used to characterise "bold" and "shy" behavioural types (barnacle geese: Kurvers et al. 2010; sheep: Michelena et al. 2009; fish: Toms et al. 2010). To make the presentation of our analyses and results more intuitive, we have multiplied values for all individuals by -1, giving bold individuals a higher score than shy ones (see SI Appendix A for individual details).

Collective movements

Data scoring

One person (C.D.) watched the videos and recorded the identity and the behaviour of every individual initiating or joining a collective movement. Any horse taking more than 20 steps away from the group without pausing, with its neck kept above the horizontal position, was deemed to be making an initiation and was subsequently called an *initiator* (Bourjade et al. 2009). Similarly, any horse seen moving away from the group in the same direction as the initiator was identified as a *follower*. These criteria allow us to distinguish real joining behaviours from intragroup movements. For each follower, we defined a *departure* latency by calculating the time between an initiation and the moment an individual joined it. Using these latencies, we determined the *joining rank* of individuals for each collective movement (i.e. from 1 to 38). A collective movement begins with a start attempt and ends with the arrival of the last follower (Petit & Bon 2010). If no individual followed the first mover within 15 minutes of its departure (i.e. twice the average duration of a joining phase involving 37 followers) or if the initiator finally turned back, the start attempt would be considered as a failure (Bourjade et al. 2009). However, all the initiations observed in our study had at least one follower. Finally, movements for which individuals had not been continuously observed or those occurring in a context of conflict were discarded. Collective movements could serve various purposes, ranging from a shift in location between different grazing areas to a change in both location and activity (i.e. grazing, resting, drinking). All collective movements were pooled and analysed regardless of contexts.

Collective movements, individual characteristics and affinities

Initiations

To test if the observed distribution of initiations per individual differed from randomness, we created a simulated data set made of 1000 simulations of 85 draws with an equal probability of initiation for all group members ($P = 1/36$). We then built a random distribution based on the mean value of the 1000 distributions after ranking them in decreasing order of initiation frequency. We compared this simulated distribution with the observed one using a Kolmogorov-Smirnov test.

When joining was more fragmented and individuals followed in waves (with sub-groups at least 20 meters away from each other), we identified individuals triggering new joining waves as sub-initiators. As an individual that initiates cannot sub-initiate, we corrected the individual frequency of sub-initiation by the number of collective moves during which an individual was not the initiator.

Outcome of initiations

We assessed the success of an initiation through the number of followers (from 1 to 37 followers) and the duration of the joining phase. Indeed, the more individuals followed and the faster the joining phase was, the more successful the initiator was (Petit & Bon 2010). To compare collective movements with the different number of followers, we normalised the total joining latency (i.e. the time elapsed between the departure of the initiator and the joining of the last follower) by the total number of followers.

Organisation of joining

Joining rank was recorded at the departure of each follower on the basis of its joining latency. We calculated the mean joining rank for all events to assess if individuals had a preferred position during collective movements (e.g. at the front or the rear) and establish whether this preference could be explained by individual characteristics.

Finally, we looked for any specific associations between individuals during collective movements, as previously revealed in different species (Jacobs et al. 2008; Sueur et al. 2009). We defined two types of association during a collective movement. The "direct" association focuses only on pairs of individuals based on their rank at departure (C starting after B, which started after A, etc.). The "pathway" association considered individuals to be associated if they were walking on the same path and are less than 10m apart.

Statistics

Before conducting analysis, all variables were screened for excessive correlations ($r > 0.7$) and collinearity (VIF > 10 , Dormann et al. 2013).

Our first goal was to understand the influence of individual characteristics on affinities. Each dyad was assigned a unique code, and 3 indexes of similarity between

individuals were calculated using absolute difference of age, boldness scores and hierarchical rank, respectively. Therefore, the closer the value is to zero, the more similar the members of a dyad will be. Bayesian modelling is one of several methods using simulation derived from the original data to test the influence of multiple predictors on a response variable. We used the Markov chain Monte Carlo method to model affinities outcomes, as MCMC method is strongly recommended to take into account the non-independence of data in nested dyadic design (see Croft et al. 2011). Dyadic SRIG, difference in age, boldness scores and hierarchical rank were used as fixed factors and individual identities nested in dyads as random factors. Both individual identities were used in the random effect specification to weight for their repeated measure among dyads. We used un-informative priors and ran 300,500 iterations, with a thinning interval of 300 (i.e. only one iteration in 300 is used to estimate the posterior distribution of the parameters) and a burn-in of 500 (i.e. we removed the first 500 models of the simulation to avoid autocorrelation problems). We applied a Bayesian mixed model using the R package MCMCglmm (v.2.21; Hadfield 2010).

The same method was used to examine the influence of social relationships and individual characteristics on inter-individual associations during the joining phase. Two models were run: one for “direct” associations, and another for “pathway” associations.

The influence of individual characteristics (i.e. age, boldness and hierarchical rank) on the number of initiations was evaluated using a generalized linear model (GLM) with negative binomial family error distribution (i.e. integer positively-skewed distribution) using the glmmADMB package in R (v.0.8.1; Fournier et al. 2012). A linear model was used for sub-initiations (function `lm` in R package MASS v.7.3-33; Venable & Ripley 2002), as the assumptions for normality of residuals and homoscedasticity were met.

Depending on the response variable, we used two different model families to examine the effect of individual characteristics on initiation success. The above individual characteristics were used as fixed factors, and the identity of the initiator was used as a random factor. Joining latency was log-transformed (i.e. non-integer positively-skewed distribution) and used as a response variable in a linear mixed-effects model (function `lmer` in R package lme4 v.1.1-7; Bates & Sarkar 2007). Given the very specific distribution of the number of followers (i.e. integer negatively-skewed

distribution) we transformed it by subtracting the number of followers (i.e. from 1 to 37) from the maximum number of followers (N=37). We then used a generalized linear mixed model (GLMM) with negative binomial family error distribution using the glmmADMB R package. Finally, we used a general linear model (R package MASS v.7.3-33) to examine the influence of individual characteristics on individual mean joining rank, as the assumptions for normality of residuals and homoscedasticity were met.

To determine which candidate models best explained our various response variables, we ran multimodel selection using the R Package MuMIn (v.1.10.0; Barton 2009). Models were first compared according to their Akaike's information criterion (AIC) corrected for small sample size (AICc) and then ranked by their weights (AIC_w; Burnham & Anderson 2002). When the AICc of the candidate models differed by less than 2 units, we accepted the one with the lowest AICc as the best-fit model. We also calculated the evidence ratio between the presented models with the lowest AICc score and that of interest following the formula described in Burnham and Anderson (2002).

All statistical analyses were performed in R version 3.0.3 (R Core Team 2014). Significance threshold was set at $\alpha = 0.05$.

RESULTS

Individual characteristics and social relationships

For each individual, age, boldness scores and hierarchical rank were found to be significantly inter-correlated ($\rho_{age-boldness} = 0.39$; $\rho_{age-rank} = -0.65$; $\rho_{rank-boldness} = -0.52$; all $p_{adj} < 0.05$). We therefore used partial correlations to control for one of these variables when testing for a correlation between the two others. Only age and rank remained significantly correlated ($\rho = -0.57$, $p_{adj} < 0.0001$) meaning that older individuals are also higher-ranking members of the group.

We were also interested in investigating how individual characteristics shape the distribution of social relationships. The MCMC method revealed that individuals with

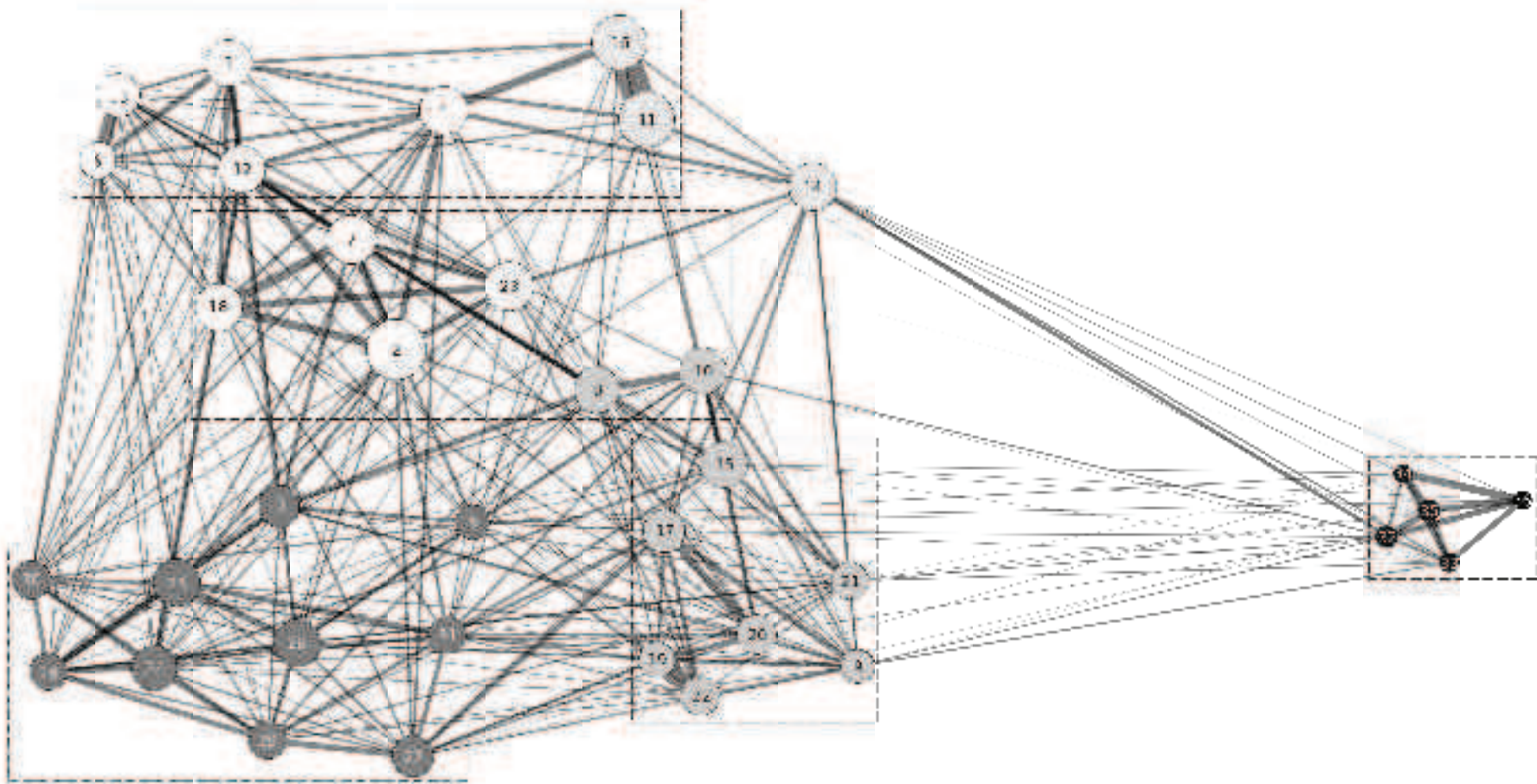


Figure 1 - Social networks representing the relationships between affinities, boldness scores, hierarchical rank and direct associations during collective movements.

Each node represents an individual, with its hierarchical rank indicated within it. Edge width is proportional to the SRIG value between nodes. Node size is proportional to individual boldness scores, with the bolder individuals having the bigger nodes. Node colour represents cluster composition based on affinities, and squares represent cluster composition based on direct associations during collective movements. The composition of clusters was used to make the results more intuitive and was obtained with Gephi using the modularity class option.

higher SRIG scores were significantly more similar in both rank [(95%CI) = -0.02 (-0.03, 0.0002) $p = 0.036$] and boldness scores [(95%CI) = -0.56 (-0.73, -0.40), $p < 0.001$] (see SI Appendix C). This result means that even if all individuals can associate with each other, they prefer to maintain close proximity with conspecifics of similar boldness scores and hierarchical rank (Fig. 1).

Individual characteristics and movement initiation

We recorded 104 collective movements over 200 hours of observation. 81.7% of these movement initiations ($N = 85$) occurred when all the individuals were within the initiator's departure area (i.e. group members should not already be in the arrival area). Data analysis was performed on these 85 initiations in order to have an identical number of individuals at departure.

Distribution of initiations

The percentage of start attempts made by each individual ranged from 0 to 18.8 %, with 23 individuals making at least one start attempt (Fig. 2). We compared the observed distribution of initiations with our simulated distribution to see if the observed individual frequencies were random or not. Observed and simulated distributions were significantly different (K-S test: $D = 0.3611$, $p = 0.01829$). Some individuals initiated more often than the random model predicted, while others initiated less (Fig. 2).

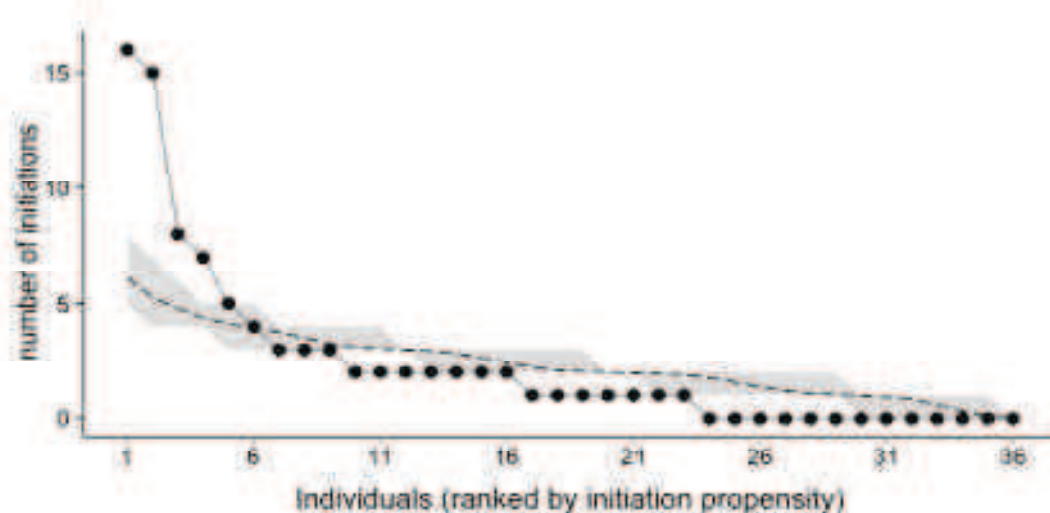


Figure 2 - Distributions of observed frequency of initiations (solid line) and simulated frequency of initiations (dashed line).

Each point in the simulated distribution corresponds to the mean of 1000 repetitions for each individual. Shaded regions represent the 95% confidence interval around

Initiation propensity

Multimodel inference showed that the best predictor model included only individual boldness scores (relative variable importance $RVI = 0.88$), which were positively and significantly related to initiation propensity (Table 1). This indicates that bold individuals initiated more often than shy ones (Fig. 3).

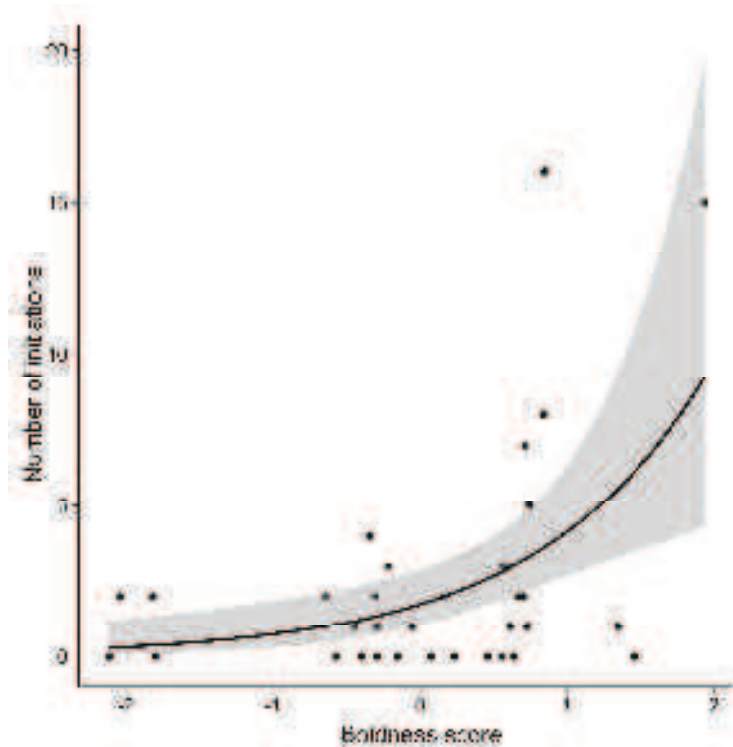


Figure 3 - Number of initiations according to individual boldness scores.

The solid line shows the line of best fit in the negative binomial model. The shaded area represents the standard errors.

Sub-initiation propensity.

During some collective movements ($N = 45$), “sub-initiators” can trigger a new joining wave. As for initiation propensity, multimodel inference showed that the best predictor model included only boldness scores ($RVI = 0.51$). However this positive relation was not significant (Table 1).

Initiator success

The multimodel inference showed that the best model for the duration of the joining phase and the number of followers was the null model, suggesting that the predictors used had no clear influence.

Joining organisation

To establish whether or not individual characteristics shape the joining organisation, we focused on collective movements including the whole group ($N = 48$) - the non-participation of an individual could be due to its unwillingness, or simply the lack of an opportunity to do so (i.e. unseen departure).

The mean joining rank of individuals

For the mean joining rank, multimodel inference showed that the best model included boldness scores alone ($RVI = 0.95$), which was negatively and significantly related to the individual mean position during collective movements (Table 1). This indicates that the bolder individuals were among the first joiners.

Following patterns

Finally, we examined the effect of affinities displayed outside collective movements (i.e. dyadic SRIG) and individual characteristics on the organisation at departure (i.e. “direct” associations) and during progression (i.e. “pathway” associations). The MCMC method revealed a significant effect of affinities and hierarchical rank on the frequency of direct associations [Affinities: (95%CI) = 0.82 (0.71, 0.92), $p < 0.001$; hierarchical rank: (95%CI) = -0.03 (-0.06, -0.008), $p = 0.008$] and pathway associations [Affinities: (95%CI) = 1.06 (0.93, 1.19), $p < 0.001$; hierarchical rank: (95%CI) = -0.06 (-0.08, -0.03), $p < 0.001$] during collective movements (see SI Appendix D). This means that individuals followed each other both spatially and temporally according to their affinities and their hierarchical rank (see Fig. 1).

Table 1 - Model selections with Akaike's information criterion corrected for small sample size (AICc) for the models used to examine the influence of individual characteristics on collective patterns. The degree of freedom (df), the weights (wi) and the evidence ratio (E/R) for each model are also indicated.

	df	AICc	Δ AICc	wi	E/R
<i>Number of initiations</i>					
Age + Boldness Scores + Hierarchical Rank	5	147.2	4.18	0.062	8.07
Null model (intercept only)	2	149.5	6.46	0.020	25
Boldness Scores	3	143.0	0	0.500	1
Age + Boldness Scores	4	145.3	2.28	0.160	3.125
<i>Number of sub-initiations</i>					
Age + Boldness Scores + Hierarchical Rank	6	-115.4	4.55	0.030	9.6
Null model (intercept only)	2	-119.7	0.31	0.247	1.16
Boldness Scores	3	-120.0	0	0.288	1
Hierarchical rank	4	-118.3	1.68	0.124	2.32
Age + Boldness Scores	4	-118.0	1.98	0.107	2.69
<i>Joining latency</i>					
Age + Boldness Scores + Hierarchical Rank	6	262.9	16.44	0	> 10 ³
Null model (intercept only)	3	246.5	0	0.773	1
Age	4	250.5	3.98	0.106	7.29
<i>Number of followers</i>					
Age + Boldness Scores + Hierarchical Rank	7	474.5	6.61	0.015	27.47
Null model (intercept only)	3	467.9	0	0.412	1
Boldness Scores	4	469.9	2.06	0.147	2.80
<i>Mean joining rank</i>					
Age + Boldness Scores + Hierarchical Rank	5	201.7	4.18	0.044	8.07
Null model (intercept only)	2	201.1	3.58	0.059	6.02
Boldness Scores	3	197.5	0	0.355	1
Age + Boldness Scores	4	199.0	1.49	0.169	2.10

DISCUSSION

Animals that live in groups face the daily task of deciding together where to go and what to do. However, group members are likely to differ in their motives. Understanding how individual characteristics shape the collective life of group members is a key question in animal behaviour. This study demonstrates that social network structure can be affected by inter-individual differences in behaviour. Moreover, it shows that personality and social interactions act together in shaping the organisation of collective movements in a semi-free ranging group of domestic horses.

Individual characteristics and social behaviours

We first found that high-ranking individuals were older members of the group. This is consistent with some previous studies in horses (e.g. Wells & Goldschmidt-Rothschild 1979; Sigujónsdóttir et al. 2003; Heitor et al. 2006a) but not with others (e.g. Waring 2003; Heitor & Vicente 2010). Age and hierarchical rank relationships seem to mostly depend on the group composition, as no consistent pattern has yet been found.

Interestingly we also found that although all group members could interact with each other, they preferred the company of conspecifics with a similar hierarchical rank to their own. Affiliation according to hierarchical rank has already been found in horses (Wells & Goldschmidt-Rothschild 1979; Kimura 1998; Heitor et al. 2006b) and other species (red deer, *Cervus elaphus*: Appleby 1983; rhesus monkeys, *Macaca mulatta*: de Waal 1991; chacma baboons, *Papio hamadryas ursinus*: Seyfarth et al. 2014). This may be explained by the intensity of aggression, which tends to be higher among individuals of highly different ranks, inciting subordinates to avoid dominant individuals as preferred partners.

A more compelling result is that we found a positive assortment according to personality similarities. Currently, the conventional wisdom in the literature is that dissimilar personality types should tend to affiliate to reduce competition and increase task complementarity between social partners (Bergmüller & Taborsky 2010). It has been even shown that variation in personality composition enhances group fitness and productivity (Mattila & Seeley 2007; Modlmeier & Foitzik 2011; Modlmeier et al. 2012; Pruitt & Goodnight 2014). However, results mirroring ours (Trinidadian guppies, *Poecilia reticulata*: Croft et al. 2009; great tits: Aplin et al. 2013; chacma baboons:

Seyfarth et al. 2014) were found in almost as many studies as those that found the opposite (Laskowski & Pruitt 2014; Modlmeier et al. 2014c). The low inter-individual competition for food of our studied species may make its ecology unsuitable for the social niche specialisation explanation as proposed by Modlmeier et al. for social spiders (2014c). There are several other hypotheses that could explain the observed pattern. First, as Croft et al. (2009) suggest that this positive assortment by personalities could emerge from passive mechanisms due to similarities in individual behaviour. However, we can exclude this scenario because we corrected our index of association using the gregariousness of individuals. Another hypothesis is that this pattern may emerge as a result of personality plasticity, where repeated social interactions homogenise personality types between affiliated individuals. This effect of social conformity on personality has been observed in previous studies in different species (zebra finch, *Taeniopygia guttata*: Schuett & Dall 2009; social spider, *Stegodyptus dumicola*: Pruitt & Keiser 2014; Gouldian finch, *Erythrura gouldiae*: King et al. 2015) and may reduce their conspicuousness to predators. Finally, homophily could be also advocated since inter-attraction between similar individuals is widely observed in animal and human societies (for a review see Fu et al. 2012). Homophily may provide fitness advantages because individuals may be able to act together more effectively (i.e. synergy).

Although our horses have never been subjected to predation or other fitness costs, it is known that horses still have a very strong prey instinct despite domestication (Mills & Nankervis 1999; Price 1999). They also have kept the ability to return to a feral state and can survive very well in harsh environments, as proved by the various feral populations. It is therefore possible that behaviours enhancing conspicuousness and synchronization have been kept intact. To disentangle these hypotheses, observations and experiments are required in both social and asocial contexts. Finally, the fact that individuals maintain close proximity with similar conspecifics does not mean they cannot benefit from the personality of others. Individuals are still living in the same cohesive group, eating, resting and moving together.

Individual characteristics and movement initiation

We found that leadership was widely distributed among group members: 23 mares (60,5 % of individuals) performed at least one start attempt, although some individuals initiated more often than others. This result is in line with Bourjade et al.'s results in two family groups of Przewalski horses (in press; 2009) and Krueger et al.'s recent paper (2014) on family groups of feral horses.

We also found that the bolder the individuals were, the more start attempts they made. The effect of boldness on initiation propensity is consistent with observations by Berger (1977). Since the basic organisation of behaviours such as defence mechanisms or stress reactions has been proved to remain relatively unchanged in domesticated ungulates (Mills & Nankervis 1999; Price 1999), we could conceive that in a more natural context, bolder horses, which are more explorative and less anxious than their shyer conspecifics, cope better with the uncertainty of changing location. Similar results have previously been demonstrated in other taxa (spider, *Anelosimus studiosus*: Riechert & Jones 2008; three-spined sticklebacks, *Gasterosteus aculeatus*: Harcourt et al. 2009; barnacle geese: Kurvers et al. 2009; mosquitofish, *Gambusia affinis*: Cote et al. 2010; sheep: Michelena et al. 2010).

Knowing that less anxious and more explorative horses were less gregarious, their ability to initiate a collective movement could thus also depend on how far they tolerate being separated from conspecifics, even briefly. In fact, the motivation shown by an individual to move towards a new location can generate a conflict of interest with the need to stay near conspecifics (Dumont & Boissy 2000). For instance, shy sheep remain close to conspecifics when grazing, whereas bold sheep graze at greater distances (Sibbald et al. 2009). As a consequence, less gregarious individuals can probably take the decision to move away from conspecifics more easily than more gregarious individuals. Ewes that frequently occupy peripheral positions during feeding periods, or heifers with few preferred partners, also initiate more movements than other individuals (Ramseyer et al. 2009a, b). Interestingly, Pike et al. (2008) found that bold three-spined sticklebacks had fewer overall interactions than shy fish, the latter being more reluctant to move to a new location when they were interacting with another individual. Aplin et al. (2014) found that great tits with more explorative personalities move to the spatial periphery of flocks and feed there, while less explorative individuals behave more collectively. All these results provide evidence for Conradt et al.'s (2009)

assumption that the more socially indifferent individuals might be the instigators of group movements. While initiating a movement to a new location may appear to be advantageous behaviour that reduces competition for food patches or limited resources, being the first to leave also has some disadvantages, such as increasing the risk of being spotted by a predator by distancing themselves from the group (Landeau & Terborgh 1986). It is therefore not surprising that bolder individuals initiate more often than the rest of the group.

Similarly, boldness provided the best explanation for sub-initiation propensity, but this relation was not significant. It is possible that individuals that trigger joining waves could be influenced not only by personality, but also by the identity and number of individuals that have already departed or are still in the departure area. However, our dataset did not allow us to deeper investigate the factors influencing sub-initiations.

Initiator success

Our results did not reveal any one intrinsic characteristic explaining why an individual was more successful than another in generating a group movement. These results are consistent with those previously obtained in Przewalski horses (Bourjade et al., in press) but do not support Kruger et al.'s results (2014), in which dominant individuals were followed more often than subordinate ones. However, the length of the observation period in the aforementioned study was quite limited (14h per focal group spread over an average of 4 days within a 15-day window), and may have been insufficient to capture the entire phenomenon of group leadership. One possible explanation of our results is that individuals other than the initiator might be responsible for the success of collective movements. The concept of keystone individuals (i.e. individuals that have inordinate effect on group dynamics: for a review see Modlmeier et al. 2014b) may therefore still applicable but these individuals may hide among the followers. Another alternative is that the success of a collective movement depends more on the motives of conspecifics than on the intrinsic properties of the initiator, meaning that the latter acts as a trigger for a collective decision that has already been taken, rather than acting as a leader (Petit & Bon 2010; Jacobs et al. 2011a). To evaluate the mood of the group and its willingness to move and test this assumption, we need to carry out an in-depth study of the period preceding collective

movements, recording pre-departure behaviours and the identity of the individuals involved (see Bourjade et al. 2009) as well as the evolution of dispersion (Petit & Bon 2010).

Joining organisation

We found that individuals followed each other, both temporally and spatially, according to their affinities. We also found an effect of hierarchical rank similarity on joining association and an effect of boldness on the mean joining rank. Since affinities are driven by similarities in boldness and hierarchical rank and bolder individuals initiate more often, these last results can be explained by the influence of affinities on the observed joining pattern. We can therefore conclude that the joining phase appeared to be largely influenced by the distribution of affiliative relationships between individuals. This is consistent with a previous study by Wells and Goldschmidt-Rothschild (1979), who noted that horses linked by preferential relationships were frequently observed moving together. Similarly, Boissy and Dumont (2002) showed that ewes tend to leave the group to reach another food patch more easily when accompanied by a preferential partner. Ewes and heifers also seem to be influenced by their social cohesion and their affinities during the joining process (Ramseyer 2009a, c). The fact that individuals linked by close bonds cluster during group movements now appears to be the rule in many species (domestic geese, *Anser anser domesticus*: Ramseyer et al. 2008; brown lemurs, *Eulemur fulvus fulvus*: Jacobs et al. 2008; rhesus macaques, *Macaca mulatta*: Sueur & Petit 2008; Tonkean macaques *Macaca tonkeana*: Sueur et al. 2009; Barbary macaques, *Macaca sylvanus*: Seltmann et al. 2013).

We are aware that our study is based on a unisex group of domestic horses. This simplification of the context was necessary to highlight the effects of individual and group characteristics. Nevertheless, our group was composed of 38 group members, allowing a wide range of individual profiles. The next step will be to complicate the situation by introducing ecological and physiological constraints (inter-group competition, predation, hunger, etc.) as well as the influence of stallions. The last caveat concerns personality evaluation, which has been measured in a social context and might differ if assessed in isolation. However, the behaviour of animals tested in isolation has

been shown to generally predict their behaviour in social context (Webster & Ward 2011).

Conclusion

The most important finding of this study is that boldness shapes the dynamic of associations and collective movements in horses. We demonstrated that bolder individuals start most collective movements. If we consider that initiation is a risky strategy because it involves standing out from the group and increasing the risk of being spotted by a predator (Nakayama et al. 2012a) this result is rational, since boldness is associated with an individual's attitudes towards risk-taking and novelty (Réale et al. 2007). Classically, variations in individual participation during collective decision-making have mainly been explained by social determinants (e.g. hierarchical rank in horses). However, a growing body of evidence shows that personality differences among group members play an important role in the observed collective patterns. Our results support Croft et al. (2009) in so far that intrinsic characteristics like boldness may underlie not only collective decision-making processes but also social status. However, we need to explore whether collective patterns have their roots only in personality, or if social relationships and personality act together (i.e. in addition or in synergy). The consideration of both these parameters is therefore of primary importance for any future studies of collective behaviours. Modelling and experiments that change the group composition are necessary to confirm this theory in horses.

Finally, our results support the idea that personality diversity is a key element within group life, with bold individuals initiating movements to new locations and shy individuals maintaining the cohesion. These findings might reflect recent studies in arthropods, fish and birds, where a combination of personalities enables groups to use their environment more efficiently while maintaining group cohesiveness (Pruitt & Riechert 2011; Brown & Irving 2013; Aplin et al. 2014). Our results provide new slants on this topic by demonstrating that in a large group of mammals in a more natural environment, individuals sharing similar personality profiles may shape group phenomena.

ACKNOWLEDGEMENTS

We would like to thank Brigitte Laurent and the staff at “La Ferme de Bonjacques” for giving us access to their horses. We are also grateful to our trainees Roxanne and Pauline for their valuable help with data collection. We also would like to thank the three anonymous reviewers for their valuable comments on a previous version of the manuscript.

SUPPLEMENTARY MATERIAL

Appendix A - Table reporting characteristics of each horse (breed, age, hierarchical rank, boldness scores).

Individual	Breed	Age (yr)	Hierarchical rank	Boldness scores
Alo	NF	2	8	0.57
Ang	NF	1	28	-0.4
Cara	NF	2	18	0.7
Carr	NF	1	29	-0.3
Cer	FB	4	16	1.35
Chan	HT	3	14	0.71
Chat	NF	2	13	-0.3
Chau	FB	2	21	-0.29
Chi	NF	6	1	0.61
Cho	NF	1	26	0.74
Cig	NF	1	30	-0.21
Cre	W	2	2	1.93
Cro	NF	1	25	0.67
Enc	AB	1	33	-2.04
Epi	NF	2	6	-0.34
Fin	FB	1	34	-2.12
Fjo	F	1	23	0.84
Glu	FB	2	11	1.46
Mel	FB	1	36	-2.12
Mou	FB	2	10	0.64
Nua	NF	2	27	0.07
NzR	NF	2	5	-0.57
Pip	NF	2	7	0.85
Pom	PT	3	4	0.73
Pri	FB	2	15	0.56
Ras	NF	2	12	0.61
Rei	FB	3	19	-0.44
Ros	AB	2	32	-1.79
Sab	W	2	3	0.16
Ser	FB	1	35	-1.82
Sou	HT	1	9	-0.65
Swa	HT	1	17	0.23

Tac	NF	1	24	0.46
Tra	AB	1	31	-0.3
Val	FB	2	22	-0.15
Ven	FB	2	20	-0.06

*Breeds: NF=New Forest; WP=Welsh Pony; FB=French Breed; PT=Pony Type; HT=Horse Type;
AB=Arabian Breed; F=Fjord
Foals are not included*

Appendix B - Summary of principal components analysis results for the personality questionnaire and gregariousness index.

Question 3 was removed for being not significantly repeatable. Question 7 corresponds to the gregariousness index split into 5 categories to mimic the 5-point-scale. For each question the scale goes from 1 (very rarely) to 5 (repeatedly).

Questions	Factor loadings (questions only)	Factors loadings (questions + gregariousness)
1. How frequently does the individual shy, is startled, or take fright?	0.93	0.92
2. Does the individual become alarmed when distant from others and does it quickly seek to join them?	0.92	0.93
3. How often the individual redirects certain behaviours towards its conspecifics after an agonistic interaction or when at a high level of activity/nervosity?		
4. Is the individual agitated within the group?	0.64	0.66
5. When faced with an unknown object, does the individual approach it?	-0.86	-0.84
6. When faced with an unknown object, does the individual interact with it (sniffing, grabbing or biting)?	-0.82	-0.78
7. Gregariousness index		0.78
Eigenvalue		4.06
% of variance		68

Appendix C - Results of the MCMC model for the relationship between affinities (SRIG) and differences in age, hierarchical rank and boldness scores.

Differences in age (diffage), hierarchical rank (diffrank) and boldness scores (diffbold) were used as fixed effects, and individual identities nested in dyad as random factors. Posterior means and their lower (L – 95% CI) and upper (U – 95% CI) credibility intervals are provided. Significant P values (pMCMC) are shown in bold print.

Variables	Posterior mean	L - 95% CI	U - 95% CI	pMCMC
Intercept	1.97	1.71	2.27	< 0.001
diffage	-0.05	-0.18	0.09	0.452
diffrank	-0.02	-0.03	-0.0002	0.036
diffbold	-0.56	-0.73	-0.40	<0.001

Appendix D - Results of the MCMC models for the relationship between joining associations and affinities, differences in age, hierarchical rank and boldness scores.

Affinities (SRIG), differences of age (diffage), hierarchical rank (diffrank) and boldness scores (diffbold) were used as fixed effects and individual identities nested in dyad as random factors. Posterior means and their lower (L – 95% CI) and upper (U – 95% CI) credibility intervals are provided. Significant P values (pMCMC) are presented in bold print.

Variables	Direct				Pathway			
	Posterior mean	L – 95% CI	U – 95% CI	pMCMC	Posterior mean	L – 95% CI	U – 95% CI	pMCMC
Intercept	2.65	2.24	3.10	< 0.001	1.82	1.33	2.33	<0.001
SRIG	0.82	0.71	0.92	< 0.001	1.06	0.93	1.19	<0.001
diffage	0.05	-0.13	0.23	0.632	0.09	-0.10	0.29	0.388
diffrank	-0.03	-0.06	-0.008	0.008	-0.06	-0.08	-0.03	<0.001
diffbold	-0.13	-0.37	0.11	0.284	-0.06	-0.33	0.22	0.690

CONCLUSION CHAPITRE 3

Cette première étude, conduite dans un groupe de trente-huit chevaux domestiques, a permis d'identifier l'influence des facteurs sociaux et individuels sur différentes étapes des déplacements collectifs. Si les relations sociales, le rang hiérarchique et la personnalité semblent jouer un rôle important dans la propension à initier et l'ordre adhésion, aucun facteur considéré dans cette étude n'a permis d'expliquer les variations observées quant à la durée du processus d'adhésion. Chez le cheval de Przewalski, la période qui précède le départ a été identifiée comme jouant un rôle clé dans la dynamique d'adhésion. Le chapitre suivant (Chapitre 4 – Article 2) explore donc cette période pré-départ et son influence sur la dynamique de départ de deux groupes de neuf juments.

CHAPITRE 4

Comment la période pré-
départ influence l'issue du
déplacement ?

« σπεῦδε βραδέως »

« Festina lente »

Auguste

SYNTHESE DE L'ARTICLE 2

QUESTIONS

Que se passe-t-il avant l'initiation ? La période précédant le départ influence-t-elle la dynamique d'adhésion ? Quels comportements varient durant cette période, quels sont ceux qui prédisent l'imminence du départ et ceux le succès d'une initiation ?

METHODES

Les déplacements collectifs des deux groupes de 9 juments (groupe B et C) ont été utilisés. La période une heure avant l'initiation a été étudiée à l'aide des points d'échantillonnage instantanés effectués toutes les 5 minutes. Différentes variables rendant compte de l'état de dispersion du groupe mais aussi l'activité et de l'orientation des individus ont été calculés. Ces variables ont été utilisées pour chercher à expliquer la vitesse d'adhésion (lente ou rapide) du premier et dernier suiveur. Enfin, les périodes pré-départ ont été comparées à des périodes témoins pour tester si les variations observées sont liées à l'imminence du départ ou le fait d'un rythme circadien indépendant du déplacement.

RESULTATS

Comme dans le chapitre précédant la vitesse d'adhésion, contrairement à l'initiation, n'a pas pu être expliquée par les différences interindividuelles. Avant le départ, le nombre d'individus orientés dans la direction du déplacement et le nombre d'individus actifs augmente significativement, ce qui n'est pas le cas dans les périodes témoins (qui ne précède pas un déplacement). Les variables influençant la rapidité d'adhésion sont la dispersion et le nombre d'individus à l'avant du groupe, à l'initiation, 30 et 60 minutes avant le départ. Enfin une mise en place progressive d'un ordre spatial en fonction du futur rang d'adhésion a été constatée, l'initiateur se plaçant parmi les trois individus les plus à l'avant du groupe. Cet ordre spatial, ainsi que l'ordre d'adhésion, sont influencés par les affinités entre les individus.

CONCLUSIONS

L'organisation spatiale des individus, en terme de dispersion et de positionnement par rapport à l'objectif, joue un rôle clef dans la dynamique de départ. En revanche, ce sont les variations d'orientation et d'activité avant un départ qui prédisent l'imminence d'un déplacement collectif.

ARTICLE 2

Decision occurs before departure in domestic horses

Léa BRIARD^{1,2,3}, Odile PETIT^{1,2,3} & Jean-Louis DENEUBOURG³

1 - Centre National de la Recherche Scientifique, Institut Pluridisciplinaire Hubert Curien, Strasbourg, France.

