



HAL
open science

Réseau social, utilisation de l'espace et processus de prise de décision collective lors des déplacements de groupe chez le bison d'Europe (Bison bonasus) : implications pour la gestion en milieu sauvage

Amandine Ramos

► **To cite this version:**

Amandine Ramos. Réseau social, utilisation de l'espace et processus de prise de décision collective lors des déplacements de groupe chez le bison d'Europe (Bison bonasus) : implications pour la gestion en milieu sauvage. Biologie animale. Université de Strasbourg, 2017. Français. NNT : 2017STRAJ079 . tel-01762704

HAL Id: tel-01762704

<https://theses.hal.science/tel-01762704>

Submitted on 10 Apr 2018

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.

ÉCOLE DOCTORALE DES SCIENCES DE LA VIE ET DE LA SANTÉ

IPHC, Département Écologie, Physiologie et Éthologie (UMR7178)

Réseau social, utilisation de l'espace et processus de prise de décision collective lors des déplacements de groupe chez le bison d'Europe (*Bison bonasus*) : implications pour la gestion en milieu sauvage

THÈSE présentée par :

Amandine RAMOS

Soutenue le : **29 Septembre 2017**

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

Discipline/ Spécialité : Sciences du vivant/ Biologie animale

THÈSE dirigée par :
Dr. Cédric SUEUR

Maître de conférences-Université de Strasbourg

RAPPORTEURS :
Pr. Martine HAUSBERGER
Pr. Jean-Louis DENEUBOURG

Directrice de recherche-Université de Rennes 1
Professeur-Université Libre de Bruxelles

AUTRE MEMBRE DU JURY :
Dr. Sylvie MASSEMIN-CHALLET

Maître de conférences-Université de Strasbourg


INVITE :

Dr. Simon CHAMAILLÉ-JAMMES Maître de conférences-Université de Montpellier 2



À mon Père...

« Autant qu'il nous semble raisonnable et fou, nous irons ensemble au-delà de tout » (Jean Ferrat)



Remerciements

Je tenais en premier lieu à remercier chaleureusement les membres de mon jury de thèse, Dr. Martine Hausberger, Pr. Jean-Louis Deneubourg, Dr. Simon Chamaillé-Jammes et Dr. Sylvie Massemin, pour avoir accepté d'évaluer ce travail de thèse.

J'aimerais particulièrement remercier mon directeur de thèse, Cédric Sueur, pour m'avoir ouvert les portes de cette grande aventure de 3 ans et plus. Cédric, je me souviens encore le jour où je t'ai envoyé mon premier email pour postuler au stage de Master 2, il y a maintenant 5 ans ! Qui aurait cru que ce stage, prévu pour étudier le leadership des canards colverts, allait finalement m'amener au bout du monde observer les bisons ? Monsieur Sueur je t'appelais... pendant 2 ans tu as bataillé pour qu'enfin je te tutoie haha ! Un rude combat que tu as finalement réussi à remporter ! Je tenais aussi à te remercier de la confiance que tu as su m'accorder dès le début. Grâce à elle, j'ai pu sortir de ma zone de confort et me confronter à mes propres limites, renforcer mon autonomie et ma réflexion personnelle. J'ai pu faire face à mes craintes, notamment celles de prendre l'avion et de partir seule dans des pays et contrées inconnus ! Les voyages forment la jeunesse dit-on, et j'ai pu le vérifier grâce à toi !

De plus, malgré les difficultés personnelles que j'ai rencontrées tout au long de notre collaboration, tu as su être patient et tu m'as laissé gérer tout ça à ma façon et surtout à mon rythme. Pour tout cela, je ne te remercierais jamais assez.

Enfin, parce qu'un binôme de travail innove toujours plus avec des caractères opposés et des opinions divergentes (haha), je te remercie de m'avoir laissé prendre ma place, de m'avoir permis de m'affirmer en tant que jeune chercheuse et de ne jamais m'avoir tenu rigueur de mon caractère, parfois trop émotif, sans doute dû au manque de confiance en moi que j'ai toujours eu ! Merci à toi !

Un grand merci à Odile Petit et à François Criscuolo pour m'avoir accueilli au sein du département et avoir fait de mon séjour au DEPE, un chapitre important de ma vie. François, merci d'être le responsable que tu es, quelqu'un de toujours à l'écoute des autres, avec une envie irrépressible de satisfaire tout le monde, même lorsque cela est impossible... J'ai apprécié tes efforts pour rendre l'atmosphère et l'environnement de travail au DEPE plaisants, tes blagues, parfois douteuses, le midi à la pause déjeuner, et tes emails dont la signature « F. », courte mais efficace, inspira tant d'étudiants et fit couler beaucoup d'encre ! Je retiendrais enfin cette expression, un peu brute de décoffrage, que tu m'avais un jour écrit « Tu auras une belle vie ! ».

Je tenais également à te remercier Odile pour m'avoir accepté pendant 2 ans dans l'équipe d'éthologie, ma première équipe au sein du DEPE, et pour avoir co-encadré mon stage de Master 2 ! J'ai passé 2 ans formidables en compagnie de vous tous : Valérie, Bernard, Pierre, Christophe, Palmyre, Céline, Cristian, Léa, Amélie et j'en oublie certainement ! Merci pour ces deux ans de collaborations et d'échanges, pour la préparation au concours de l'ED et pour vos encouragements.

Un grand merci à vous, Patrice Longour, directeur de la Réserve Biologique des Monts-d'Azur, pour avoir participé à cette aventure scientifique et m'avoir laissé approcher et observer vos bisons. Merci également à vous de m'avoir transmis votre passion et votre vision du « sauvage » en France, et d'être resté disponible malgré vos nombreuses responsabilités.

Merci Baptiste Vivinus pour m'avoir aidé tout au long de mes observations à mieux connaître la faune du Haut-Thorenc et avoir partagé avec moi tes connaissances naturalistes, toujours avec humour.

Merci Ariane Ringenbach pour ta gentillesse et pour ton soutien moral lors des moments de solitude ; tu m'as été d'un très grand réconfort.

Chau, merci pour le soutien, la compagnie et l'écoute que tu m'as apportés durant ton séjour à la réserve. Merci pour ces soirées à discuter, découvrir les saveurs culinaires de chez toi et créer des souvenirs. J'espère te revoir un jour, en France ou ailleurs !

Merci enfin à toi, Marc Cortyl, cuisinier du Manoir du Haut-Thorenc, pour ton humour, tes bons petits plats, et surtout ta fondue au fromage à tomber par terre !!!