2 - Université de Strasbourg, Strasbourg, France

3 - Service d'Écologie Sociale, Université Libre de Bruxelles, Bruxelles, Belgique

Article en relecture pour l'anglais avant soumission

ABSTRACT

A typical approach in collective behaviour studies is to seek for a leader that will direct and co-ordinate group movements. Very few studies on collective movements, notably in mammals, took into account the events preceding group departures. Success in recruitment can depend on the arousal state, the behaviour and the spatial distribution of animals before departure. We tested the effect of such factors on recruitment process in a two groups of 9 domestic mares, *Equus ferus caballus*, at pasture. Two observers continuously videotaped the behaviours of animals and instantaneous scan samplings were performed every 5 minutes. Predeparture periods were compared to control periods. Results showed that predeparture periods were characterised by an increase in group orientation and group activity. Such behavioural pattern could therefore help predict the occurrence of collective movements. However, recruitment speed was not influenced by those variables. Indeed, group dispersion and number of individuals gathered in the forward section of the group predicted the duration of the joining phase. We also found that individuals started to move towards the arrival area before initiation. Moreover, their spatial position at departure (at the front or the rear of the group) was strongly linked to the departure rank. The closer to the front, the earlier the individuals joined movements. Finally we found a strong influence of affinities on the spatial position at departure and the joining order. Our findings emphasize that decision making in two groups of domestic horses occur before departure. Recruitment did not depend on the identity of an initiator but on group state, notably on spatial disposition, and social relationships.

Keywords: Collective movement, predeparture, recruitment, consensus, *Equus ferus caballus*

INTRODUCTION

Animals that live in groups face the daily challenge to decide where and when the group should move. By moving together, they maintain group cohesiveness and the associated advantages; protection from predators, information about feeding sites, resources defence (Alexander 1974; Danchin et al. 2008). Therefore, group members need to seek for a consensus by taking a decision collectively.

In the study of mechanisms underlying such collective decisions, a typical approach is to seek for a leader among group members, that would be a key decision-maker for the group when it needs to change location or activity (Petit et al. 2009). Specific individuals, either old, high-ranking or of a certain gender, have been reported to occupy the position of leaders in various species. However there are as many studies that found that leadership is rather distributed among group members (for a review see King et al. 2009; Petit & Bon 2010). Moreover, what one calls a leader is usually the individual that took the vanguard position during collective movements although there is no proof that this individual decided for others. For instance, in one of the most cited example of leadership, the dominant male in mountain gorillas (*Gorilla gorilla berengei*: Schaller 1963), the departure of the silverback has been reported to be preceded by grunts emitted by other group members suggesting a shared decisional process (Stewart & Harcourt 1994). Finally, the concept of social leadership suggests that leaders never failed to recruit others, while evidences that they do are piling up (Petit & Bon 2010). Therefore, when studying how social species reach consensus, looking beyond the time of departure seems crucial as decision-making processes may occur beforehand and the influence of all group members measurable.

Very few studies on collective movements took into account the events preceding departures of groups compared to the role of the initiator. However, the arousal state, or “mood” (Ward & Zahavi 1973), of individuals may influence the dynamic of the impending collective movements in terms of number of participants or joining speed. For instance, group dispersion has been shown to influence the number of participants in primates (*e.g.* white-faced capuchins, *Cebus capucinus*: Leca et al. 2003; Tonkean macaques, *Macaca tonkeana* and rhesus macaques, *Macaca mulatta*: Sueur & Petit 2008),

birds (e.g. black-headed gulls, *Larus ridibundus*: de Schutter 1997; domestic geese, *Anser anser*: Ramseyer et al. 2008) and domestic hoofstocks (sheep, *Ovis aries* and cattle, *Bos taurus*: (Ramseyer et al. 2009a,c). Some individuals can also display behaviour that indicates their motivation to move, for instance by facing or by moving away from group members in the desired direction. In domestic geese, sheep and cattle, the number of participants increased with the number of individuals heading in the direction of the movement (Ramseyer et al. 2008; Ramseyer et al. 2009a,b). In several species of primates, the number of individuals moving on few meters towards a specific direction before departure influenced the final decision of the group (hamadryas baboon, *Papio h. hamadryas*: Kummer 1968; Tonkean macaque: Sueur et al. 2010; barbary macaque, *Macaca sylvanus*: Seltsmann et al. 2013; Olive baboon, *Papio h. olive*: Strandburg-Peshkin et al. 2015). In Przewalski horses, predeparture behaviours also occur (*Equus f. przewalskii*: Bourjade et al. 2009, 2015) and may indicate higher conflict of interests as they correlate with longer joining phase (Bourjade et al. 2009).

While decision-making processes can be distributed, according to how group members are positioned, individuals may have more or less influence on each other. For instance, Ballerini et al. (2008) showed that in bird flocks, individuals react to the behaviours of their closest neighbours, a result confirmed by Inada's (2000) models. Similarly, in red deer individuals synchronised their activity with their closest neighbours (*Cervus elaphus*: Rands et al. 2014). Intrinsic characteristics or social relationships based on individual recognition may also influence how individuals react to each other. In various species, including horses, affinities modulate the way individuals join collective movements with strongly affiliated pairs following each other (Petit & Bon 2010; Jacobs et al. 2011a; King et al. 2011; Seltsmann et al. 2013; Briard et al. 2015). However, studies rarely explored the effect of such relationships on the organisation of pre-departure periods.

We investigated the influence of individual characteristics (e.g. hierarchical rank), social relationships and predeparture behaviours on the dynamic of collective movements of domestic horses, *Equus ferus caballus*. Horses are highly-social species that form long-lasting bonds (Waring 2003). Distributed leadership have been reported with no influence of individual characteristics on recruitment both in przewalski and domestic horses (Bourjade et al. 2015; Briard et al. 2015). In such context, exploring the

predeparture period is necessary to understand the collective decision-making of horses. Since stallions have the possibility to exert coercive recruitment by herding the group from behind, we decided to study two groups composed exclusively of mares to make our study comparable with previous ones on other species. We aimed to test whether: (1) the variations observed before departure predict the imminence of a collective movements by comparing them with control periods; (2) the variations observed before departure affect the joining processes; (3) affinities influence both predeparture and departure behaviours in horses.

MATERIAL AND METHODS

Animals and Environment

The focal groups were bred at La Ferme de Bonjacques, a horse husbandry located in eastern France (48°06'00.0"N, 6°06'01.0"E, 305m). Both groups were composed of 9 mares of various breeds aged from 9 to 28 years old for group 1 and 3 to 22 years old for group 2 (see SI Appendix A for individuals details). Individuals had no family ties except one mother-daughter dyad in group 2 (Tx-Vo). However, they have been separated for 2 years and a half before they were reunited the year of study and did not exhibit any specific relationship. All horses were individually recognisable by their morphology, coat colours and white markings. Both groups were kept on hilly pastures (group 1: 8 ha, group 2: 11 ha) composed of large grassland areas with vegetation forming natural, shaded shelters. Due to the relief and the vegetation, individuals were never able to see the entire pasture from any given point. A river, allowing individuals to have a free access to water crossed both pastures increasing the number of distinct zones. Both groups had access to a salt lick stone and group 1 had access to a hayrack (2x2m) but spent less than 10% of the total observation period eating from it. Both groups had been accustomed to human presence during a preliminary observation month.

Observation Procedure

Groups were observed and filmed for about two months (group 1: March – April 2012; group 2: September – October 2012) for a total of 184 hrs for group 1 and 112 hrs for group 2. Hours of observations were chosen to maximize the probability of recording

collective movements. Two observers approached horses on foot up to a maximal distance of about 20m and used handheld two-way radios to communicate when separated. Each of them had a camera to ensure that the entire group was continuously filmed. Over the observation period, the first observer recorded every 5 min by instantaneous scan sampling (Altmann 1974) the position of every individual using a pair of telemetric binoculars (precision: 1m) and a compass (precision: 1°). The observer stayed still throughout the duration of the scan and attributed for each horse a distance in meter (horse-observer distance) and an angle in degree by pointing the compass towards each horse and placing the orienting arrow on the magnetic needle to read the value. During those scans, the observer also recorded the activity (inactive: at rest, standing with a flexed foot or recumbent or active: all other activities) and the orientation of each individual according to four noticeable and fixed points in the environment at 90° or 180° of one another. The second observer recorded on a handheld voice recorder agonistic and affiliative interactions by all-occurrences sampling (Altmann 1974).

Data Scoring

Two persons watched the videos and recorded the identity and the behaviour of every individual initiating or joining a collective movement. To ensure concordance between observers, they watched the same videos separately and compared their results until they reached 95% concordance (Caro et al. 1979). Departure was defined by the movement of an initiator, that is, any individual that first travel at least 20 m in less than 20 s outside the group without pausing and with its neck kept above the horizontal position (Bourjade et al. 2009; Briard et al. 2015). Then, any horse moving away from the group in the same direction as the initiator was identified as a follower. For each follower, we defined a departure latency by calculating the time between an initiation and the moment an individual joined it. Using these latencies, we determined the joining rank of individuals for each collective movement (i.e. from 1 to 9). A collective movement begins with a start attempt and ends with the arrival of the last follower (Petit & Bon 2010). We defined a predeparture period as those corresponding to the period between the end of the preceding collective movement and the initiation of the focal movement. However, we decided to stop only up to 60-min period before departure because the sample size for more distant scans was too small (less than 5

events per group). We recorded for group 1 and 2, 56 and 73 initiations respectively, 43 and 50 of them involving the entire group and with all individuals always visible from 60 minutes before initiation to the end of the collective movement. So the analysis focused on these 43 and 50 events.

Behaviour patterns

During these 60 minutes preceding initiation, we measured behaviours using every 5-min scans (see table 1 for definitions). Since initiation occurred randomly, we never had a scan perfectly performed at the exact moment the initiator started to move. Therefore the scans at 0 min (i.e. first step of the initiator) were completed using video recordings. Similarly, since the arrival area could not be anticipated, we defined its angle and distance every 5 minutes based on the video recordings, the individual angle and distance of the focal scan and a cadastral plan. From angle and distances values, we were able to calculate individual xy-coordinates: $X_i = \cos(\alpha_i) \times d_i$ and $Y_i = \sin(\alpha_i) \times d_i$ with α_i the angle in radian and d_i the distance in meter. The xy-coordinates of the group barycenter were equal to the mean of individual xy-coordinates, $X_{bc} = \sum X_i / N$, and $Y_{bc} = \sum Y_i / N$, with $N = 9$. The index of group dispersion was equal to the squared deviations from the barycenter divided by N , $D = \sum \sqrt{[(X_i - X_{bc})^2 + (Y_i - Y_{bc})^2]} / N$. Finally, with a similar formula $D_{ia} = \sqrt{[(X_i - X_a)^2 + (Y_i - Y_a)^2]}$ with X_a and Y_a the xy-coordinates of the arrival area, we calculated individual distances to the arrival area and attributed a topological rank based on topological distances (i.e. rank 1 is attributed to the closest individual).

To measure dominance relationships, we used unidirectional interactions (approaches, threats, bites and kicks) with clear avoidance by the recipient. We carried out an analysis of dominance hierarchy using R package steepness (Leiva & Vries 2014) to obtain David's scores for each individual (de Vries et al. 2006) and checked for hierarchy linearity (Group 1: $h' = 0.85$, $p < 0.001$; Group 2: $h' = 0.67$, $p < 0.01$) using the modified linearity test proposed by de Vries (1995)

To measure affiliative relationships we used the frequency of inter-individual proximity, as the number of mutual grooming was too low and were only performed by certain individuals (Briard et al. 2015). Individuals were considered to be close when they were less than 5 meters apart outside of agonistic contexts (in which case the scans

were discarded). For group 1 we also discarded any scan during which individuals ate at the hayrack. Inter-individual distances were calculated using the following formula: $D_{ij} = \sqrt{[(x_i - x_j)^2 + (y_i - y_j)^2]}$. As horses move relatively slowly when foraging, we used scans every 15 minutes to build our social network. A total of 390 and 202 scans, with all individuals visible during each scan, were respectively used for group 1 and 2. To investigate affinities within each group, we calculated *Simple Ratio Index corrected for Gregariousness* (hereafter referred to as SRIG; Godde et al. 2013) that expands on the SRI (Whitehead 2008) by correcting for variation in gregariousness among individuals. This correction allows distinguishing high proximity frequency based on true affinities from high frequency based on individuals' gregariousness (Godde et al. 2013; Briard et al. 2015).

To measure social behaviour and fearfulness, we decided to use a combination of quantitative measure and questionnaires as in Briard et al. 2015). Three indexes were calculated for social behaviour: the number of times an individual was seen as the nearest neighbour of another one (sociability; Sibbald et al. 2005); the number of scans an individual was seen away from any other group members (spatial independence; Ramseyer et al. 2009b) and the number of scans an individual was not oriented in the same direction of any other individual (asynchrony). For spatial independence index, we arbitrarily decided that the distance limit should be the median of all recorded inter-individual distances, which were 30m for group 1 and 16m for group 2. We could not use activity asynchrony as a measure of independence as they were too few events per individual. Using a Principal Component Analysis (PCA), these three indexes were combined with a questionnaire on fearfulness in one unique component that explained 65% of observed variance (see SI Appendix B for details). The two observers completed one questionnaire per horse after the observation period. We tested for inter-raters concordance ($W > 0.8$, $p < 0.001$) and for score repeatability for each question using Nakagawa and Schielzeth (2010)'s method. All questions were found to be significantly repeatable. According to the factor loadings, less sociable individuals are more independent, more asynchronous and less fearful (see SI Appendix B for details).

Statistical analysis

To test if the observed distribution of initiations per individual differed from randomness, we created a simulated data set made of 1000 simulations of 43 (group 1) or 50 (group 2) draws with an equal probability of initiation for all group members ($P = 1/9$). We then built a random distribution based on the mean value of the 1000 distributions after ranking them in decreasing order of initiation frequency. Observed frequencies were considered to be significantly different from randomness if they were above or under the 95% confidence interval around the mean. To study the influence of individual characteristics on initiation propensity and the duration of the joining phase (i.e. success), we used a generalised linear mixed model (GLMM) with a quasipoisson distribution (function `glmmPQL` in R package `MASS` v 7.3-40; Venables & Ripley 2002). The number of initiations was normalised (i.e. divided by the number of collective movements) and used as a dependent variable while individual characteristics (age, hierarchical rank and personality scores) were used as independent variables. The identity of the group was added as a random effect.

The success of a collective movement was evaluated using the total duration of the joining phase (i.e. the departure latency of the last follower). Collective movements involving less than 9 individuals were too rare to use the number of followers as a measure of success (less than 12% of the total number of observed initiations). Therefore only joining duration was taking into account and we considered that the faster the joining phase was, the more successful the initiator was (cf. Petit & Bon 2010). We also used the latency of the first follower to evaluate the reactivity of the group members to the departure of a particular initiator. The effect of the initiator characteristics was analysed using a linear mixed-effects model (LMM) after log-transforming the latency (function `lmer` in R package `lme4` v.1.1-7; Bates & Sarkar 2007). The age, the personality scores and the hierarchical rank of the initiator were used as fixed effects, while its identity as well as the one of the groups was used as random effects.

To study the spatial and temporal organisation at departure, we used Kendall's concordance test. For temporal organisation we compared the joining rank obtained by each individual for each collective movement. We then compared these observed W-values with 1000 simulated ones based on 43 (group 1) or 50 (group 2) random order.

Because we showed that initiations were not randomly distributed, only the identities of the 8 followers were randomized. The identity of the initiator was fixed at an equal amount of its initiation propensity. Observed values were considered to be significantly different from randomness when they were greater than 95 % of simulated values. For topological rank, we followed a similar procedure but all 9 identities were randomized. In addition to the test performed on the identity of the individuals, we also tested the concordance of the spatial order according to the future joining rank, no matter the identity of the individuals.

The effect of time on group behaviours (see Table 1 for definition) was investigated using different families of mixed-effect models depending on the response variable. For group dispersion, we used a linear mixed-effects model (LMM) with a log-transformation. For group orientation and distance to the arrival area we used a GLMM with a negative binomial distribution while for density at the front and group activity we used a GLMM with a poisson distribution (R package glmmADMB v. 0.8.1; Fournier et al. 2012). The identities of the group and of the collective movements were used as random factors in all models. We also explored the link between topological ranks and future joining ranks over time using a linear regression.

Table 1 – Behavioural variables of the predeparture period used in analyses

Behaviours	Definition
Group activity	Number of inactive individuals i.e. at rest, standing with a flexed foot or recumbent.
Group dispersion	Mean distance in meters between each horse and the barycentre of the group base on the xy-coordinates, i.e. $D = \sum \sqrt{[(X_i - X_{bc})^2 + (Y_i - Y_{bc})^2]} / N$
Group orientation	Number of individuals oriented in the direction of the movement defined as the bisecting line of 45° sector. For the control period, the referential direction was randomly chosen within the time category 0 and was subsequently used in the preceding time categories.
Group distance to the arrival area	Distance in meters between the arrival area and the barycentre of the group based on xy-coordinates.
Density of at the front of the group	Number of individuals within 10 meters away from the front of the group. The front is defined by the distance of the closest individual to the arrival area
Degree of organisation	Coefficient of correlation between temporal joining rank at departure and spatial topological rank of the focal scan, i.e. tau de Kendall.

To assess if group behaviour could predict the imminence of a collective movement, we compared the 93 predeparture periods with 93 control periods of the same length with the same number of scans per time category. They were taken off the scans used for social network analysis therefore only 5 time categories were used (from 0 to 60 min, with 15-min intervals). We randomly assigned 1/5 of the scans to the time category 0 min and deduced from them the 4 other categories. If a scan could not be connected to a category 0, they were randomly assigned to the four others. We compared the effect of time on the dispersion, the orientation and the activity of the group using the same mixed-effects models than for the predeparture period (see above for details) and explored differences between control and predeparture period using multiple comparisons (i.e. Least-Squares Means with Tukey p-value adjustment; R package *lsmeans* 2.18; Lenth & Hervé 2015). Because we did not have any referential direction for the control periods, we randomly chose one among the four possible directions in each category 0 min to then look at the number of individuals that had adopted this direction over the 5 time categories.

To assess the influence of group behaviour over time on the dynamic of the joining phase, we tested 2 models built from the above variables as independent factors (dispersion, density, activity, orientation and degree of organisation; Table 1) and the latency of the first or the last follower as the dependent variable. These models were tested at 3 different periods: at initiation, 25-30 min and 55-60 min before departure. We used multimodel inference method (R package *MuMIn* v.1.13.4; Barton 2015) to determine which candidate model best explained the dynamic of the joining phase. Models were first compared according to their Akaike's information criterion (AIC) corrected for small sample size (AICc) and then ranked by their weights (AICw; Burnham & Anderson 2002). When the AICc of the candidate models differed by less than 2 units, we accepted the one with the lowest AICc as the best-fit model. We also calculated the evidence ratio between the presented models with the lowest AICc score and that of interest following the formula described in Burnham and Anderson (2002).

To study the influence of affiliative bonds, we used linear mixed-effect models with Markov chain Monte Carlo Method to overcome the non-independence of data in nested dyadic design (see Croft et al. 2011). A first model was build with the spatial association at departure based on the topological distances rank to the arrival area as a

dependent variable. Individuals were considered to be associated with the two closest individuals (e.g. rank 2 is associated with rank 1 and rank 3). The second model was build with the temporal joining associations (number of times each individual directly followed or preceded each other) as the dependent variable and affinities (i.e. SRIG) and spatial association were used as independent variables. We used the identity of the group and group members as random factor. We used the function `glmmadmb` with the MCMC option (package `glmmADMB`, Fournier et al. 2012).

Before conducting analysis, all variables were screened for excessive correlations ($r > 0.7$) and collinearity ($VIF > 10$, Dormann et al. 2013). All statistical analyses were performed in R version 3.2.0 (R Core Team 2015). Significance threshold was set at $\alpha=0.05$.

Ethical Statement

Our observations were carried out in full accordance with the ethical guidelines of our research institution, and comply with the European legislation for animal welfare. This study has been conducted with the approval of our local ethical committee (reference: AL/19/17/02/13).

RESULTS

Time of departure

Distribution of initiations

By comparing observed distributions of initiation with random ones, we found that some individuals initiated differently than expected by chance while others were not different (see SI Appendix C). Personality scores were positively and significantly related to initiation propensity (GLMM: Estimate = 0.752 ± 0.327 ; t-value = 2.30; $p < 0.05$). This suggests that the more socially independent and less fearful the individuals were, the more initiations they made.

Initiator success and individual characteristics

We used the latency of the first and last follower after the departure of the initiator to check for differences in efficiency. The mean duration of the joining process $\pm$

SEM was 1184 ± 239 sec in group 1 (median = 618 sec), and 245 ± 33 sec in group 2 (median = 186 sec). The mean latency $\pm$ SEM of the first follower was $42 \text{ sec} \pm 11 \text{ sec}$ in group 1 (median = 16 sec), and 39 ± 10 sec in group 2 (median = 10 sec). Multimodel inferences showed that the best models for both dependent variables were the null models, suggesting that the intrinsic characteristics of the initiator had no clear influence (see SI Appendix D).

Since the identity of the initiator did not influence the observed variation in success we decided to look at group behaviours before departure and on their influence on the speed of the joining phase.

Predeparture period

Group Behaviour Variation

To assess variations during the 60 min period preceding departure, we compared various behaviour patterns that were recorded as frequencies every 5 minutes. We found that all analysed variables displayed significant changes over time (see table 2). Comparisons of each time category with the initiation time indicated that the density at the group front and number of oriented individuals towards the future destination increased over the predeparture period while group distance to arrival area and number of inactive individuals decreased (Fig. 1). Group dispersion exhibited less pronounced changes with only two time categories (10-15min and 25-30min) being different from the initiation moment.

Table 2 - Influence of time on the evolution on group orientation, activity, density at the front, dispersion and distance to arrival area.

Each time category was compared to the initiation period. For dispersion and distance to the arrival area only the coefficients of the significantly different categories are given. For group activity models were all time categories were significantly different from the initiation, the coefficients of the first (0-5min) and the last (55-60min) categories are given. Group and collective movement identity were included as random factors.

Model terms	Estimates	SE	z-value (t-value for dispersion)	P-value
Group orientation				
Intercept	1.788	0.063	28.36	< 0.001
Time categories				
0-5 min	-0.271	0.105	-2.57	0.0102
55-60 min	-0.807	0.141	-5.71	< 0.001

Group activity				
Intercept	-1.978	0.318	-0.22	< 0.001
Time categories				
0-5 min	0.284	0.175	1.62	0.105
5-10 min	0.406	0.168	2.42	0.002
55-60 min	1.580	0.188	8.38	< 0.001
Group density				
Intercept	1.116	0.1899	5.88	<0.001
Time categories				
0-5 min	-0.192	0.097	-1.97	0.049
55-60min	-0.384	0.194	-1.98	0.048
Group dispersion				
Intercept	18.216	4.656	3.912	0.0001
Time categories				
10-15 min	3.642	1.364	2.670	0.0078
25-30 min	2.938	1.466	2.004	0.046
Density				
Intercept	2.970	0.130	22.81	<0.001
Time categories				
15-20 min	-0.477	0.219	-2.18	0.0293
20-25 min	-0.486	0.228	-2.14	0.0327
20-30 min	-0.459	0.223	-2.06	0.0393
40-45 min	-0.540	0.263	-2.06	0.0398
45-50 min	-0.628	0.257	-2.95	0.0145
50-55 min	-0.834	0.283	-2.95	0.0032
55-60 min	-0.764	0.278	-2.75	0.0060

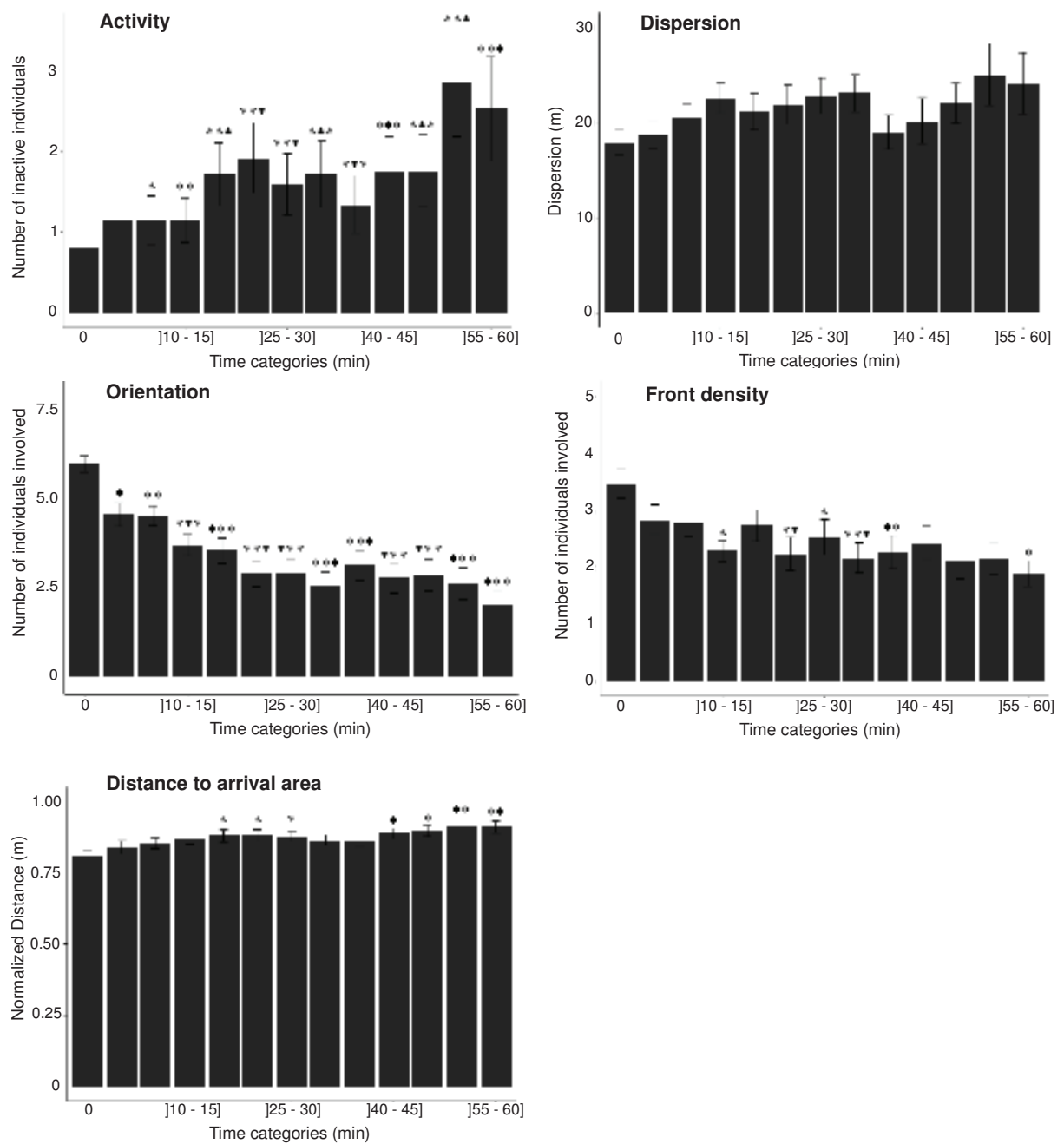


Figure 1 - Behaviour patterns in the 60 min period preceding departures of the entire group. Comparison between initiation and other time categories were made using time categories as a factor in the model. Stars bars indicate significative differences with the initiation. Group distance to arrival area was normalised by the maximum observed distance in each predeparture period.

We then explored the evolution of spatial positions as a function of the future joining rank across the predeparture period. As shown by figure 2, individuals progressively adopt a specific spatial position across the predeparture period and thus, in accordance with their future joining rank.

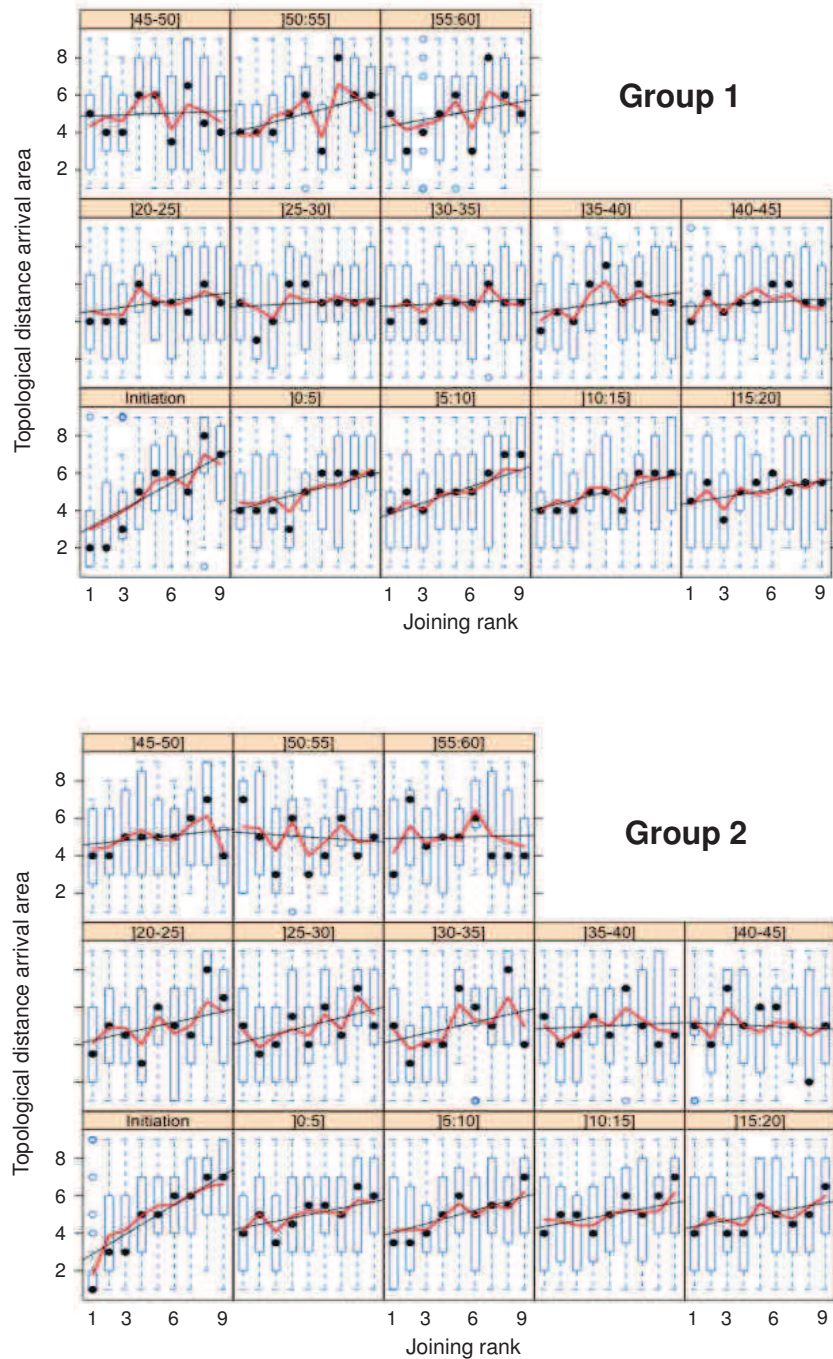


Figure 2 - Evolution of the relationship between spatial position and joining rank.

Each window correspond to a time category, the red line represents the mean topological rank for each joining rank and the black line the linear regression.

The slope starts to increase around 35-25 minutes before departure as well as the match between the linear regression and the mean value, suggesting that the correlation between the spatial position and the future joining rank is increasing across time.

When comparing Kendall's Coefficient of concordance on spatial positions according to joining ranks at departure, both groups exhibited significantly higher Kendall's coefficient of concordance than simulated values (observed values greater than 95% of simulated values; dotted lines in Fig. 3). Models revealed indeed that, the closer to the front of the group at departure and so to the arrival area, the earlier the individual joined (LMM: Estimate = 0.50 ± 0.030 , t-value = 16.83, $p < 0.001$). The initiator (rank 1) is notably among the 2 or 3 closest individuals to the arrival area (i.e. the front of the group) at departure.

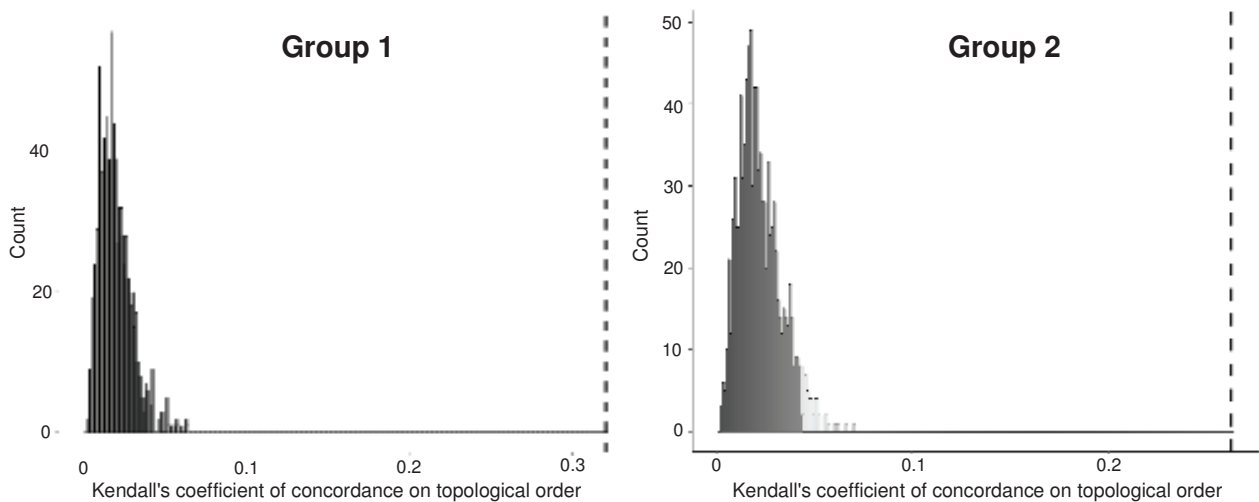


Figure 3 - Distribution of 1000 simulated Kendall's coefficient of concordance and the observed W-value based on 43 (group 1) or 50 (group 2) spatial order according to the arrival area.

The dashed lines represent the observed W-value, which were calculated based on individuals' joining rank. The colours of the bars represent the limitation between the 95 % of simulated values (white) and the remaining 5 % (black).

Variables predicting collective movements

To assess if the above variables could indicate the imminence of a collective movement; we compared the 93 predeparture periods with 93 control periods of the same length taken off the scans used for social network analysis. We found that time did not have any effect on group orientation and activity during the control period (see table 3) contrary to the predeparture period (see table 2). During the control period, the number of individuals oriented in the same direction and of inactive individuals stayed constant over time categories (see table 3). Multiple comparisons (MCP) between conditions indicated that the number of individuals oriented in the same direction was significantly higher during the last 15 minutes before departure (MCP_{control-predep} at 0 min: Estimate = 1.09 ± 0.1 , z-value = 11.19, $p < 0.001$; MCP_{control-predep} at 10-15 min: Estimate = 0.65 ± 0.19 , z-value = 3.40, $p < 0.001$; Fig. 4). For the number of inactive individuals during control periods, we found that compared to predeparture periods its value was significantly higher at the time of departure and significantly smaller 55-60 min before departure (MCP_{control-predep} at 0 min: Estimate = -0.57 ± 0.18 , z-value = -3.13, $p = 0.0017$; MCP_{control-predep} at: Estimate = 1.16 ± 0.29 , z-value = 4.01, $p = 0.0001$; Fig. 4).

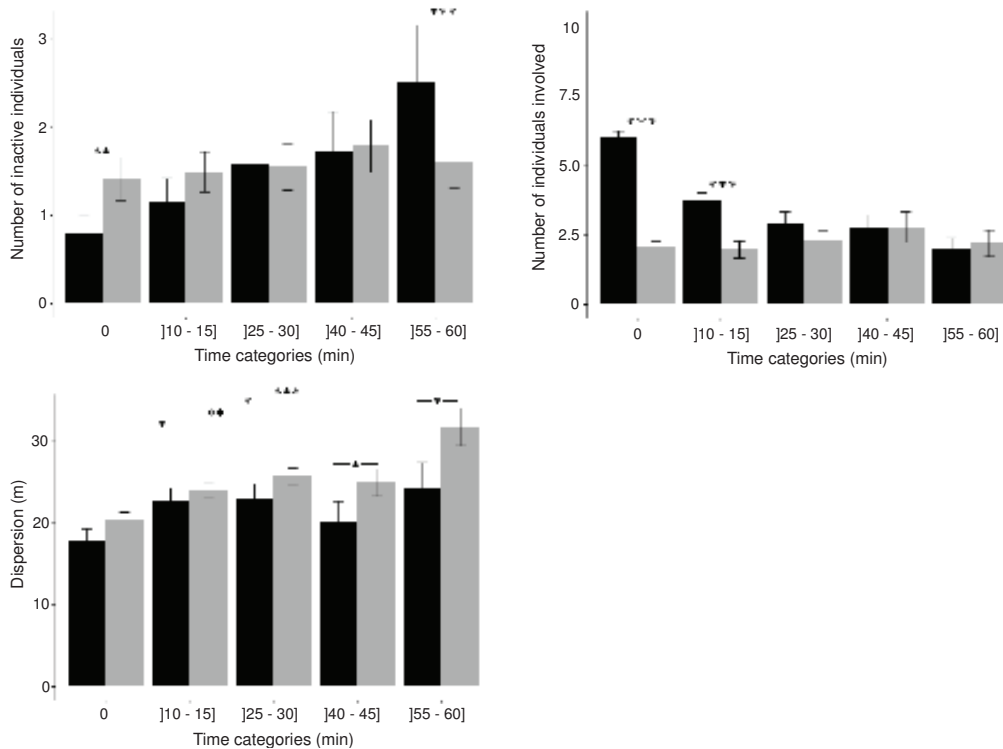


Figure 4 - Comparison of the evolution of group behaviour between predeparture periods (black) and control periods (grey).

Error bars represent the standard error and stars the significative difference within the control periods and between control and predeparture periods (* <0.05 , ** <0.01 , *** <0.001).

Finally we found an effect of time on group dispersion during control period (see table 3) with the dispersion decreasing progressively (see table 2). Multiple comparisons revealed that the group dispersion during control periods is solely significantly greater than the predeparture period at 40-45 min ($MCP_{\text{control-predep}}$: Estimate = -7.64 ± 2.81 , t-value = -2.721 , $p = 0.007$; Fig. 4). During the rest of the control period, the dispersion, while greater than the predeparture period, is not significantly different from it.

To conclude, predeparture periods are significantly different from control periods by exhibiting a progressive increase in orientation synchronisation and group activity and to a lesser degree a decreasing dispersion.

Table 3 - Influence of time on the evolution of group orientation, activity, and dispersion during control periods. Each time category was compared to the time category 0. Group and collective movement identity were included as random factors.