Je tenais aussi à remercier très chaleureusement mon équipe hollandaise préférée, sans qui mon terrain aux Pays-Bas n'aurait pas eu cette formidable saveur. So, thank you so much to all of you guys: Yvonne, Esther, Jesus, Ruud. M, Ruud. P, Walter, Ko, Coen, Rene, Nico, Mark, Elena, Marloes and all others person who helped me to feeling like at home and to work in a friendly atmosphere.

A particular thank to you Yvonne, to have said yes to our collaboration, to be so happy every time, and to communicate around you full of positive waves! You are a crazy girl, probably the craziest I know haha, and it is just a pleasure to meet you!

Thank you Esther and Jesus for having opened to me the doors of your house and for having so warmly integrated me in your life. Thank you for all the shared dinners, all the discussions about the bison, about the life in general, and all your help you have given to me in carrying out my research project. I loved the time spent with you, and I hope to share other moments in the future.

Un merci infini à tous les chercheurs du DEPE, ma seconde « famille », pour leur personnalité attachante et leur accueil chaleureux !

Merci à toi Sylvie, pour ta gentillesse, ton sourire, ta joie de vivre et ton petit accent du Sud si apaisant. Merci d'avoir été à mon écoute de si nombreuses fois et de donner tant autour de toi ! Tu représentes pour moi le petit rayon de soleil du DEPE.

Merci JP pour avoir tenté pendant 3 ans de m'apprendre ton langage, sans grand succès cependant... Merci pour ta bonne humeur, ton humour sans limite (j'ai parfois prié pour qu'il y en ait, haha), ta disponibilité sans faille et ton aide si précieuse ! Tu es comme l'épée de *Griffondor* qui apparaît dans le choixpeau magique d'*Harry Potter* juste au moment où il est le plus en galère (si tu ne connais pas cette référence, je pense que tes petits enfants pourront peut-être t'aider à voir de quoi il s'agit !). Merci d'être si accessible et de nous considérer, nous doctorants, comme tes égaux !

Merci à toi Thierry, pour ta façon de parler à la Christian Clavier, qui t'aura d'ailleurs valu le surnom de « Raclouille la fripouille », pour les franches rigolades à la pause déjeuner, pour les discussions « vélo » et « herbes, légumes bio et vie saine », pour les partages de vidéos *Youtube* à nos heures perdues (*La Barbe, Norman*, et autres vidéos adolescentes). Nos échanges sont arrivés bien trop tard à mon goût, mais je suis contente d'avoir finalement pu approcher ce grand chercheur qui me faisait si peur à mon arrivée (eh oui, c'est que tu es impressionnant Thierry haha !).

Merci Caroline pour m'avoir permis d'enfin lâcher mon vieil ordinateur au bord du suicide pour accéder à un compagnon de galère fiable, qui ne s'éteint pas au moindre coup de chaud, et qui ne m'affiche pas des messages d'erreurs chaque fois que je tente de communiquer avec lui ! Merci d'être si accessible et disponible. Je suis certaine que tu feras une excellente responsable de département et je te souhaite bonne chance pour cette nouvelle fonction pleine de responsabilités !

Jean-Yves, merci pour l'intérêt que tu as montré envers ma recherche, mes bisons et mes projets professionnels futurs ! Merci de m'avoir recommandé à tes contacts, de m'avoir donné l'assurance nécessaire pour tenter de mettre en place de nouveaux projets ! Merci pour tes retours scientifiques, toujours très pertinents, et pour ton rire incroyablement communicatif (je me souviens notamment de ces communications téléphoniques, audibles de mon bureau, et des barres que je me tapais avec Mathilde lorsque tu riais aux éclats !).

Carsten, thank you so much for all the efforts you made to make the DEPE so dynamic: EPE lunch, BEEPS, Scientific Writing and so on! Thank you for the little garden you created in the patio and for all your involvement in its maintenance; it was nice to sit on the bench in the middle of it to take a breath of fresh air before work again!

Merci à toi Yves pour les discussions ornitho du midi, ton calme à toute épreuve et ta gentillesse ! Ton tempérament curieux et ton côté naturaliste m'ont permis de me dire que je n'étais

finalement pas la seule à conserver dans des boîtes et des bocaux de nombreuses curiosités et restes d'animaux haha !

Vincent, merci pour ton écoute et ton professionnalisme. Merci pour tes remarques pertinentes, tes suggestions et les solutions que tu apportes aux autres ! Tu es, à n'en pas douter, un excellent chercheur !

Un merci chaleureux à toi, Josefa, pour ta gentillesse et la fraîcheur que tu apportes au DEPE. J'ai apprécié les moments passés en ta compagnie, toujours pleins de légèreté !

Merci à toi Damien pour les apports techniques et scientifiques que tu m'as si gentiment apportés lorsque je tentais de rendre crédible auprès de professionnels le dispositif des barrières virtuelles comme moyen de gestion de la faune sauvage. Merci pour ton sourire et ta simplicité !

Merci Yvon pour votre bienveillance, votre prévenance et votre soutien. Vos attentions sont toujours discrètes et respectueuses et sont, de fait, très appréciées. Vous êtes une personne avec qui il est très agréable d'échanger !

Merci à toi Yann pour les conseils que tu m'avais donnés avant que je ne parte au Canada (et avant que tu ne partes toi-même sur Chizé), et qui me sont encore utiles aujourd'hui. En particulier, je me souviens d'une phrase pleine de bon sens que tu avais partagé avec moi lorsque ma situation personnelle me faisait douter de mon départ « On ne peut pas vivre dans l'hypothétique, sinon, on n'entreprendrait jamais rien ». Je peux dire aujourd'hui que ces paroles m'ont porté jusqu'à la fin, et m'ont surtout permis d'accepter plus facilement certaines situations ! Merci pour ça !

Parce que le DEPE ne serait rien sans toutes ces personnes, je tenais à remercier Brigitte, Martine, Claudine et Hélène pour leur sourire, leur dévouement et leur aide précieuse.

Martine, merci de rendre les départs en conférence, les voyages à l'étranger et l'ensemble des missions de terrain beaucoup plus faciles. L'administration française n'est pas connue pour être très simple, mais tu arrives pourtant toujours à tout ordonner.

Claudine, merci pour ta disponibilité, ton implication pour les autres et pour toutes les solutions que tu nous apportes, surtout lorsque nous sommes submergés par nos commandes haha.