Model terms	Estimates	SE	z-value (t-value for dispersion)	P-value
Group orientation				
Intercept	0.762	0.163	4.67	<0.001
Time categories				
10-15 min	-0.038	0.187	-0.20	0.840
25-30 min	0.124	0.189	0.66	0.510
40-45 min	0.306	0.224	1.37	0.170
55-60 min	0.115	0.288	0.40	0.690
Group activity				
Intercept	-0.540	0.171	-3.16	0.002
Time categories				
10-15 min	-0.275	0.148	-1.85	0.064
25-30 min	0.153	0.132	1.16	0.247
40-45 min	0.240	0.136	1.76	0.079
55-60 min	-0.190	0.158	-1.21	0.228
Group dispersion				
Intercept	19.808	1.938	10.22	<0.001
Time categories				
10-15 min	3.932	1.787	2.200	0.0288
25-30 min	5.506	1.802	3.055	0.0025
40-45 min	4.752	1.868	2.544	0.0116
55-60 min	11.242	1.996	5.631	<0.001

Postdeparture period

Variables predicting the speed of joining processes

At initiation, multimodel inference showed that the best model to explain both the latency of the first and last follower included dispersion alone (LMM_{L1}: Estimate = 0.478, $p < 0.031$, RVI = 0.65; LMM_{L8}: Estimate = 0.830, $p < 0.001$, RVI = 1). The more dispersed the individuals were, the longer it took for individuals to follow (Figure 5a). Despite a high relative importance (RVI_{L2}=0.42, RVI_{L9}=0.31) and its presence in the first models, the degree of organisation (tau) had no significant effect on joining latencies. At 25-30 min, the best model for the latency of the last follower included the density at the front alone (Estimate = -1.103, $p < 0.0171$, RVI=0.78) meaning that the more individuals gathered at the front during the predeparture period, the faster the joining phase was (Figure 5b). At 55-60 min, the best model for the latency of the last follower included again the dispersion alone (Estimate = 1.161, $p < 0.0042$, RVI=0.88) meaning that the more gathered the individuals were during the predeparture period, the faster the joining phase was (Figure 5c). For the latency of the first follower, the null model was the best model both at 30 min and 60 min before departure.

Temporal Organisation during joining

Temporal organisation was analysed using Kendall's Coefficient of Concordance both observed and simulated departure. As shown by figure 6, observed Kendall's Coefficient of Concordance were significantly different from randomness (above 95% of simulated values). This means that individual departure ranks are consistent across collective movements.

Interindividual Relationships

We showed that the characteristics of the initiator did not influence its capacity to recruit individuals in a faster way. Kendall's concordance tests showed that spatial positions at departure and temporal order (i.e. succession) are not random. Models revealed a significant and positive effect of affinities on spatial positions at departure (lmmMCMC: Estimate = 13.114±1.52, z-value = 8.66, $p < 0.0001$) and succession during collective movements (lmmMCMC: Estimate = 10.64±1.92, z-value = 5.56, $p < 0.0001$). The more affiliated individuals were, the more often they were associated both temporally and spatially.

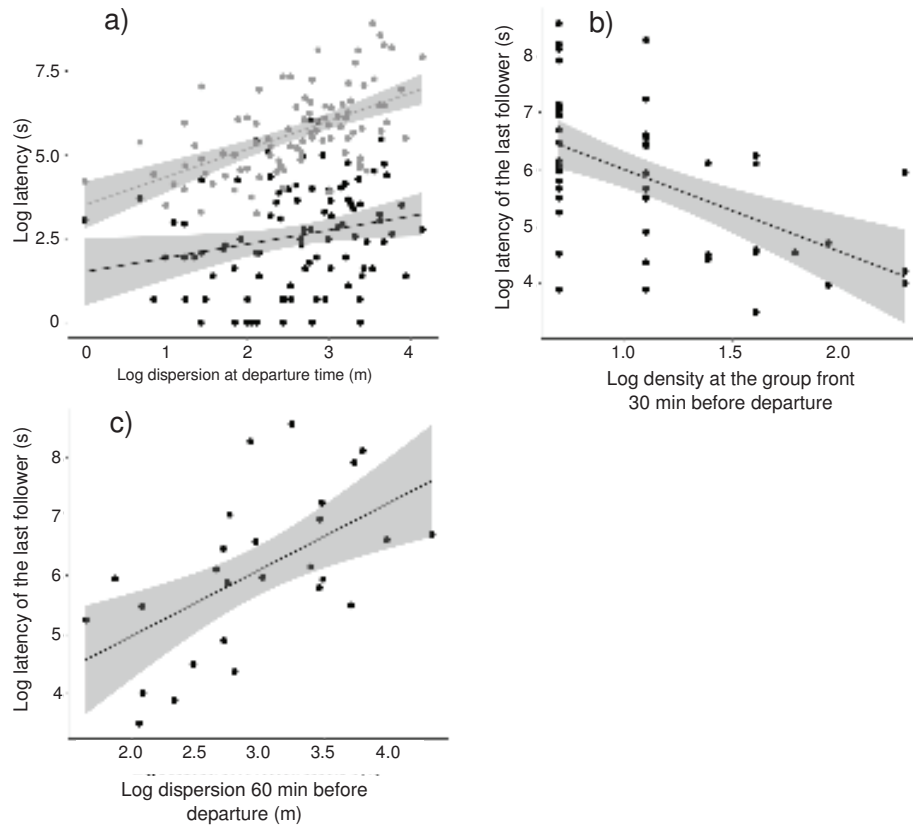


Figure 5 - Relationships between first and last followers joining latency and a) the dispersion at departure, b) the density at the group front, 30 minutes before departure, c) the dispersion 60 minutes before departure. In figure 7a, the latency of the first (black) and the last follower (grey) are represented. Solid lines of corresponding colours show the line of best fit in the linear mixed-effects model and shade areas standard errors.

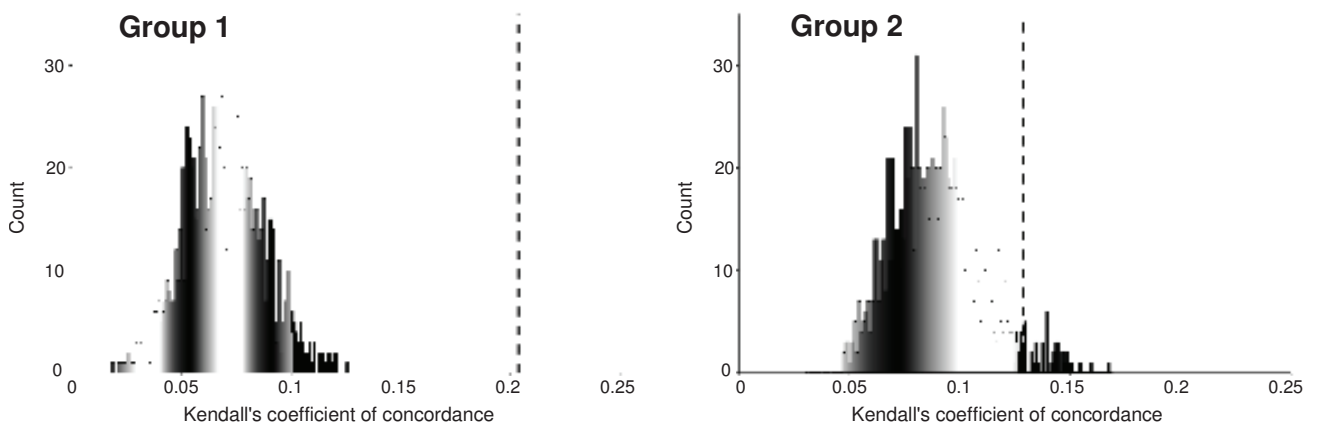


Figure 6 - Distribution of 1000 simulated Kendall's coefficient of concordance and the observed W-value based on 43 (group 1) or 50 (group 2) temporal order.

The dashed line represents the observed W-value. The colours of the bars represent the limitation between the 95 % of simulated values (white) and the remaining 5 % (black).

DISCUSSION

We found that while initiation propensity was explained by the characteristics of individuals, the success of collective movements was not. Instead, we found evidence that the dynamic of the joining phase in terms of speed and organisation was explained by the spatial state of the group and inter-individual affinities. Moreover, the timing and direction of collective movements could be predicted by the dynamic of group behaviours before departure, which significantly differ from the one during control stationary periods. Our findings support the idea that decision-making begins well before departure during a period that we can label preparatory phase and that the initiator is merely the catalyser of an already-begun collective phenomenon.

Initiation propensity and success

Initiation was not randomly distributed among group members as we observed an inter-individual variability in the propensity to initiate. This result is consistent with previous studies in horses (domestic horses: Briard et al. 2015; Krueger et al. 2014; Przewalski horses: Bourjade et al. 2009, 2015). Indeed, some individuals initiated more often than others and this initiation propensity may be due to the differences in personality. The more socially independent and less fearful the individuals were, the more initiations they performed. The reason maybe that socially independent and less fearful individuals, i.e. bold, are more at ease to move away from their conspecifics and to explore new patches making them more prone to instigate group movements. The effect of these personality traits on initiation propensity is consistent with many studies on leadership and personality and suggest a general pattern across social species (domestic horses: Briard et al. 2015, Berger 1977; barnacle geese: Kurvers et al. 2009; fish: Cote et al. 2010, Pike et al. 2008; sheep: Michelena et al. 2010; Sibbald et al. 2009; Dumont & Boissy 2000; Ramseyer et al. 2009b; cattle: Ramseyer et al. 2009)..

Interestingly, none of the individual characteristics taken into account (i.e. age, hierarchical rank and personality scores) appear to explain variations in collective movement, in contrast with their influence on propensity to initiate. Indeed, short or long joining phases were not specific to particular individuals, as all initiators were capable of triggering both types. This is consistent with Bourjade et al.'s (2015) results on joining duration in Przewalski horses and other studies that used the number of

participants as a measure of success (Brown Lemurs: Jacobs et al. 2008; Japanese Macaques: Jacobs et al. 2011a; Tonkean Macaques: Sueur & Petit 2008; domestic geese: Ramseyer et al. 2009). On the other hand, other studies on other species find an effect of initiator inherent attributes on the success of the collective movements (for a review see Petit & Bon 2010). However, methodological differences (time limit that might constrain the number of followers) make difficult the comparison between studies.

Behavioural variations before departure

We found that during the hour prior departure, group behaviours changed over time. The number of inactive individuals progressively decreased, traducing a progressive arousal of the group (see Ward and Zahavi, 1973 for a definition of the “mood of the roost”). Simultaneously to this increase in arousal state, the number of individuals gathered at the front and oriented towards the future collective movement increased over time. We also observed, to a lesser extent, a reduction of dispersion and distance to the future arrival area before departure. These latters exhibited a slightly wavy distribution that may reflect an oscillating system that expands and contracts over time. For instance, motivated individuals may move towards the destination, increasing the dispersion, therefore pulling the remaining individuals towards that goal. If the remaining individuals move sufficiently forwards, they increase the number of individuals at the front. As the individuals at the rear get closer, individuals at the front may be willing to move even more onward. This pattern may be repeated until one individual finally decided to start the collective movement. This kind of “wavy” patterns was notably being proposed by Gueron & Levin (1993) in an attempt to explain the shape of migration front in wildebeests. Such gathering at the group periphery before departure have been reported in birds. In many studies on predeparture behaviours, these modifications are viewed as a preparation to collective movements. However, to be valid, this assumption must be tested by at least verifying that these modifications are not found outside the context of collective movements. We found that contrary to the predeparture periods, the number of synchronised individuals in terms of activity and orientation is constant overtime in control periods. Therefore, we can undoubtedly conclude that the modification we observed during predeparture periods are linked to the impending departure. On the other hand, group dispersion during control periods

followed the same wavy patterns than during predeparture periods, suggesting that dispersion varies independently of departures. The only difference between the two types of periods is that the dispersion during predeparture varied less and was smaller than during control periods, suggesting maybe a slightly greater cohesion before departure than during stationary periods.

Predicting the imminence of a collective movement

By displaying these preliminary behaviours, individuals may indicate their motivation to move in a particular direction. We indeed showed that the closer to the front and therefore to the future destination, the earlier individuals joined. The spatial position of individuals may affect their capacity to initiate as demonstrated by Dyer et al. (2009) in groups of humans. They showed that peripheral individuals were more likely to move freely away from the group than central individuals. Here we found that individuals progressively moved towards the edge before initiating, a behaviour that may act both as a conspicuous cue of motivation and help recruiting group members. Similar results have been reported in Przewalski horses (Bourjade et al. 2009) and other animal societies (Kummer et al. 1968; Boinski & Garber 2000; Ramseyer et al. 2009b,c; Sueur et al. 2010; Strandburg-Peshkin et al. 2015). Since the initiator is among the closest to the front, it also means that individuals far from the arrival area are far from the initiator. Therefore, it is possible that, as in a flock of birds under attack by a peregrine falcon, the propagation of information (i.e. departure) and the reaction of individuals depended on distances (Ballerini et al. 2008). Another example of the effect of distances is illustrated by red deers that synchronised their activities with their closest neighbours (Rands et al. 2014). We additionally found that interindividual affinities played a role in the spatial organisation at departure and succession during joining. These results suggest that in addition to topological distances, social relationships also modulate the degree of interindividual attraction and synchronisation. This influence of social preferences has been identified in numerous species, suggesting again a universal pattern among animal societies (Ramseyer et al. 2009a,b,c; Sueur et al. 2009; King et al. 2011; Briard et al. 2015).

Predeparture behaviours and success

Interestingly, the behaviours that predicted the imminence of collective movements were not the one that predicted the outcome (slow or fast joining phase). Indeed, the dispersion at departure and the density at the front of the group at 30 minutes were the only factors that had a significant impact on the speed of the joining processes. Short individual distances between individuals and numerous individuals at the vanguard position promoted recruitment. Our results confirmed those of previous studies on dispersion and recruitment in primates (Leca et al. 2003; Sueur and Petit, 2008) and birds (Ramseyer et al. 2008) but partially matched those of Ramseyer et al. (2009b,c) on heifers and ewes. In their studies they found an effect of dispersion but also of orientation and activity at different time periods. The methodological differences make the comparison quite difficult, since they used the number of individuals as a measure of success and analysed only collective movements that occurred when the individuals were aggregated within a certain perimeter before departure. It is possible that given the absence of limits we applied to our data collection, we can investigate the effect of spatial distribution of individuals over orientation and activity. Additionally models based on topological distances (Ballerini et al. 2008) were applied on dense groups of birds with low interindividual distances. On the contrary in horses, interindividual distances can easily exceed hundreds of meters. So, it is very likely that an individual would perceive differently a conspecific movement whether this latter was at a distance of 1 or 100 meters. In our case, it seems that no matter how well synchronised they are in terms of activity or orientation; individuals may be less reactive to the departure of group members that are far from them. Finally, it is also possible that less motivated individuals express their low interest by staying behind and joining more slowly. While we cannot conclude on the exact rules that underpin interindividual interactions without further investigation, it is clear that both topological and metric distances are at stake in this system.

Conclusion

Our results suggest that in horses decision-making during collective movements is a continuous process that starts before departure and relies on simple rules modulated by interindividual differences. This supports the statement that self-

organised and individual mechanisms should not be considered exclusive (Couzin & Krause 2003; Petit & Bon 2010) and reinforces the various studies that have been published (Michelena et al. 2010; Sueur et al. 2010a; King et al. 2011; Selmann et al. 2013). Initiation depended on individual's personality, while the dynamic of the recruitment depended on predeparture behaviours based on spatial distribution and interindividual affinities. However, to generalise our findings, further studies are needed in larger groups as it has been assumed and shown that the strength of individuality decrease with group size (Petit & Bon 2010; Herbert-Read et al. 2012) and in groups living freely. However, our study clearly emphasises the necessity to look beyond the event of initiation to catch the whole decision-making processes during collective movement in group-living species.

ACKNOWLEDGEMENTS

We would like to thank Brigitte Laurent for giving us access to her horses. We are also grateful to our trainees Valentin Julien, Tristan Juette, Sarah Fernique and Amandine Ramos for their valuable help with data collection. This work was financially supported by the Foundation des Treilles, David et Alice van Buuren, de Meurs-François and Groupement de Recherche en Ethologie (2822).

SUPPLEMENTARY MATERIAL

Appendix A - Table reporting characteristics of each horse (group, breed, age, hierarchical rank, boldness scores).

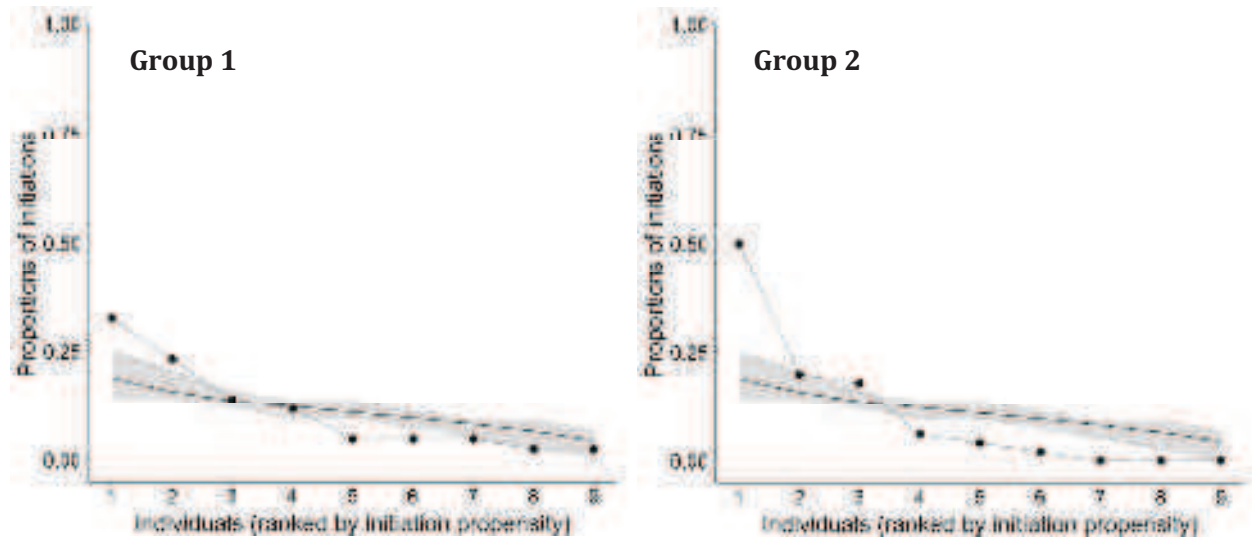
Group	Individual	Breed	Age (yr)	Hierarchical rank	Boldness scores
1	Gr	WP	18	6	0.67
	Ha	AB	17	7	0.36
	Is	WP	16	9	1.74
	Ju	WP	15	8	-0.27
	Li	AB	13	4	0.70
	Ma	PT	12	1	-1.07
	Pa	AB	9	3	-1.09
	Su	PT	28	2	0.29
	Ve	PT	27	5	0.50
2	Re	FB	7	7	-0.48
	Ti	PT	5	6	0.17
	Tq	FB	5	8	-0.04
	Tx	HT	22	9	2.11
	Uc	PT	4	1	0.26
	Ul	FB	4	2	-0.88
	Vk	FB	3	5	-1.59
	Vo	FB	3	3	-1.43
	Vt	HT	3	4	0.06

Breeds: NF=New Forest; WP=Welsh Pony; FB=French Breed; PT=Pony Type; HT=Horse Type; AB=Arabian Breed

Appendix B - Summary of principal components analysis results for the personality questionnaire and gregariousness index.

Question 4 to 6 correspond to the three indexes on social behaviour split into 5 categories to mimic the 5-point-scale. For each question the scale goes from 1 (very rarely) to 5 (repeatedly).

Questions	Factors loadings
1. How frequently does the individual shy, is startled, or take fright?	0.87
2. Does the individual become alarmed when distant from others and does it quickly seek to join them?	0.85
3. Is the individual agitated within the group?	0.82
4. Sociability	-0.43
5. Spatial independence	0.89
6. Asynchrony (orientation)	-0.88
Eigenvalue	3.91
% of variance	65



Appendix C – Distributions of observed proportions of initiations (dots and solid lines) and simulated proportions of initiations (solid lines) for group 1 and 2.

Proportions were calculated by dividing each frequency by the total number of collective movements (group 1: $N = 43$; group 2: $N = 52$). Each point in the simulated distribution corresponds to the mean of simulated proportions

Appendix D - Model selections with Akaike's information criterion corrected for small sample size (AICc) for the models used to examine the influence of individual characteristics on the latency of the first and last follower. The degree of freedom (df), the weights (wi) and the evidence ratio (E/R) for each model are also indicated. The full model comprised age, hierarchical rank and personality scores as independent variables. The identity of the group and the initiator were used as random factors. Models in bold represent the best-fit models for each dependent variable.

Model terms	df	AICc	Δ AICc	wi	E/R
<i>Latency of the first follower</i>					
Full model	7	313.7	14.78	0	0
Null model (intercept only)	4	354.0	0	0.419	1
Hierarchical rank	5	354.1	0.08	0.402	0.96
Personality scores	5	357.2	3.17	0.086	0.20
<i>Latency of the last follower</i>					
Full model	7	313.7	14.78	0	0
Null model (intercept only)	4	298.9	0	0.775	1
Personality scores	5	302.5	3.65	0.203	0.262

CONCLUSION CHAPITRE 4

Les résultats de ce chapitre montrent que les déplacements collectifs chez les chevaux domestiques reposent sur des processus qui vont au-delà du simple déplacement simultané de tous les individus du groupe. Ici, j'ai montré que la période qui précède l'initiation est marquée par l'augmentation de l'état d'éveil du groupe par le positionnement progressif des individus avant le départ à la fois en terme d'orientation mais aussi de positions spatiales. Ces variations, qui se produisent durant la période pré-départ ne sont pas observées dans des périodes déconnectées de tout déplacement collectif suggérant un processus préparatoire ou du moins favorable à l'émergence d'un déplacement collectif. Enfin ces résultats avec ceux du chapitre précédant corroborent les décisions collectives chez le cheval ne repose pas sur le suivi d'un individu « leader ». En effet, alors que dans la littérature sur les chevaux domestiques, les précédentes études se sont surtout concentrées sur l'individu à l'avant, ici j'ai montré qu'il jouait un rôle mineur dans la dynamique d'adhésion. En effet, le suivi repose essentiellement sur le positionnement spatial des individus qui module leur rapidité de réponse à l'initiation. Enfin, comme pour le chapitre précédant et comme l'ont montré de nombreuses études précédentes, le suivi et le positionnement spatial avant départ reposent sur les affinités entre les individus. Ainsi, au regard de ces résultats, la prise de décision sous-jacente aux déplacements collectifs chez le cheval semble être un processus continu qui commence bien avant le départ de l'initiateur et repose sur les distances et les différences interindividuelles. Afin de confirmer ces résultats, le chapitre suivant (Chapitre 5 – Article 3) s'attache à reproduire la dynamique des déplacements observés de ces deux mêmes groupes en utilisant des modèles multi-agents dont les règles se basent sur le positionnement spatiale des individus.

CHAPITRE 5

Dynamique de l'adhésion

« Pluritas non est ponenda sine necessitate »

William of Occam, 1319

« All models are wrong but some are useful [...]

Following William of Occam [the scientist] should seek an economical description of natural phenomena. Just as the ability to devise simple but evocative model is the signature of the great scientist so overelaboration and overparameterization is often the mark of mediocrity. »

Sir George Box, 1976

SYNTHESE DE L'ARTICLE 3

QUESTIONS

Comment expliquer la dynamique temporelle de l'adhésion ? Si l'identité de l'initiateur de joue pas de rôle, quels sont les facteurs impliqués ? Peut-on reproduire cette dynamique avec des règles simple d'imitation en fonction du nombre d'individus partis et sur la base de la disposition spatiale.

METHODES

Les déplacements collectifs des deux groupes de 9 juments (groupe B et C) ont été utilisés. Un modèle mathématique anonyme a été développé avec les règles suivantes :

- Avant le départ, les individus sont distribués aléatoirement dans un cercle de rayon variable
- La probabilité intrinsèque de mise en mouvement est modulée par la distance à l'objectif
- La probabilité d'imitation dépend du nombre d'individus en mouvement et de la distance à ces individus

RESULTATS

Les résultats préliminaires, nécessaires à l'élaboration du modèle, ont permis de mettre en évidence un processus mimétique (i.e. allélomimétisme). La probabilité de départ augmente avec le nombre d'individus en mouvement. Ces résultats préliminaires ont aussi permis de mettre en évidence des différences entre les deux groupes en terme de cohésion spatiale et de rapidité d'adhésion. Un groupe est plus dispersé et plus lent, l'autre est plus compact et plus rapide. Malgré ces différences, le modèle mathématique développé ici a permis de reproduire une grande partie des observations en terme d'ordre spatial et temporelle. Seule la dynamique temporelle d'adhésion du groupe dispersé n'a pu être reproduite. Ce group se caractérise par des ralentissements dans l'adhésion qui pourrait être dû à une disposition spatiale en sous-groupes, ce que les conditions initiales ne prévoyaient pas.

CONCLUSIONS.

Nos résultats bien que ne nous permettant pas de conclure sur l'influence des distances interindividuelles sur la dynamique d'adhésion durant les déplacements collectifs, nous permettent de mettre en lumière des résultats intéressants nous incitant à continuer dans cette direction.

ARTICLE 3

Global communication and local interactions: a study on collective movements in domestic horses

Léa BRIARD^{1,2,3}, Odile PETIT^{1,2,3} & Jean-Louis DENEUBOURG³

1 - Centre National de la Recherche Scientifique, Institut Pluridisciplinaire Hubert Curien, Strasbourg, France.

2 - Université de Strasbourg, Strasbourg, France

3 - Service d'Écologie Sociale, Université Libre de Bruxelles, Bruxelles, Belgique

En préparation

INTRODUCTION

Local interactions rely on interindividual distances. Theoretical models as well as empirical studies have shown that individuals' alignment, attraction and synchronisation decays with increasing interindividual distances, either topological or metric (Inada 2000; Ballerini et al. 2008; Rands et al. 2014). In numerous species, spatial dispersion was shown to influence the efficiency of recruitment during collective movements (white-faced capuchins, *Cebus capucinus*: Leca et al. 2003; cattle, *Bos Taurus*: Ramseyer et al. 2009c; sheep, *Ovis aries*: Ramseyer et al. 2009a; domestic geese, *Anser domesticus*: Ramseyer et al. 2008; Rhesus macaques, *Macaca mulatta*, Sueur & Petit 2008; black-headed gull, *Larus ridibundus*: de Schutter 1997). Spatial disposition can be based on environmental and/or interindividual differences. For instance, in army ants, swarming patterns can be explained by the prey dispersion (Deneubourg et al. 1989; Franks et al. 1991). In species that live in small stable groups and that are capable of interindividual recognition, individuals can develop a hierarchy of dominance or affiliative relationships that may shape the spatial structure of the group. Indeed individuals are known to maintain proximities with their preferred partners and/or those with similar hierarchical rank in numerous species (sheep: Boissy & Dumont 2002; domestic horse, *Equus ferus caballus*: Kimura 1998, van Dierendonck et al. 2004; capuchins, *Cebus apella*: Janson 1990; African elephant, *Loxodonta africana*: Wittemyer & Getz 2007). However, for the species for which self-organised rules were identified, none of them investigated the influence of interindividual distances on the mimetic process during collective movements. The effect of interindividual distances were investigated in species that live in large groups where the animals themselves constitute a physical barrier that impedes or hampers distant group members from interacting at least visually (Inada 2000; Ballerini et al. 2008; Couzin 2009). In this case interactions are obviously restricted to only the nearest neighbours. In small groups, individuals may have the opportunity to monitor all the activities of their neighbours. However, do individuals really collect information about all the group members in small groups, or do they only consider a few neighbours, as seen in large groups (Petit & Bon 2010)? Finally, contrary to the model of Inada (2000) on fish or Ballerini et al. (2008) on birds, during collective movements between foraging and resting sites there is a notion of objective. Like in herbivore migration (Prins 1996) or nest relocation in bees

(Rittschoff & Seeley, 2008), the notion of destination may shape the dynamic of collective movements.

In this study, we assessed how individuals join a collective movement in two groups of nine domestic horses (*Equus ferus caballus*). Horses are known to use preliminary behaviours to coordinate their movements (Bourjade et al. 2009, 2015). Their joining organisation seems to be relatively stable and specific, and social relationships seem to influence this pattern (Krueger et al. 2014; Briard et al. 2015). However, these previous quantitative analyses, although allowed highlighting some links between variables, did not investigate other mechanisms that could underlie the dynamic of collective movements such as self-organised mechanisms. Therefore, the rules that underlie an individual's decision to join remain partially unknown. Modelling is a powerful tool that allows such an assessment.

By using an agent-based model, we can recapture all variables of observed collective movements and then compare them to the simulated ones. We aimed to assess whether the decision to move responded to simple rules based on the number of moving individuals, the spatial distribution at departure and interindividual relationships. Comparing the experimental data on collective group movements to the agent-based model, we tested three hypothesis: (1) Individuals join a movement according to the number of individuals having already joined whatever their identity and their distances to these moving individuals (anonymous mimetism). (2) Individuals join a movement if their preferred partners have already moved (mimetism according to affiliation). (3) Individuals join a movement according to their affinities and distances to the already moving individuals. (mimetism according to affiliation and distances).

Ce travail présente de nombreuses difficultés qui en font sa force et son intérêt. Il nécessite un temps important d'exploration des données et d'ajustement du modèle, ce qui fait que je ne suis en mesure que de présenter les résultats. Les résultats présentés ci-après du première modèle (modèle anonyme).

MATERIAL AND METHODS

Subjects and Environment

The groups of domestic horses under investigation were bred at la Ferme de Bonjacques, a horse husbandry located in eastern France (48°06'00.0"N, 6°06'01.0"E, 305m). Both groups were composed of 9 mares of various breeds aged from 9 to 28 years old for group 1 and 3 to 22 years old for group 2 (see SI Appendix A for individuals details). Individuals had no family ties except one mother-daughter dyad in group 2 (Tx-Vo). However, they have been separated for 2 years and a half before they were reunited the year of study and did not exhibit any specific relationship. All horses were individually recognisable by their morphology, coat colours and white markings. Both groups were kept on hilly pastures (group 1: 8 ha, group 2: 11 ha) composed of large grassland areas with vegetation forming natural, shaded shelters. Due to the relief and the vegetation, individuals were never able to see the entire pasture from any given point. A river, allowing individuals to have a free access to water, crossed both pastures increasing the number of distinct zones. Both groups had access to a salt lick stone and group 1 had access to a hayrack (2x2m) but spent less than 10% of the total observation period eating from it. Both groups had been accustomed to human presence during a preliminary observation month.

Observation Procedure

Groups were observed and filmed for about two months (group 1: March – April 2012; group 2: September – October 2012) for a total of 184 hrs for group 1 and 112 hrs for group 2. Hours of observations were chosen to maximize the probability of recording collective movements. During March – April no specific routine could be identified therefore observations took place from 8 am to 7 pm. During September – October, temperatures were relatively high and horses routinely rest during the warmest hours of the day (11 am – 4 pm). Two observers approached horses on foot up to a maximal distance of about 20m and used handheld two-way radios to communicate when separated. Each of them had a camera to ensure that the entire group was continuously filmed. Over the observation period, the first observer recorded every 5 min by instantaneous scan sampling (Altmann 1974) the position of every individual using a pair of telemetric binoculars (precision: 1m) and a compass (precision: 1°). The

observer stayed still throughout the duration of the scan and attributed for each horse a distance in meter (horse-observer distance) and an angle in degree by pointing the compass towards each horse and placing the orienting arrow on the magnetic needle to read the value. During those scans, the observer also recorded the activity (inactive: at rest, standing with a flexed foot or recumbent or active: all other activities) and the orientation of each individual according to four noticeable and fixed points in the environment at 90° or 180° of one another. The second observer recorded on a handheld voice recorder agonistic and affiliative interactions by all-occurrences sampling (Altmann 1974).

Data scoring

Any horse taking more than 20 steps away from the group without pausing, with its neck kept above the horizontal position, was deemed to be making an initiation and was subsequently called an *initiator* (Bourjade et al. 2009; Briard et al. 2015). A *joiner* was defined as any horse moving away from the group in the same direction as the initiator. Participants (initiators and joiners) were observed one by one using video scoring and all-occurrence sampling method (Altmann 1974). Only movements not associated with conflict, and for which all individuals were present in the departure area, were considered. We recorded for group 1 and 2, 56 and 73 initiations respectively, but only 43 and 50 of them involving the entire group and fitting our criteria (see below). So the analysis focused on these 43 and 50 events.

Calculations

Conditions at departure

Since initiation occurred randomly, we never had a scan perfectly performed at the exact moment the initiator started to move. Therefore the scans at departure (i.e. first step of the initiator) were completed using video recordings. Similarly, since the arrival area could not be anticipated, we defined its angle and distance every 5 minutes based on the video recordings, the individual angle and distance of the focal scan and a cadastral plan. From angle and distances values, we were able to calculate individual xy-coordinates: $X_i = \cos(\alpha_i) \times d_i$ and $Y_i = \sin(\alpha_i) \times d_i$ with α_i the angle in radians and d_i the distance in meters. The xy-coordinates of the group barycentre were equal to the mean

of individual xy-coordinates, $X_{bc} = \sum x_i / N$, and $Y_{bc} = \sum y_i / N$, with $N = 9$. We calculated an index of group dispersion which was equal to the squared deviations from the barycentre divided by N , $D = \sum \sqrt{[(X_i - X_{bc})^2 + (Y_i - Y_{bc})^2]} / N$. Finally, with a similar formula $d_{i-a} = \sqrt{[(X_i - X_a)^2 + (Y_i - Y_a)^2]}$ with X_a and Y_a the xy-coordinates of the arrival area, we calculated individual distances to the arrival area and attributed a rank based on topological distances. The rank of the closest individual was rank 1 and the rank of the furthest individual rank 9.

Dynamic of the collective movements

For each collective movement, we scored the identity and the departure latency of the initiator (ΔT_{01}) and of every joiner (ΔT_{j-1j}). We calculated the rank of each individual, regardless of its identity, during the joining process. The rank of the initiator was rank 1, the rank of the first joiner was rank 2, and the rank of the j^{th} joiner was rank $j + 1$. We calculated the departure latency of the initiator ΔT_{01} by scoring the time elapsed between the end of the previous collective movement and the departure of this individual. This latency corresponded to the duration for which this individual was stationary, that is, carrying out an activity other than moving. We then scored the departure latency of each joiner, that is, the departure latency of the joiner j , ΔT_{j-1j} corresponding to the time elapsed between the departure of the joiner $j - 1$ (i.e. the previous departing individual, initiator included) and the departure of the joiner j . Since we never observed an individual joining the movement at the same time as another, two individuals never had the same rank.

The Model

Spatial distribution at departure

We defined the initial spatial distribution of the group before departure by randomly distributing the individuals in a circle of a given radius. Therefore the average distance between two individuals is given by:

$$d = \frac{128r}{45\pi}$$

with r the radius of the circle.

According to the preliminary analyses (see the Results section) the mean radius in group 1 is $r = 44$ meters and $r = 25$ meters in group 2

Parameters

As the distribution of the first departure latencies corresponded to an exponential distribution (see preliminary analyses in the Results), the departure probability of the first individual ψ_{01} , no matter its identity and topological rank, was the log gradient of this exponential distribution, that is, the inverse of the mean departure latency of the first departing individual (Amé et al. 2006; Meunier et al. 2006; Gautrais et al. 2007; Sueur et al. 2009; Jacobs et al. 2011):

$$\psi_{01} = \sum_{i=1}^n a_i \quad (1a)$$

Given that $\psi_{01} = 0.0002$ per sec. in group 1 and $\psi_{01} = 0.0004$ per sec. in group 2 and $n = N = 9$, the probability per individual of departing first is 0.000022 per sec. for group 1 and 0.000044 per sec. for group 2.

The fraction of initiations of individual i is:

$$F_i = \frac{a_i}{\sum_{j=1}^N a_j} = \frac{a_i}{\Psi_{01}}$$

As there was a link between the spatial position at departure and the joining order (see preliminary analyses in the Results section), the departing probability of individual i (a_i) was modulated by its topological rank as follow:

$$a_i = \frac{T\psi_{01}}{rank^m} \quad (1b)$$

with :

$$T = \left(\sum_{j=1}^N \frac{1}{rank^m} \right)^{-1} \quad (1c)$$

The curve fitting gives $m = 1.3$ for group 1 and $m = 2.5$ for group 2 (see preliminary analyses in Results).

Anonymous mimetic hypothesis

$$F(d_{ki}) = \frac{\beta}{\mu + d_{ki}^l} \quad (2a)$$

$$P_i = a_i + \sum_{k=1, k \neq i}^N F(d_{ki}) M_k; M_k = 0, 1 \quad (2b)$$

with $M_k = 1$, if k : moving and $M_k = 0$, if, k : non-moving.

This probability of moving of i (P_i) is the sum of the spontaneous departure (i.e. departing first, α) and the influence of the mimetism. We assume that only moving individuals influence their conspecifics. The power l corresponds to the influence of the distance d_{ki} between the individual i and k . If $l=0$, the mimetism does not depend on the distance and greater is l , greater is the influence of the distance. The parameter $\mu^{1/l}$ corresponds to the threshold when $d_{ik} = \mu^{1/k}$, the mimetism is at 50% of its maximal value.

Statistical analysis

Five indexes were used to compare the observed and simulated data, two were based on topological rank and three on joining rank.

For each topological rank

- Mean joining rank:

For each group, we calculated the mean joining rank over all the observed collective movements and whatever the identity of the individuals.

- Proportions of initiation:

Similarly to the mean joining rank, for each group we calculated, the frequency of initiations per topological rank.

For each joining rank

- Mean joining latency and interranks latency:

For each group, we calculated the mean joining latency (i.e. the time elapsed between the departure of the joiner j and the initiator) and the mean interranks latency (i.e. the time elapsed between the departure of the joiner $j - 1$, initiator included) and the departure of the joiner j .

- Proportions of movements where the nearest neighbour departed before:

Using the xy-coordinates, we identified for each joiner j , the nearest neighbour (i.e. the individual with the smallest interindividual distances with joiner j before departure). We then counted the proportion of collective movements when the nearest neighbour departed before joiner j , no matter its rank (i.e. rank 1 to rank $j - 1$). For the initiator and the last joiner, this proportion respectively equals 0 and 1.

- Proportions of movements where the nearest neighbour was the previously departed joiner:

We calculated the proportion of collective movements where the joiner $j - 1$ was the nearest neighbour of joiner j (i.e. rank $j - 1$).

The stochastic simulations were written in FORTRAN. The observed and simulated distributions were compared using Mann-Whitney tests. The significance level was set at 0.05. All tests were two-tailed. We carried out tests using R version 3.2.0 (R Core Team 2015).

RESULTS

Preliminary Analyses

Analysis of the observed spatial distribution

We compared the dispersion of each group using a Mann-Whitney U test and found that group 1 was more dispersed than group 2 ($W = 1745$, $p < 0.0001$; Fig. 1a). The mean dispersion $\pm$ SE was 24.9 ± 0.62 m for group 1 and 11.9 ± 0.40 m for group 2. The mean radius, which is equal to the mean distance between the individual the furthest away from the barycentre and the barycentre, was equal $r = 44.43$ meters for group 1 and $r = 25.1$ meters for group 2. The mean interindividual distance $\pm$ SEM was equal to 34.9 ± 0.54 meters for group 1 and 16.9 ± 0.32 meters for group 2. Figure 2 shows the link between the radius and the interindividual distances for both groups. A linear regression revealed a linear relationship between the radius and the mean interindividual distances, but the adjusted R-squared is lower than 0.9 (*adjusted R*² = 0.72 for group 1; $R^2 = 0.75$ for group 2). This indicates that individuals are not homogeneously distributed around the barycentre as in that case the linear relationship would have been stronger.

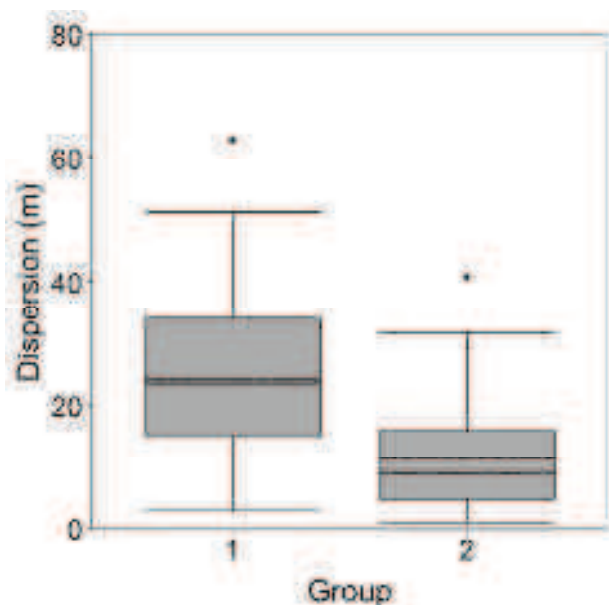


Figure 1 – Distribution of dispersion for each group

Solid lines represent the median (middle line) and percentiles (25-75% for lower and upper lines, respectively: 5 – 95) for error bars. The dashed lines represent the mean values. The black points represent the extreme values

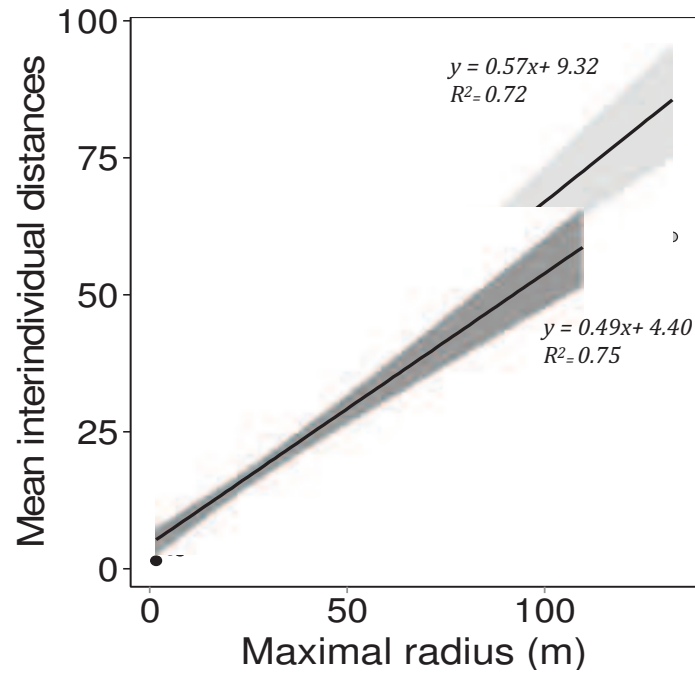


Figure 2 – The relationship between the mean interindividual distances and maximal radius for group 1 (grey) and group 2 (black)

The maximal radius corresponds to the maximal individual distances to the barycentre. The black lines show the lines of best fit in the linear model. The shaded area represents the standard errors (grey: group 1; black: group 2). R-squared correspond to the adjusted R-squared given by the linear model.

We also compared the topological positions of each joining rank in relation to the arrival area. Linear regressions revealed a significant effect of topological ranks on joining ranks (group 1: Coefficient = 0.48 ± 0.045 , t-value = 10.8, $p < 0.0001$; group 2: Coefficient = 0.53 ± 0.04 , t-value = 13.08 $p < 0.0001$; Fig. 3). The closer to the arrival area, the earlier the individual joined the movement. As shown by the figure 4, the proposition of initiation in relation to the topological rank was best fitted best fitted by a theoretical power distribution. In group 2, for instance, individuals at rank 2 and 3 are respectively about five times and a hundred times less likely to initiate that individuals at rank 1. In group 1, the distribution of initiation is less skewed towards the first topological rank. Therefore the probability of departing first was modulated by the joining rank (see equation 1c). The beta parameter of the equation $y = ax^{-b}$ was used as the m parameter in equation 1b and 1c.

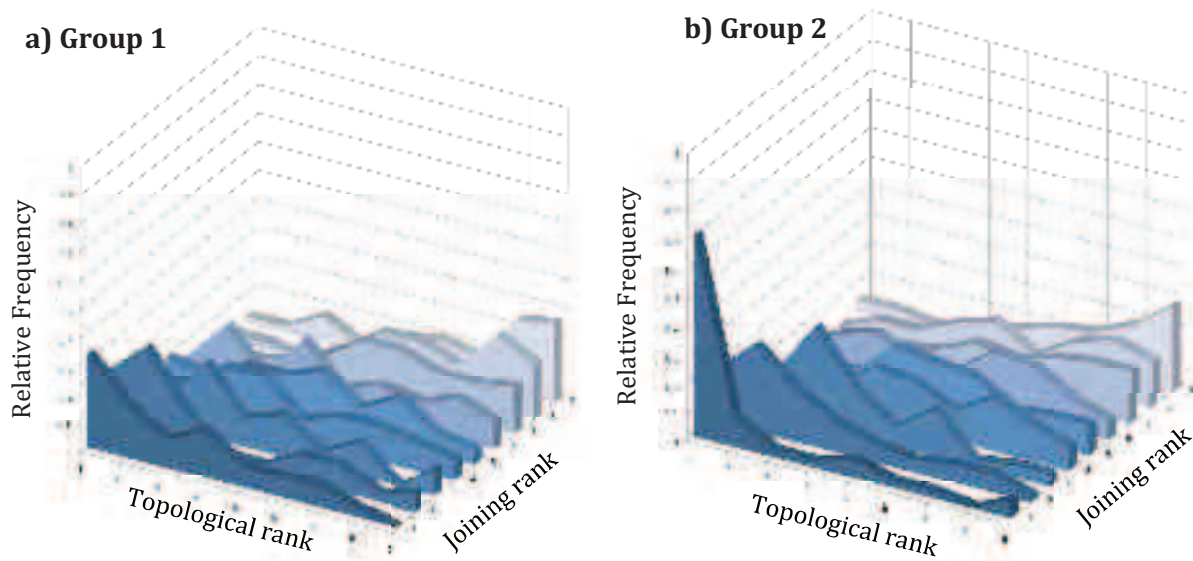


Figure 3 – Relationship between topological ranks at departure and joining ranks for a) group 1 and b) group 2.

Topological ranks are based on individual distances to the arrival area with the rank of the closest individual equal to 1.

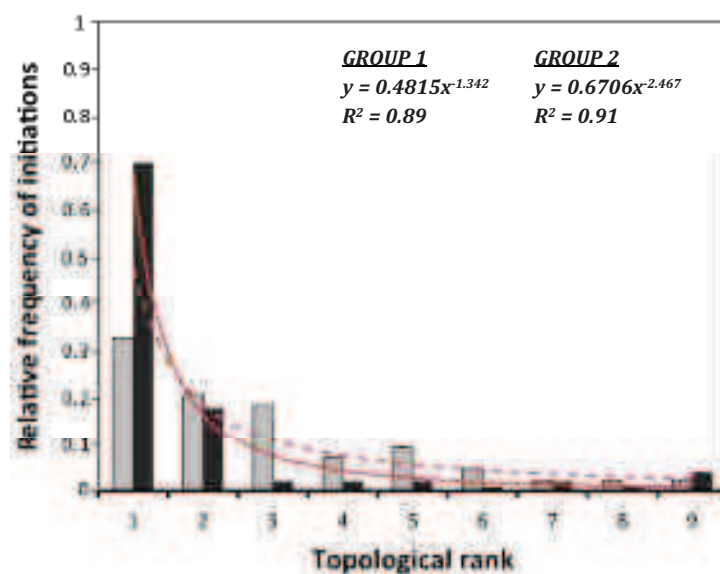


Figure 4 – Relationship between the propensity of initiation according to the topological rank at departure in group 1 (grey bars) and group 2 (black bars)

The red lines show the line of best fit, which follow a power distribution (dashed line: group 1; solid line: group 2) and for which the equation $y = ax^{-b}$ and R-squared is given. The b parameter is used in the equation (1b) and (1c) for parameter m .

Analysis of the observed departure latencies

We compared the different observed departure latencies for each rank. A Kruskal-Wallis test showed that the distribution of the interranks departure latencies was not consistent (group 1: $H_8 = 62.41$, $p < 0.001$; group 2: $H_8 = 92.61$, $p < 0.001$; Fig. 5). A Dunn's multiple comparisons test revealed that the departure latencies of the initiator were at least 30-fold higher than the departure latencies of all other (eight) joiners in both groups ($p < 0.001$) suggesting a mimetic process. The linear regression revealed a strong relationship between departure rank and mean departure latencies for both groups (group 1: $y = -160.56x + 166.7$, $R^2 = 0.99$; group 2: $y = 7.8x + 30$, $R^2 = 0.99$; Fig. 6), suggesting an amplification phenomenon (i.e. not only based on the initiator). However we can notice that the first group was slower than the second group, as the slope of the regression is stronger.

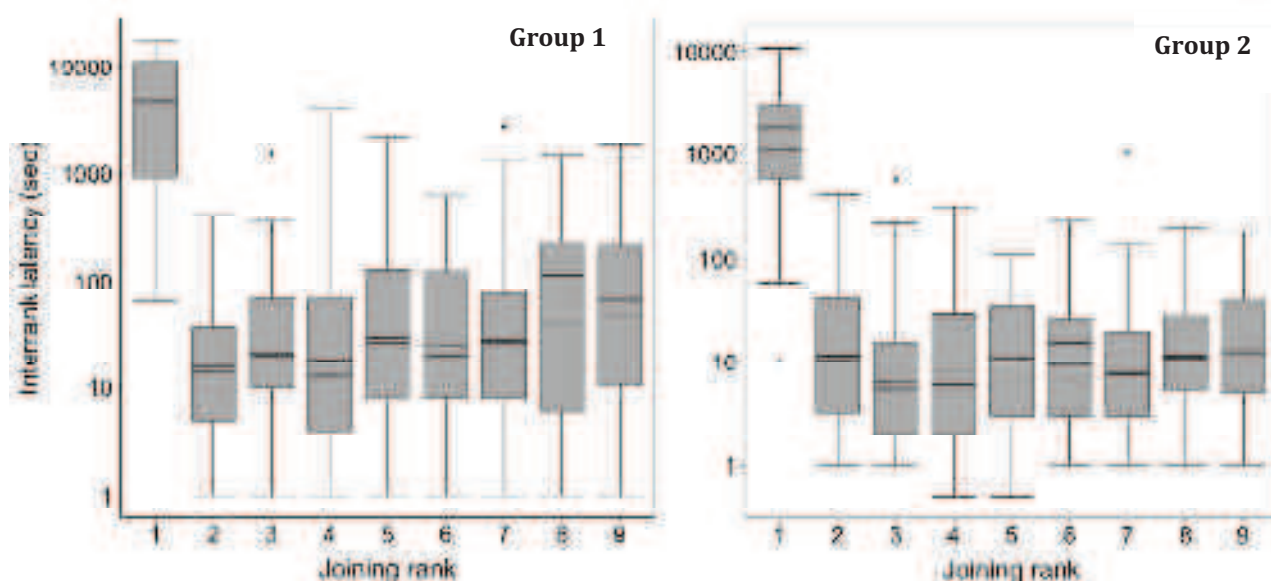


Figure 5– Distribution of the interrank latency per rank (logarithmic scale).

Rank 1 corresponds to the initiator; rank 2 to the first joiner, etc... Solid lines represent the median (middle line) and percentiles (25-75% for lower and upper lines, respectively: 5 - 95) for error bars. The dashed lines represent the mean values. The black points represent the extreme values.

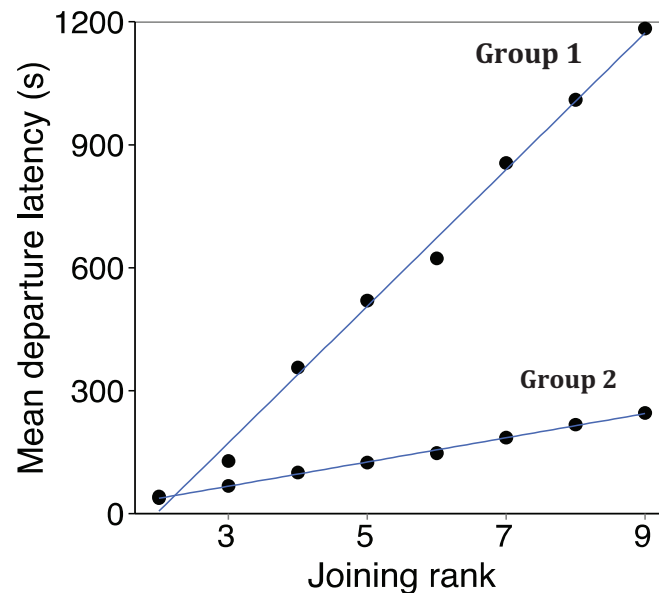


Figure 6– Distribution of the mean departure latency per joining rank.

Rank 2 corresponds to the first joiner, etc... Each black points correspond to the mean departure latency (time elapsed between the departure of the j joiner and the initiator). The blue lines represent the line of best fit for the linear regression.

Departure of the first departing individual

There was no difference in the observed departure latencies between the different initiators (group 1: $H_8 = 7$, $p = 0.42$; group 2: $H_8 = 2.4$, $p = 0.8$). The distribution of the departure latencies of the initiator, whatever its identity, fitted with a theoretical exponential distribution (Fig 7). The log gradient of this exponential distribution was the inverse of the mean departure latency of the initiator and corresponded to the departure probability of the first individual ψ_{01} (equation 1a: Amé et al. 2006; Meunier et al. 2006; Gautrais et al. 2007; Sueur et al. 2009).

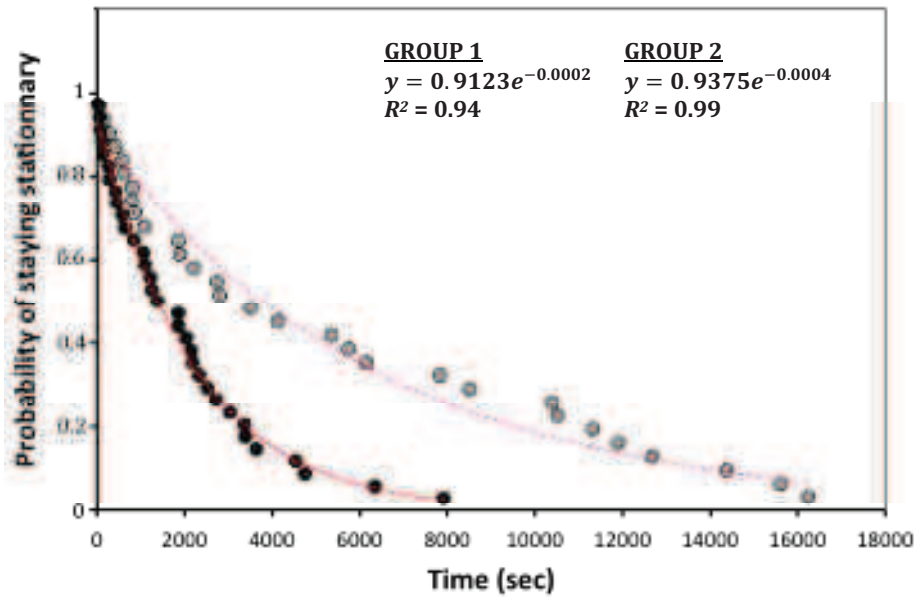


Figure 7 – Probability of staying stationary in relation with time for group 1 (grey) and group 2 (black).

The probability of initiation corresponds to the inverse of the probability of staying stationary, the latter being the log gradient of the exponential distribution. The dots correspond to the observed values and the red lines to the theoretical exponential distribution (dashed: group 1; solid: group 2).

Comparisons between observed and simulated indexes

For each group and indexes, we compared two simulated distributions based on different initial conditions: individuals were randomly distributed within a circle with a radius of either 20 meters (i.e. closer to the mean radius of group 2) or 50 meters (i.e. closer to the mean radius of group 1). The parameter α_i (i.e. the probability of departing spontaneously) was set to 0.0002 for group 1 and 0.0004 for group 2. The parameter m (i.e. the “power” of topological ranks on the probability of initiation) was set to 1.5 for group 1 and 2.5 for group 2.

Mean joining rank per topological rank

When compared to the observed distributions of group 1 and group 2, both simulated distributions (for 20-meters or 50-meters radius) were found to be significantly similar, (Mann-Whitney tests: $W_8 > 38$, $p > 0.5961$ for both groups; Fig. 8a).

Proportions of initiation per topological rank

Similarly, all simulated distributions (for 20 and 50-meters radius) were found to be significantly similar with the observed distribution in both groups (Mann-Whitney tests: $W_8 > 37.5$, $p > 0.3301$ for both groups; Fig. 8b). Although, not revealed by the Mann-Whitney tests, it is easy to notice that the match between the simulated and observed distributions in group 1 is less satisfactory than in group 2.

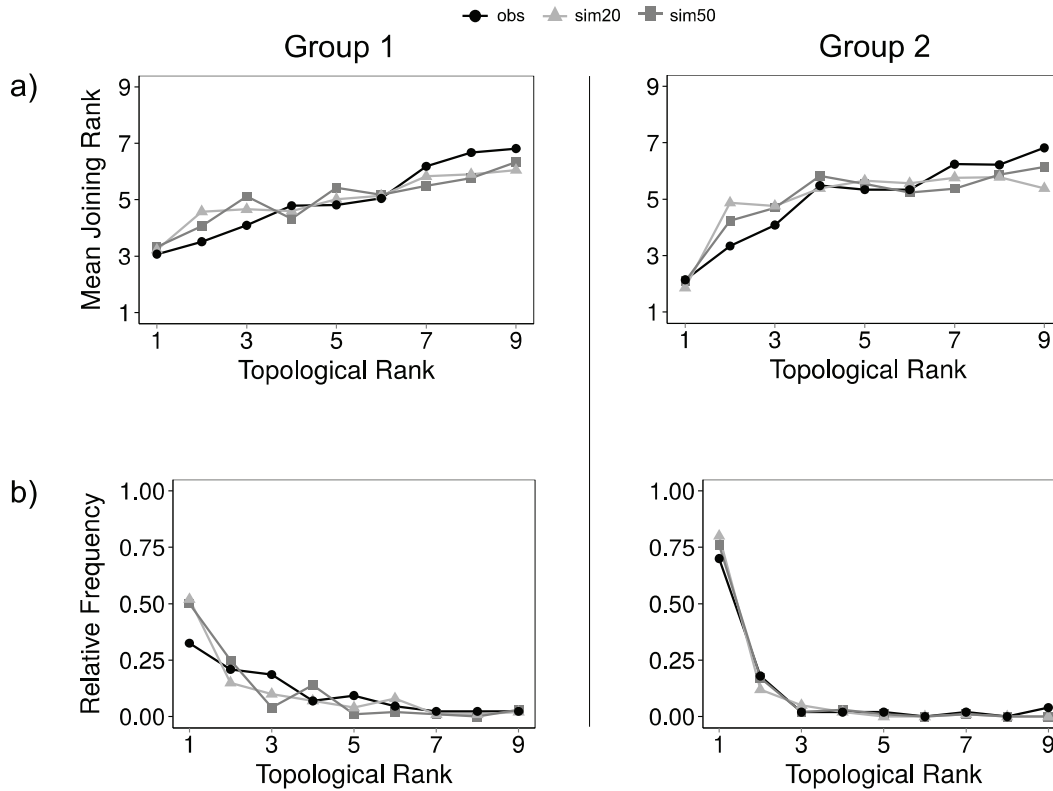


Figure 8 – Observed (black dots) and simulated (grey squares and triangles) distribution of a) mean joining rank and b) proportions of initiations per topological rank.

The simulated distributions for 20-meters (sim20) and 50-meters radius (sim50) are represented by the grey triangles and squares, respectively.

Joining and interrank latencies

For group 1, none of the simulated distributions was found to be significantly different from the observed one (Mann-Whitney, 20-meters radius: $W_7 = 31$, $p = 0.96$; 50-meters radius: $W_7 = 47$, $p = 0.13$; Fig9a). For group 2, we found that the simulated distribution for a 50-meters radius was significantly different (Mann-Whitney test, 50-

meters radius: $W_7 = 2$, $p < 0.001$; Fig9a) while for a 20-meters radius no significant difference was found (Mann-Whitney test, 20-meters radius: $W_7 = 23$, $p = 0.38$; Fig9a). As for the proportions of initiation, although the Mann-Whitney tests did not reveal any significant differences, the match between simulated and observed distributions is less satisfactory for group 1 than for group 2.

Concerning mean interranks latencies, the simulated distribution for a 20-meters radius was significantly different in group 1 (Mann-Whitney tests, 20-meters radius: $W_7 = 55$, $p = 0.02$) while for a 50-meters radius no significant difference was found ($W_7 = 37$, $p = 0.64$; Fig9b). For group 2 the opposite was true, as the simulated distribution for a 50-meters radius was significantly different (Mann-Whitney tests, 50-meters radius: $W_7 = 0$, $p < 0.0001$; Fig9b) while for a 20-meters radius no significant difference was found (Mann-Whitney tests, 20-meters radius: $W_7 = 30$, $p = 0.879$; Fig. 9b). However, and as previously, the match between the non-statistically different simulated distribution and the observed distribution in group 1 is not satisfactory.

Nearest neighbours

We first compared the observed and simulated proportions of collective movements where the nearest neighbour of joiner j , departed before (i.e. rank 1 to rank $j - 1$). We found no significant differences between the distribution, for both groups and conditions (Mann-Whitney tests, 20 and 50-meters radius, group 1 and 2: $W_8 > 37$, $p > 0.79$; Fig.9c).

Then we compared the observed and simulated proportions of collective movements where the nearest neighbour of joiner j was the previously departed joiner $j - 1$. Similarly as before, we found no significant differences between the observed and simulated distributions, for both groups and conditions (Mann-Whitney tests, 20 and 50-meters radius, group 1 and 2: $W_8 > 37.5$, $p > 0.145$; Fig.9c).

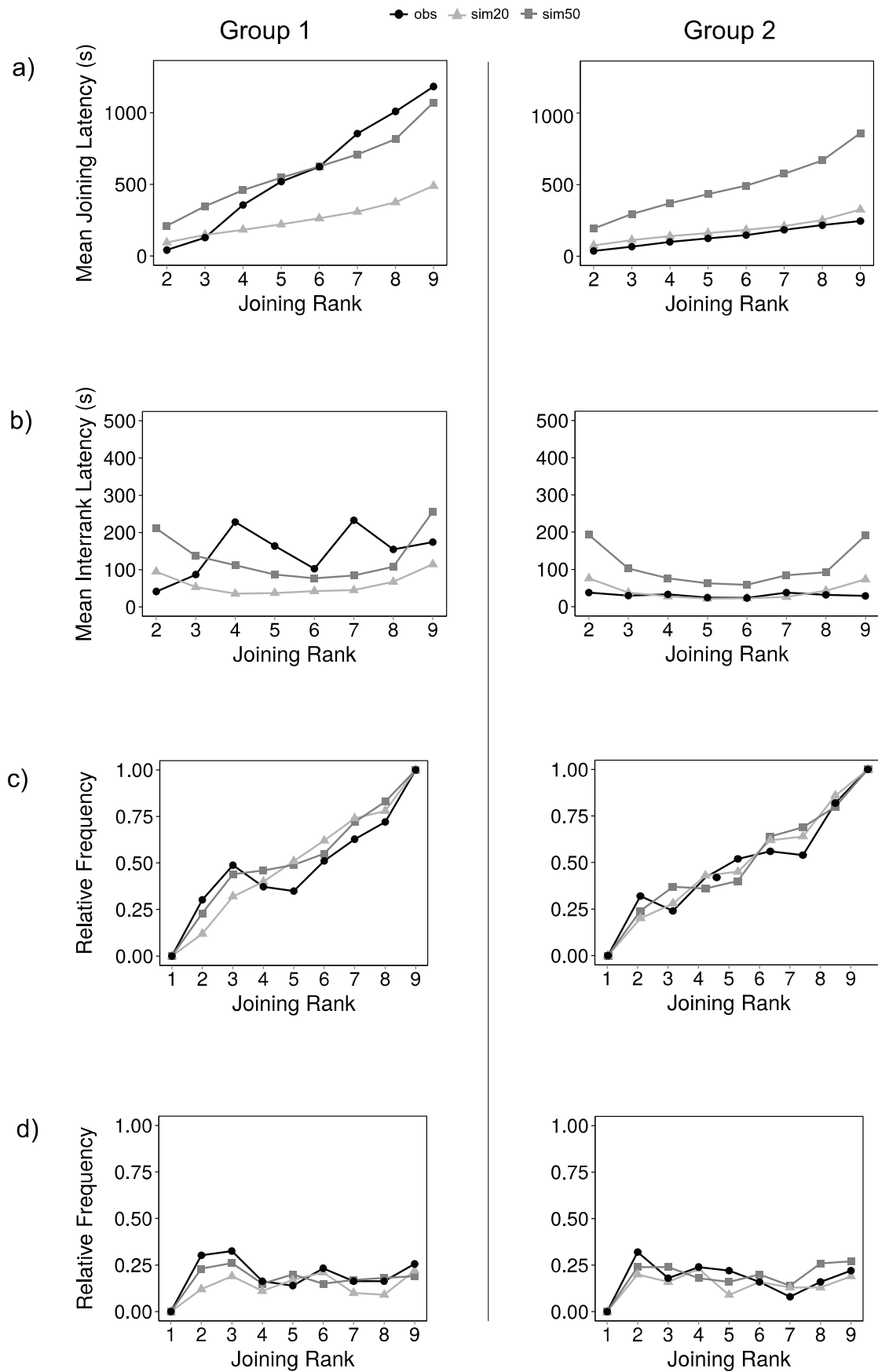


Figure 8 – Distribution of a) mean joining latency, b) mean interrank latency, and the proportion of movements during which the nearest neighbour of joiner j c) departed before him, whatever its rank d) was the previously departed joiner $j - 1$.

The simulated distributions for 20-meters (sim20) and 50-meters radius (sim50) are represented by the grey triangles and squares, respectively

Complementary results for perspective

As shown by the previous results, our models poorly explained the indexes of group 1, specially the distribution of mean joining and interranks latencies. The mean joining latencies of the first joiner (i.e. rank 2) is small, and similar to that of group 2, while the remaining are much greater. The simulated distributions only reproduce parts of the observed distributions, either the small values of the first joiners either the high values of the last joiners. The observed distribution of mean interranks latencies in group 1 shows that joining speed experienced important slowdown, notably at rank 4 and 7. One explanation, among others, could be that group 1 is fragmented into subgroups. In such a context, individuals that are close to the initiator (i.e. within a 20-meters radius) join rapidly, but other group members are at a greater distance and respond less rapidly, slowing down the joining process.

Number of subgroups

To evaluate the number of subgroups, we counted the number of individuals within a critical distance (i.e. from 5 to 100 meters) around each individual. Then, for each critical distance, we were able to calculate the mean number of subgroups. Figure 8 shows the result for group 1 and group 2. As expected, group 1 is more fragmented than group 2 as the mean number of subgroups for the same critical distance is greater.

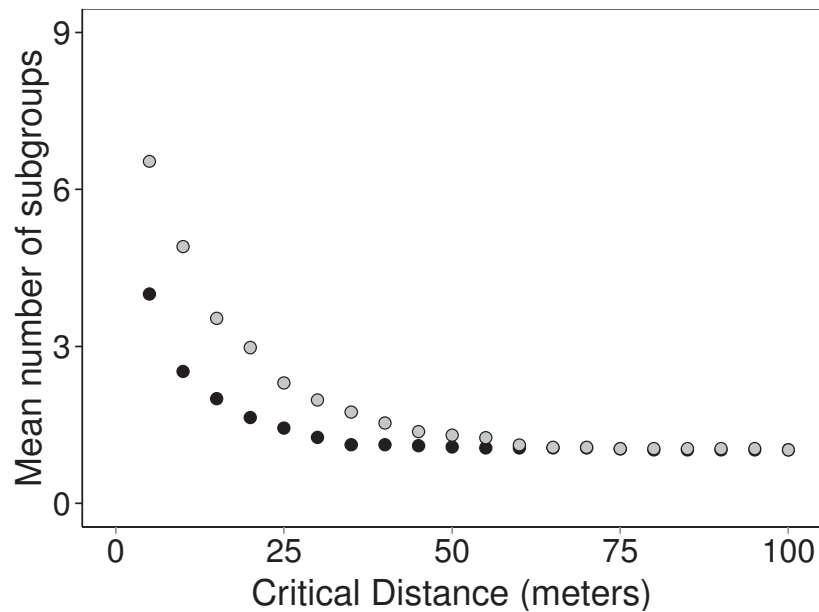


Figure 8 –Mean number of subgroups depending on the critical distance for group 1 (white) and group 2 (black).

DISCUSSION

With the first results of this study, we showed that simple rules based on distances to the objective and on mimetism modulated by interindividual distances could explain most of the observed dynamics of collective movements.

Preliminary results presented here highlighted the mimetic process at stake during joining. Mimetism is widespread in nature and it was found to underlie collective movements in many different species (Detrain et al. 1999; Camazine et al. 2001; Couzin & Krause 2003; Jeanson et al. 2005; Sumpter 2006; Gautrais et al. 2007; Petit et al. 2009; Sueur et al. 2009; Jacobs et al. 2011a). Accordingly we found that individuals did not behave independently when deciding to move, the departure of the initiator triggered the acceleration of the departures of other group members (see Camazine et al. 2001). These findings also recall social facilitation concept, in which an individual performing a specific activity increases the probability that an observer will also perform this activity. These results, obtained for the first time in an equid species, contradict Conradt and Roper's (2005) hypothesis that self-organised mechanisms should only be found in large groups where global communication is not possible. To our knowledge, we are also the first investigating the impact of the individual spatial disposition at departure in a highly social mammal that live in small and stable groups.

Although both groups exhibited a joining process underpinned by mimetism, the dynamic was not the same between the two of them. Individuals in group 1 were slower in their imitation than those of group 2 as shown by the slope of the distribution of mean departure latencies. Distributions of interrank latencies also indicate that individual in group 1 had a lower intrinsic probability of departure (i.e. probability of departing first). Indeed, the period between the end of a collective movement and the beginning of a new one (i.e. the interrank latency of the initiator) lasted longer in group 1 than in group 2. Overall these results indicate that individuals of group 1 were less mobile and/or less responsive to each other than in group 2. A first explanation could be the differences in the age structure of the groups. Age distribution was more homogeneous in group 1 with most individuals aged between 12 and 18 years old. In group 2 all individuals were under 7 years old at the exception of one individual (i.e. 22 years old). Aging has numerous effects on the metabolism of individuals and consequently on their behaviour (Dagg et al. 2009). For instance, older mice and hamsters have shorter bouts of activity,

although similar in their maximum intensity, and longer period of rest intervening between them compared to younger individuals (*Mus musculus*, Teena et al. 1975, Valentinuzzi et al. 1997).

The speed of joining process could also be explained by the group dispersion. Indeed, in numerous species group cohesion before departure is known to affect recruitment (for a review see Petit & Bon 2010). We found during preliminary analysis that group 2, which was faster, was less dispersed than group 1. Information transmission through local interaction relies on interindividual distances, metric or topological, therefore greater distances could mean slower mimetic process (Inada 2000; Camazine et al. 2001; Ballerini et al. 2008). Age is known to affect the frequency of proximities between individuals. For instance, in black howler monkeys (*Alouatta pigra*), juveniles exhibit higher degree of interindividual proximities than adults (Corewyn & Pavelka 2007). In mixed-species groups of ants (*Manica rubida* and *Formica selysi*), cohesion was also affected by the age of individuals. Errard & Lenoir (1995) found that the younger the individuals were when groups were created, the smaller the interindividual distances were. Another explanation could be environmental as group 1 was studied in March-April, when the spring grass starts to grow but still very scarced, while group 2 was studied in July-August, when the grass is rich and abundant. Food distribution is known to affect the spatial distribution of animals. For instance in army ants (*Eciton spp*), it was theoretically and experimentally demonstrated that prey distribution was responsible for the different swarms patterns observed in different army ant species (*Eciton spp*, Deneubourg et al. 1989; Franks et al. 1991). Similarly in chacma baboons (*Papio h. ursinus*, King & Colishaw 2009a) synchronisation was found to be greater in “closed” woodland habitats than in “open” desert habitats. The authors interpreted this result as a consequence of food distribution and/or predation. In horses, between spring and summer, Kimura (1998) found that interindividual distances between group members decreased. Therefore two processes could underlie the observed differences in group cohesion: interindividual differences based on age or environmental differences based on seasons. These differences in group cohesion, whatever the underlying mechanisms, could be responsible for the differences in joining speed.

We developed a mathematical model where individual probabilities of departure were influenced not only by the number of individuals already departed (i.e. allelomimetism) but also by interindividual distances. We modulated interindividual distances by randomly distributed individuals before departure on a small (i.e. 20-meters radius) or large circular surface (i.e. 50-meters radius). The model we presented was developed under the anonymous assumption that all individuals have the same probability to move and specific ties link them. The numerical experiments were then compared to the observed one through five indexes. We found that using simple rules we could reproduce the distribution of the five indexes in group 2. Simulated distributions based on different initial conditions (i.e. 20 or 50-meters) could not be broken except for the distribution of joining and interrank latencies. For these two latter indexes, the simulated distributions for the “50-meters radius” condition were significantly different from the observed distributions, while those for the “20-meters radius” condition were not. This latter condition corresponded to the observed mean radius of group 2. These results support our hypothesis that joining dynamic is underpinned by a mimetic process modulated by interindividual distances, at least in one group. Indeed for group 1, simulated distributions linked to the speed of the joining process were significantly different from the observed distributions. At 20-meters, the simulated joining processes were too fast and solely reproduce the mean latency of the first follower. On the other hand, under the “50-meters” condition the joining process, although closer to the observed distribution, was notably too slow for the first followers. Finally simulated mean interrank joining latencies, while in the same range than the observed distribution, failed to reproduce its specific pattern. As highlighted in the result section, the joining process in group 1 seemed to endure frequent slow down, specifically at rank 4 and 7. Overall these results may suggest that the individuals in group 1, although more dispersed, are not randomly distributed and are gathered in subgroups, among which recruitment is slowed down. The fragmented spatial disposition of group 1 was confirmed and therefore encouraged us in revising the initial conditions. The next step, after revising the initial conditions to match the reproduce the fragmented structure of groups, is to implement the interindividual relationships as it is known to influence mimetic behaviours in some species (Sueur et al. 2009; Jacobs et al. 2011; King et al. 2011). However the question is: where the social relationships should be implemented, before departure on the spatial positioning or at departure on the

probability of imitation, or on both? We hope to answer this question with the individualised model that we will develop in the near future.

The originality of this work lies into the small size of the system we studied ($N = 9$) but also into the nature of the collective behaviour, which is directed towards a specific destination. This notion of objective, similar to migrating behaviour or nest relocation in other species, has the potential to influence the collective dynamic. Contrary to the attack of a predator that is unpredictable, moving towards a goal could be responsible, for instance, for the specific positioning before departure. What makes this work also original but also difficult is that we are looking for common rules that applied no matter the interindividual and intergroup differences (at least in the anonymous version of the model). Contrary to the studies on primates that only use one group to validate their model or to the studies on sheep that used standardize environmental conditions and group composition (Gautrais et al. 2007; Michelena & Deneubourg 2011; Pillot et al. 2011), here we have two groups composed of different age classes and living in different environment, that obviously exhibit different mimetic behaviours. Using simple rules we were able to reproduce 80% of the observed dynamic. These results, although insufficient, are promising and incite us to pursuit in our investigations.

CONCLUSION CHAPITRE 5

Les résultats préliminaires de cette étude montrent qu'il est possible de reproduire la dynamique d'adhésion en utilisant des règles simples basées sur l'imitation en fonction du nombre d'individus en déplacement et la disposition spatiale des individus. Bien que les simulations demandent encore du travail, ces premiers résultats renforcent l'idée de l'importance de la disposition spatiale au départ sur la rapidité de l'adhésion, résultat qui avait été mis en évidence dans le chapitre précédent.

Au cours des trois précédents chapitres j'ai travaillé sur trois groupes ne contenant que des juments. Or les chevaux des populations férales et d'autres équidés sauvages, s'organisent naturellement en groupe polygyne dit familiaux, c'est-à-dire qu'ils ne contiennent qu'un étalon, quelques juments et les jeunes des années précédentes. La présence d'un seul mâle génère *de facto* une hétérogénéité au sein du groupe avec une minorité physiologiquement et comportementale différente de la majorité. De plus, l'étalon, ainsi que d'autres mâles d'espèces polygynes, ont souvent été présentés comme étant les leaders uniques de leur groupe. L'étude du chapitre 6 (article 4) s'attache donc à étudier le rôle spécifique de l'étalon dans les déplacements collectifs en étudiant deux groupes familiaux de chevaux domestiques.

CHAPITRE 6

Leadership et Polygynie : L'étalon est-il le leader de son groupe ?

« The person more qualified to lead is not the physically stronger person. It is the more intelligent, the more knowledgeable, the more creative, more innovative. And there are no hormones for those attributes. .»

Chimamanda Ngozi Adichie, 2015

SYNTHESE DE L'ARTICLE 4

QUESTIONS

Quel est le rôle de l'étalon durant les déplacements collectifs ? Quelle position adopte-t-il durant l'adhésion et la progression ? Son départ accélère-t-il le processus d'adhésion ? A-t-il des comportements spécifiques durant le déplacement ? Quel est l'impact de son retrait du groupe ?

METHODES

Les déplacements collectifs de deux groupes familiaux de 10 et 13 individus ont été observés. La propension à initier, la capacité à déclencher des adhésions rapides, la position adoptée durant les déplacements et les comportements exprimés ont été comparés entre étalon et juments. Les comportements de conduite exprimés par les étalons (i.e. herding) ont été également enregistrés. Enfin, dans un des deux groupes, l'étalon a été retiré pour comparer les déplacements en son absence avec ceux où il est présent.

RESULTATS

Les deux étalons ont peu initié et n'ont pas toujours réussi à recruter l'ensemble du groupe. Leur départ en tant que suiveur ne déclenche pas des adhésions plus rapides de la part des juments. Les deux étalons ont adopté préférentiellement une position arrière, de l'initiation jusqu'à l'arrivée, ainsi qu'un comportement de vigilance (regards en arrière, pauses en vigilance). Seul un étalon a effectué des comportements de conduite et aucun n'a déclenché un déplacement. La majorité des conduites étaient déconnectées de tout événement de déplacement collectif et avaient pour fonction de ramener une jument qui s'était éloigné du groupe. Le retrait de l'étalon a eu pour conséquence un ralentissement de 50 % des événements observés ainsi qu'une augmentation de la dispersion des juments.

CONCLUSIONS

Les étalons des deux groupes étudiés n'occupaient pas un rôle de leader car ils étaient rarement à l'origine du déclenchement des déplacements et ne possédaient pas une capacité de recrutement différente de celle des juments. En revanche, les étalons sont loin de se comporter comme ces dernières. Leur rôle semble plus proche du surveillant et de la voiture-balai (en cas de forte dispersion), rôle important mais qui ne correspond pas à celui de leader.

ARTICLE 4

Why science bet on the wrong horse? The real role of stallions during collective movements in domestic horses

Léa BRIARD^{1,2,3}, Jean-Louis DENEUBOURG³ & Odile PETIT^{1,2,3}

1 - Centre National de la Recherche Scientifique, Institut Pluridisciplinaire Hubert Curien, Strasbourg, France.