Merci à toi Brigitte pour t'être rendue disponible lorsque j'ai eu besoin de ton aide ou de ton avis, même en période de crise, lorsqu'il s'agissait, par exemple, d'imprimer les dernières photos du livre de thèse des copains ! Merci pour ta capacité presque divine à dénicher les vieux articles et tous les documents nécessaires à nos recherches, quand il nous est parfois si difficile d'y arriver par nous-même.

Merci enfin à toi Hélène pour ta simplicité, ta douceur et ta gentillesse.

La thèse, c'est une aventure professionnelle, mais c'est surtout des rencontres exceptionnelles ! Alors merci à l'ensemble des post-doctorants : Ivan, Marie-Amélie, Manfred, Christophe et Audrey pour les échanges, tant scientifiques que personnels, que nous avons pu avoir !

Thanks Ivan for being so funny and friendly. I like to speak with you, even if my English, sometimes, leaves me speechless haha! You are a very amazing person with whom it is good to spend time!

Marie-Amélie, merci pour ta tchatche, ta bonne humeur et ta disponibilité ! Merci pour l'aide précieuse que tu as pu m'apporter en statistiques et les conseils avisés que tu as su me donner en plein rush de rendu de manuscrit !

Manfred, you are a very friendly and interesting person with whom it is enriching to discuss! Thank you for your kindness and for your open-mindedness.

Audrey, merci pour ton rire mythique et ton sourire rayonnant ! J'ai apprécié les moments passés en ta compagnie et les discussions à la pause déjeuner sur le recyclage des déchets ou encore sur la condition des femmes haha.

Christophe... Jean-Chris !!! Tu fais partie de mes plus belles rencontres au sein des murs du DEPE. Ta timidité et ta retenue naturelle laisse peu à peu la place, lorsqu'on apprend à te connaître, à quelqu'un d'amusant, d'attachant et de tourné vers les autres. Merci d'avoir fait de mes premières années au DEPE des moments de partage, de discussion et de confiance. Je me souviendrais toujours de tes petites blagues qui consistaient à frapper à ma porte de bureau, attendre mon « oui » d'autorisation pour rentrer, et pousser la dite porte tout en te cachant derrière le mur. Je me retrouvais alors avec le couloir pour seule vision, jusqu'à ce que ta tête apparaisse dans l'encadrement, grand sourire aux lèvres ! Je me souviendrais toujours aussi de nos pauses « goûter » à jouer avec Etan dans le couloir (il a d'ailleurs toujours le petit ballon jaune que tu lui avais laissé haha). Enfin, merci pour tes apports scientifiques, toujours très pertinents, ta curiosité et pour ton intérêt, tout simplement.

Merci à tous ceux qui ont contribué, de près ou de loin, à l'avancée de ma thèse et de ma réflexion scientifique.

Merci à toi, Marie, pour m'avoir donné l'opportunité de présenter mon sujet de recherche à l'Université Populaire de Strasbourg ! Merci pour ta gentillesse et pour l'intérêt que tu me portes.

Merci à Joanna pour les nombreux retours d'articles, les idées et les suggestions partagées, toujours avec humour et convivialité 😊. Merci d'avoir participé à l'amélioration de mon anglais... Ce n'était pas gagné haha !

Merci à vous tous, mes doctorants préférés et mes amis de galère ! Merci d'avoir rendu ces 5 ans au DEPE aussi riches et forts en émotions ! Merci Mathilde, Emilio, Flo, Agnès, Xavier, Mathieu, Philippine, Valeria, Palmyre, Alex, Quentin et Robin C. d'avoir contribué à la personne que je suis aujourd'hui.

Un merci tout particulier à toi Mathilde, ma sœur de cœur. Tu es sans doute la personne la plus formidable que j'ai rencontré ces dernières années... Merci de m'avoir offert ton amitié il y a maintenant 5 ans, de t'être tant ouverte à moi, de m'avoir fait confiance, et de m'avoir permis de me sentir particulière dans ta vie. Merci pour ton rire, pour les nombreuses soirées passées en ta compagnie au *Public House* ou au *Wawa*, les têtes à têtes entre filles, les échanges et les discussions à rallonge, les fous rires et les potins. Merci pour ton soutien sans faille lors de mon terrain au Canada, pour les nombreux Skype qui m'ont permis de tenir 7 mois sur place (même avec 6h de décalage horaire et une connexion internet pourrie), les appels Whatsapp et les discussions interminables par sms. Merci pour ta générosité, ta candeur (puahaha je l'ai placé !), ton énergie et pour tout ce que tu as apporté au DEPE ! Enfin, merci d'avoir toujours été là lorsque j'en ai eu le plus besoin. Merci de m'avoir aidé à traverser tant d'épreuves et d'avoir donné de ta personne pour me remonter lorsque je touchais le fond. Merci Mathilde de m'avoir accompagné dans ma peine, dans mes angoisses et dans ma peur de perdre ceux que j'aime. Merci d'avoir veillé avec moi jusqu'à 5h du matin ce 4 décembre 2015 pour m'amener à la première heure à la gare... Merci encore de m'avoir tenu la main à la fin... Les mots me manquent tant tu as fait pour moi. Pour tout cela, merci du fond du cœur !

Emilio, mon Mimile ! Merci de m'avoir offert ton amitié, de t'être confié autant à moi, de m'avoir de si nombreuses fois écouté et réconforté. Merci pour ces nombreuses pauses cafés, lorsque nos deux bâtiments étaient géographiquement séparés ; je me suis, grâce à cela, plus facilement intégrée à notre petit groupe de doctorants. Merci pour nos discussions sur la musique, la famille, les amis, la vie amoureuse, la thèse, les problèmes, sur toi, sur moi et sur tous les sujets qui parfois nous opposent si fortement haha. Merci pour ta franchise, pour ton honnêteté et pour m'avoir permis de reprendre confiance en moi. Merci d'avoir été ce confident dont j'avais tant besoin à certaines périodes de ma vie, de m'avoir encouragé dans ce que j'entreprenais et de m'avoir conseillé. Merci pour toutes ces soirées de partage, de potins et de franches rigolades (cf : « On'our' A'an'ine. Ommen't' a' va' ?). On aura finalement réussi à te trainer avec nous et effacer la réputation qui te collait aux basques au début de ma thèse : « Emilio ne vient jamais aux soirées, pas la peine d'y compter haha ! ». Merci tout simplement d'avoir été toi-même et d'être cet ami indispensable dans ma vie !