2 - Université de Strasbourg, Strasbourg, France

3 - Service d'Écologie Sociale, Université Libre de Bruxelles, Bruxelles, Belgique

Article prêt pour soumission

ABSTRACT

Leadership is considered to be consistent when one individual systematically initiates or leads group movements. It is considered to be distributed when several individuals fulfill these roles. Distributed leadership seems to prevail throughout the animal kingdom, with the exception of polygynous societies, where consistent leadership is described as the norm. Dominant males of polygynous primates and equids are regularly referred to as quintessential examples of consistent leadership, yet this has not been quantitatively demonstrated to date, and is based purely on anecdotal reports. This study aimed to thoroughly detail the behaviour of stallions during collective movements, and attempt to reveal their exact role within the group. We studied the collective movements of two semi-free ranging family groups of domestic horses (*Equus ferus caballus*), and found that initiations by stallions were not only rare, but sometimes failed to recruit the entire group. When departing as follower, they did not accelerate the joining of mares. Stallions preferentially occupied the rear position and exhibited numerous monitoring behaviours (back glances, pauses). Only one stallion performed herding behaviours, which were designed to gather mares mostly outside movement context, rather than to trigger collective movements. Finally, we removed one stallion from its group for two months to evaluate how the group dynamic changed, if at all. To our knowledge, this is the first study to attempt to quantify the role played by males of polygynous organisation in leadership, but moreover via the removal of an individual in the context of collective movements. In the absence of the stallion, the initiation distribution and rank remained approximately the same as before. We also found that 50% of collective movements were five times slower than when the stallion was there and that mares were more dispersed. The remaining 50% of collective movements occurred over the same duration as before its removal, suggesting that its absence did not lead to rapid consensus. Overall, these results suggest that the role played by stallions is closer to that of a broom-wagon than a leader.

Keywords: leadership, polygyny, male, shared decision, personal leadership, androcentrism

INTRODUCTION

Ungulates, including horses, move around in coordinated groups. How such coordination is achieved remains a central question in animal behaviour. Indeed, individuals have different needs at different times, even in small units such as groups of horses (Linklater 2000), and this makes it challenging to reach a consensual decision (i.e. a general agreement; Conradt & Roper, 2009). Leadership offers a means to resolve this difficulty, with specific individuals coordinating and directing group movement and activities (Conradt & Roper 2005). Consequently, much attention has been concentrated on the individuals that move first (Dumont et al. 2005; King et al. 2008) or travel in front positions during group movements (Leca et al. 2003; Fischhoff et al. 2007; King & Cowlshaw 2009b) and on what makes these individuals so special. Two types of leadership can be identified: *personal* or *consistent* when the same individual systematically initiates or travels in front across movements and contexts; and *distributed* or *variable* when several individuals take the lead on different occasions (Conradt & Roper 2005). Depending on the species, the category of individuals that lead may differ but distributed leadership seems to prevail in the animal kingdom (for a review see Petit & Bon 2010).

The concept of consistent leadership in polygynous mammals persists, despite a lack of supporting data. For instance, in primates, dominant males in gorilla (*Gorilla g. berengei*, Schaller 1963), Hamadryas baboon (*Papio hamadryas*, Kummer 1968) and mountain baboon groups (*Papio h. ursinus*, Byrne et al. 1990) have been referred to as the very essence of consistent leadership. However, the thorough reading of these anecdotal reports revealed that other individuals were reported to lead (i.e. initiate or travel at the front of the movement) and that preparatory behaviours have been noticed in gorillas, which suggests a more equally shared process (Stewart & Harcourt 1994). In equids that live in permanent polygynous groups, the specific role of stallions is also poorly documented; like in primates, previous studies are mostly anecdotal and contradictory, and all propose different definitions of leadership. Studies in domestic horses (*Equus ferus caballus*) and mountain zebras (*Equus z. zebra* and *Equus z. hartmannae*), mention that mares (Tyler 1972; Welsh 1975; Berger 1977; Feh 2005) or both mares and stallions (Joubert 1972; Penzhorn 1984; Krueger et al. 2014) initiate

collective movements or walk in front positions. However, two studies in domestic horses (Ebhardt 1954; Feist & McCullough 1976) reported that stallions initiated most movements. In those studies as well as in Krueger et al. (2014), herding was considered as a form of leadership (Feist & McCullough 1976; Krueger et al. 2014), thus blurring the definition of leadership further. However, herding is a coercive behaviour performed by stallions (and also by mountain baboons) to drive females away from competing males, and is not therefore compatible with the concept of leadership, which implies an attraction between the leader and its followers (Joubert 1972). Finally, none of these studies provided any data describing individual efficiency to recruit conspecifics in primates or in horses. Only the studies by Bourjade et al. (2009, 2015) provided detailed data about collective decision-making processes, and notably on leadership in Przewalski horses (*Equus f. przewalskii*).

To evaluate how far males play a leadership role in polygynous societies, we need information about their ability to not only recruit conspecifics, but also coordinate their movements and activities. This study aims to thoroughly detail the behaviour of stallions during collective group movements, and attempts to reveal their exact role within the group. We studied two semi-free ranging groups of domestic horses (*Equus ferus caballus*), each containing one stallion and several mares and foals. Each group had its own pasture, hence removing the influence of inter-group competition on stallion behaviour. During observed group movements, we tested whether stallions consistently herded, or whether they departed first to trigger collective movements. If the latter occurred, we tested whether stallions were more efficient than mares in triggering joining. We also tested whether their departure as followers elicited faster joining (i.e. hidden leadership) and if they adopted specific behaviours during collective movements that could indicate a specific role. Finally we removed the stallion from one group to highlight its role during collective movements. The collective movements of the mares in the absence of the stallion were then compared to those occurring during its presence in the group. To our knowledge, this is the first study to perform such an experiment in a polygynous species in the context of collective decision-making.

MATERIAL AND METHODS

Subjects and Environment

The two family groups of domestic horses were bred in eastern France, and individuals had known each other for at least one year. The first group (studied from July to August 2012) was owned by the horse husbandry *La Ferme de Bonjacques* (48°9'31.165"N, 6°5'45.701"E, 320m), and consisted of ten individuals: one stallion (21 years old), nine mares (9 to 28 years old) and eight foals that were less than 6 months old at the beginning of the study. The second group was owned by the horse husbandry *L'élevage du Pré Prince* (46°45'44"N, 5°14'7"E, 190m), and consisted of thirteen individuals: one stallion (14 years old), twelve mares (6 to 20 years old) and eight foals that were less than 6 months old at the beginning of the study. This second group was studied from June to August 2013, however we only kept data from August 2013 as a mare gave birth during mid-July 2013, which modified her behaviour and position in the group.

At the time of the study, all mares in both groups were either pregnant, or pregnant and lactating (see Table 1 for individual details). All year round, both groups were kept in semi-natural hilly pastures (group 1: 8-ha, group 2: 17-ha) containing different patches of vegetation between which individuals could switch. Trees and bushes formed natural visual barriers and shaded shelters. Both groups had *ad libitum* access to a salt lick stone and to water from a river that crossed the pasture (group 1) or ran along it (group 2). Both groups had been accustomed to human presence for at least a month before data were collected.

Observational protocol

Both groups were observed and filmed by two observers for a total of 116 hrs for group 1 (July – August 2012) and 146 hrs for group 2 (August 2013). Observations were generally made from 7 to 11 a.m. and 5 to 9 p.m. Observation hours were chosen to maximize the probability of recording movements; the warmest hours of the day were therefore avoided. Each observer had a camera to ensure that the entire group was continuously filmed. In addition, the first observer recorded the position of every individual at five-minute intervals (instantaneous scan sampling, Altmann 1974) using a

pair of telemetric binoculars (precision: 1m) and a compass (precision: 1°). This observer remained motionless throughout the scan and attributed each horse with a distance in meters (horse-observer distance) and an angle in degrees, obtained by pointing the compass towards each horse and placing the orienting arrow on the magnetic needle to read the value. From angle and distances values, we were able to calculate individual xy-coordinates: $X_i = \cos(\alpha_i) \times d_i$ and $Y_i = \sin(\alpha_i) \times d_i$, where α_i is the angle in radian and d_i is the distance in metres. The xy-coordinates of the group barycentre were equal to the mean of individual xy-coordinates, $X_{bc} = \sum X_i / N$, and $Y_{bc} = \sum Y_i / N$, where $N = 9$. We calculated an index of group dispersion which was equal to the squared deviations from the barycenter divided by N , $D = \sum [(X_i - X_{bc})^2 + (Y_i - Y_{bc})^2] / N$. The second observer followed individuals that moved away from the group

Table 1 –Characteristic of individuals found in group 1 and 2. Individuals. Individuals with an asterisk (*) are mares with a foal.

Group	Individual	Sex	Breed	Age (years)
1	Dan	M	New-Forest	21
	Gr*	F	Poney français de selle	18
	Ha*	F	Demi-sang arabe	17
	Is*	F	Welsh	16
	Ju*	F	Welsh	15
	Li*	F	Demi-sang arabe	13
	Ma*	F	Poney français de selle	12
	Pa*	F	Demi-sang arabe	9
	Su*	F	Poney origine inconnue	28
	Ve	F	Poney origine inconnue	27
2	Ap*	F	Ap x GP	4
	Ga	F	GP	20
	Gl*	F	GP	20
	Gw	F	GP	20
	La*	F	Ap	15
	Meh	M	AsP x Ar/FB	14
	Mi	F	FT x GP	14
	Nu*	F	W/Ar x GP	13
	Pr*	F	AA x GP	11
	Qo*	F	W/Ar x GP	27
	Se*	F	W/Ar x GP	8
	Su*	F	W/Ar x GP	8
	Tr	F	AA x Ap	7

Breed: Ap = Appaloosa; GP = Galician pony; AsP = Asturcon pony; Ar = Arabian; FB = French breed; FT= French trotter; W = Welsh; AA = Anglo-Arabian
Foals are not included

and from the range of the first camera. Video scoring was used to record the behaviours and identities of all individuals. The beginning of a group movement was defined by the departure of an individual who walked more than 20 m away from the group in less than 20 s without pausing, and keeping its neck above the horizontal position. This criterion is an adaptation of that used by Bourjade et al. (2009) and Briard et al. (2015), and allowed us to discriminate start attempts from foraging movements. Any individual exhibiting this behaviour was deemed an initiator. A joiner was defined as any individual walking away from the group in the direction of the initiator. For each follower, we defined a *departure* latency by calculating the time between an initiation and the moment an individual joined it. Using these latencies, we determined the *joining rank* of individuals for each collective movement (i.e. ranks numbered from 1 to 10 or 13, depending on the group). Group movements occurring in agonistic or sexual contexts were discarded from the analysis as they could induce non-spontaneous departure. Finally, movements were only taken into account if the entire group was present in the starting zone (i.e. not already present in the arrival zone). Individuals changing their activity and dispersing in different direction to forage indicated the end of the movement. Each individual was assigned an arrival rank based on its order of entry in the arrival area. A total of 46 and 60 collective movements were recorded for groups 1 and 2, respectively. During collective movements, individuals could also display a variety of behaviours such as pauses or back glances (see Table 2 for definition). Measurements were taken using all-occurrence sampling from the time of initiation to group arrival (Altmann 1974). Finally, we recorded herding behaviour of stallions by all-occurrence sampling throughout the observation period (time of occurrence and target). Herding was considered to be part of the predeparture period if it was performed during the hour preceding initiation. If herding occurred between initiation and the arrival of the last follower, it was considered to be part of the postdeparture period. Finally it was considered to be unconnected with any collective movement when it was performed outside these two periods.

Table 2 - Definition of behaviours exhibited during collective movements

Behaviours	Definitions
Grazing	An individual stops walking and starts eating grass (at least one bite).
Vigilance	An individual stops walking and remains still, its head and ears raised.
Back glance	An individual stops walking, turns its head or even its entire body back in the direction it came from.
Elimination	An individual stops walking to defecate or urinate.
Whinny	An individual produces loud vocalisations from high to low frequencies.
Herding	Combination of head threat and ears laid back with forward locomotion. Usually performed by stallions. The neck can simultaneously oscillate from side to side, and the head be very low.

Stallion removal

The stallion in Group 1 was removed in March 2012 and was kept with two mares in another pasture 2 km away for two months. During the transfer and the following days, neither the stallion nor the mares exhibited any signs of anxiety (whinnying, trotting or galloping back and forth, running faeces, etc.). Although the group was reunited at the beginning of June 2012, we waited about a month, until all foals were born, before we started our observations again. During the first-minutes that followed the stallion reintroduction, the group was more aroused than usual but interactions were limited to sexual behaviours (mating, squealing) and low-intensity aggressions (herding, threats, etc.). An hour after the introduction, all signs of agitation had disappeared.

The nine mares in group 1 were observed and filmed following an identical observational procedure for a total of 184hr (March – April 2012). During this period of the year, temperatures were lower and day length was shorter, so observations usually took place between 8 am and 7 pm. We recorded a total of 47 initiations, of which 43 involved the entire group.

Statistical Analyses

Observed distribution of initiations was compared to random distribution created from 1000 simulations of 46 (group 1) or 60 (group 2) draws with an equal probability of initiation for all group members ($P = 1/10$ for group 1; $P = 1/13$ for group 2). After ranking each simulation in decreasing order of initiation propensity, we calculated the mean frequency of initiations; rank 1 therefore corresponded to the individual that initiated more often in each simulation. Observed frequencies were considered to be significantly different from randomness if they were above or under the 95 % confidence interval around the simulated mean.

For joining and arrival position, we compared the frequency of each rank for each stallion in collective movements that included the entire group ($N = 42$ for group 1; $N = 53$ for group 2). These positioning distributions were also compared to a random distribution constructed in a similar way to the initiation distribution. An equal probability of departing or arriving at each position was used ($P = 1/10$ for group 1; $P = 1/13$ for group 2) to perform 42 or 53 draws of each position (10 for group 1; 13 for group 2). The mean frequency and its 95 % confidence interval were calculated for each position. For positions occupied more frequently than expected by chance, we also compared the observed relative frequency with that of each mare and with a simulated distribution. In that case, the random distributions were ranked in decreasing order before being average. Frequencies above or below the 95 % confidence interval were considered to be significantly different from randomness. Finally, for the last arrival position we calculated the proportions of collective movements where stallions departed and arrived last, and compared these values with those of mares that did the same (i.e. depart and arrive last). These comparisons were made using pairwise proportions tests to identify any proportions that were significantly different (R package stats v. 3.2.0; R Core Team 2015). Because we were only interested in comparing the behaviour of stallions with that of mares, we limited multiple comparisons (and the required corrections) to stallion-mare comparisons (one-to-many comparisons).

To test the influence of stallions on joining speed, we calculated the mean inter-rank latencies among individuals that joined the collective movement before and after the departure of stallions. Inter-rank latencies correspond to the time (in seconds) between the departure of an individual and its predecessor. To obtain “before” and

“after” periods, we removed all the events where the stallion departed as the initiator or the last follower. The “before” category included the latencies of each follower, including the stallion, until the latter departed. The “after” category included all remaining followers after the departure of the stallion. For each period we calculated the mean by dividing the sum of inter-rank latencies by the number of followers (the initiator was not included). We used Wilcoxon signed rank tests for paired samples to investigate the difference between the two categories in each group (R package stats v. 3.2.0; R Core Team 2015).

Herding could occur in three different periods in relation to collective movements (predeparture period, postdeparture period or unconnected). We considered the number of herdings to be equal to the number of mares herded. We compared the three categories using a chi-square goodness-of-fit test (R package stats v. 3.2.0; R Core Team 2015). Similarly, the frequencies of behaviours performed by mares and stallions during collective movements (see Table 2) were compared using chi-square tests.

We first compared the distribution of initiations with a simulated distribution to compare the dynamic of collective movements in group 1 during the absence of the stallion (N = 47) with the collective movements occurring in his presence (N = 46). We used Wilcoxon signed rank tests for paired samples to compare the number of followers and the joining duration. For the latter, only collective movements that involved the entire group were taken into account (N = 43 without the stallion; N = 42 with the stallion). Finally we compared the dispersion of the 9 mares using the scans performed every 5 min during field observations. A total of 684 scans were used for each condition and were compared using a paired Wilcoxon signed rank test. To compare the dispersion of the second group with these two conditions we used post-hoc multiple comparisons after a Kruskal-Wallis test (R package pgirmess v. 1.6.2; Giraudoux 2015).

All statistical analyses were performed in R version 3.2.0 (R Core Team 2015). Significance threshold was set at $\alpha = 0.05$.

RESULTS

Initiation propensity

When looking at initiation propensity in both family groups, we found that they were uniformly distributed (Fig. 1). On comparing the observed distribution with a random one, we found that only one (group 1) and two (group 2) individuals had a significantly greater initiation propensity than that predicted by randomness, and these individuals were mares. Stallions performed 6.5 % and 5% of initiations in group 1 and 2 respectively, and were among the individuals that initiated significantly less than expected (3 initiations for each stallion). Moreover, stallions were among the few individuals that initiated collective movements that did not involve the entire group (1 out of 4 unsuccessful initiations in group 1, 1 out of 7 unsuccessful initiations in group 2).

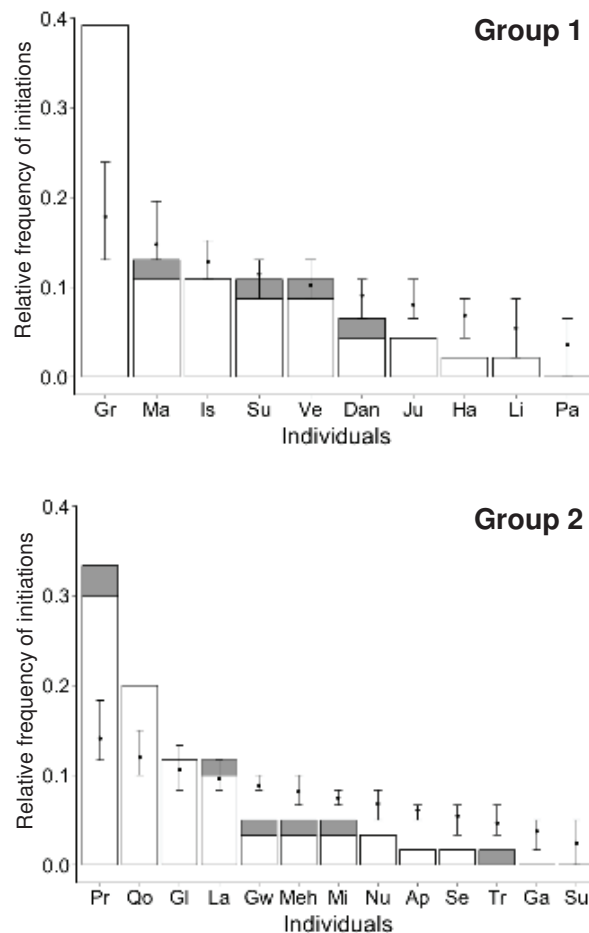


Figure 1 - Distributions of observed (bars) and simulated (dots) frequencies of initiations.

Grey parts of bars indicate initiations that were not followed by the entire group. Each dot in the simulated distribution corresponds to the mean of repetitions for each individual. Whiskers represent the 95% confidence interval around the mean. Stallions are indicated by a 3-letter name.

Position of stallions as followers

Since stallions did not seem particularly prone to initiation, we looked at the distribution of their joining rank as followers by analysing the collective movements that involved the entire group (group 1: N = 42; group 2: N = 53). Stallions in both groups had a significantly higher probability of occupying the last joiner position than expected by chance (Fig. 2a). Stallions occupied this position in 38% (16 of 42 collective movements of group 1) and 47% (25 of 53 collective movements of group 2) of collective movements. In 60% (group 1) and 67% (group 2) of collective movements, stallions occupied one of the last three joining ranks. On comparing their respective frequency of occupying the last position with that of mares, we found that only stallions (and one mare in group 1) showed a significantly higher frequency than the random distribution (Fig. 2b).

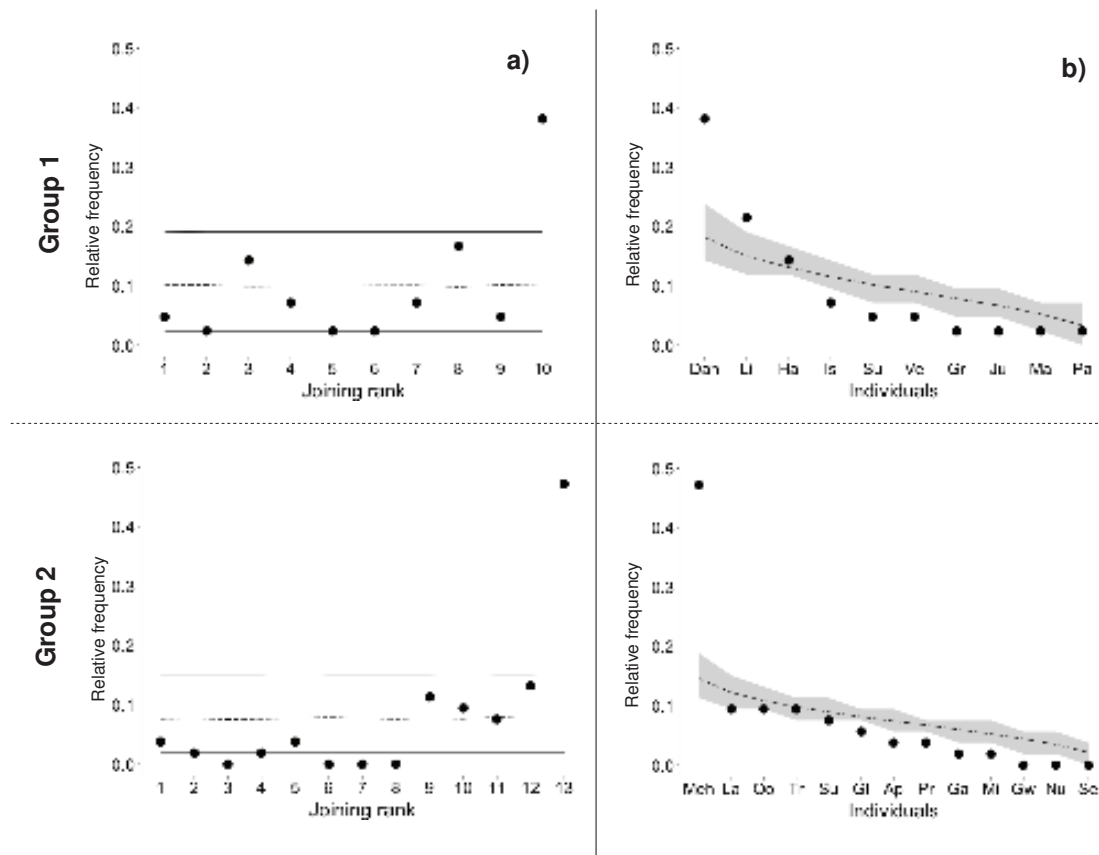


Figure 2 - Distributions of a) the occurrence of each joining rank for each stallion and b) individual frequency of last joining rank occurrence.

The black dots indicate the observed frequency and the dotted line shows the simulated mean. The 95% confidence of interval around the mean. Is represented by the solid lines in a) and by the shaded area in b). Stallions are indicated by a 3-letter name.

The influence of stallions on joining speed

This study shows that stallions did not initiate very often, and reveals that on the rare occasions they did so, they sometimes failed to recruit the entire group. However, individuals can also influence the dynamic of collective movements as followers by, for instance, accelerating the joining process after their departure. We therefore compared mean inter-rank latencies before and after the departure of stallions, when were not the last or first individual to depart (group 1: $N = 24$; group 2: $N = 26$). We found no statistical difference in mean inter-rank latencies before and after the departure of a stallion as a follower (Paired Wilcoxon signed rank test: group 1, $W = 103$, $p = 0.187$; group 2, $W = 196$, $p = 0.617$), which suggests that their departure as a follower did not influence the speed of joining processes.

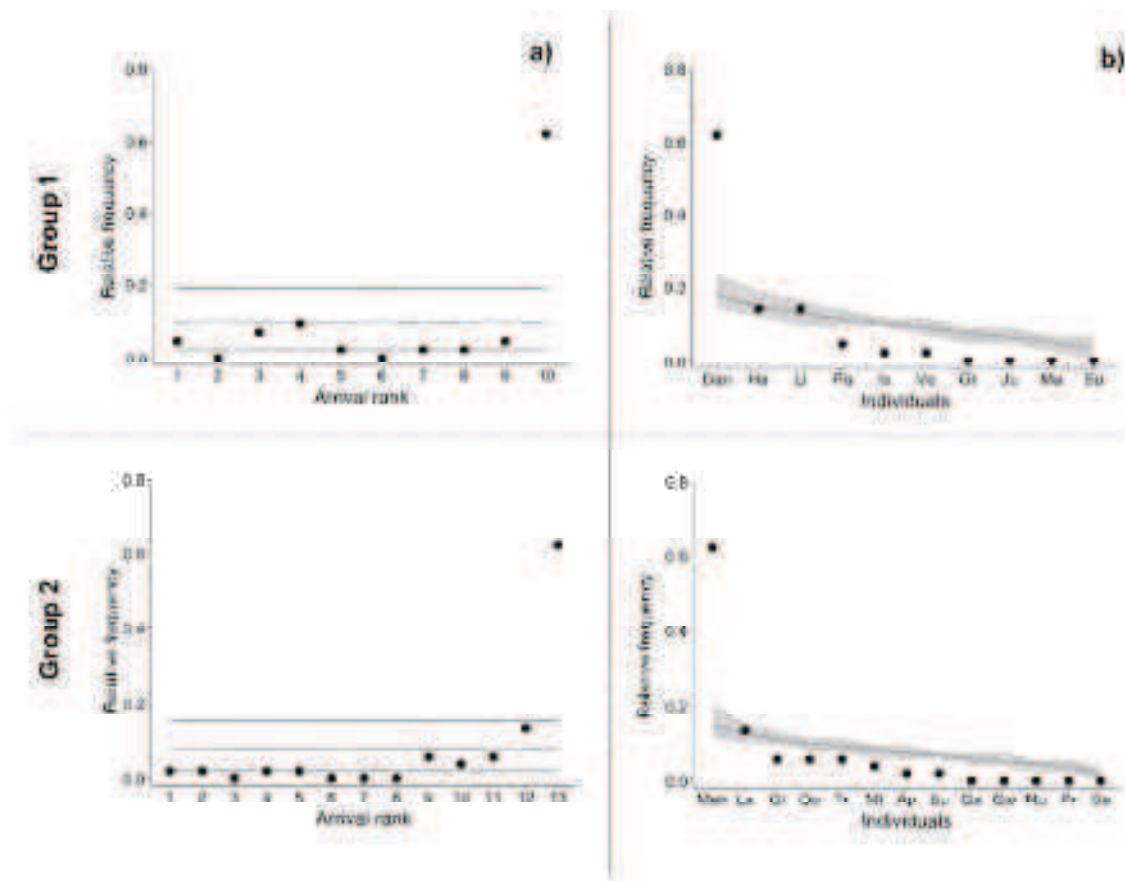


Figure 3 - Distributions of a) the occurrence of each arrival rank for each stallion and b) individual frequency of last arrival rank occurrence.

The black dots indicate the observed frequency and the dotted line shows the simulated mean. The 95% confidence of interval around the mean is represented by the solid lines in a) and by the shaded area in b). Stallions are indicated by a 3-letter name.

Position of stallions at arrival

Just as we did for departure rank, we calculated the frequency of occurrence of each arrival rank for both stallions and compared these observed distributions with simulated ones. As shown in Figure 3a, the last position within the progression was the only one with a higher frequency than predicted by randomness (group 1 & 2: 62% of collective movements). When compared with the arrival frequency of mares occupying the last rank, we found that none of the females occupied that rank more frequently than the stallions and more frequently than predicted by chance (Fig. 3b).

Because the probability of arriving last is obviously greater when an individual is the last to leave, we used proportion tests to compare the observed arrival frequencies of stallions with those of mares that departed last at least 4 times ($N = 2$ for both groups). For both groups, proportions were found to be significantly different from each other (Proportion tests: group 1, $X^2 = 8.067$, $df = 2$, $p = 0.018$; group 2, $X^2 = 12.036$; $df = 2$; $p = 0.002$). Stallions had a greater probability of arriving last than at least one mare when departing last (Pairwise proportion tests: group 1, $\text{Prop}_{\text{stallion}} = 14/16$; $\text{Prop}_{\text{mare1}} = 3/9$ $p_{\text{adj}} = 0.038$; $\text{Prop}_{\text{mare2}} = 3/6$, $p_{\text{adj}} = 0.38$; group 2, $\text{Prop}_{\text{stallion}} = 21/25$; $\text{Prop}_{\text{mare1}} = 0/4$, $p_{\text{adj}} = 0.008$; $\text{Prop}_{\text{mare2}} = 3/5$, $p_{\text{adj}} = 0.54$). This indicates that stallions maintain their rear position, contrary to some mares who occupied the same position when movement started, but changed their rank during the movement. More interestingly, the observed arrival frequency of 0.62 for both stallions was greater than their frequencies for departing last (group 1: 0.38, group 2: 0.47). This suggests that during some collective movements, stallions arrived last although they had not been the last individuals to depart. As previously, we compared these observed frequencies with those of mares that arrived last (group 1: $N = 5$; group 2: $N = 4$) and found significant differences between proportions (Proportion tests: group 1, $X^2 = 39.53$, $df = 5$, $p < 0.001$; group 2, $X^2 = 61.27$, $df = 4$, $p < 0.001$). Pairwise proportion tests revealed that the probabilities of stallions arriving last although they had not been the last to depart were significantly higher than those of any mare (Pairwise proportion tests: all $p_{\text{adj}} < 0.05$; group 1, $\text{Prop}_{\text{stallion}} = 10/26$, $\text{Prop}_{\text{mare1}} = 2/40$, $\text{Prop}_{\text{mare2}} = 1/40$, $\text{Prop}_{\text{mare3}} = 3/39$, $\text{Prop}_{\text{mare4}} = 2/42$, $\text{Prop}_{\text{mare5}} = 0/41$; group 2, $\text{Prop}_{\text{stallion}} = 12/28$; $\text{Prop}_{\text{mare1}} = 4/48$; $\text{Prop}_{\text{mare2}} = 1/52$; $\text{Prop}_{\text{mare3}} = 0/52$; $\text{Prop}_{\text{mare4}} = 0/52$).

In summary, these results show that stallions frequently occupy and remain in the rear position during group movements, and do so more often than the mares.

Behaviours of the stallion during collective movements

Herding

In their behavioural repertoire, male equids possess a herding posture that is a combination of head threat and ears laid back with forward locomotion, used to direct the movement of mares or competitors from behind (McDonnell 2003). As stallions in both groups regularly took position at the rear of movements, we were interested to know whether this position was favourable to the exhibition of herding behaviours in the context of collective movements. The stallion in group 2 was never observed using herding behaviours; we therefore focused on the behaviour of the other stallion. A total of 69 herding events were observed throughout the observation period. Most of the herding (75.4 %) occurred outside the context of collective movements, while 15.9 % and 11.5 % occurred before and after initiations respectively ($N = 69$, chi-squared test: $\chi^2 = 55.39$, $df = 2$, $p < 0.001$; Fig. 4). Those occurring before initiations never triggered collective movements. Those occurring after initiations were directed towards individuals that had paused after leaving, with the exception of two collective movements where one mare joined the movement after being herded. Herding only occurred before or during collective movements on 6 occasions over the 46 events. Due to the nature of the data (i.e. paired, unbalanced and small) we did not run statistical analysis on joining duration. However it is worth noting that the joining process did not last longer when the stallion herded the mares (mean = 34.38 ± 10.7) than when he did not (mean = 25.49 ± 3.38).

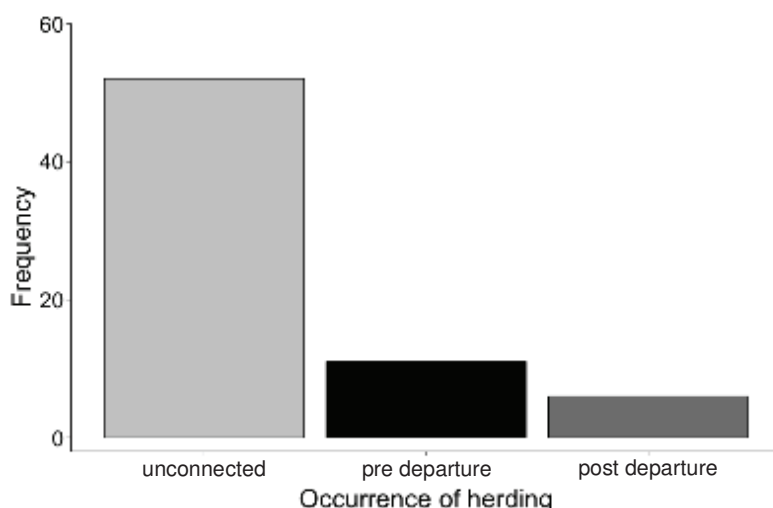


Figure 4 - The occurrence of herding in group 1.

The unconnected category corresponds to herding that occurred after a collective movement, or at least one hour before departure. The pre-departure and post-departure periods indicate herding that occurred before or after initiation respectively. Stars represent the categories that are significantly different ($p < 0.05$).

Other behaviours

Individuals could express a variety of behaviours during collective movements (see Table 2 for definition). We compared the frequency of these behaviours between stallions and mares. We found that stallions paused more often to graze (chi square-tests: group 1, $X^2 = 500.5$, $df=1$, $p < 0.001$; group 2, $X^2 = 230.7$, $df=1$, $p < 0.001$) or to be vigilant (chi square-tests: group 1, $X^2 = 616.3$, $df=1$, $p < 0.001$; group 2, $X^2 = 504.6$, $df=1$, $p < 0.001$) and also showed more back glances (chi square-tests: group 1, $X^2 = 223.2$, $df = 1$, $p < 0.001$; group 1, $X^2 = 304$, $df=1$, $p < 0.001$) and more elimination behaviours (chi square-tests: group 1, $X^2 = 165$, $df = 1$, $p < 0.001$; group 2, $X^2 = 185.4$, $df = 1$, $p < 0.001$) than mares during collective movements (Fig. 5). For vocalisations, frequencies were too low to conduct statistically valid tests (less than 5 events for each sex category), but we can note that the group 2 stallion neighed more often than mares during collective movements, while the group 1 stallion never vocalized.

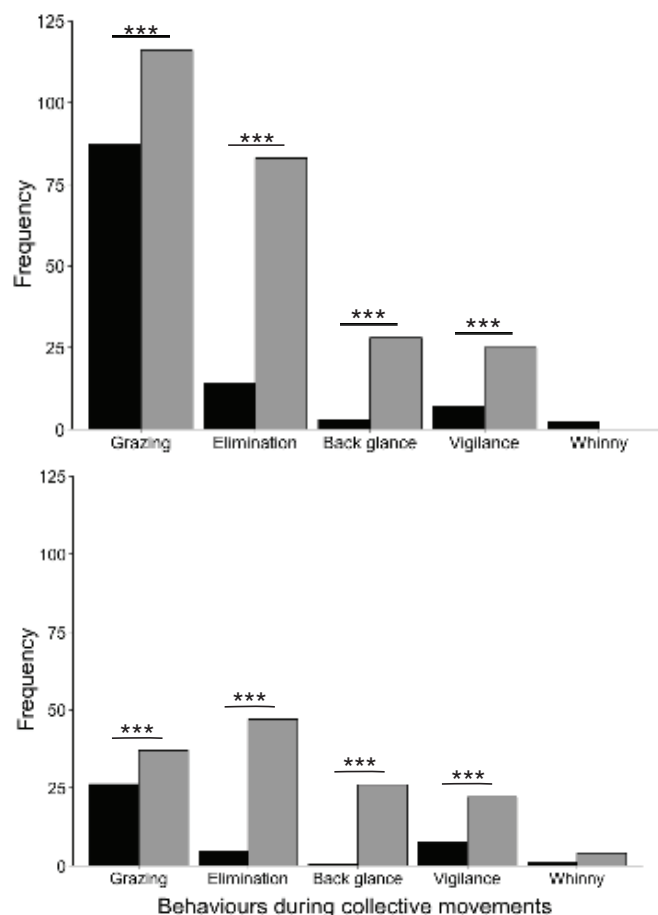


Figure 5 - Differences of behaviours during collective movements between mares (black bars) and stallion (grey bars).

Frequencies for mares are based on the total frequency divided by the number of mares in the group (9 or 12). Stars represent the categories that are significantly different between sexes ($p < 0.001$).

Mares without a stallion

To highlight any influence of stallion presence on group movements, we compared the behaviours of mares in group 1 during collective movements with (N = 46) and without the stallion (N = 47). We found that the initiation distribution was not radically modified by removing the stallion from the group. While individual frequencies were different, the identity of the five initiators that initiated more often than the stallion remained the same, which was also the case for the four individuals that initiated less frequently than the stallion (Fig. 6).

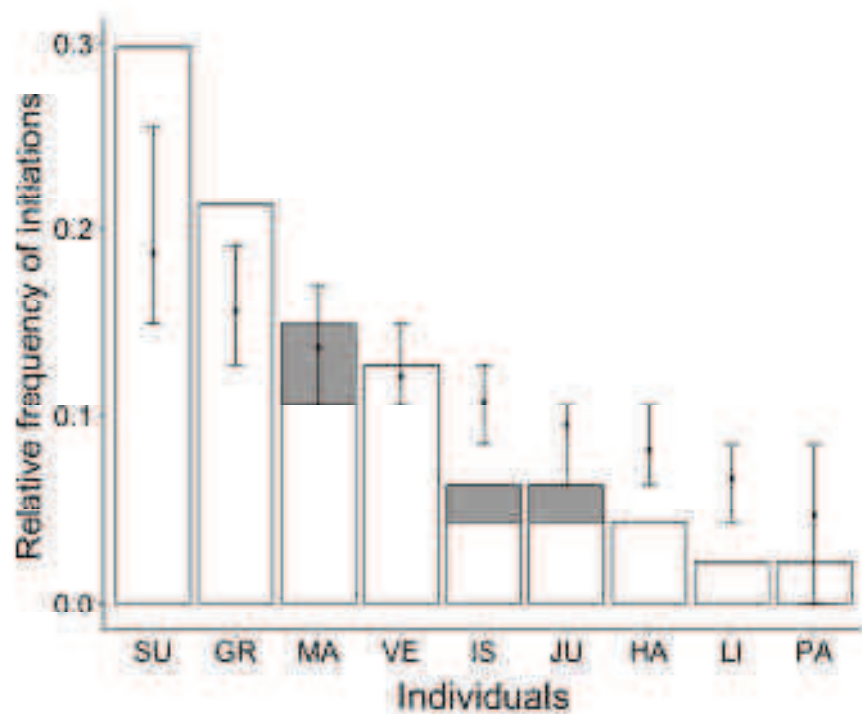


Figure 6 - Distributions of observed (bars) and simulated (dots) frequencies of initiation.

Grey parts of bars represent initiations that were not followed by the entire group. Each dot in the simulated distribution corresponds to the mean of repetitions for each individual. Whiskers represent the 95% confidence interval around the mean.

The number of followers was not impacted by the absence of the stallion (Wilcoxon signed rank test: $W = 1084$, $p = 0.97$), and 91 % of collective movements involved the entire group, whatever the condition. On the other hand, joining duration increased significantly in the absence of the stallion (Wilcoxon signed rank test: $W = 1388$, $p < 0.001$; Fig. 7), with a mean duration of joining five times longer than when the stallion was present. It is worth noting that 50% of collective movements (between the low quantile and the median) in the “without” condition occurred within the same duration range as those in the “with” condition. This indicates that only 50% of collective movements were particularly slow. When group 1 was compared with group 2, we found that the mean duration without the stallion was as short as in this second group (multiple comparisons after Kruskal-Wallis test: difference = 1.66; $p > 0.05$; Fig. 7) and was significantly different when the stallion was absent (multiple comparisons after Kruskal-Wallis test: difference = 35.35; $p < 0.05$; Fig. 7).

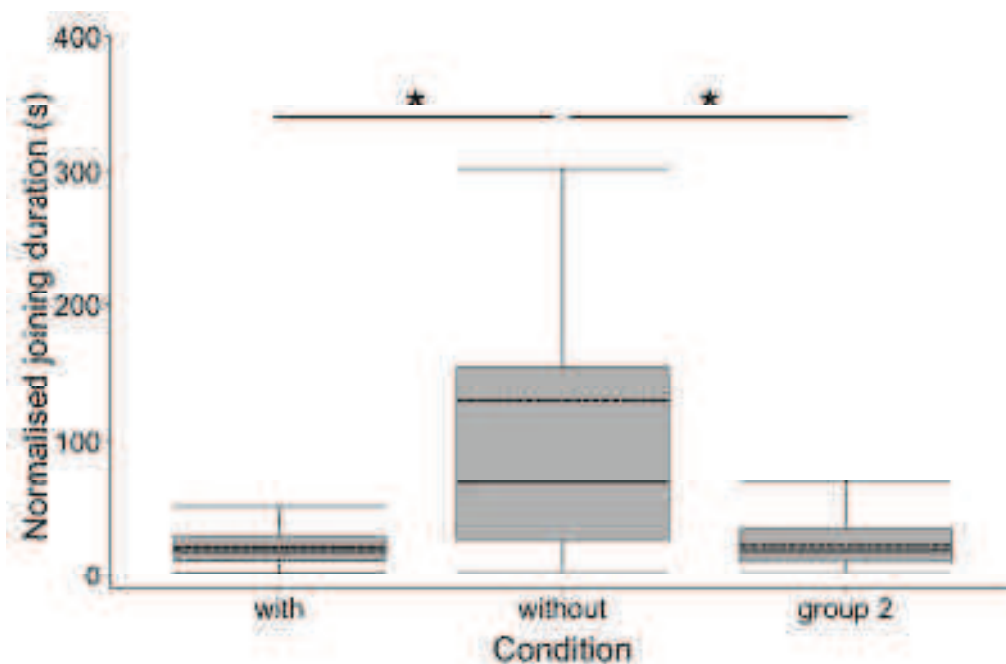


Figure 7 - Joining duration of collective movements in group 1, with and without the stallion, and in group 2.

Solely the events involving the entire group were considered, and the latencies were normalised by the number of individuals (10, 9 or 13). The solid lines represent medians, 5th percentiles, and 95th percentiles, while the dotted lines represent means. The outliers are not represented. The stars represent the categories that are significantly different ($p < 0.05$).

As we have already stated, the stallion in group 1 regularly herded the mares. Herding is usually used to gather the mares and, in case of competition, drive them away. We therefore compared the dispersion of mares with and without the stallion using a Wilcoxon signed rank test for paired samples ($N = 684$ scans per condition regardless of the context), and found that in the absence of the stallion, the mares were significantly more dispersed throughout the day (Estimate = - 6.05, $t = - 8.797$, $df = 683$, $p < 0.001$; Fig. 8). When compared with the dispersion of group 2, we found that the dispersion of group 1 in both conditions was significantly greater (multiple comparisons after Kruskal-Wallis test: difference_{group 2 - with} = 167.69, difference_{group 2 - without} = 505.1, all $p < 0.05$; Fig. 8).

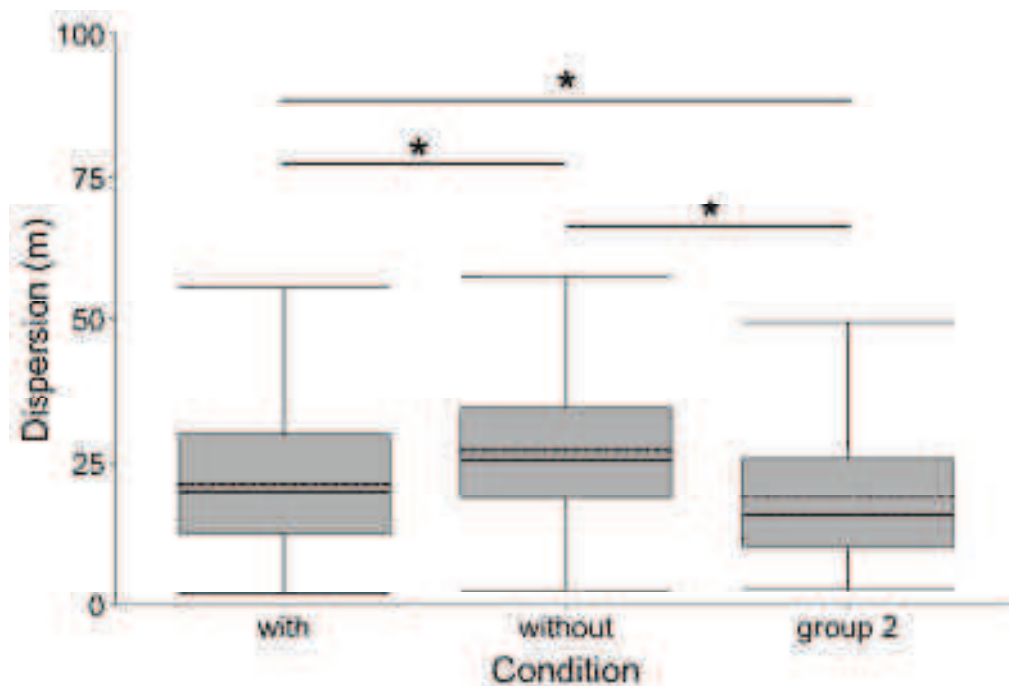


Figure 8 - Dispersion of the mares in group 1, with and without the stallion, and in group 2

The solid lines represent medians, 5th percentiles, and 95th percentiles while the dotted lines represent means. Outliers are not represented. Stars represent the categories that are significantly different ($p < 0.05$).

DISCUSSION

Our objective was to thoroughly detail the behaviour of stallions in family groups in order to characterize their role in collective decision-making processes. We found no evidence of leadership by stallions in the two groups of domestic horses. Initiations were unevenly distributed and stallions were not only among the less frequent initiators (6.5 and 5% of total initiations), but were also among the few individuals that failed to recruit the entire group. Stallions did not seem to exert any hidden leadership by accelerating the joining speed after their own departures as followers. Herding was only used by one stallion (group 1) and was rarely used to force mares to join collective movements (2 moves out of 46), rather serving to maintain group cohesion outside of collective movements. Finally, the removal of the stallion from group 1 helped to reveal his influence, as mares were more dispersed and joined more slowly during his absence. The number of followers was not affected. While neither stallion could be distinguished from mares in terms of leadership, their position and behaviour as a follower were qualitatively different in comparison to those observed in females.

These results support and reinforce the recent findings by Bourjade et al. (2015) in Przewalski horses, where no evidence of leadership was found at any step of the decision-making process in family groups. Regardless of sex, no single individual consistently moved first, elicited faster joining by group members or consistently travelled in a front position. In terms of initiation propensity or position during travel, our results are also in accordance with less recent and detailed studies in domestic horses, which did not find that stallions initiated more often or were followed more than mares (Tyler 1972; Welsh 1975; Berger 1977; Feh 2005; Krueger et al. 2014). Finally, in the Hartmann zebra, another equid species with a similar social organisation, Penzhorn (1984) and Joubert (1972) found what the latter called a “floating leadership” between adult mares and stallions. However, our results conflict with those of other studies, which reported that stallions led more often (Ebhardt 1954; Feist & McCullough 1976). It is difficult to compare our results since Ebhardt (1954) did not provide any detailed data, and Feist and McCullough (1976) did not give a value per group but a global percentage over the 67 observed groups. It is worth noting, however, that the latter described 23% of collective movements initiated by mares, suggesting quite a distributed leadership. As suggested by Bourjade et al. (2015) the main difference between the present findings and formerly published studies in horses might lie in the

interpretation of the data. Similarly, taking a closer look at the study of Schaller (1963) on mountain gorillas, the most cited example of consistent leadership in animal societies, is sufficient to realize that while the dominant male was described as the sole initiator, Schaller also reported that it did not hold the front position during travelling and was rapidly overtaken by other group members (confirmed by Romain, personal communication). As Bourjade et al. (2015) ask, what type of leader is an individual that often departs first but rarely leads the progression? In the gorilla, other group members were also reported to vocalise before departure, which may indicate their readiness to move (Stewart & Harcourt 1994). Is an individual the leader if he only moves when the group is ready? Another recurrently cited example of consistent leadership by males is the case of *Hamadryas* baboons (Kummer 1968) and mountain baboons (Byrne et al. 1990). These primates leave using a similar organisation to that seen in horses, and dominant males are reported to consistently lead their harem. However, a more careful reading of Byrne et al. (1990), for instance, reveals that females were reported to have initiated several times and also to have successfully influenced the dominant male after its initiation (Byrne et al. 1990). Although it is clear that individuals in these species do not play an equal role in collective movements, a thorough analysis of these studies debunks the myth of irremovable male leaders in polygynous systems.

The idea that stallions are group leaders may have been perpetuated by the existence of herding in their behavioural repertoire, specifically used to control the movement of others and notably females. The function of herding is to increase the distance between family members and male rivals, and to maintain group cohesion in general (Walther 1991; Feh 2005). Without inter-male competition, herding was likely to be less frequent than in a more natural context as found in our studied groups. However, it is fascinating to see that one stallion, even without competition, still performed herding on a daily basis. We only observed herding in group 1, which could be due to differences in stallion tolerance as well as differences in the dispersion of mares (i.e. mares in group 2 disperse less, without any intervention from the stallion). Herding was never used to trigger collective movements, but rather to maintain group cohesion by gathering the mares outside of collective movements. When it occurred before departure, it was used to bring the mares back to the group, and during collective moves it aimed to make late joiners move. In Przewalski horses, the more frequent herding was before departure, the faster the joining phase was (Bourjade et al. 2009).

Interestingly, in our case the joining process seemed to be longer when herding occurred during or just before collective movements. Herding that occurred after departure could be explained by the stallion intervening to speed up a slow joining process. Its intervention may have accelerated an already slow movement, but not enough to catch up on lost time. Herding that occurred before departure was performed in an attempt to bring back the mares that had progressively moved away from the group, which may have disturbed the preparatory phase and consequently slowed down the decision-making process. To fully understand the difference between our findings and those of Bourjade et al. (2009) it would be interesting to know if Przewalski stallions herded the primers (i.e. bringing them back to the group) or herded the rest of the group (i.e. pushing them towards the primers). In our case, the stallion may have expressed its lack of motivation for the upcoming movement by trying to bring the mares back to the group. By removing the influence of inter-male competition, we are indeed able to test the motivation of the stallion. Here, we have a biological system where one individual possesses in its behavioural repertoire a means to force others to do what he wants, either by driving them in the desired direction or by expressing its “veto” on the proposed direction. Several studies have classified such behaviour as a form of leadership in horses (Feist & McCullough 1976; Walther 1991; Krueger et al. 2014). But is an individual a leader if it uses coercive and aggressive behaviours? As highlighted by (Joubert 1972), the nature of true leader-follower relationships is allelomimetic (cf Scott 1958), with both animals responding to each other, but to an unequal degree.

Interestingly, Joubert (1972), like his peers (e.g. Eisenberg 1966) had already raised the question of precisely what is entailed by the term “leader”. Although he concluded on a “floating leadership” in mountain zebras, he was not satisfied, as “these various animals were only movement or activity initiators and not leaders in the true sense of the word”. Forty years later and even after numerous attempts to reach a consensus on terminology (Conradt & Roper 2005; King et al. 2009b; Petit & Bon 2010; Pyritz et al. 2011), the use of the term “leader” is still unsatisfactory. The term “leader” refers to a social role and supposes that individuals use their status to influence their conspecifics on what their next move should be (Eisenberg 1966; Bourjade et al. 2015). This concept is close to that of a keystone individual, defined by Modlmeier et al. (2014b) as “an individual that has a disproportionately large, irreplaceable effect on other

group members and/or the overall group dynamics relative to its abundance". Yet in many studies in which the term "leader" is used to qualify recurrent initiators or individuals that are at the head of progressions, very few provide data supporting the idea that these so-called leaders exert a greater influence than any other group members. To highlight the influence of such individuals, Modlmeier et al. (2014b) suggested removing the presumed "keystone" individual and observing the overall group dynamics. We had the opportunity to do so, and our study is the first to present such an experiment in a polygynous mammal in the context of collective decision-making. We found that mares were perfectly able to move collectively in the absence of the stallion, as the number of followers was not affected by the removal. On the other hand, joining duration was longer, a phenomenon that could be explained by the greater dispersion of individuals. Indeed, stallions may facilitate a fast joining process by maintaining a small-scale dispersion, as inter-individual distances are known to influence inter-individual responses (Ballerini et al. 2008; Ramseyer et al. 2009). The closer individuals are to the initiator, the faster they may respond. As suggested by Bourjade et al. (2009), stallions may also resolve motivational conflicts between group members by herding late joiners. As shown by the removal experiment and by the stable number of followers, mares always ended up following the movement. By speeding up the joining phase, the stallion simply speed up an event that was eventually going to happen. We can also confidently hypothesise that in group 2, the removal of the stallion would probably have had little effect as joining duration and dispersion were equal to or smaller than those seen in group 1, without any herding.

We have shown that stallions could not be distinguished from mares in terms of initiation propensity or recruitment, however their behaviour as followers was very distinctive in comparison. Both males were shown to hold the rear position from departure to arrival, more than it was expected by chance, and more often than mares. Such positioning of stallions has been reported in previous studies in horses and other ungulates (Klingel 1967; Joubert 1972; Tyler 1972; Reinhardt 1983; Walther 1991). By walking at the rear, monitoring the group may be more effective than by walking at the front. Interestingly, even in a domestic context with no predation and competition, both stallions in our study exhibited a greater monitoring behaviour than mares by performing pauses to look forwards or backwards. Stallions also paused more often to graze or to eliminate (i.e. marking behaviour) which had generally contributed to

maintaining their last position. The main specific role of the stallion in collective movements therefore seems to be the monitoring of its group by keeping the rear position and when necessary, playing the role of a catalyser, as shown by the stallion in group 1. This last role, however, is mostly an indirect consequence of the coercive gathering of mares outside movements rather than of a disproportional attraction. Although important, this “broom-wagon” role contradicts the glorious picture of stallions as the unique leader of their group. Since no data in the literature supports this popular idea, one might wonder if the persistence of such a misconception relies on the fact that the stallion is a metaphor of manliness and its associated attributes (dominant, possessive, protective). Finally, the terminology used to qualified polygynous systems may have played a role in conveying such androcentric interpretation. Value-laden terms such as “harem” suggest that females are passive resources owned by a “despotic” male (Fedigan 2001). It has now been acknowledged that this particular term is inappropriate for the actual behaviour of most polygynous species, yet the idea persists.

We are aware that these results suffer from some limitations due to the number of groups observed and the study context (i.e. captivity). However, it is important to note that the studied groups were representative of those of feral horses in terms of group size and that even if stallions had no competitor, their behaviour was similar to that of stallions observed in feral population. Moreover, the simplification of the system (i.e. no competition or predation) coupled with a removal experiment allowed us to highlight the exact role played by stallions during collective decision-making. This role has been preserved through evolution, even in a domesticated species. Our work supports Bourjade et al.’s (2009) statement about the concept of leadership and stresses the fact that no study has so far quantitatively demonstrated that stallions or dominant males of polygynous systems exert a consistent leadership over their group. Many people approach the study of collective decision-making processes in animal societies as if it will provide us with nature’s true blueprint of human nature (Fedigan 2001). However, by concentrating on just one aspect of collective dynamics (i.e. initiation or front position) without studying recruitment processes before and after departure and their outcome, scientists perpetrate an incomplete story and prevent us from uncovering the hidden mechanisms underlying collective decisions in animal societies.

ACKNOWLEDGEMENTS

We would like to thank Brigitte Laurent and Alain Palanchon for giving us access to their horses. We are also grateful to our trainees Valentin Julien, Tristan Juette, Lauriane Faraut, Marjory Thomas, Florence Gaime, Sébastien Kirrcherr, Noémie Capelle, Léna Lapique, Virginie Nierat and Victor Fuhrer for their valuable help with data collection. This work was financially supported by the Foundation des Treilles, David et Alice van Buuren, de Meurs-François and the Groupement de Recherche en Ethologie (2822).

CONCLUSION CHAPITRE 6

Il s'agit à ma connaissance de la première étude quantitative et approfondie s'intéressant spécifiquement au rôle du mâle unique d'un système polygyne durant les déplacements collectifs. J'ai montré au cours de cette étude que l'étalon loin de tenir le rôle de leader n'est pas pour autant un individu comme les autres. Le choix de sa position et les comportements qu'il adopte durant le déplacement traduisent son rôle de surveillant du groupe, rôle qui a su se maintenir au-delà du processus de domestication. L'utilisation d'une expérience de retrait nous a également permis de mettre en évidence un rôle de catalyseur, de par le maintien de la cohésion du groupe. Il est intéressant de faire le parallèle avec les deux chapitres précédant qui ont montré que l'état de dispersion jouait un rôle prépondérant dans la réactivité des individus à l'initiation. En réduisant les distances interindividuelles régulièrement, il augmente la probabilité qu'au moment d'une initiation le groupe soit dans un état favorable à une adhésion rapide. Le rôle donc de l'étalon peut-être particulièrement important en cas de conflits motivationnels entre les membres du groupe. Bien qu'important, ce rôle n'est cependant pas celui d'un leader, et qui plus est, est intermittent puisqu'il dépend de l'état de cohésion du groupe.

CHAPITRE 7

Discussion générale

Discussion Générale

1. Résumé des résultats

Au cours de ce travail, j'ai cherché à mettre en évidence les processus décisionnels qui sous-tendent les déplacements collectifs chez le cheval domestique. Dans un premier temps j'ai étudié l'influence des caractéristiques individuelles sur la distribution des relations sociales puis l'importance de ces deux aspects sur l'organisation des déplacements. J'ai ensuite cherché à comprendre quel était l'impact de la période précédant l'initiation sur la dynamique d'adhésion à l'aide à la fois des données observées et de modèles multi-agent. Enfin, je me suis intéressée au rôle particulier de l'étalon dans les déplacements collectifs dans le but de quantifier précisément son rôle. Le tableau VII.1. présente les résultats principaux obtenus dans ce travail de thèse ainsi que l'ordre dans lequel je les discuterai.

Tableau VII.1 – Récapitulatif des principaux résultats

Aspects étudiés	Résultats (effet)	Article
Affinités	Similarité de personnalité et de rang hiérarchique	1
Initiation	Distribuée Audace/Indépendance sociale Position périphérique en direction du futur déplacement	1, 2 & 4 1 & 2 2
Succès / Vitesse d'adhésion	Pas d'influence des caractéristiques de l'initiateur Influence de la dispersion et du nombre d'individus à l'avant du groupe Processus mimétique basée sur les distances	1 & 2 2 & 3 3
Ordre d'adhésion et Succession	Influence de la personnalité sur le rang de départ Influence des affinités et similarité de rang hiérarchique Influence des proximités spatiales au moment du départ	1 & 2 2 & 3 2 & 3
Période pré-départ	Orientation progressive Augmentation du niveau d'activité Rapprochement à la future zone Organisation spatiale en fonction du futur rang d'adhésion.	2
Rôle de l'étalon	Pas d'influence particulière sur le recrutement Comportements de vigilance : rôle de surveillant Maintien de la cohésion : rôle de catalyseur	4

La distribution des affinités chez le cheval

Dans le premier chapitre, j'ai montré que la distribution des préférences sociales au sein d'un groupe de juments n'était pas le fait du hasard et pouvait être expliquée par la similarité des individus en terme de rang hiérarchique et de personnalité. Plus les individus avaient des rangs hiérarchiques et des scores de personnalité similaires, plus le temps passé à proximité était important ; un phénomène appelé assortativité (i.e. *assortativity* ou *assortative mixing* en anglais) ou homophilie. L'effet de la dominance sur la distribution des affinités peut être expliqué par la différence d'intensité des agressions en fonction de la différence de rang des protagonistes. En effet, celles-ci peuvent être plus intenses lorsque les individus présentent des rangs hiérarchiques éloignés, incitant les individus à choisir la compagnie d'individus de rangs proches ou du moins à éviter les individus de rangs éloignés. Une telle organisation des relations affiliatives en fonction de la hiérarchie avait déjà été mis en évidence chez le cheval domestique (Wells & Goldschmidt - Rothschild 1979; Kimura 1998; Heitor et al. 2006a,b) et chez d'autres espèces (cerf élaphe, *Cervus elaphus*: Appleby 1983; macaque rhésus, *Macaca mulatta*: de Waal 1991; suricate, *Suricata suricatta*: Madden et al. 2011; babouins chacma, *Papio h. ursinus*: Seyfarth et al. 2014, Carter et al. 2015). La distribution des affinités en fonction des similarités de personnalité est un résultat plus novateur car encore rarement mis en évidence dans les sociétés animales. En effet, une telle organisation a été jusqu'ici mise en évidence uniquement chez une espèce de poisson (guppy, *Poecilia reticulata* : Croft et al 2009), une espèce d'oiseau (mésange charbonnière, *Parus major* : Aplin et al. 2013) et deux espèces de primates (babouin chacma : Seyfarth et al. 2014 ; Carter et al. 2015 ; chimpanzés : Massen & Koski 2014) et jamais chez une espèce d'équidés. Dans chacune de ces études, l'audace (i.e. *boldness* en anglais) avait un impact sur la distribution et l'intensité des liens entre les individus. Par exemple, chez les chimpanzés, il a été suggéré que l'homophilie basée sur la personnalité permettrait une meilleure coopération et coordination des individus dans un contexte de défense contre un prédateur ainsi qu'une meilleure répartition des coûts (Massen & Koski 2014). En effet, des individus *audacieux* n'auraient *a priori* pas d'avantage à s'associer avec des individus *timides* dont la stratégie anti-prédatrice est très différente de la leur. Chez le cheval, et dans le contexte des déplacements collectifs, l'homophilie sur la base de la personnalité pourrait permettre aux individus *audacieux* de s'éloigner du groupe tout en maintenant un certain degré de proximité sociale avec d'autres

individus (i.e. les individus sont plus indépendants mais ne sont pas asociaux). Dans un contexte plus naturel, on pourrait émettre l'hypothèse que les individus *audacieux* peuvent maintenir *via* leurs affinités homophiles, les avantages du nombre et de la vigilance partagée tout en explorant leur environnement. L'ubiquité de l'homophilie, qu'elle soit basée sur les caractéristiques citées ci-dessus ou bien sur d'autres comme l'âge (Seyfarth et al. 2014) ou l'état reproducteur (Sundaresan et al. 2007), suggère qu'elle procure certains avantages sélectifs. Comme suggéré par Hartl et al. (2015) dans une étude sur la stabilité des amitiés chez les adolescents, la dissimilarité peut créer des conflits et augmente la probabilité de rupture des liens. Le même parallèle peut-être fait pour les animaux : la stabilité d'une dyade ou d'un groupe est plus élevée si les individus partagent des caractéristiques similaires car les risques de conflits d'intérêts sont ainsi diminués.

Une des conséquences de l'homophilie est la distribution hétérogène des relations sociales et la formation de sous-groupes (Brent et al. 2011). En résulte une homogénéité locale (intra-clique) bien qu'au niveau global le groupe soit composé d'individus hétérogènes. De cette fragmentation du groupe et de cette hétérogénéité interindividuelle peuvent émerger des niches sociales au sein desquelles les individus d'un même sous-groupe vont adopter un rôle social particulier (Bergmüller et Taborsky 2010). Par exemple dans un contexte de dispersion d'une espèce ou d'exploration de l'environnement par un groupe, les individus *audacieux*, plus explorateurs et socialement plus indépendants seront plus à même d'adopter le rôle de pionniers en se dirigeant vers de nouvelles zones. Les individus *timides*, attirés par la présence des individus *audacieux*, peuvent alors explorer ces zones et permettre l'augmentation de la taille de la population (Cote et al. 2011) ou la cohésion du groupe (Michelena et al. 2009). Le même schéma peut être utilisé pour décrire les déplacements collectifs, avec les individus les plus *audacieux* adoptant le rôle d'initiateurs et les individus les plus *timides* maintenant la cohésion du groupe car suivant les *audacieux*. Un résultat que j'ai pu mettre en évidence dans les deux premiers chapitres.

L'identité des initiateurs

Tout au long des différents chapitres, j'ai montré que chez le cheval domestique, les initiations des déplacements collectifs n'étaient pas le fait d'un seul individu. Tous les individus ou presque de chaque groupe ont été observés initiant au moins un déplacement collectif. Chaque individu a donc eu la possibilité de « proposer » un départ, suggérant un partage des décisions chez cette espèce, du moins sur l'ensemble des événements. Ce résultat est confirmé par les études précédentes chez les chevaux féroces (Krueger et al. 2014) mais aussi chez des espèces proches comme le cheval de Przewalski (Bourjade et al. 2009 ; 2015) ou le zèbre de plaine (Fischhoff et al. 2007). Si tous les individus pouvaient initier un déplacement, la distribution de ces initiations n'était pas pour autant homogène. En effet, seuls certains individus dans chacun des groupes avaient une propension d'initiation supérieure à l'aléatoire tandis que les fréquences du reste du groupe étaient égales ou inférieures à ce que prédisait le hasard. L'initiateur le plus fréquent cumulait entre 19% et 50% des initiations (groupe A : 19% ; groupe B sans étalon : 33% ; groupe B avec étalon : 39% ; groupe C : 50% ; groupe D : 33%). Deux hypothèses peuvent être évoquées pour tenter d'expliquer cette distribution : 1) des différences interindividuelles préexistantes à la formation des groupes font qu'il y a des bons et des mauvais initiateurs (correlational model ; Chase, 1980), 2) un processus auto-organisé est à l'œuvre et est basé sur des mécanismes de renforcement : plus j'initie, plus ma probabilité d'initier augmente et celles des suiveurs diminuent (i.e. équivalent au système « *winner-looser* » pour la formation de la hiérarchie; Bonabeau et al. 1999). Cependant, il est important de mentionner que Bonabeau et al. (1999) ont proposé que les deux hypothèses puissent coexister et expliquer les rangs hiérarchiques. De la même manière pour les initiations, des différences préexistantes, mêmes faibles, peuvent être à l'origine de légères différences dans la propension à initier que les mécanismes de renforcement amplifient au fur et à mesure des initiations. La question des paramètres influençant cette propension à initier s'impose tout naturellement. Dans les deux premiers chapitres j'ai montré que cette propension à initier pouvait être expliquée par la personnalité des individus. Plus les individus étaient socialement indépendants et peu peureux, plus ils avaient une forte propension à initier. Ce lien entre personnalité et propension à initier a pu être mis en

évidence dans d'autres taxons comme les araignées (e.g. Riechert & Jones 2008), les poissons (e.g. Harcourt et al. 2009; Cote et al. 2010), les oiseaux (e.g. Kurvers et al. 2009) ou les animaux de rente (Michelena et al. 2010; Ramseyer et al. 2009a,c). Il est certain que la capacité d'un individu à s'éloigner du groupe, du moins temporairement, est un élément déterminant de sa propension à initier puisque c'est la définition même de ce comportement. Comme suggéré par Dumont et Boissy (2000) la motivation d'un individu à vouloir se déplacer vers une nouvelle zone rentre directement en conflit d'intérêt avec la nécessité de rester près des autres. Par conséquent, les individus les moins indépendants socialement sont peu susceptibles d'initier un mouvement collectif (Pike et al. 2008 ; Aplin et al. 2014 ; Conradt et al. 2009). Enfin, si l'on se place dans un contexte plus naturel, l'initiation peut être vue comme un comportement comportant des risques puisqu'il implique de se détacher du groupe, et donc d'augmenter sa probabilité d'être pris pour cible par un prédateur (Landeau & Terborgh, 1986). L'audace étant associée à une prise de risque plus importante notamment face aux prédateurs (i.e. inspection et défense), il est alors rationnel que les individus *audacieux* soient les individus qui initient le plus fréquemment.

Les études précédentes sur les chevaux ont souvent fait état d'un effet de la séniorité, dépendante de l'âge ou du rang hiérarchique, sur la propension à mener le groupe (Tyler 1972 ; Feist & McCullough 1976 ; Berger 1977 ; Krueger et al. 2014). Il est possible qu'en milieu naturel, les individus les plus âgés possèdent une meilleure connaissance de l'environnement et qu'ils soient ainsi plus susceptibles de faire des meilleurs choix écologiques (McComb et al. 2003). Dans les groupes que j'ai étudiés, les juments fréquemment initiatrices étaient parmi les plus âgées mais cet effet était relativement limité en comparaison de celui de la personnalité. De plus, chez les zèbres, la propension à initier est également liée à l'état reproducteur (Fischhoff et al. 2007), les juments allaitantes étant plus souvent en tête notamment lors des déplacements vers un point d'eau. Dans notre cas, la variabilité entre les individus en termes d'état reproducteur et la surface relativement faible sur laquelle les individus évoluaient ne nous a pas permis de vérifier cette hypothèse. En effet, des états réversibles tels que l'état de satiété ou l'état reproducteur peuvent impacter la propension à initier en modulant les besoins énergétiques et par conséquent la motivation des individus. Il serait donc intéressant de confronter la personnalité à ces paramètres plus variables au cours du temps afin de pouvoir appréhender plus finement le phénomène d'initiation.

Chez les poissons par exemple, la personnalité est un bon prédicteur de l'initiation sauf lorsque les individus sont dans des états de satiété différents (Nakayama et al. 2012). Il est en tout cas certain que la propension à initier repose en partie sur des différences dans les seuils de réactivité aux stimuli environnementaux et internes au delà desquels les individus se mettent en mouvement. Ces différences de seuil reposent sur les différences interindividuelles qui peuvent être renforcées par des mécanismes auto-organisés (Petit & Bon 2010 ; Bonabeau et al. 1999). L'utilisation d'expériences où les différences interindividuelles ont été mesurées avant la formation du groupe et où les initiations sont observées depuis le premier jour pourraient permettre d'observer cet éventuel phénomène de renforcement à l'œuvre.

Parce que l'initiateur est le premier signe remarquable du déplacement collectif ou parce que sa position à l'avant-garde laisse penser qu'il mène le groupe, cet individu est très souvent qualifié de leader et supposé détenir un statut social particulier. Par conséquent, nombreuses sont les études qui ont cherché à identifier parmi les caractéristiques de cet individu celle qui expliquait pourquoi les autres membres du groupe le suivaient. Et là repose le premier piège lié à ce mot chargé de sens, car il suggère que l'initiateur, ainsi nommé leader, est toujours suivi rapidement et par l'ensemble du groupe. Or, les preuves s'accumulent que les tentatives de départ peuvent échouer, incitant l'initiateur à faire demi-tour, ou que ces initiations peuvent être suivies très lentement (Petit & Bon 2010). La très récente étude de Bourjade et al. (2015) sur les chevaux de Przewalski montre qu'aucun individu ne peut être qualifié de leader à aucun moment du processus décisionnel car aucun ne semble avoir une influence plus importante sur les différents stades de la prise de décision. Celle-ci est en effet largement partagée par les membres du groupe. Mes résultats s'inscrivent dans la continuité de ces travaux puisque la rapidité des déplacements n'a pu être expliquée par les caractéristiques de l'initiateur. Tous les initiateurs ont été à l'origine de déplacements longs et courts, ce qui suggère que la dynamique d'adhésion ne repose pas sur leur identité mais sur la réponse des suiveurs. La plupart des études s'intéresse au nombre de suiveurs comme indice du succès de l'initiateur, cependant dans notre cas plus de 90% des déplacements était suivi par l'ensemble du groupe. Ceci peut nous amener à penser que l'initiation n'a lieu que lorsque le groupe est dans un état particulier. L'étude de la période précédant le départ et des comportements qui y sont

exprimés semble nécessaire pour mieux comprendre la réponse (i.e. rapide ou lente) des suiveurs à l'initiation.

1. Les déterminants de la dynamique de départ

Au cours de ce travail de thèse, j'ai montré que la vitesse d'adhésion chez le cheval domestique reposait essentiellement sur le positionnement spatial des individus avant le départ de l'initiateur. Dans le chapitre 4 (article 2), la rapidité à laquelle les individus réagissent est influencée par le nombre d'individus à l'avant du groupe et par la dispersion à la fois au départ et avant l'initiation (i.e. 30 et 60mn avant). Ce regroupement à l'avant-garde du groupe joue probablement différents rôles. Tout d'abord, il est évident que le regroupement à l'avant diminue les distances interindividuelles et donc la dispersion, du moins localement. Ainsi chez différentes espèces, il a été montré que plus il y avait d'individus à proximité immédiate de l'initiateur, plus le nombre de suiveurs était important (Ramseyer et al. 2009b,c), suggérant un effet des interactions locales (Camazine et al. 2001). Il est aussi possible que l'adoption d'une position en avant par certains individus joue le rôle d'un recrutement passif indiquant au reste du groupe leur motivation à se déplacer dans une direction spécifique. Mes résultats confirment ceux d'études précédentes chez les primates (Leca et al. 2003 ; Sueur & Petit 2008), les oiseaux (de Schutter 1997 ; Ramseyer et al. 2008), les vaches (Ramseyer et al. 2009a) et les moutons (Ramseyer et al. 2009c) chez qui, la dispersion est négativement liée à la vitesse d'adhésion ou au nombre de suiveurs. Mon travail apporte des informations supplémentaires sur l'effet de la distribution spatiale des individus, en montrant que les chevaux ne se positionnent pas aléatoirement dans l'espace, et que ce positionnement est lié à leur futur rang d'adhésion. Ainsi, l'initiateur se trouve parmi les trois individus les plus à l'avant du groupe 70% à 90% du temps. Que la position facilite la probabilité de partir en premier (Dyer et al. 2009) ou bien qu'elle soit le résultat d'une motivation plus forte, il est certain qu'elle n'est pas le fait du hasard. Ce positionnement affecte aussi les suiveurs qui partent d'autant plus tôt (du point de vue de leur rang d'adhésion) s'ils sont proches de l'avant du groupe. La première hypothèse est qu'en étant loin du front du groupe, les individus sont également loin de l'initiateur, ce qui diminue leur probabilité de réagir au stimulus que représente l'initiation. L'autre hypothèse est que les individus qui restent

en arrière, sont moins motivés par la perspective du déplacement, leur faible motivation s'exprimant par leur positionnement spatial éloigné et se répercutant sur leur rang d'adhésion.

Cet effet de la distance sur la dynamique d'adhésion n'est pas sans rappeler les modèles de Ballerini et al. (2008) et Inada (2000) qui soulignent l'influence de la distribution spatiale des individus sur la dynamique collective. Dans ces deux études, le comportement collectif d'oiseaux ou de poissons a pu être modélisé à l'aide de règles locales simples basées notamment sur la distance topologique (i.e. plus proche voisin) ou la distance métrique entre les individus. Dans ces systèmes, numériques et biologiques, l'information se transmet de proche en proche de l'avant vers l'arrière, qu'il s'agisse de l'attaque d'un prédateur ou du mouvement des individus à l'avant. Dans le même état d'esprit et au vu des précédents résultats dans les groupes que j'ai étudiés, j'ai voulu explorer la possibilité de reproduire la dynamique d'adhésion à l'aide de règles locales simples basées sur la disposition spatiale. L'originalité de ce travail par rapport aux travaux cités ci-dessus est que nous travaillons sur un système de très petite taille ($N = 9$) et qu'il y a une notion d'objectif. Cette notion d'objectif, comparable à des mouvements de type migratoire ou de délocalisation du nid chez d'autres espèces, influence inévitablement la dynamique collective, avec par exemple, un positionnement particulier par rapport à l'objectif. Le modèle minimal que j'ai présenté dans ce travail de thèse se base sur une propension à initier qui décroît proportionnellement avec la distance à l'objectif et une probabilité de suivi qui se base sur le nombre d'individus en mouvement et les distances (Chapitre 5 – Article 3). Bien que ce modèle ne reproduise pas de manière satisfaisante les données observées et notamment les latences du groupe le plus lent, cette première version et les analyses préliminaires qu'il a nécessitées nous apportent déjà de nombreuses informations. En effet, au vu de la distribution des temps de départ interindividuels, il est certain que nous avons à faire à un processus mimétique qui repose sur le nombre d'individus partis : plus le nombre d'individus en mouvement augmente, plus la probabilité de départ des individus stationnaires augmente. Ces résultats, démontrés ici pour la première fois chez un équidé, corroborent et s'ajoutent aux précédentes études, notamment chez les primates (Meunier et al. 2006 ; Petit et al. 2009 ; Gautrais 2010 ; Sueur et al. 2009 ; Strandburg-Peshkin et al. 2015) et les moutons (Michelena et al. 2010 ; Gautrais et al. 2007 ; Pillot et al. 2011) et vont à l'encontre de l'hypothèse de Conradt et Roper (2005) qui suppose

que le consensus dans les grands groupes serait atteint *via* des processus auto-organisés tandis qu'il reposerait sur la communication directe dans les petits groupes. Il est maintenant démontré chez plusieurs espèces et communément accepté que les deux processus peuvent coexister chez une même espèce (Petit & Bon, 2010) et mes résultats renforcent cette perspective. L'originalité de ce travail, qui en fait aussi sa difficulté, réside dans le fait que je recherche des lois génériques qui transcendent les différences intergroupes. Contrairement aux études sur les primates qui utilisent le plus souvent les données empiriques d'un seul groupe ou celles sur les moutons dont le dispositif expérimental permet d'éliminer l'influence de certains paramètres (i.e. environnement, âge), j'ai dans mon cas, deux groupes évoluant dans des espaces différents et composés d'individus d'âges différents. De plus, les deux groupes étudiés présentent indéniablement une dynamique de suivi différente, un groupe étant plus lent que l'autre. Trois hypothèses peuvent expliquer cette différence : 1) Les individus qui composent les groupes ont des capacités d'imitation différentes, 2) les liens entre les individus sont différents (e.g. différences de motivation) et 3) les deux groupes sont structurellement différents (e.g. cohésion). Au vu des différences de dispersion ainsi que de la capacité des juments du groupe lent à adhérer rapidement lorsque le groupe est compact, il est fort probable que ces différences intergroupe soient liées à la structure plus ou moins lâche du groupe. De plus, les juments de ce groupe lent sont les mêmes qui ont fait partie de l'expérience du retrait de l'étalon et qui ont réalisé des déplacements très rapides en sa présence ainsi qu'une dispersion plus faible. Ces juments ne semblent donc pas avoir une capacité d'imitation différente des autres chevaux étudiés.

Le principe de parcimonie nous incite à passer par l'étape du modèle minimal et à vérifier les possibles aspects de la dynamique qu'il ne reproduit pas, et ce, avant de complexifier le modèle. Dans le modèle que j'ai présenté, il a été supposé que tous les individus étaient équivalents et qu'ils étaient au moment du départ, aléatoirement distribués. Or il est évident que les individus sont intrinsèquement différents et n'entretiennent pas les mêmes relations les uns avec les autres. En effet, j'ai montré dans les deux premiers chapitres, que l'initiation n'était pas anonyme et qu'elle reposait notamment sur les différences de personnalité. J'ai également montré que les relations sociales influençaient l'ordre d'adhésion ainsi que l'organisation spatiale au moment du départ. Plus les liens entre les individus sont forts, plus la fréquence de proximité temporelle et spatiale est importante. Ces résultats nous suggèrent donc une modulation

de l'influence de la distance interindividuelle par ces caractéristiques sociales et individuelles. La difficulté réside une fois encore dans l'implémentation de cette modulation. Outre la forme mathématique qu'elle peut prendre, elle peut aussi s'appliquer à différents niveaux. Par exemple l'effet des relations sociales peut s'appliquer au niveau de l'organisation spatiale avant le départ, les individus cherchant à maintenir une certaine proximité avec les individus qu'ils préfèrent, et ne plus jouer au moment de l'adhésion. Le contraire est également possible. En conclusion, le travail de modélisation présenté ici est loin d'être terminé et nécessite encore un long travail d'exploration des données pour mieux définir les conditions initiales du système et saisir au mieux le jeu des différents paramètres dans la dynamique collective.