Flo, merci d'avoir été présente pour moi, de m'avoir mis le pied à l'étrier et pour toutes les discussions que nous avons pu partager toutes les deux. Merci pour ton humour et pour ton amitié

qui m'est très précieuse ! Merci pour toutes ces soirées « nanas » passées en ta compagnie, pour les confidences partagées et l'ensemble des aventures strasbourgeoises que nous avons vécues ensemble ! Je crois que tu représentes pour moi l'amie alsacienne par excellence : généreuse, drôle et qui a du punch. Et parce qu'une forte amitié se construit sur des bases solides, merci pour ton franc parlé et ta constance !

Merci Agnès pour ta patience, ces moments de partage au bureau, ces soirées en ville, ces discussions entre filles autour d'un verre de mojitos et ces apéros de dernière minute à la fin d'une journée de travail bien remplie. Merci pour ta présence en cette fin de thèse ! Je suis contente d'avoir pu partager avec toi ce grand marathon ! Merci enfin d'être cette personne entière avec qui il est bon de discuter !

Xavier, merci pour ta gentillesse et pour ton tempérament « no stress » à toute épreuve ! J'ai aimé partager mon bureau avec toi pendant 3 ans, échanger sur la thèse, sur l'après thèse, sur la vie en général et ses opportunités ! Merci pour ces moments conviviaux, pour ces randonnées en plein cœur des Vosges et pour tous ces repas du midi à parler politique, photographie et enseignement !

Mathieu, merci pour tous ces moments que tu as partagé avec moi lorsque je commençais ma thèse ! Merci pour l'aide précieuse et les conseils avisés que tu distribues autour de toi ! Tu es comme un couteau suisse dont il serait impossible de se passer haha ! Ta culture générale, ton côté bricoleur, ta capacité à trouver des solutions là où il semble ne pas y en avoir m'ont toujours étonné. Tu m'inspire un tel sentiment de confiance, de sérénité et de sécurité que tout paraît soudain d'une simplicité déconcertante lorsqu'on est avec toi. C'est sans doute pour toutes ses raisons que de passer du temps en ta compagnie est si agréable ! P.S. un lavabo de paille attend encore ses parents dans mon garage :p

Merci Philippine de m'avoir donné la chance de te connaître davantage et d'avoir pu, même pour un petit moment, partager avec toi un bureau et les galères qu'une fin de thèse représente. Merci pour ces soirées à deux, à discuter coiffures, tenues et relations autour d'un petit repas, à partager certaines de nos frustrations, de nos questionnements, sans jugement aucun. Merci pour toutes ces soirées en ville, à l'*Abattoir* et au *Wawa*, et pour toutes nos virées shopping du week-end !

Merci Palmyre pour ton énergie débordante, ta personnalité rayonnante et pour tous tes encouragements ! Merci d'avoir été mon compagnon de route lors de ma première conférence à l'international, de m'avoir conseillé et d'avoir partagé avec moi tous ces bons moments au DEPE ! Merci enfin de m'avoir permis de faire la connaissance de cette personne exceptionnelle qu'étais ton grand père et d'avoir, je l'espère, gagné en sagesse.

Thanks to you Valeria, for your kindness, your simplicity and your sweet smile! You are the first Ph.D student with whom I shared an office, and I keep these memories in my mind with nostalgia! I

always liked to speak about everything and spend time with you. Your personality is endearing and our discussions are always pleasant, simple, without cloudiness.

Enfin, merci Alex pour ta personnalité attachante, pour ton aide et tes conseils en statistiques, pour nos échanges toujours intéressants et pour le petit coin de Québec que tu rapportes toujours à ton passage au labo ! Tu es une personne très drôle et surtout authentique.

Un grand merci à tous ces collègues qui sont aujourd'hui devenus mes amis ! Merci notamment à Nico et Robin L. pour tous ces repas passés en votre compagnie, pour nos discussions, parfois intenses, souvent légères et majoritairement décalées haha ! Merci aussi à Virginie, Noémie et Fanny pour toutes ces conversations, ces franches rigolades, ces soirées et ces moments partagés avec vous.

Nico... Merci pour tout ce que tu as apporté à ma vie. Merci d'être cette personne sur laquelle je peux compter à toute heure de la journée, à tout moment du soir et à n'importe quel jour de la semaine ! Merci de m'avoir sauvé la vie tant de fois en permettant à certains de mes objets de retrouver une seconde vie, ou encore en volant à mon secours lorsqu'un dimanche après-midi, la porte de ma maison c'était malencontreusement refermée sur moi. Merci pour ton humour sans limite, pour tes blagues déplacées mais qui font tout ton charme, pour ta bonne humeur quotidienne, pour ton entrain, pour ton ouverture d'esprit et pour l'amitié que tu offres aux gens sans compter. Merci pour tes compliments, tes mots de réconfort lorsque je n'allais pas bien et pour l'attention que tu me portes. Ton amitié m'est très précieuse et je suis heureuse d'avoir pu croiser ton chemin...

Virginie ! Merci meuf pour ta personnalité de ouf, ton vocabulaire et ton accent parisien à couper au couteau, tes expressions cultes et toute ta folie ! Passer du temps avec toi est toujours un plaisir : on oublie tout, on rigole, la vie quoi !

Fanny, merci d'avoir été là pour moi, de m'avoir trouvé l'appartement idéal pour cette fin de thèse et de m'avoir hébergé dans l'attente de l'obtenir ! Merci pour tous les services rendus, les après-midi café et potins, les balades dans le parc et les petits moments entre filles.

Mon projet de recherche n'aurait pas pu se réaliser sans la contribution et l'implication de mes deux stagiaires de choc, Yolande et Lola !

Yolande, merci d'avoir rendu mon séjour mitigé au Canada plus amusant, plus léger et plus agréable. Merci pour la motivation et la volonté dont tu as fait preuve, même lorsque les conditions n'étaient clairement pas au rendez-vous... Merci pour ta joie de vivre naturelle, pour les nombreux airs *Disney* chantés à tue-tête pour éloigner les ours, et pour les moments de rigolades partagés au coin d'un feu, en balade à cheval, ou dans notre vieille cabane canadienne ! Merci enfin d'avoir fait de moi une meilleure chasseuse de moustiques ;) (je prends ma revanche quand tu veux haha) !