Le rôle de la période précédant le départ

Au cours de ce travail, j'ai montré que le phénomène collectif dépasse le seul déplacement. En effet, le départ de l'initiateur est précédé par une période durant laquelle les individus expriment une série de comportements spécifiques. En comparant cette période pré-départ à des périodes témoins, j'ai pu montrer en effet que l'augmentation de l'activité du groupe et du nombre d'individus orientés dans une même direction est spécifique à cette période pré-départ. Deux hypothèses sont possibles : 1) ces variations facilitent le départ (i.e. la cause) et les initiations n'ont lieu que lorsque le groupe est dans cette configuration particulière, 2) ces variations sont liées à un phénomène de préparation au départ et sont donc l'anticipation du départ imminent (i.e. la conséquence : les individus savent qu'ils vont partir et où ils vont aller). Au vu des résultats que nous avons obtenus, il est difficile de trancher entre les deux hypothèses. Tout d'abord parce que l'orientation et l'activité du groupe avant le départ ne se sont pas révélées significativement influentes sur la vitesse d'adhésion. Or, s'il s'agissait de comportements préparatoires, on pourrait s'attendre à ce que le recrutement soit plus efficace avec l'augmentation du nombre d'individus bien orientés et actifs, comme cela a été montré chez les moutons et les vaches (Ramseyer et al. 2009a,c). D'un autre côté, les groupes montraient un rapprochement progressif à l'objectif, une concentration à l'avant du groupe ainsi qu'un positionnement spatial spécifique à leur rang d'adhésion, ce qui pourrait suggérer que le groupe, ou du moins certains individus, avait déjà pris la décision d'aller dans une certaine direction. Chez les abeilles, le signal flûté (i.e. *piping*

signal en anglais) émis par certaines exploratrices (i.e. *scouts*) peut être vu comme une préparation car il stimule le reste de la colonie en incitant les individus à réchauffer leurs muscles alaires (Visser & Seeley 2007; Rittschof & Seeley 2008). De la même manière, le positionnement des babouins en périphérie pour indiquer leur direction préférée peut être vu comme une préparation auto-organisée, du moins au moment de quitter le site de repos (Kummer 1968 ; récemment modélisée par Strandburg-Peshkin et al. 2015). En revanche, chez les fourmis il n'y a pas de phase préparatoire et la décision d'exploiter une ressource alimentaire avant une autre se fait pendant l'exploration de l'environnement (Detrain et al. 1999). Chez le cheval, la distinction entre pré-départ et départ est très ténue car il n'y a pas de rupture qualitative entre ces deux phases (i.e. stationnaire *versus* mouvement), tout au plus une transition (i.e. une accélération). Il semblerait en effet qu'il y ait plutôt un continuum, qui est en grande partie lié à l'écologie de cette espèce (i.e. herbivore terrestre) qui s'alimente en se déplaçant. En effet, comme indiqué précédemment, les chevaux marchent déjà vers la future zone d'arrivée avant l'initiation. La mise en mouvement a donc déjà eu lieu même si celle-ci est très lente (bien plus lente que dans la phase d'adhésion). Deux conclusions peuvent être avancées à ce stade de ma réflexion : 1) la décision, qu'elle soit individuelle ou collective, a sans aucun doute lieu avant l'initiation chez le cheval mais comme cela a déjà été suggéré chez d'autres espèces (Sueur et al. 2010b) la distinction entre départ et pré-départ, si elle facilite le travail du scientifique, n'est pas nécessairement biologiquement signifiante pour l'ensemble des espèces sociales. Aujourd'hui, le développement de la technologie permet de relever la position spatiale des individus avec précision et en continu (i.e. GPS ou logiciel de tracking vidéo). L'utilisation d'une telle technologie permettrait de déterminer s'il existe une réelle distinction entre période pré-départ et départ. En revanche, de tels systèmes ne permettent pas de relever des comportements tels que les vocalisations ou les comportements de contrôle (i.e. *monitoring*) et devront être nécessairement complétés par des observations directes pour embrasser l'ensemble du processus décisionnel.

Le rôle de l'étalon dans les groupes familiaux

La dernière étape de mon travail de thèse a consisté à quantifier précisément le rôle de l'étalon dans le contexte des décisions collectives. Cette étude a été pensée

notamment en réaction à la citation systématique de certains systèmes polygynes (i.e. le dos-argenté chez le gorille ; Schaller 1963) comme preuve que le leadership personnel existait chez les animaux. Le problème ici n'est pas tant que le leadership unique existe ou non dans la nature, c'est que ces exemples ne reposent sur aucune donnée quantitative. Chez les équidés, la quantité d'informations disponibles est déjà plus conséquente mais ces dernières sont généralement indirectes, les études ne s'intéressant pas spécifiquement au rôle de l'étalon mais à la dynamique générale des groupes familiaux (Bourjade et al. 2015 ; Krueger et al. 2014). Au cours de l'article 4 (chapitre 6), je me suis donc attachée à quantifier le comportement de l'étalon au cours des déplacements collectifs. La relation leader – suiveur implique une relation de type allélomimétique (Scott 1958) où les individus s'influencent mutuellement mais avec un degré différent. Pour pouvoir qualifier un individu de leader, il faut donc pouvoir mettre en évidence que son comportement, plus que celui des autres, module effectivement la dynamique collective de son groupe. Or, nombreuses sont les études qui qualifient de leader l'individu qui initie ou marche en tête des déplacements ou parvient à recruter des individus (Dumont et al. 2002 ; Fischhoff et al. 2007 ; King et al. 2008 ; Peterson et al. 2002 ; Boinski & Garber 2000 ; Leca et al. 2003 ; Byrne et al. 1990). Il s'agit certes d'un des pré-requis pour parler de leadership mais en aucun cas une preuve que cet individu prend la décision pour le groupe ou l'influence. On attend d'un leader que lorsqu'il initie, il recrute plus efficacement les membres du groupe que lorsqu'il part en tant que suiveur, que son départ accélère l'adhésion et que durant la progression il maintienne une position de tête afin de diriger la direction du mouvement. Dans le chapitre 6, j'ai montré qu'aucune de ces conditions n'était remplie par les étalons. Ces derniers initient peu, ne réussissent pas toujours à recruter l'ensemble du groupe et n'accélèrent pas le processus lorsqu'ils partent en tant que suiveur. Enfin, dans 60 et 80% des déplacements, ces étalons partent et arrivent parmi les trois derniers individus, suggérant qu'ils privilégient plutôt une position d'arrière-garde. Au regard de ces résultats, les étalons ne peuvent se voir attribuer le statut de leader. S'ils ne peuvent être distingués des juments par leur propension à initier ou à recruter, en revanche, leur comportement en tant que suiveur n'en était pas moins différent. Comme décrit ci-dessus, les étalons adoptent une position arrière beaucoup plus fréquemment que n'importe quelle jument, un comportement qui a été décrit dans des précédentes études chez les chevaux et chez d'autres ongulés (Klingel 1967 ; Joubert 1972 ; Tyler 1972 ;

Reinhardt 1983 ; Walther 1991). Cette position arrière est notamment supposée faciliter la surveillance du groupe. De manière intéressante et malgré le contexte domestique, les deux étalons du groupe ont présenté un comportement de vigilance important en effectuant régulièrement des pauses pour regarder notamment devant et derrière eux.

Chez les équidés et certains primates, l'utilisation du comportement de conduite par les mâles (i.e. *herding* en anglais) et son inclusion dans la définition du leadership (Feist & McCullough 1976 ; Walther 1991 ; Krueger et al. 2014) ont également pu participer à la persistance de l'idée que le mâle était le leader de son groupe. Cependant, comme souligné par Joubert (1972), l'utilisation de comportements coercitifs ne devrait pas être intégrée à la définition du leadership ou du moins ne devrait pas être confondus avec un leadership par initiation, puisque la coercition implique des mécanismes de recrutement radicalement différents. Le consensus dans ce cas-là n'est pas recherché et la décision ne peut donc pas être considérée comme collective. Dans mon étude, seul un étalon a fait l'usage du comportement de conduite, et rarement durant ou avant un déplacement (13% des évènements). L'utilisation de ce comportement a surtout été observé en dehors de tout contexte de déplacement collectif, pour rassembler les juments, et n'a jamais déclenché d'initiation. La faible fréquence de ce comportement par rapport à d'autres études (Feist & McCullough 1976) peut être expliquée par l'absence de compétition intergroupe. En revanche, cela nous permet aussi de rendre compte que le comportement de conduite, en dehors de ce contexte de compétition, est rarement utilisé par l'étalon pour imposer une direction, un comportement qui aurait pu être apparenté à du leadership ou à du despotisme. Les rares interventions de l'étalon avant ou durant les déplacements avaient pour but de ramener une jument vers le groupe ou de pousser une retardataire. Comme suggéré par Bourjade et al. (2009), un tel comportement pourrait permettre de résoudre les conflits motivationnels entre les juments en accélérant le processus d'adhésion ou en tentant d'empêcher le départ. Cette hypothèse a été confirmée par l'expérience du retrait de l'un des étalons. En effet, si le nombre de suiveurs n'a pas été affecté par son absence, environ 50% des déplacements collectifs enregistrés dans ce contexte se sont avérés grandement ralentis. Un tel résultat peut-être expliqué par l'absence des comportements de conduite et l'augmentation de la dispersion du groupe. En écho avec les résultats des études des chapitres précédents, le retrait de l'étalon suggère à nouveau que la disposition spatiale des individus affecte grandement la dynamique collective. De plus, l'absence de conduites par l'étalon du

deuxième groupe peut potentiellement être expliquée par la cohésion importante du groupe et la rapidité des déplacements. L'étalon n'aurait alors pas eu besoin d'intervenir puisque la cohésion du groupe se maintenait sans son intervention. Il est également possible que l'expression des comportements de conduite soit modulée par des différences de tolérance entre les étalons vis-à-vis de la dispersion des juments.

En conclusion, le rôle de l'étalon, loin d'être celui d'un leader, s'apparente plutôt à celui d'un surveillant. Ces deux rôles peuvent difficilement être tenus simultanément puisqu'ils nécessitent une position diamétralement opposée. Le comportement de l'un des étalons nous suggère également que ces derniers peuvent jouer le rôle de catalyseur, *via* le maintien d'une faible dispersion qui permet une meilleure transmission d'information au travers des interactions locales. L'expression de ce rôle dépend cependant de l'état de dispersion du groupe et n'est pas systématiquement nécessaire à une adhésion rapide, les juments étant parfaitement capables d'atteindre rapidement un consensus. Enfin l'utilisation du comportement de conduite par l'un des étalons, même si elle est peu fréquente, nous laisse entrevoir un système hybride à mi-chemin entre décision partagée et décision non-partagée (i.e. démo-despo ?). Lors de conflits motivationnels entre les individus, conflits qui se traduisent par une adhésion ralentie et une dispersion augmentée, l'étalon peut servir d'arbitre et utiliser la conduite pour résoudre ces conflits. Sa décision peut être arbitraire si elle se base sur sa propre motivation à se déplacer ou plus objective si elle se base sur le ratio «juments en mouvement – juments stationnaires ».

Ce travail fournit pour la première fois une étude approfondie du rôle de l'étalon dans les décisions collectives mais soulève également la problématique de l'utilisation de termes lourds de sens, comme le mot « leader », pour décrire et qualifier le comportement des animaux. On peut considérer que cet emploi est à double tranchant : l'utilisation de termes anthropomorphiques permet de faciliter le parallèle entre nos propres comportements et celui des autres animaux – et limitent la vision que des comportements complexes ne peuvent être qu'humains (i.e. *compréhension empathique* ; Fedigan 2001) - mais augmente également le risque de calquer un concept sur un comportement qui n'en a pas les propriétés et qui n'est pas pertinent, biologiquement parlant. Le concept de leadership sous-entend que les suiveurs s'en remettent presque aveuglement au leader ou que ce dernier mène le groupe car lui seul sait ce dont il a

besoin (cf. la matriarchie chez les éléphants ; McComb et al. 2011). Il paraît cependant peu biocompatible que les individus laissent « aux mains » d'un autre membre du groupe, le choix d'une destination sur laquelle repose la satisfaction de leurs besoins. En effet, le coût du compromis pour un individu entre son propre budget-temps optimal et celui des autres individus, reposent sur le partage de la décision (Ruckstuhl 1998). Plus la décision est partagée, plus le coût du compromis au niveau de groupe diminue et plus la décision est précise via le regroupement des informations individuelles (Roper & Conradt 2005). Enfin, imaginons que cet individu « leader » décide de partir sans prendre en compte les besoins des autres : si la destination n'est pas satisfaisante, il est fort probable que le reste du groupe ne bouge pas. Quel choix reste-t-il à l'individu parti et dont la survie dépend de la protection du groupe, si ce n'est de revenir pour ne pas se retrouver isolé ? Ce comportement de renoncement a longtemps été négligé mais, un examen approfondi de la littérature a pu démontrer combien il était répandu (cf. Petit et Bon 2010). Ce risque d'anthropomorphisme est d'autant plus grand qu'aucune définition claire n'existe dans le cas du terme leader, entretenant une sorte de flou artistique autour de sa définition et une utilisation abusive. La nébulosité du concept de leader repose très certainement sur le fait que même chez l'être humain, le leadership n'est pas défini de la même manière selon les disciplines (psychologie évolutionniste ou sciences politiques). Loin de moi l'idée de suggérer que ce concept devrait être abandonné (même si au sein de la communauté, le débat sur la pertinence d'utiliser ce terme est toujours d'actualité, cf. Petit & Bon 2010 et King 2010), mais il est certain que sa définition devrait être plus opérationnelle et son utilisation précédée, et non pas suivie, de la démonstration quantitative d'une influence du supposé leader sur la décision collective. Cependant, cette démonstration risque *de facto* de conduire à la non opérationnalité du terme leader. Enfin, le concept de leadership, parce qu'il implique qu'un unique individu prenne la décision pour les autres, incite l'observateur à détourner le regard de ce qui importe vraiment : le processus collectif de prise de décision. C'est ce qu'on peut constater à la lecture de la littérature dans le domaine avant les années 2000. Et, malgré la volonté de certaines équipes de considérer l'ensemble du processus dans la dernière décennie, ce biais perdure dans de nombreux travaux, principalement pour les espèces complexes d'un point de vue cognitif et social. C'est pourquoi l'approche combinée qui rassemble processus individualisés et auto-organisés

doit être poursuivie afin de rendre compte de la réalité des processus décisionnels chez ces espèces.

Conclusion générale

Les différents aspects explorés et développés au cours de ce travail apportent une meilleure compréhension des processus sous-jacents à la prise de décision lors des déplacements collectifs chez le cheval domestique et notamment de l'influence de la différence. Au travers des différentes études réalisées durant ma thèse, j'ai notamment pu montrer que l'idiosyncrasie ne jouait pas sur le consensus mais uniquement sur la cinétique. Mes résultats contribuent à démontrer l'importance de considérer de manière concomitante les caractéristiques individuelles, les relations sociales et les interactions locales pour appréhender au mieux les processus décisionnels au sein des groupes sociaux. J'ai également cherché à appliquer à des petits groupes hétérogènes des règles mises en évidence jusqu'à maintenant dans de grands groupes homogènes uniquement et les premiers résultats tendent à montrer une certaine universalité de ces règles locales. Mon travail souligne également l'importance de ne pas négliger la période précédant le départ voire, de ne plus la distinguer du départ, du moins chez certaines espèces, puisque la prise de décision semble constituer un continuum depuis la première intention de se déplacer jusqu'au départ du dernier suiveur (Sueur et al. 2010a). Le groupe serait, du moins chez les chevaux, un système oscillant, qui s'étend et se contracte au fur et à mesure des éloignement et des rapprochements des individus en fourragement, et l'initiateur serait quant à lui, l'étincelle entraînant l'accélération de ce phénomène d'oscillations. Un tel scénario est rarement voire jamais proposé, notamment chez les mammifères, et cette hypothèse doit bien évidemment être vérifiée mais, ce nouveau champ de recherches s'annonce prometteur et pourrait changer notre perception des prises de décision collective.

A mesure que les études s'accumulent, l'universalité des règles décisionnelles au sein des sociétés animales se dessine. Il apparaît que la différence ne change pas les solutions pour parvenir à un consensus, mais uniquement leur fréquence. Cette thèse a porté sur le cheval domestique mais il est fort probable que ces résultats puissent s'appliquer à d'autres espèces qui partagent des propriétés similaires. Les sociétés animales, malgré leur indéniable variabilité, sont soumises au même problème adaptatif,

la nécessité du consensus, et comme tout caractère soumis aux mêmes contraintes, elles convergent vers les mêmes solutions.

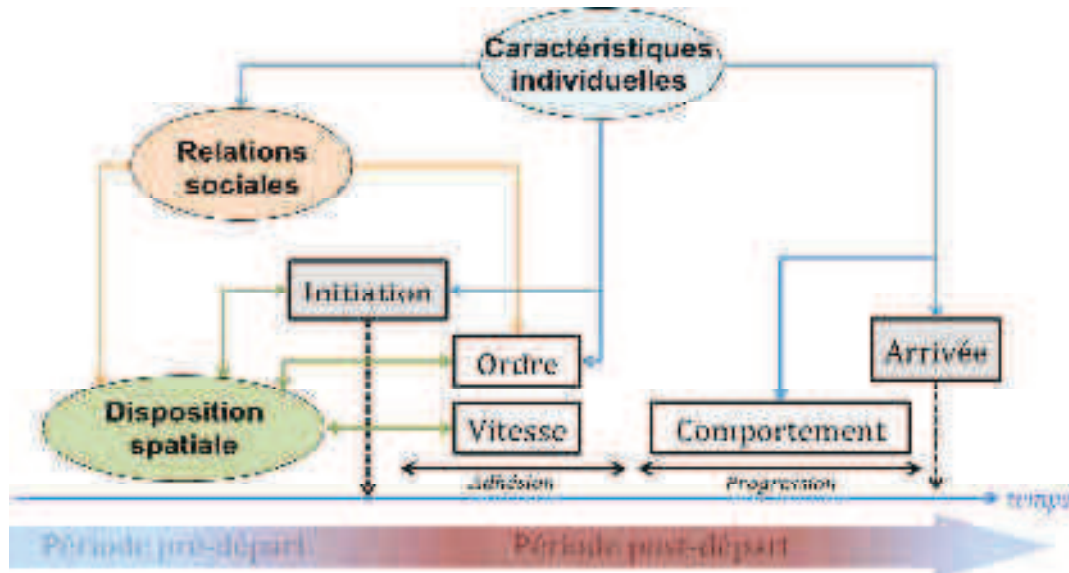


Figure VII.1 : Schéma récapitulatif des conclusions de ce travail.

La flèche bleue et rouge représente le possible continuum entre période-pré et post départ, la couleur correspondant à la vitesse du groupe. Des flèches à double sens ont été utilisées pour la disposition spatiale étant donné que le positionnement spatial peut-être la conséquence (i.e. une préparation) ou une cause (i.e. facilitation) de la dynamique du suivi.

CHAPITRE 8

Références bibliographiques

A

- Alexander, R.D. 1974: The evolution of social behavior. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* **5**, 325–383.
- Altmann, J. 1974: Observational study of behavior: sampling methods. *Behaviour* **49**, 227–267.
- Altmann, D. 1985: The effects of allelomimetic behaviour on animals. *Proc. 19th Int. Ethol. Conf.* 112–113.
- Amé, J.-M., Halloy, J., Rivault, C., Detrain, C. & Deneubourg, J.L. 2006: Collegial decision making based on social amplification leads to optimal group formation. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* **103**, 5835–5840.
- Aplin, L.M., Farine, D.R., Mann, R.P. & Sheldon, B.C. 2014: Individual-level personality influences social foraging and collective behaviour in wild birds. *Proc. R. Soc. B* **281**, 20141016.
- Aplin, L.M., Farine, D.R., Morand-Ferron, J., Cole, E.F., Cockburn, A. & Sheldon, B.C. 2013: Individual personalities predict social behaviour in wild networks of great tits (*Parus major*). *Ecol. Lett.* **16**, 1365–72.
- Appleby, M.C. 1983: Competition in a red deer stag social group: Rank, age and relatedness of opponents. *Anim. Behav.* **31**, 913–918.
- Arnold, K. & Zuberbühler, K. 2006: The alarm-calling system of adult male putty-nosed monkeys, *Cercopithecus nictitans martini*. *Anim. Behav.* **72**, 643–653.
- Aron, S. & Passera, L. 2009: Les sociétés animales. De Boeck Supérieur "Ouvertures psychologiques", Bruxelles
- Aureli, F., Schaffner, C.M., Boesch, C., Bearder, S.K., Call, J., ... Van Schaik, C.P. 2008: Fission-Fusion Dynamics: New Research Frameworks. **49**.

B

- Ballerini, M., Cabibbo, N., Candelier, R., Cavagna, A., Cisbani, E., Giardina, I., Lecomte, V., Orlandi, A., Parisi, G., Procaccini, A, Viale, & Zdravkovic, V. 2008: Interaction ruling animal collective behavior depends on topological rather than metric distance: evidence from a field study. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* **105**, 1232–1237.
- Barton, K. 2015: MuMIn: Multi-Model Inference. R Package version 1.13.4. .
- Bastian, M., Heymann, S. & Jacomy, M. 2009: Gephi: An Open Source Software for Exploring and Manipulating Networks. *Third Int. AAAI Conf. Weblogs Soc. Media* 361–362.
- Bates, D. & Sarkar, D. 2007: lme4: Linear mixed-effects models using S4 classes. R Packag. Version 0.999375–36.

- Beckers, R., Deneubourg, J. & Goss, S. 1992: Trails and U-turns in the selection of a path by the ant *Lasius niger*. *J. Theor. Biol.* **159**, 397–397.
- Bell, W.J., Roth, L.M. & Nalepa, C.A. 2004: Cockroaches. *Ecology, Behaviour and Natural History*.
- Berger, J. 1977: Organizational Systems and Dominance in Feral Horses in the Grand Canyon. *Behav. Ecol. Sociobiol.* **2**, 131–146.
- Berger 1986: Wild horses of the great basin. The University of Chicago Press, Chicago.
- Bergmüller, R. & Taborsky, M. 2010: Animal personality due to social niche specialisation. *Trends Ecol. Evol.* **25**, 504–511.
- Biro, D., Sumpter, D.J.T., Meade, J. & Guilford, T. 2006: From Compromise to Leadership in Pigeon Homing. *Curr. Biol.* **16**, 2123–2128.
- Black, J.M. 1988: Preflight signalling in swans: A mechanism for group cohesion and flock formation. *Ethology* **79**, 143–157.
- Boinski, S. & Campbell, A.F. 1995: Use of Trill Vocalizations to Coordinate Troop Movement among White-Faced Capuchins: A Second Field Test. *Behaviour* **132**, 875–901.
- Boinski, S. & Garber, P.A. 2000: On the move: how and why animals travel in groups.
- Bonabeau, E., Theraulaz, G., Deneubourg, J.L., Aron, S. & Camazine, S. 1997: Self-organization in social insects. *Trends Ecol. Evol.* **12**, 188–193.
- Bonabeau, E., Theraulaz, G. & Deneubourg, J. 1999: Dominance orders in animal societies: the self-organization hypothesis revisited. *Bull. Math. Biol.* **61**, 727–757.
- 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. *Appl. Anim. Behav. Sci.* **79**, 233–245.
- Bousquet, C.A.H., Sumpter, D.J.T. & Manser, M.B. 2010: Moving calls: a vocal mechanism underlying quorum decisions in cohesive groups. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.*, doi: 10.1098/rspb.2010.1739.
- Bourjade, M., Thierry, B., Maumy, M. & Petit, O. 2009: Decision-Making in Przewalski Horses (*Equus ferus przewalskii*) is Driven by the Ecological Contexts of Collective Movements. *Ethology* **115**, 321–330.
- Bourjade, M., Thierry, B., Hauseberger, M. & Petit, O. 2015: Is leadership a reliable concept in animals ? An empirical study in the horse. *PLoS One* in press.
- Boyd, L. & Keiper, R. 2005: Behavioural ecology of feral horses. In: *The Domestic Horse: The Origins, Development and Management of its Behaviour* (D. Mills & S. M. McDonnell, eds). Cambridge University Press.

- Brent, L.J.N., Lehmann, J. & Ramos-Fernández, G. 2011: Social network analysis in the study of nonhuman primates: A historical perspective. *Am. J. Primatol.* **73**, 720–730.
- Briard, L., Dorn, C. & Petit, O. 2015: Personality and affinities play a key role in the organisation of collective movements in a group of domestic horses. *Ethology* doi: 10.1111/eth.12402.
- Britton, N.F., Franks, N.R., Pratt, S.C. & Seeley, T.D. 2002: Deciding on a new home: how do honeybees agree? *Proc. Biol. Sci.* **269**, 1383–1388.
- Brown, J.S. 1999: Vigilance, patch use and habitat selection: Foraging under predation risk. *Evol. Ecol. Res.* **1**, 49–71.
- Brown, C. & Irving, E. 2013: Individual personality traits influence group exploration in a feral guppy population. *Behav. Ecol.* **25**, 95–101.
- Budaev, S. V. 1997: “Personality” in the guppy (*Poecilia reticulata*): A correlational study of exploratory behavior and social tendency. *J. Comp. Psychol.* **111**, 399–411.
- Budzyńska, M. & Krupa, W. 2011: Relation between fearfulness level and maternal behaviour in Arab mares. **29**, 119–129.
- Buhl, J., Sumpter, D.J.T., Couzin, I.D., Hale, J.J., Despland, E., ... Simpson, S.J. 2006: From disorder to order in marching locusts. *Science* **312**, 1402–1406.
- Burnham, K.P. & Anderson, D.B. 2002: Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach, 2nd edn. Springer-Verlag, New-York.
- Byrne, R.W., Whiten, A. & Henzi, S.P. 1990: Social relationships of mountain baboons: Leadership and affiliation in a non-female-bonded monkey. *Am. J. Primatol.* **20**, 313–329.

C

- Camazine, S., Deneubourg, J., Franks, N.R., Sneyd, J., Theraulaz, G. & Bonabeau, E. 2001: Self-Organization in Biological Systems.
- Camazine, S. & Sneyd, J. 1991: A model of collective nectar source selection by honey bees: Self-organization through simple rules. *J. Theor. Biol.* **149**, 547–571.
- Cameron, E.Z., Setsaas, T.H. & Linklater, W.L. 2009: Social bonds between unrelated females increase reproductive success in feral horses. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* **106**, 13850–3.
- Caro, T.M., Roper, R., Young, M. & Dank, G.R. 1979: Inter-observer reliability. *Behaviour* **303** – 315.
- Carter, A.J., Lee, A.E.G., Harry, H., Ticó, M.T. & Cowlshaw, G. 2015: Phenotypic assortment in wild primate networks : implications for the dissemination of information. .

- Chapman, C. & Chapman, L. 2000: Determinants of group size in primates: the importance of travel costs. In: *On the move* (S. Boinski & P. A. Garber, eds). University of Chicago Press, Chicago, pp. 24–42.
- Christensen, J.W., Ahrendt, L.P., Lintrup, R., Gaillard, C., Palme, R. & Malmkvist, J. 2012: Does learning performance in horses relate to fearfulness, baseline stress hormone, and social rank? *Appl. Anim. Behav. Sci.* **140**, 44–52.
- Clayton, D. 1978: Socially facilitated behavior. *Q. Rev. Biol.* **53**, 373–392.
- Clutton-Brock, T.H., Greenwood, P.J. & Powell, R.P. 1976: Ranks and relationships in Highland ponies and Highland Cows. *Z. Tierpsychol.* **41**, 202–216.
- Colléter, M. & Brown, C. 2011: Personality traits predict hierarchy rank in male rainbowfish social groups. *Anim. Behav.* **81**, 1231–1237.
- Collignon, B. & Detrain, C. 2010: Distributed leadership and adaptive decision-making in the ant *Tetramorium caespitum*. *Proc. R. Soc. B ...* **277**, 1267 –1273.
- Conradt, L., Krause, J., Couzin, I.D. & Roper, T.J. 2009: “Leading according to need” in self-organizing groups. *Am. Nat.* **173**, 304–312.
- Conradt, L. & Roper, T.J. 2000: Activity synchrony and social cohesion: a fission-fusion model. *Proc. Biol. Sci.* **267**, 2213–2218.
- Conradt, L. & Roper, T.J. 2005: Consensus decision making in animals. *Trends Ecol. Evol.* **20**, 449–456.
- Conradt, L. & Roper, T.J. 2007: Democracy in animals: the evolution of shared group decisions. *Proc. Biol. Sci.* **274**, 2317–2326.
- Cords, M. 1997: Friendships, alliances, reciprocity and repair. In: *Machiavellian Intelligence II*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 24–49.
- Cote, I.M. & Poulin, R. 1995: Parasitism and Group-size In Social Animals - A Metaanalysis. *Behav Ecol* **6**, 159–165.
- Cote, J., Fogarty, S., Weinersmith, K., Brodin, T. & Sih, A. 2010: Personality traits and dispersal tendency in the invasive mosquitofish (*Gambusia affinis*). *Proc. Biol. Sci.* **277**, 1571–1579.
- Couzin, I.D. 2009: Collective cognition in animal groups. *Trends Cogn. Sci.* **13**, 36–43.
- Couzin, I.D. & Krause, J. 2003: Self-Organization and Collective Behavior in Vertebrates. *Adv. Study Behav.* **32**, 1–75.
- 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.

- Covas, R., Doutrelant, C. & du Plessis, M. a 2004: Experimental evidence of a link between breeding conditions and the decision to breed or to help in a colonial cooperative bird. *Proc. Biol. Sci.* **271**, 827–832.
- Corewyn, L. & Pavelka, M. 2007: A Preliminary Study of Proximity Patterns among age-Sex classes in a Population of central american Black Howlers (*Alouatta pigra*). *Neotrop. Primates* **14**, 286–287.
- Cozzi, A., Sighieri, C., Gazzano, A., Nicol, C.J. & Baragli, P. 2010: Post-conflict friendly reunion in a permanent group of horses (*Equus caballus*). *Behav. Processes* **85**, 185–190.
- Creel, S. & Creel, N.M. 1995: Communal hunting and pack size in African wild dogs, *Lycaon pictus*. *Anim. Behav.* **50**, 1325–1339.
- Crespi, B.J. & Yaneda, D. 1995: The definition of eusociality. *Behav. Ecol.* **6**, 109 – 115.
- Cresswell, W. 1993: Escape responses by redshanks, *Tringa totanus*, on attack by avian predators. *Anim. Behav.* **46**, 609–11.
- Cresswell, W. 1994a: Flocking is an effective anti-predation strategy in redshanks, *Tringa totanus*. *Anim. Behav.* **47**, 433–442.
- Cresswell, W. 1994b: Function of alarm calls in reshanks, *Tringa totanus*. *Anim. Behav.* **47**, 736–738.
- Croft, D.P., Krause, J., Darden, S.K., Ramnarine, I.W., Faria, J.J. & James, R. 2009: Behavioural trait assortment in a social network: patterns and implications. *Behav. Ecol. Sociobiol.* **63**, 1495–1503.
- Croft, D.P., Madden, J.R., Franks, D.W. & James, R. 2011: Hypothesis testing in animal social networks. *Trends Ecol. Evol.* **26**, 502–7.
- Czirok, A. & Vicsek, T. 2001: Collective motion. Oxford University Press, Oxford, pp. 177–242.

D

- Dagg, A.I. 2009: The social behavior of older animals. The John Hopkins University Press, Baltimore.
- Danchin, E., Giraldeau, L.-A. & Cézilly, F. 2005: *Ecologie comportementale*. Editions Dunod, Paris.
- Danchin, E., Giraldeau, L.-A. & Cézilly, F. 2008: Determinants of group size in primates. *Behav. Ecol.*
- Danchin, E., Giraldeau, L.-A., Valone, T.J. & Wagner, R.H. 2004: Public information: from nosy neighbors to cultural evolution. *Science* **305**, 487–491.

- Darwin, C. 1859: On the Origin of Species by Means of Natural Selection or, The Preservation of Favoured Races in the Struggle for Life.
- Dasser, V. 1987: Slides of group members as representation of the real animals (*Macaca fascicularis*). *Ethology* **76**, 65–73.
- Datta, S. 1988: The acquisition of dominance among free-ranging rhesus monkeys siblings. *Anim. Behav.* **36**, 754–772.
- Davis, J.M. 1975: Socially induced flight reactions in pigeons. *Anim. Behav.* **23**, 597–601.
- De Schutter, G. 1997: Collective intelligence among unrelated: how to share collective benefits or what do gull do at night? In: *Auto-organisation et comportement* (G. Theraulaz & F. Spitz, eds). Hermes.
- De Vries, H. 1995: An improved test of linearity in dominance hierarchies containing unknown or tied relationships. *Anim. Behav.* **50**, 1375–1389.
- De Vries, H., Stevens, J.M.G. & Vervaecke, H. 2006: Measuring and testing the steepness of dominance hierarchies. *Anim. Behav.* **71**, 585–592.
- De Waal, F.B.M. 1991: Rank distance as a central feature of rhesus monkey social organization: a sociometric analysis. *Anim. Behav.* **41**, 383–395.
- De Waal, F.B.M. & Luttrell, L.M. 1989: Toward a comparative socioecology of the genus *Macaca*: different dominance styles in rhesus and sumptail monkeys. *Am. J. Primatol.* **19**, 83–109.
- Dehn, M.M. 1990: Vigilance for predators: detection and dilution effects. *Behav. Ecol. Sociobiol.* **26**, 337–342.
- Deneubourg, J. & Goss, S. 1989: Collective patterns and decision making. *Ecol. Ethol. Evol.* **1**, 295–311.
- Deneubourg, J.L., Goss, S., Franks, N. & Pasteels, J.M. 1989: The blind leading the blind: Modeling chemically mediated army ant raid patterns. *J. Insect Behav.* **2**, 719–725.
- Deneubourg, J.-L., Nicolis, S.C. & Detrain, C. 2005: Optimality of communication in self-organised social behaviour. In: *Self-organisation and Evolution of Social Systems* (C. K. Hemelrijk, ed). Cambridge University Press, Cambridge,.
- Detrain, C., Deneubourg, J. & Pasteels, J.M. 1999: Decision-making in foraging social insects. In: *Information processing in social insects* (C. Detrain, J. Deneubourg, & J. M. Pasteels, eds). Springer Basel AG.
- Detrain, C. & Deneubourg, J.L. 2006: Self-organized structures in a superorganism: do ants “behave” like molecules? *Phys. Life Rev.* **3**, 162–187.

- Dias, R.I. 2006: Effects of position and flock size on vigilance and foraging behaviour of the scaled dove *Columbina squammata*. *Behav. Processes* **73**, 248–252.
- Dingemanse, N. & Réale, D. 2005: Natural selection and animal personality. *Behaviour* **142**, 1159–1184.
- Dittus, W.P.J. 1979: The Evolution of Behaviors Regulating Density and Age-Specific Sex Ratios in a Primate Population. *Behaviour* **69**, 265–301.
- Dormann, C.F., Elith, J., Bacher, S., Buchmann, C., Carl, G., ... Lautenbach, S. 2013: Collinearity: A review of methods to deal with it and a simulation study evaluating their performance. *Ecography (Cop.)*. **36**, 027–046.
- Ducoing, a M. & Thierry, B. 2003: Withholding information in semifree-ranging Tonkean macaques (*Macaca tonkeana*). *J. Comp. Psychol.* **117**, 67–75.
- Duker-Elder, S. 1958: Vol. I. The eye in evolution. In: *System of ophtalmology*. H.Kimpton, London,.
- Dumont, B. & Boissy, A. 2000: Grazing behaviour of sheep in a situation of conflict between feeding and social motivations. *Behav. Processes* **49**, 131–138.
- Duncan, P. 1992: Horses and grasses: the nutritional ecology of equids and their impact on the Camargue.
- Ducoing, a M. & Thierry, B. 2003: Withholding information in semifree-ranging Tonkean macaques (*Macaca tonkeana*). *J. Comp. Psychol.* **117**, 67–75.
- Dumont, B., Boissy, a., Achard, C., Sibbald, a. M. & Erhard, H.W. 2005: Consistency of animal order in spontaneous group movements allows the measurement of leadership in a group of grazing heifers. *Appl. Anim. Behav. Sci.* **95**, 55–66.

E

- Ebhardt, H. 1954: Verhaltensweisen von Islandpferden in einem Norddeutschen Freigelände. *Säugetierkundl. Mitt.* 145–154.
- Errard, C. & Lenoir, A. 1995: Interindividual distances in mixed-species groups of ants: an estimation of cohesion in social groups. *J. Ethol.* **13**, 85–94.
- Eisenberg, J.F. 1966: The social organization of mammals. *Handb. der Zool.* 1 – 92.
- Estep, D.Q., Crowell-Davis, S.L., Earl-Costello, S.-A. & Beatey, S.A. 1993: Changes in the social behaviour of drafthorse (*Equus caballus*) mares coincident with foaling. *Appl. Anim. Behav. Sci.* **35**, 199–213.

F

- Fairbanks, B. & Dobson, F.S. 2007: Mechanisms of the group-size effect on vigilance in Columbian ground squirrels: dilution versus detection. *Anim. Behav.* **73**, 115–123.
- Fanshawe, J.H. & FitzGibbon, C.D. 1993: Factors influencing the hunting success of an African wild dog pack. *Anim. Behav.* **45**, 479–490.
- Fedigan, L.M. 2001: The Paradox of Feminist Primatology: The Goddess's Discipline? in *Feminism in Twentieth-Century Science, Technology and Medicine*, 46 (Angela N.H. Creager, Elizabeth, A. Lunbeck, and Londa Schiebinger eds 2001).
- Feh, C. 1987: Etude du développement des relations sociales chez des étalons de race Camargue et de leur contribution à l'organisation sociale. .
- Feh, C. 1990: Long-term paternity data in relation to different aspects of rank for camargue stallions, *Equus caballus*. *Anim. Behav.* **40**, 995–996.
- Feh, C. & de Mazière, J. 1993: Grooming at a preferred site reduces heart rate in horses. *Anim. Behav.* **46**, 1191–1194
- Feh, C. 1999: Alliances and reproductive success in Camargue stallions. *Anim. Behav.* **57**, 705–713.
- Feh, C. 2005: Relationships and communication in socially natural horse herds. In: *The Domestic Horse: The Origins, Development and Management of its Behaviour* (D. Mills & S. M. McDonnell, eds). Cambridge University Press, Cambridge, UK, pp. 83–93.
- Feist, J.D. & McCullough, D.R. 1976: Behavior Patterns and Communication in Feral Horses. *Z. Tierpsychol.* **41**, 337–371.
- Field, A., Miles, J. & Field, Z. 2012: *Discovering Statistics Using R*. Sage publication Ltd, London, UK.
- Fischhoff, I.R., Sundaresan, S.R., Cordingley, J.E., 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*. *Anim. Behav.* **73**, 825–831.
- Fournier, D.A., Skaug, H.J., Ancheta, J., Ianelli, J., Magnusson, A., Maunder, M.N., Nielsen, A. & Sibert, J. 2012: AD Model Builder: using automatic differentiation for statistical inference of highly parameterized complex nonlinear models. *Optim. Methods Softw.* **27**, 233–249.
- Franks, N.R., Gomez, N., Goss, S. & Deneubourg, J.L. 1991: The blind leading the blind in army ant raid patterns: Testing a model of self-organization (Hymenoptera: Formicidae). *J. Insect Behav.* **4**, 583–607.
- Franks, N.R., Pratt, S.C., Mallon, E.B., Britton, N.F. & Sumpter, D.J.T. 2002: Information flow, opinion polling and collective intelligence in house-hunting social insects. *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci.* **357**, 1567–1583.