Merci à toi Lola de m'avoir suivi dans ce que je peux aujourd'hui considérer comme la meilleure aventure de cette thèse ! Merci pour ton travail remarquable sur le terrain, pour l'intérêt que tu as porté dès le début à ce projet, pour ton implication à toute épreuve et pour ta détermination. Tu as, sur bien des points, été bien plus douée que moi. Je me souviens en particulier de mon arrivée à Vinkenbaan : tu reconnaissais déjà la moitié des bisons, tu avais des fiches techniques sur la majorité d'entre eux, tu avais construit un trombinoscope, pris des notes, lu de la biblio... En bref, la coéquipière parfaite pour commencer un terrain dans les conditions qui ont été les miennes à ce moment-là... Merci pour ton dévouement (mental et physique), pour les nombreux fous rires et pour ces discussions interminables dans l'attente que les bisons fassent autre chose que de ruminer ! Merci aussi pour ta compréhension, ton écoute, les nombreuses discussions entre filles le soir, les petits apéros partagés après les rudes journées de terrain, les soirées films, les soirées *GoT* (ou les journées, lorsque la pluie nous retenait « prisonnières » à la maison haha), les samedis après-midi à Harlem, les instants de jeux avec Render et tant d'autres moments inoubliables !

J'aimerais enfin remercier mes amis proches et ma famille pour leur présence, leur soutien et toute l'aide qu'ils m'ont apportée dans ce projet fou de doctorat.

Merci à tous mes amis de la Rochelle qui m'ont suivi dans mon parcours depuis le collège, voir l'école primaire pour certains haha : merci à toi Ison, Mélo, Nono, Chloé, Solène et tous les autres ! Malgré la distance, je n'oublie pas d'où je viens ;) !

Merci à toi, mon ami JB. Notre amitié n'est fondée que sur une rencontre furtive qui a toujours le don de m'étonner encore aujourd'hui ! Merci pour ta présence, ton soutien et pour toutes ces conversations partagées au téléphone, ces repas à deux sur skype, et ces sms jusqu'à pas d'heure ! Je t'attends toujours sur Strasbourg avec plaisir !

Un merci particulier à vous, Annie et Gaston, pour votre soutien moral et votre gentillesse depuis toutes ces années. Je me suis toujours sentie bien accueillie chez vous et je repense souvent avec nostalgie à tous ces bons moments que nous avons passés ensemble. Merci pour votre honnêteté et pour m'avoir accordé une petite place dans votre vie. Je vous embrasse tendrement...

Merci à vous, Fred et Mado, pour être ces amis de longue date sur qui nous avons toujours pu compter ! Fred, merci pour tes passages sur Strasbourg, toujours trop courts mais tellement marquants ! J'ai toujours aimé tes sarcasmes, tes petites blagues douteuses et ta volonté de toujours me contredire juste pour m'embêter haha !

Merci à toi Vinie, ma meilleure pote de toujours ! Presque 10 ans que tu partages ma vie, mes joies, mes peines et mes doutes. Presque 10 ans que tu me supportes, que tu m'écoutes, que tu me réconfortes, que tu ris et pleures avec moi... Tu as toujours été présente, malgré la distance et le temps qui passe, malgré les obstacles et les malheurs. Tu es cette amie sur qui on peut compter, quel

que soit le contexte. Tu es cette pote que tant d'autres m'envient, celle capable de traverser la France à n'importe quelle heure du jour ou de la nuit pour porter secours. Tu es ma confidente, ma sœur et ma mère tout à la fois. Merci pour ta présence et ton soutien, pour ton dévouement, pour tout l'amour que tu distribues gratuitement autour de toi et pour ce pilier que tu représentes dans ma vie. Merci de cette proximité que tu as su mettre en place avec ma famille, de cette confiance que tu inspires et de cette grande part de folie qui t'habites haha ! 10 ans, ce n'est pourtant rien lorsqu'on prévoit une amitié à vie 😊

Merci à mon petit frère, Jérémy, pour son aide morale et artistique dans l'avancée de ma thèse. Merci à toi mon frère pour la confiance que tu m'accordes, pour être mon plus proche confident et pour l'amour que tu me donnes. Merci pour nos discussions, nos disputes, nos réconciliations, nos débats et nos soirées potins à siroter une infusion en mangeant des pépites ! Merci d'être le frère que tu es, une personne ambitieuse, tournée vers les autres et à l'écoute ! Merci de partager autant avec moi. Il faut dire que nous avons pas mal de passions communes : la nature, l'art, les voyages et la bonne bouffe ! Merci enfin d'être ma béquille quand je suis sur le point de faillir...

Merci ma sœur pour ta présence, ton soutien, nos nombreuses sorties vélo à la mer en plein été, tes efforts pour distinguer les vrais bigorneaux des faux (haha !) et tes petits appels pendant tes pauses déjeuner ! Ces dernières années ne nous ont pas permis de vivre beaucoup de bons moments, alors j'espère pouvoir rattraper tout cela et renforcer davantage notre lien.

Maman... Merci à toi pour les sacrifices que tu as consentis pour faire de moi cette jeune chercheuse que je voulais tant être, petite déjà. Merci de m'avoir soutenu dans ma volonté de faire de longues études en biologie (qui, d'après beaucoup de personnes, ne m'amèneraient de toute façon à rien...) et de m'avoir permis de développer mon assurance et mon autonomie. Merci de m'avoir laissé faire mes choix, d'avoir fait de mon enfance le paradis que tant d'enfants rêvent et de m'avoir accompagné sur ce chemin sinueux qu'est la vie d'adulte. Que dire de ces années de galère et de souffrance que nous avons traversées, mais toujours main dans la main <3

Merci Valentin, mon chéri, pour m'avoir accompagné durant cette année (pas la meilleure) avec autant de patience. Merci de m'avoir accepté avec tous mes défauts et mes bagages, bons comme mauvais, et de m'avoir soutenu dans mes démarches difficiles... Merci pour ces moments de bonheur que tu partages avec moi et pour ces projets de vie que tu me laisses entrevoir à tes côtés. Merci encore d'être cette douce éclaircie dans ce quotidien parfois très pesant. Je t'aime <3

Un petit merci chaleureux à ta famille et à tes amis, que j'ai appris à connaître et à apprécier ces derniers mois : Baptiste, Guillaume, François, Anaïs, Mélanie, Aurélien, Adrien, Fab et tous les autres. Merci à vous Pierre, Claire, Djo et toute la famille Metz pour votre soutien, votre accueil et les nombreux repas conviviaux passés en votre compagnie. Merci enfin à toi, Alexia, pour ta gentillesse, ton attention, ta personnalité pétillante et la joie de vivre que tu dégages !

Parce que les derniers mots sont toujours réservés à la personne qui m'est la plus chère, je dédie ces quelques lignes à mon père, loin d'être cependant suffisantes pour illustrer ce qu'il représentait et représente encore pour moi. Papa, merci d'avoir été mon souffle, mon carburant et mon inspiration de tous les instants. Merci de m'avoir donné la chance d'accéder à cette thèse, de m'avoir poussé, relevé et tendu la main chaque fois que je trébuchais et doutais de moi-même... Merci d'avoir tant donné de ta personne pour me permettre de réaliser mes projets, très souvent au détriment des tiens... Merci de m'avoir accompagné dans chacune de mes péripéties, d'abord à Poitiers où j'ai commencé ma prépa et fait ma licence, puis à Rennes où j'ai poursuivi en première année de Master, à Paris ensuite où j'ai fait mon premier stage de recherche, pour finalement marcher à mes côtés jusqu'à Strasbourg pour y finir mon Master et entamer la dernière ascension vers le doctorat. Merci d'avoir été le pilier de notre famille et d'avoir mené ton combat pour la vie avec tant de courage. Merci pour les enseignements que tu m'as transmis et que tu continues malgré toi à me transmettre. Daddy, j'ai mis un point final à cette thèse en ayant pour seul objectif de te rendre fier de moi... J'espère avoir tenu ma promesse et d'être digne de toi... Je t'aime à l'infini, bien au-delà des étoiles...

Liste des publications et présentations orales

- Publications scientifiques incluses dans la thèse

Ramos A, Manizan L, Rodriguez-Gonzalez E, Kemp Y, & Sueur C. The social network structure of a semi-free roaming European bison herd (*Bison bonasus*). *In prep.*

Ramos A, Manizan L, Rodriguez-Gonzalez E, Kemp Y, & Sueur C. How can leadership processes in European bison be used to improve the management of free-roaming herds? *Submitted in European Journal of Wildlife Research.*

Ramos A, Petit O, Longour P, Pasquaretta C, & Sueur C. 2016. Space use and movement patterns in a semi-free-ranging herd of European bison (*Bison bonasus*). *PLoS ONE*. 11(2): e0147404. DOI:10.1371/journal.pone.0147404

Ramos A, Petit O, Longour P, Pasquaretta C, & Sueur C. 2015. Collective decision making during group movements in European bison, *Bison bonasus*. *Animal Behaviour*. 109:149-160. DOI: 10.1016/j.anbehav.2015.08.016

- Publications scientifiques incluses en Annexes

Sueur C, Debergue E, Kuntz C, Keller B, Robic F, Siegwalt-Baudin F, Richer C, Ramos A, & Pelé M. How do group composition changes affect social networks in Highland cattle (*Bos taurus*). *In Prep.*

Sueur C, Kuntz C, Debergue E, Keller B, Robic F, Siegwalt-Baudin F, Richer C, Ramos A, & Pelé M. Leadership linked to group composition in Highland cattle (*Bos taurus*): implications for livestock management. *Submitted in Applied Animal Behaviour Science*

- Conférences

Ramos A, & Sueur C. Collective decision-making process during group movements of European bison (*Bison bonasus*) in Mont-d'Azur Reserve and in National Park Zuid-Kennemerland. The XIV European Bison Conference. September 2016. Bałtów, Poland. Abstract available on: <http://www.smz.waw.pl/wp-content/uploads/steszczenia.pdf>

Ramos A, & Sueur C. Collective decision making during group movements in European and North American plain bison. The 8th European Conference of Behavioural Biology. July 2016. Vienna, Austria. Abstract available on: <http://www.smz.waw.pl/baltow-2016/>

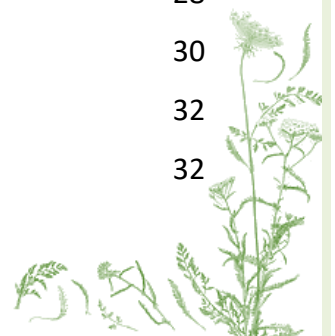
- Communications “Grand Public”

Ramos A. Il y a-t-il un leader chez le bison d’Europe ? Conférence donnée dans le cadre de cours d’éthologie à l’Université Populaire Européenne. Février 2017. Strasbourg, France.

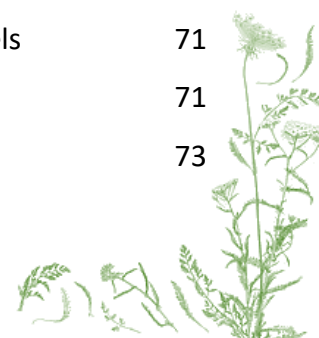
Ramos A. Leading the way. *Biosphere Magazine*. Issue 14, pp 24-31. February 2016. Article available on: <http://www.biosphereonline.com/magazine/issue-14> (**Annexe 5** of this manuscript)

Sommaire

Introduction Générale	1
1. Aux origines de la socialité	3
1.1. La valeur adaptative de la vie en groupe	5
1.1.1. <i>Les avantages</i>	5
1.1.2. <i>Les coûts</i>	7
1.2. Faire des compromis	8
2. Cohésion de groupe et prise de décision collective	11
2.1. La communication, clé de voute d'une bonne cohésion de groupe	11
2.1.1. <i>Communication locale</i>	11
2.1.2. <i>Communication globale</i>	14
2.2. Différents degrés de partage de la décision	16
2.2.1. <i>Décision non partagée et processus individualisé</i>	16
2.2.2. <i>Décision partagée et processus distribué</i>	18
3. Déplacements de groupe et phénomène du leadership	19
3.1. Initiation, leadership, déplacement collectif, de quoi parle-t-on ?	19
3.2. Influence des caractéristiques individuelles	22
3.2.1. <i>Une histoire de genre ?</i>	22
3.2.2. <i>L'âge ou une question d'expérience ?</i>	23
3.2.3. <i>Influence des besoins nutritionnels ?</i>	24
3.2.4. <i>Un trait de personnalité ?</i>	24
3.3. Influence des relations sociales	25
3.3.1. <i>Le rang de dominance</i>	25
3.3.2. <i>Les relations de parenté</i>	26
3.3.3. <i>Les relations d'affiliation</i>	27
4. De l'intérêt du leadership à la gestion des groupes	28
4.1. Conflits Homme-faune	28
4.2. Gestion conventionnelle	30
4.3. Vers de nouvelles stratégies de gestion : le cas des clôtures virtuelles	32
4.3.1. <i>Description et principe du dispositif</i>	32