Freeman, H.D. & Gosling, S.D. 2010: Personality in nonhuman primates: a review and evaluation of past research. *Am. J. Primatol.* **72**, 653–671.

Fu, F., Nowak, M.A., Christakis, N.A. & Fowler, J.H. 2012: The evolution of homophily. *Sci. Rep.* **2**, 845.

G

Gautrais, J. 2010: The hidden variables of leadership. *Behav. Processes* **84**, 664–667.

Gautrais, J., Sibbald, A.M., Michelena, P., Bon, R. & Deneubourg, J. 2007: Allelomimetic synchronization in Merino sheep. *Anim. Behav.* **74**, 1443–1454.

Gese, E.M., Rongstad, O.J. & Mytton, W.R. 1988: Relationship between coyote group size and diet in SE Colorado. *J. Wildl. Manage.* **52**, 647–653.

Giraudoux, P. 2015: pgirmess: Data Analysis in Ecology. R Packag. version 1.6.2 <http://CRAN.R-project.org/package=pgirmess>.

Godde, S., Humbert, L., Côté, S.D., Réale, D. & Whitehead, H. 2013: Correcting for the impact of gregariousness in social network analyses. *Anim. Behav.* **85**, 553–558.

Gotwald, W.H. 1995: *Army Ants. The Biology of Social Predation*. Cornell University Press, Ithaca.

Gould, J.L. & Gould, C.G. 1999: *The Animal Mind*. Scientific American Library.

Gould, S.J. & Lewontin, R.C. 1979: The spandrels of San Marco and the Panglossian paradigm: a critique of the adaptationist programme. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 581–598.

H

Hadfield, J.D. 2010: MCMC methods for multi-response generalized linear mixed models: The MCMCglmm R package. *J. Stat. Softw.* **33**, 1–22.

Hall, M. 1963: Emotional behavior in the rat. I. Defecation and urination as measures of individual differences in emotionality. *J. Comp. Psych.* **18**, 385 - 403

Hall, S. J. 2005: *The horse in human society. The domestic horse. The evolution, development and management of its behaviour*. Cambridge University Press, Cambridge

Hamilton, W.D. 1971: Geometry for the selfish herd. *J. Theor. Biol.* **31**, 295–311.

Hamilton, W.D. 1987: Kinship, recognition, disease and intelligence. In: *Animal Societies Theories and Facts* (Y. Ito, J. L. Brown, & J. Kikkawa, eds). Scientific Societies Press, Tokyo, Japan, pp. 81–102.

- Hanggi, E.B. & Ingersoll, J.F. 2012: Lateral vision in horses: A behavioral investigation. *Behav. Processes* **91**, 70–76.
- Heffner, R.S. & Heffner, H.E. 1986: Localization of tones by horses: Use of binaural cues and the role of the superior olivary complex. *Behav. Neurosci.* **100**, 93–103.
- Harcourt, J.L., Sweetman, G., Johnstone, R.A. & Manica, A. 2009: Personality counts: the effect of boldness on shoal choice in three-spined sticklebacks. *Anim. Behav.* **77**, 1501–1505.
- 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. *Behav. 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. *Behav. Processes* **73**, 231–239.
- Heitor, F. & Vicente, L. 2010: Dominance relationships and patterns of aggression in a bachelor group of Sorraia horses (*Equus caballus*). *J. Ethol.* **28**, 35–44.
- Hemelrijk, C.K. 2002: Understanding Social Behaviour with the Help of Complexity Science (Invited Article). *Ethology* **108**, 655–671.
- Herbert-Read, J., Krause, S., Morell, L., Schaerf, T., Krause, J. & Ward, A.J.W. 2012: The role of individuality in collective group movement. *Proc. R. Soc. R. Biol. Sci.* **280**, 20122564
- Hinde, R.A. 1976: Interactions, relationships and social structure. *Man* **11**, 1–17.
- Holekamp, K.E., Boydston, E.E. & Smale, L. 2000: Group travel in social carnivores. In: *On the move* (S. Boinski & P. A. Garber, eds). The University of Chicago Press, Chicago.
- Houpt, K.A. & Keiper, R. 1982: The position of the stallion in the equine dominance hierarchy of feral and domestic ponies. *J. Anim. Sci.* **54**, 945.

I

- Ijichi, C., Collins, L.M. & Elwood, R.W. 2014: Pain expression is linked to personality in horses. *Appl. Anim. Behav. Sci.* **152**, 38–43.
- Inada, Y. 2000: Steering mechanism of fish schools. *Complex. Int.* **8**, 1–9.

J

- Jacobs, A., Maumy, M. & Petit, O. 2008: The influence of social organisation on leadership in brown lemurs (*Eulemur fulvus fulvus*) in a controlled environment. *Behav. Processes* **79**, 111–113.

- Jacobs, A., Sueur, C., Deneubourg, J. & Petit, O. 2011a: Social Network Influences Decision Making During Collective Movements in Brown Lemurs (*Eulemur fulvus fulvus*). *Int. J. Primatol.* **32**, 721–736.
- Jacobs, A., Watanabe, K. & Petit, O. 2011b{Bibliography}: Social structure affects initiations of group movements but not recruitment success in Japanese macaques (*Macaca fuscata*). *Int. J. Primatol.* **32**, 1311–1324.
- Jaisson 1993: *La fourmi et la sociobiologie*. Editions Odile Jacobs, Paris.
- Janson, C.H. 1985: Aggressive competition and individual food consumption in wild brown capuchins monkeys (*Cebus apella*). *Behav. Ecol. Sociobiol.* **18**, 125–38.
- Janson, C.H. 1990: Social correlates of individual spatial choice in foraging groups of brown capuchin monkeys, *Cebus apella*. *Anim. Behav.* **40**, 910–921.
- Jeanson, R., Rivault, C., Deneubourg, J., Blanco, S., Fournier, R., ... Theraulaz, G. 2005: Self-organized aggregation in cockroaches. *Anim. Behav.* **69**, 169–180.
- Johnstone, R.A. & Manica, A. 2011: Evolution of personality differences in leadership. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* **108**, 8373–8.
- Joubert, E. 1972: The social organization and associated behaviour in the Hartmann Zebra *Equus zebra hartmannae*. *Madoqua, Ser I.* **6**, 17–56

K

- Kao, A.B. & Couzin, I.D. 2014: Decision accuracy in complex environments is often maximized by small group sizes. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 20133305.
- Kerth, G. 2010: Group decision-making in fission-fusion societies. *Behav. Processes* **84**, 662–663.
- Kerth, G., Ebert, C. & Schmidtke, C. 2006: Group decision making in fission-fusion societies: evidence from two-field experiments in Bechstein's bats. *Proc. Biol. Sci.* **273**, 2785–2790.
- Kimura, R. 1998: Mutual grooming and preferred associate relationships in a band of free-ranging horses. *Appl. Anim. Behav. Sci.* **59**, 265–276.
- King, A.J. & Cowlshaw, G. 2009a: All together now: behavioural synchrony in baboons. *Anim. Behav.* **78**, 1381–1387
- King, A.J. & Cowlshaw, G. 2009b: Leaders, followers and group decision-making. *Commun. Integr. Biol.* **2**, 147–150.
- King, A.J., Douglas, C.M.S., Huchard, E., Isaac, N.J.B. & Cowlshaw, G. 2008: Dominance and Affiliation Mediate Despotism in a Social Primate. *Curr. Biol.* **18**, 1833–1838.

- King, A.J., Johnson, D.D.P. & Van Vugt, M. 2009: The origins and evolution of leadership. *Curr. Biol.* **19**, R911–R916.
- King, A.J., Sueur, C., Huchard, E. & Cowlshaw, G. 2011: A rule-of-thumb based on social affiliation explains collective movements in desert baboons. *Anim. Behav.* **82**, 1337–1345.
- King, A.J., Williams, L.J. & Mettke-Hofmann, C. 2015: The effects of social conformity on Gouldian finch personality. *Anim. Behav.* **99**, 25–31.
- Klingel, H. 1967: Soziale Organisation und Verhalten freilebender Steppenzebras. *Z. Tierpsychol.* **24**, 580 – 624.
- Krause, J. & Ruxton, G.D. 2002: *Living in Groups*. Oxford Univ. Press, Oxford, UK.
- Krueger, K. & Flaucher, B. 2008: Social feeding decisions in horses (*Equus caballus*). *Behav. Processes* **78**, 76–83.
- Krueger, K. & Heinze, J. 2008: Horse sense: social status of horses (*Equus caballus*) affects their likelihood of copying other horses' behavior. *Anim. Cogn.* **11**, 431–439.
- Krueger, K., Flaucher, B., Farmer, K. & Hemelrijk, C.K. 2014: Movement initiation in groups of feral horses. *Behav. Processes* **103**, 91–101.
- Kurvers, R.H.J.M., Adamczyk, V.M.A.P., van Wieren, S.E. & Prins, H.H.T. 2011: The effect of boldness on decision-making in barnacle geese is group-size-dependent. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* **278**, 2018–2024.
- Kurvers, R.H.J.M., Eijkelenkamp, B., van Oers, K., van Lith, B., van Wieren, S.E. & Ydenberg, R.C., Prins, H.H.T. 2009: Personality differences explain leadership in barnacle geese. *Anim. Behav.* **78**, 447–453.
- Kurvers, R.H.J.M., Prins, H.H.T., van Wieren, S.E., van Oers, K., Nolet, B.A. & Ydenberg, R.C. 2010: The effect of personality on social foraging: shy barnacle geese scrounge more. *Proc. Biol. Sci.* **277**, 601–8.
- Kummer, H. 1968: *Social organization of hamadryas baboons: a field study*, 1st Edition. The University of Chicago Press, Chicago.

L

- Landeau, L. & Terborgh, J. 1986: Oddity and the “confusion effect” in predation. *Anim. Behav.* **34**, 1372–1380.
- Lansade, L., Bouissou, M. & Erhard, H. 2008a: Fearfulness in horses: A temperament trait stable across time and situations. *Appl. Anim. Behav. Sci.* **115**, 182–200.

- Lansade, L., Bouissou, M. & Erhard, H. 2008b: Reactivity to isolation and association with conspecifics: A temperament trait stable across time and situations. *Appl. Anim. Behav. Sci.* **109**, 355–373.
- Laskowski, K.L. & Pruitt, J.N. 2014: Evidence of social niche construction: persistent and repeated social interactions generate stronger personalities in a social spider. *Proc. Biol. Sci.* **281**, 20133166.
- Leadbeater, E. & Chittka, L. 2007: The dynamics of social learning in an insect model, the bumblebee (*Bombus terrestris*). *Behav. Ecol. Sociobiol.* **61**, 1789–1796.
- Leca, J.-B., Gunst, N., Thierry, B. & Petit, O. 2003: Distributed leadership in semifree-ranging white-faced capuchin monkeys. *Anim. Behav.* **66**, 1045–1052.
- Leiva, D. & Vries, H. De 2014: Testing Steepness of Dominance Hierarchies. <http://CRAN.R-project.org/package=lsmeans>
- Lemasson, A., Boutin, A., Boivin, S., Blois-Heulin, C. & Hausberger, M. 2009: Horse (*Equus caballus*) whinnies: a source of social information. *Anim. Cogn.* **12**, 693–704.
- Lenth, R. V. & Hervé, M. 2015: lsmeans: Least-Squares Means. R package version 2.18. <http://CRAN.R-project.org/package=lsmeans>
- Le Sclan, N., Hausberger, M. & Wolff, A. 1997: Stability over situations in temperamental traits of horses as revealed by experimental and scoring approaches. *Behav. Processes* **41**, 257–266.
- Linklater, W.L. 2000: Adaptive explanation in socio-ecology: lessons from the Equidae. *Biol. Rev. Camb. Philos. Soc.* **75**, 1–20.
- Lima, S. & Bednekoff, P. 1999: Back to the basics of antipredatory vigilance: can nonvigilant animals detect attack? *Anim. Behav.* **58**, 537–543.
- Lima, S.L. 1995: Back to the basics of anti-predatory vigilance: the group-size effect. *Anim. Behav.* **49**, 11–20.
- Lindauer, M. 1955: Schwarmnienen auf Wohnungssuche. *Z. Vgl. Physiol.* **37**, 263–324
- Lloyd, A.S., Martin, J.E., Bornett-Gauci, H.L.I. & Wilkinson, R.G. 2007: Evaluation of a novel method of horse personality assessment: Rater-agreement and links to behaviour. *Appl. Anim. Behav. Sci.* **105**, 205–222.
- Loehle 1995: Social barriers to pathogen transmission in wild animal populations. *Ecology* **76**, 326–355.
- Lowe, S.E. & Bradshaw, J.W.S. 2001: Ontogeny of individuality in the domestic cat in the home environment. *Anim. Behav.* **61**, 231–237.

Lusseau, D. & Newman, M.E.J. 2004: Identifying the role that animals play in their social networks. *Proc. Biol. Sci.* **271 Suppl**, S477–S481.

M

MacIntosh, A.J.J., Jacobs, A., Garcia, C., Shimizu, K., Mouri, K., ... Hernandez, A.D. 2012: Monkeys in the middle: parasite transmission through the social network of a wild primate. *PLoS One* **7**, e51144.

Madden, J.R., Drewe, J. a., Pearce, G.P. & Clutton-Brock, T.H. 2011: The social network structure of a wild meerkat population: 3. Position of individuals within networks. *Behav. Ecol. Sociobiol.* **65**, 1857–1871.

Maestriperi, D. 2000: Measuring temperament in rhesus macaques: consistency and change in emotionality over time. *Behav. Processes* **49**, 167–171.

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

Massen, J.J.M. & Koski, S.E. 2014: Chimps of a feather sit together: Chimpanzee friendships are based on homophily in personality. *Evol. Hum. Behav.* **35**, 1–8.

Mattila, H.R. & Seeley, T.D. 2007: Genetic diversity in honey bee colonies enhances productivity and fitness. *Science* **317**, 362–364.

McComb, K., Shannon, G., Durant, S.M., Katito, S., Slotow, R., Poole, J. & Moss, C. 2011: Leadership in elephants: the adaptive value of age. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* **278**, 3270–3276.

Meunier, H., Leca, J.-B., Deneubourg, J. & Petit, O. 2006: Group movement decisions in capuchin monkeys : the utility of an experimental study and a mathematical model to explore the relationship between individual and collective behaviours. *Behaviour* **143**, 1511–1527.

Michelena, P. & Deneubourg, J. 2011: How group size affects vigilance dynamics and time allocation patterns: the key role of imitation and tempo. *PLoS One* **6**, e18631

Michelena, P., Jeanson, R., Deneubourg, J. & Sibbald, A.M. 2010: Personality and collective decision-making in foraging herbivores. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* **277**, 1093–1099.

Michelena, P., Sibbald, A.M., Erhard, H.W. & McLeod, J.E. 2009: Effects of group size and personality on social foraging: The distribution of sheep across patches. *Behav. Ecol.* **20**, 145–152.

Mills, D. & Nankervis, K. 1999: *Equine behaviour: principles and practice*. Blackwell Sciences Ltd, London, UK.

Modlmeier, A.P. & Foitzik, S. 2011: Productivity increases with variation in aggression among group members in *Temnothorax* ants. *Behav. Ecol.* **22**, 1026–1032.

Modlmeier, A.P., Keiser, C.N., Shearer, T.A. & Pruitt, J.N. 2014a: Species-specific influence of group composition on collective behaviors in ants. *Behav. Ecol. Sociobiol.* **68**, 1929–1937.

- Modlmeier, A.P., Keiser, C.N., Watters, J.V., Sih, A. & Pruitt, J.N. 2014b: The keystone individual concept: An ecological and evolutionary overview. *Anim. Behav.* **89**, 53–62.
- Modlmeier, A.P., Laskowski, K.L., Demarco, A.E., Coleman, A., Zhao, K., Brittingham, H.A., Mcdermott, D.R. & Pruitt, J.N. 2014c: Persistent social interactions beget more pronounced personalities in a desert-dwelling social spider. *Biol. Lett.* **10**, 20140419.
- Modlmeier, A.P., Liebmann, J.E. & Foitzik, S. 2012: Diverse societies are more productive: a lesson from ants. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* **279**, 2142–2150.
- Monard, A.M. 1992: Causes et conséquences du départ des jeunes femelles de leur groupe dans un troupeau de chevaux Camargue en semi-liberté. .
- Morse, D.H. 1977: Feeding behavior and predator avoidance in heterospecific groups. *Biosciences* 332–339.

N

- Nakagawa, S. & Schielzeth, H. 2010: Repeatability for Gaussian and non-Gaussian data: A practical guide for biologists. *Biol. Rev.* **85**, 935–956.
- Nakayama, S., Harcourt, J.L., Johnstone, R. a. & Manica, A. 2012a: Initiative, personality and leadership in pairs of foraging fish. *PLoS One* **7**, e36606.
- Nakayama, S., Johnstone, R. a. & Manica, A. 2012b: Temperament and hunger interact to determine the emergence of leaders in pairs of foraging fish. *PLoS One* **7**, e43747.
- Neill, S. & Cullen, J. 1974: Experiments on whether schooling by their prey affects the hunting behavior of cephalopods and fish predators. *J. Zool. London* **172**, 549–569.
- Nordell, S.E. & Valone, T.J. 1998: Mate choice copying as public information. *Ecol. Lett.* **1**, 74–76.

P

- Parrish, J.K. & Hammer, W.M. 1997: Animal groups in three dimensions. Cambridge University Press, Cambridge.
- Pays, O., Beauchamp, G., Carter, A.J. & Goldizen, A.W. 2013: Foraging in groups allows collective predator detection in a mammal species without alarm calls. *Behav. Ecol.* **24**, 1229–1236.
- Pays, O., Renaud, P.-C., Loisel, P., Petit, M., Gerard, J.-F. & Jarman, P.J. 2007: Prey synchronize their vigilant behaviour with other group members. *Proc. Biol. Sci.* **274**, 1287–1291.
- Pays, O., Sirot, E. & Fritz, H. 2012: Collective vigilance in the greater kudu: towards a better understanding of synchronization patterns. *Ethology*, doi: 10.1111/j.1439-0310.2011.01974.x.

- Penzhorn, B. 1984: A Long-term Study of Social Organisation and Behaviour of Cape Mountain Zebras *Equus zebra zebra*. *Z. Tierpsychol.* **64**, 97–146.
- Peterson, R.O., Jacobs, A.K., Drummer, T.D., Mech, L.D. & Smith, D.W. 2002: Leadership behavior in relation to dominance and reproductive status in gray wolves, *Canis lupus*. *Can. J. Zool.* **80**, 1405–1412.
- Petit, O. & Bon, R. 2010: Decision-making processes: the case of collective movements. *Behav. Processes* **84**, 635–647.
- Petit, O., Desportes, C. & Thierry, B. 1992: Differential probability of “coproduction” in two species of macaque (*Macaca tonkeana*, *Macaca mulatta*). *Ethology* **90**, 107–120.
- Petit, O., Gautrais, J., Leca, J.-B., Theraulaz, G. & Deneubourg, J. 2009: Collective decision-making in white-faced capuchin monkeys. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* **276**, 3495–3503.
- Pikovsky, A., Rosenblum, M. & Kurths, J. 2003: Synchronisation: A Universal Concept in Nonlinear Sciences.
- Pike, T.W., Samanta, M., Lindström, J. & Royle, N.J. 2008: Behavioural phenotype affects social interactions in an animal network. *Proc. Biol. Sci.* **275**, 2515–20.
- Pillot, M., Gautrais, J., Arrufat, P. & Couzin, I.D. 2011: Scalable rules for coherent group motion in a gregarious vertebrate. *PLoS One* **6**.
- Price, E.O. 1999: Behavioral development in animals undergoing domestication. *Appl. Anim. Behav. Sci.* **65**, 245–271.
- Prins, H.H.T. 1996: Ecology and Behaviour of the African Buffalo. Chapman and Hall, London.
- Proops, L., McComb, K. & Reby, D. 2009: Cross-modal individual recognition in domestic horses (*Equus caballus*). *Proc. Natl. Acad. Sci.* **106**, 947–951.
- Pruitt, J.N. & Goodnight, C.J. 2014: Site-Specific Group Selection Drives Locally Adapted Colony Compositions. *Nature* **514**, 359–362.
- Pruitt, J.N. & Keiser, C.N. 2014: The personality types of key catalytic individuals shape colonies’ collective behaviour and success. *Anim. Behav.* **93**, 87–95.
- Pruitt, J.N. & Riechert, S.E. 2011: How within-group behavioural variation and task efficiency enhance fitness in a social group. *Proc. Biol. Sci.* **278**, 1209–1215.
- Pulliam, H.R. 1973: On the advantages of flocking. *J. Theor. Biol.* **38**, 419–422.
- Pyritz, L.W., King, A.J., Sueur, C. & Fichtel, C. 2011: Reaching a Consensus: Terminology and Concepts Used in Coordination and Decision-Making Research. *Int. J. Primatol.* **32**, 1268–1278.

R

- R Core Team 2015: R: A language and environment for statistical computing. R Found. Stat. Comput. Vienna, Austria URL <http://www.R-project.org/>.
- R Core Team 2014: R: A language and environment for statistical computing. R Found. Stat. Comput. Vienna, Austria URL <http://www.R-project.org/>.
- Radford, A.N. 2004: Vocal coordination of group movement by green woodhoopoes *Phoeniculus purpureus*. *Ethology* **110**, 11–20.
- Ramseyer, A., Boissy, A., Dumont, B. & Thierry, B. 2009a: Decision making in group departures of sheep is a continuous process. *Anim. Behav.* **78**, 71–78.
- Ramseyer, A., Boissy, A., Thierry, B. & Dumont, B. 2009b: Individual and social determinants of spontaneous group movements in cattle and sheep. *Animal* **3**, 1319.
- Ramseyer, A., Petit, O. & Thierry, B. 2008: Patterns of group movements in juvenile domestic geese. *J. Ethol.* **27**, 369–375.
- Ramseyer, A., Thierry, B., Boissy, A. & Dumont, B. 2009c: Decision-making processes in group departures of cattle. *Ethology* **115**, 948–957.
- Randler, C. 2005: Coots *Fulica atra* reduce their vigilance under increased competition. *Behav. Processes* **68**, 173–178.
- Rands, S.A., Muir, H. & Terry, N.L. 2014: Red deer synchronise their activity with close neighbours. *PeerJ* **2**, e344.
- Rasa, O.A.E. 1987: The dwarf mongoose: a study of behaviour and social structure in a small social carnivore. *Adv. Study Behav.* **17**, 121–163.
- Raveling, D.G. 1969: Preflight and flight behavior of Canada geese. *Auk* **86**, 671–681.
- Réale, D., Reader, S.M., Sol, D., McDougall, P.T. & Dingemanse, N.J. 2007: Integrating animal temperament within ecology and evolution. *Biol. Rev. Camb. Philos. Soc.* **82**, 291–318.
- Reinhardt, V. 1983: Movement orders and leadership in a semi-wild cattle herd. *Behaviour* **83**, 251 – 264.
- Revelle, W. 2014: psych: Procedures for personality and psychological research. Northwest. Univ. Evanston. R Packag. version.
- Riechert, S.E. & Jones, T.C. 2008: Phenotypic variation in the social behaviour of the spider *Anelosimus studiosus* along a latitudinal gradient. *Anim. Behav.* **75**, 1893–1902.
- Rieucau, G. & Giraldeau, L.-A. 2009: Group size effect caused by food competition in nutmeg manikins (*Lonchura punctulata*). *Folia Primatol.* **20**, 421–425.

- Rittschof, C.C. & Seeley, T.D. 2008: The buzz-run: how honeybees signal "Time to go!" *Anim. Behav.* **75**, 189–197.
- Rho, J.R., Srygley, R.B. & Choe, J.C. 2007: Sex preferences in Jeju pony foals (*Equus caballus*) for mutual grooming and play-fighting behaviors. *Zoolog. Sci.* **24**, 769–773.
- Rifa, H. 1990: Social facilitation in the horse (*Equus caballus*). *Anim. Behav.* **25**, 167–176.
- Rubenstein, D.I. 1994: The Ecology of Female Social Behaviour in Horses, Zebras and Asses. *Physiol. Ecol. Japan* **29**, 13–28.
- Rubenstein, D.I. & Hack, M.A. 1992: Horse signals: The sounds and scents of fury. *Evol. Ecol.* **6**, 254–260.

S

- Schaller, G.E. 1963: The mountain gorilla: Ecology and behavior. The University of Chicago Press, Chicago.
- Schmitt, M.H., Stears, K., Wilmers, C.C. & Shrader, A.M. 2014: Determining the relative importance of dilution and detection for zebra foraging in mixed-species herds. *Anim. Behav.* **96**, 151–158.
- Schneider, G. & Krueger, K. 2012: Third-party interventions keep social partners from exchanging affiliative interactions with others. *Anim. Behav.* **83**, 377–387.
- Scott, J.P. 1958: Animal Behaviour. The University of Chicago Press, Chicago.
- Schradin, C. 2000: Confusion effect in a reptilian and a primate predator. *Ethology* **106**, 691–700.
- Schuett, W. & Dall, S.R.X. 2009: Sex differences, social context and personality in zebra finches, *Taeniopygia guttata*. *Anim. Behav.* **77**, 1041–1050.
- Schultz, K.M., Passino, K.M. & Seeley, T.D. 2008: The mechanism of flight guidance in honeybee swarms: subtle guides or streaker bees? *J. Exp. Biol.* **211**, 3287–3295.
- Scott, J.P. 1958: Animal Behaviour. The University of Chicago Press, Chicago.
- Seltmann, A., Majolo, B., Schülke, O. & Ostner, J. 2013: The Organization of Collective Group Movements in Wild Barbary Macaques (*Macaca sylvanus*): Social Structure Drives Processes of Group Coordination in Macaques. *PLoS One* **8**, e67285.
- Seyfarth, R.M., Silk, J.B. & Cheney, D.L. 2014: Social bonds in female baboons: the interaction between personality, kinship and rank. *Anim. Behav.* **87**, 23–29.
- Seeley, T.D. 1995: The Wisdom of the Hive. Harvard University Press, Cambridge, USA.

- Seeley, T.D. & Buhrman, S.C. 1999: Group decision making in swarms of honey bees. *Behav. Ecol. Sociobiol.* **45**, 19–31.
- Seeley, T.D. & Tautz, J. 2001: Worker piping in honey bee swarms and its role in preparing for liftoff. *J. Comp. Physiol. A.* **187**, 667 – 76.
- Sibbald, A.M., Erhard, H., McLeod, J.E. & Hooper, R.J. 2009: Individual personality and the spatial distribution of groups of grazing animals: An example with sheep. *Behav. Processes* **82**, 319–326.
- Sigurjonsdottir, H., van Dierendonck, Machteld C. Snorrason, S. & Thorhallsfottir, A.G. 2003: social relationships in a group of horses without a mature stallion. *Behaviour* **140**, 783–804.
- Sih, A. & Watters, J. V. 2005: The mix matters: behavioural types and group dynamics in water striders. *Behaviour* **142**, 1417–1431.
- Silk, J. 2007: The adaptative value of sociality in mammal groups. *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci.* **362**, 679 – 703.
- Steudel, K. 2000: The physiology and energetics of movement: effects on individuals and groups. University of Chicago Press, Chicago, pp. 9–23.
- Stewart, K.J. & Harcourt, A.H. 1994: Gorillas' vocalizations during rest periods: signals of impending departure. *Behaviour* **130**, 1 – 2.
- Strandburg-Peshkin, A., Farine, D.R., Couzin, I.D. & Crofoot, M.C. 2015: Shared decision-making drives collective movement in wild baboons. *Science.* **348**, 1–5.
- Sudd, J. 1963: How insects work in groups. *Discovery* **25**, 15–19.
- Sueur, C., Deneubourg, J.L. & Petit, O. 2010a: From the first intention movement to the last joiner: macaques combine mimetic rules to optimize their collective decisions. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* **278**, 1697–1704.
- Sueur, C., Deneubourg, J.L. & Petit, O. 2010b: Sequence of quorums during collective decision making in macaques. *Behav. Ecol. Sociobiol.* **64**, 1875–1885.
- Sueur, C. & Petit, O. 2008: Organization of Group Members at Departure Is Driven by Social Structure in Macaca. *Int. J. Primatol.* **29**, 1085–1098.
- Sueur, C., Petit, O. & Deneubourg, J.L. 2009: Selective mimetism at departure in collective movements of Macaca tonkeana: an experimental and theoretical approach. *Anim. Behav.* **78**, 1087–1095.
- Sumpter, D.J.T. 2006: The principles of collective animal behaviour. *Philos. Trans. R. Soc. B Biol. Sci.* **361**, 5 –22.
- Sumpter, D.J.T. 2011: Collective Animal Behavior. Princeton University Press, Princeton.

Sumpter, D.J.T. & Pratt, S.C. 2009: Quorum responses and consensus decision making. *Philos. Trans. R. Soc. B Biol. Sci.* **364**, 743.

Sundaresan, S.R., Fischhoff, I.R., Dushoff, J. & Rubenstein, D.I. 2007: Network metrics reveal differences in social organization between two fission-fusion species, Grevy's zebra and onager. *Oecologia* **151**, 140–9.

T

Talukdar, A.H., Calhoun, M.L. & Stinson, A.. 1972: Microscopic anatomy of the skin in the horse. *Am. J. Vet. Res.* **33**, 2365–2390

Teena, M., and Wax, M.A. 1975: Runwheel activity patterns in mature-young and senescent mice: the effect of constant lighting conditions. *J. Gerontol* **30**, 20-27

Toms, C.N., Echevarria, D.J. & Jouandot, D.J. 2010: A Methodological Review of Personality-Related Studies in Fish: Focus on the Shy-Bold Axis of Behavior. *Int. J. Comp. Psychol.* **23**, 1 – 25.

Trillmich, J., Kappeler, P. & Fichtel, C. 2004: Coordination of Group Movements in Wild Verreaux's Sifakas (*Propithecus Verreauxi*). *Behaviour* **141**, 1103–1120.

Tyler, S.J. 1972: The behaviour and social organisation of the New Forest ponies. *Anim. Behav. Monogr.* **5**, 85–196.

V

Valone, T.H. 1989: Group Foraging, Public Information, and Patch Estimation. *Oikos* **56**, 357–363.

Van Dierendonck, M.C., Sigurjónsdóttir, H., Colenbrander, B. & Thorhallsdóttir, A. G. 2004: Differences in social behaviour between late pregnant, post-partum and barren mares in a herd of Icelandic horses. *Appl. Anim. Behav. Sci.* 283–297.

Van Schaik, C.P. & van Noordwijk, M.A. 1985: Evolutionary Effect of the Absence of Felids on the Social Organization of the Macaques on the Island of Simeulue (*Macaca fascicularis fusca*, Miller 1903). *Folia Primatol.* **44**, 138–147.

Venables, W.N. & Ripley, B.D. 2002: *Modern Applied Statistics with S*. Fourth Edition. Springer, New York. ISBN 0-387-95457-0 with *S*. Fourth Edition. Springer, New York. ISBN 0-387-95457-0

Valenchon, M., Lévy, F., Fortin, M., Leterrier, C. & Lansade, L. 2013: Stress and temperament affect working memory performance for disappearing food in horses, *Equus caballus*. *Anim. Behav.* **86**, 1233–1240.

- Valentinuzzi, V.S., Scarbrough, K., Takahashi, J.S. & Turek, F.W. 1997: Effects of aging on the circadian rhythm of wheel-running activity in C57BL/6 mice. *Am. J. Physiol.* **273**, R1957–R1964.
- Valone, T.H. 1989: Group Foraging, Public Information, and Patch Estimation. *Oikos* **56**, 357–363.
- Van Schaik, C.P. 1989: The ecology of social relationships amongst female primates. In: *Comparative socioecology* (V. Standen & R. A. Foley, eds). Blackwell, Cambridge, pp. 195–218.
- Van Schaik, C.P. & van Noordwijk, M.A. 1985: Evolutionary Effect of the Absence of Felids on the Social Organization of the Macaques on the Island of Simeulue (*Macaca fascicularis fusca*, Miller 1903). *Folia Primatol.* **44**, 138–147.
- Vauclair, J. 1992: *L'intelligence animale*.
- Vilà, C., Leonard, J.A., Götherström, A., Marklund, S., Sandberg, K., Liden, K., Waney, R.K. & Ellegren, H. 2001: Widespread Origins of Domestic Horse Lineages. *Sciences* (New. York). **291**, 474–477.
- Visscher, P.K. & Seeley, T.D. 2007: Coordinating a group departure: Who produces the piping signals on honeybee swarms? *Behav. Ecol. Sociobiol.* **61**, 1615–1621.
- Visser, E.K., Van Reenen, C.G., Hopster, H., Schilder, M.B.H., Knaap, J.H., Barneveld, A. & Blokhuis, H.J. 2001: Quantifying aspects of young horses' temperament: consistency of behavioural variables. *Appl. Anim. Behav. Sci.* **74**, 241–258.
- Von Frisch, K. 1967: *The dance language and orientation of bees*. Belknap Press of Harvard University Press

W

- Walther, F.R. 1991: On herding behavior. *Appl. Anim. Behav. Sci.* **29**, 5–13.
- Waring, G.H. 2003: *Horse behavior*. 2nd edn. Willam Andrew Publisher, Norwich, New-York.
- Warmuth, V., Eriksson, A., Bower, M.A., Barker, G., Barrett, E., ... Manica, A. 2012: Reconstructing the origin and spread of horse domestication in the Eurasian steppe. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* **109**, 8202–6.
- Wathan, J., Burrows, A.M., Waller, B.M. & McComb, K. 2015: EquiFACS: The Equine Facial Action Coding System. *PLoS One* **10**, e0131738.
- Watts, D.P. 2000: Mountain Gorilla Habitat Use Strategies and Group Movements. In: *On the move* (S. Boinski & P. A. Garber, eds). The University of Chicago Press.
- Webster, M.M. & Ward, A.J.W. 2011: Personality and social context. *Biol. Rev.* **86**, 759–773.
- Wells, S.M. & Goldschmidt-Rothschild, B. 1979: Social behaviour and relationships in a herd of Camargue horses. *Z. Tierpsychol.* **49**, 363–380.

- Welsh, D.A. 1975: Population, behavioural and grazing ecology of the horses of Sable Island, Nova Scotia Thesis (Ph. D.)–Dalhousie University.
- Whitehead, H. 2008: *Analyzing Animal Societies: Quantitative Methods for Vertebrate Social Analysis*. The University of Chicago Press, Chicago.
- Whitehead, H. 2009: SOCPROG programs: analysing animal social structures. *Behav. Ecol. Sociobiol.* **63**, 765–778.
- Whitehead, H. & Dufault, S. 1999: Techniques for Analyzing Vertebrate Social Structure Using Identified Individuals: Review and Recommendations. *Adv. Study Behav.* **28**, 33–74.
- Whitten, P.L. 1983: Diet and Dominance among females vervet monkeys (*Cercopithecus aethiops*). *Am. J. Primatol.* **5**, 139–159.
- Wilson, E.O. 1975: *The Sociobiology*. Harvard University Press, Harvard.
- Wilson, D.S., Coleman, K., Clark, A.B. & Biederman, L. 1993: Shy Bold Continuum in Pumpkinseed Sunfish (*Lepomis-Gibbosus*) - an Ecological Study of a Psychological Trait. *J. Comp. Psychol.* **107**, 250–260.
- Wolski, T.R., Houpt, K.A. & Aronson, R. 1980: The role of the senses in mare-foal recognition. *Appl. Anim. Behav. Sci.* 121–138.
- Wolf, M. & Weissing, F.J. 2012: Animal personalities: consequences for ecology and evolution. *Trends Ecol. Evol.* **27**, 452–61.
- Wittemyer, G., Douglas-Hamilton, I. & Getz, W.M. 2005: The socioecology of elephants: analysis of the processes creating multitiered social structures. *Anim. Behav.* **69**, 1357–1371.
- Wittemyer, G. & Getz, W.M. 2007: Hierarchical dominance structure and social organization in African elephants, *Loxodonta africana*. *Anim. Behav.* **73**, 671–681.
- Wrangham, R.W. 1980: An Ecological Model of Female-Bonded Primate Groups. *Behaviour* **75**, 262–300.
- Wray, M., Klein, B. & Seeley, T.D. 2012: Honey bees use social information in waggle dances more fully when foraging errors are more costly. *Behav. Ecol.* **23**, 125 –131.

Z

- Zeder, M. A. 2006: *Documenting domestication: new genetic and archaeological paradigms*. Univ of California Press, Princeton.



Etude des processus décisionnels lors des déplacements collectifs chez le cheval domestique (*Equus ferus caballus*)

Résumé

La vie en groupe représente de nombreux défis pour les animaux et l'un d'entre eux est le maintien de la cohésion groupe. Comment les animaux décident collectivement où et quand se déplacer, se nourrir, se reposer alors qu'ils n'ont pas les mêmes motivations ou besoins ? Dans ce travail de thèse je me suis intéressée aux mécanismes qui sous-tendent les décisions collectives lors des déplacements chez le cheval domestique et notamment le poids des différences interindividuelles et des relations sociales sur ces mécanismes. Pour cela, j'ai étudié quatre groupes de chevaux contenant uniquement des juments ou des groupes familiaux contenant un étalon et des juments. J'ai pu mettre en évidence 1) l'absence de leader et l'existence de décisions partagées par l'ensemble du groupe, 2) l'importance de la personnalité et des relations sociales sur la décision des individus, 3) l'importance de la période précédant le départ sur la rapidité du consensus et 4) la coexistence de mécanismes auto-organisés et individualisés. Enfin en étudiant plus précisément les étalons, j'ai pu montrer que contrairement à l'idée populaire, ils ne sont pas les leaders de leur groupe. Leur rôle s'apparente plus à celui de surveillant et parfois de catalyseur. Ces résultats suggèrent que les chevaux vivent au sein d'un système hybride où décisions partagées et non partagées coexistent.

Mots – Clés : décision collective, consensus, leadership, relations sociales, personnalité, auto-organisation, système polygyne, *Equidae*,

Abstract

Living in groups is challenging on many levels for animals and one of this challenge is the maintenance of group cohesion. How animals, that do not share the same motives or needs, decide collectively where and when to go, to rest, to eat? In this work, I studied the mechanisms underlying collective decision during group movements in domestic horses, and notably the weight of interindividual differences and social relationships on those mechanisms. In order to achieve that goal, I studied four groups of domestic horses containing only females or one male and several females (i.e. natural group organisation). I was able to show that in horses 1) there is no leader and the decision is shared among group members, 2) Personality and social relationships play a key role on the individual decisions, 3) the period before departure is crucial in determining the speed of the consensus, 4) Both individualized and self-organised mechanisms underlie collective decision. Finally by studying thoroughly the behaviour of stallions, I was able to debunk the myth that stallions are the leader of their group. Their role is closer to that of a supervisor and sometimes of a catalyser as they can push females forward. Overall these results suggest that horses live in an hybrid system where shared and unshared decision occur.

Keywords: collective decision, consensus, leadership, social relationships, personality, self-organisation, polygynous organisation, *Equidae*,