4.3.2. Clôtures virtuelles et leadership : quelles applications ?	34
5. Les ongulés : un cas d'école	35
5.1. Vie de groupe et relations sociales	36
5.2. Migrations et déplacements	38
5.3. Importance des ongulés dans la société et les écosystèmes	39
5.3.1. Élevage et pastoralisme	39
5.3.2. Écosystèmes et conservation	40
6. Le bison d'Europe : de sa disparition à sa réintroduction	42
6.1. Historique d'un déclin	43
6.2. Le grand retour	44
6.3. Biologie générale de l'espèce et comportement	46
7. Problématique et structure de la thèse	48
Méthode Générale	51
1. Sites d'étude	53
1.1. Réserve Biologique des Monts-d'Azur	53
1.2. Parc National Zuid-Kennemerland	55
2. Sujets d'étude	57
2.1. Le troupeau de la Réserve Biologique des Monts-d'Azur	57
2.2. Le troupeau de Kraansvlak	58
3. Méthodes d'observation et analyses	59
3.1. Les classes d'âge et de sexe	59
3.2. Observations comportementales	61
3.2.1. Distance d'observation et prise en compte du stress	64
3.2.2. Collecte des données comportementales et spatiales	65
3.2.2.1. Activité journalière et utilisation de l'espace	66
3.2.2.2. Les relations sociales	67
3.2.2.3. Déplacements de groupe et prise de décision collective	68
3.3. Mise en forme des données et calcul des indices sociaux et individuels	71
3.3.1. Caractéristiques individuelles	71
3.3.2. Caractéristiques du réseau social	73



Thématique 1 - Vie de groupe et utilisation de l'espace chez le bison d'Europe **75**

Chapitre 1 : Organisation de groupe et réseau social **77**

Étude 1 : The social network structure of a semi-free roaming European bison herd (*Bison bonasus*) 79

Chapitre 2 : Utilisation de l'espace et patterns de mouvements **107**

Étude 2 : Space Use and Movement Patterns in a Semi-Free-Ranging Herd of European Bison (*Bison bonasus*) 109

Thématique 2 - Leadership et processus de prise de décision collective chez le bison d'Europe : vers le développement de nouvelles stratégies de gestion **125**

Chapitre 3 : Processus de prise de décision et déplacements de groupe **127**

Étude 3 : Collective decision making during group movements in European bison, *Bison bonasus* 129

Chapitre 4 : Leadership et implications dans la gestion des troupeaux **141**

Étude 4 : How can leadership processes in European bison be used to improve the management of free-roaming herds? 143

Discussion Générale **179**

PARTIE 1 : Organisation de groupe et structure du réseau social **181**

1.1. Résultats et discussion 181

1.1.1. Taille et composition du groupe 181

1.1.2. Organisation sociale et caractéristiques du réseau 183

1.2. Limites de l'étude 188

PARTIE 2 : Occupation et utilisation de l'habitat **189**

2.1. Résultats et discussion 189

2.1.1. Occupation de l'habitat 189

2.1.2. Pattern de mouvements et utilisation de l'habitat 191

2.2. Limites de l'étude 193

PARTIE 3 : Déplacements de groupe et leadership **194**



3.1. Résultats et discussion	194
3.1.1. <i>Initiation des déplacements et leadership</i>	194
3.1.2. <i>Adhésion et cohésion de groupe</i>	200
3.1.3. <i>Organisation dans la progression</i>	201
3.2. Limites des études	204
PARTIE 4 : Applications à la gestion des troupeaux	207
4.1. Prise en compte du réseau social	207
4.2. Sélection des habitats favorables	208
4.3. Partage du territoire et gestion des troupeaux	209
Conclusion Générale	213
Bibliographie	215
Résumé Général	259
Annexes	265
Annexe 1	267
Projet en cours : Leadership et statut physiologique : le niveau de stress et le statut nutritionnel d'un individu présumant-ils du rôle de leader dans un groupe ?	
Annexe 2	277
Review : Follow the Boss: how leadership could be used to contain domestic and wild ungulate herds?	
Annexe 3	305
Étude : Impact of group management and transfer on individual sociality in Highland cattle (<i>Bos Taurus</i>)	
Annexe 4	339
Étude : Leadership linked to group composition in Highland cattle (<i>Bos taurus</i>): implications for livestock management	
Annexe 5	371
Article : Leading the way	



Introduction Générale

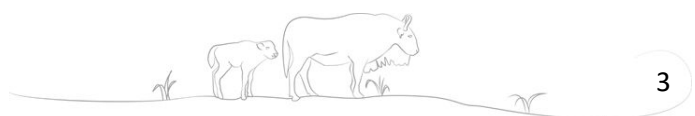


1. Aux origines de la socialité

Dans le milieu naturel, les individus peuvent vivre seuls (espèces solitaires) ou vivre dans des groupes dont la taille et la composition varient selon l'espèce animale considérée. Plusieurs approches existent pour tenter de définir ce qu'est un groupe d'individus, de la plus pragmatique à la plus complexe. Lee (1994) suggère qu'un groupe est, à minima, constitué de l'association d'au moins deux individus. Pour Wilson (1975), un groupe est défini comme un ensemble d'organismes appartenant à la même espèce, restant ensemble pour une période de temps donnée et interagissant à un degré plus élevé qu'avec d'autres conspécifiques. Quel que soit l'auteur à s'être penché sur la question, il est généralement admis que former un groupe nécessite une certaine proximité, à la fois spatiale et temporelle, avec d'autres individus (Conradt and Roper, 2000). Cependant, au vu de la diversité des groupements animaux observés dans la nature, il serait bien fastidieux et restrictif que de vouloir imposer une définition générale applicable à l'ensemble du vivant (Krause and Ruxton, 2002). En effet, les regroupements varient à la fois en taille, en composition, mais également en niveaux de socialité.

Chauvin (1963) distingue les groupes sociaux des agrégations d'individus qui s'opèrent sur de simples bases environnementales ou pour des raisons de reproduction. Au sein même des groupes sociaux, différents niveaux de socialité sont observés avec des organisations plus ou moins complexes dans lesquelles des comportements remarquables tels que l'élevage des jeunes, la coopération, l'altruisme ou la spécialisation des individus à des tâches précises ont été décrits (Jaisson, 1993; Wilson, 1975).

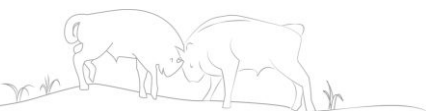
Les espèces dites grégaires sont celles qui occupent le premier niveau de socialité. Les individus se regroupent, de façon temporaire ou non, et expriment des comportements collectifs sans que des relations privilégiées n'en soient la cause. Ce mode d'organisation semble de coutume chez de nombreuses espèces d'insectes, notamment chez les blattes (Brossut, 1970; Brossut et al., 1974; Ishii and Kuwahara, 1967), mais il est aussi observé chez certaines espèces de poissons (Krause and Ruxton, 2002; Parrish and Hamner, 1997) et d'oiseaux (Emlen, 1995; Procaccini et al., 2011). L'agrégation des individus leur confère ici un avantage certain face à la pression de prédation (Bertram, 1978; Foster and Treherne, 1981). Le niveau supérieur de socialité est celui qui regroupe les espèces exprimant des comportements parentaux vis-à-vis de leur progéniture. Qualifiés d'animaux subsociaux, le soin aux jeunes chez ces espèces est obligatoire pour assurer leur survie ; de l'incubation des



œufs pour certains à l'apport de nourriture pour d'autres, cette catégorie de socialité est là encore multispécifique (Aron and Passera, 2009; Linksvayer, 2010). La reproduction et les soins parentaux peuvent être réalisés sur des sites particuliers, sans coopération entre les individus dans l'élevage des petits. Ce mode de vie est caractéristique des espèces coloniales (Aron and Passera, 2009), ces dernières pouvant former de larges groupes de plusieurs milliers d'individus comme chez de nombreux oiseaux et mammifères marins (Schreiber and Burger, 2001; Wolf et al., 2007). À l'inverse des espèces coloniales, les espèces communales coopèrent dans les soins et la défense des jeunes (Aron and Passera, 2009). Ce comportement, décrit pour la première fois par Skutch (1935) sous le terme de « helping », a surtout été décrit chez les oiseaux (Brown, 1978; Skutch, 1935), bien qu'également répertorié chez certaines espèces d'insectes, de poissons et de mammifères (Brown, 1983; Clutton-Brock et al., 2003; Taborsky and Limberger, 1981; Wilson, 1971).

Enfin, le degré extrême de socialité concerne les espèces dites eusociales qui se caractérisent par trois critères principaux : une coopération dans les soins apportés aux jeunes, le chevauchement des générations et une spécialisation des tâches aboutissant à la formation de castes (Andersson, 1984; Wilson, 1971). Peu d'espèces répondent à cette définition relativement stricte de l'eusocialité. La présence de castes s'observe ainsi principalement chez les hyménoptères (fourmis, abeilles sociales et guêpes) et les isoptères (termites), mais un cas unique et bien connu a été décrit chez les rongeurs et concerne le rat taupe nu, *Heterocephalus glaber* (Andersson, 1984; Jarvis, 1981).

Ainsi, de par leur taille, leur composition, leur organisation ou encore leur stabilité, l'extrême diversité des groupements sociaux est remarquable. L'existence même de cette diversité suggère que des mécanismes évolutifs sont à l'œuvre ; les traits qui confèrent un avantage biologique certain aux individus sont maintenus, à l'inverse des traits délétères qui sont amenés progressivement à disparaître. Même si nous devons la théorie de la sélection naturelle au célèbre naturaliste anglais Charles Darwin (1809-1882), le concept de l'évolution a été introduit pour la première fois par Jean-Baptiste Lamarck (1744-1829) sous les termes de « théorie du transformisme ». Ainsi, de la même manière que les adaptations anatomiques et physiologiques, la vie en collectivité serait sélectionnée par les pressions environnementales s'exerçant sur les organismes. Il est donc légitime de se demander quels avantages un tel mode de vie apporte aux individus pour que ce dernier soit apparu et se soit diversifié dans le règne animal.

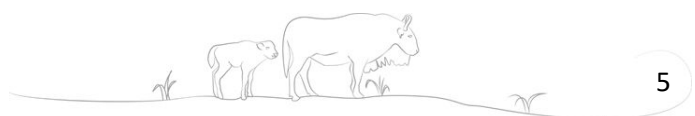


1.1. La valeur adaptative de la vie en groupe

1.1.1. Les avantages

La vie en groupe est une stratégie adaptative qui confère aux individus de multiples bénéfices (Fig. 1) (Alexander, 1974). La plus évidente est sans nulle doute la diminution du risque de prédation grâce notamment à l'effet de dilution et à la détection collective des prédateurs (Bertram, 1978; Delm, 1990; Hamilton, 1971). Le nombre réduit non seulement la probabilité individuelle d'être attrapé par un prédateur, mais il permet également d'augmenter les chances d'un individu d'apercevoir à temps le danger grâce à la vigilance de ses congénères. Chez les espèces utilisant des terriers comme refuges, comme c'est le cas chez certains rongeurs, partager ces cavités permet d'échapper plus rapidement aux prédateurs tout en limitant les coûts associés à leur construction (Ebensperger, 2001).

Dès lors que le prédateur est détecté, l'information est transmise aux autres membres du groupe par des signaux visuels ou via l'émission de vocalisations spécifiques, ce qui permet aux individus de fuir ou de faire face au danger (Davis, 1975; Hirth and McCullough, 1977; Magurran, 1990). Dans les deux cas, le groupe offre là encore certains avantages. En cas de fuite, l'un des mécanismes de défense consiste à provoquer la confusion chez le prédateur, si bien que ce dernier rencontre des difficultés à isoler une proie dans la masse grouillante d'individus (Krause and Ruxton, 2002; Vine, 1971). Ce principe, appelé « effet de confusion » est particulièrement bien décrit pour les bancs de poissons et les nuées d'oiseaux (Cresswell, 1994; Jeschke and Tollrian, 2007; Neill and Cullen, 1974). Chez d'autres espèces au contraire, l'affrontement du prédateur est privilégiée à la fuite, comme c'est le cas chez de nombreux grands herbivores (Hirth and McCullough, 1977; Hunter and Skinner, 1998) ou chez plusieurs espèces d'oiseaux qui harcèlent en nombre le prédateur jusqu'à ce que ce dernier renonce (Curio et al., 1978; Pavey and Smyth, 1998). Du point de vue du prédateur, la chasse coopérative augmente les probabilités de captures et des proies plus volumineuses peuvent être ciblées (Fanshawe and Fitzgibbon, 1993; Gese et al., 1988; Stander, 1992).



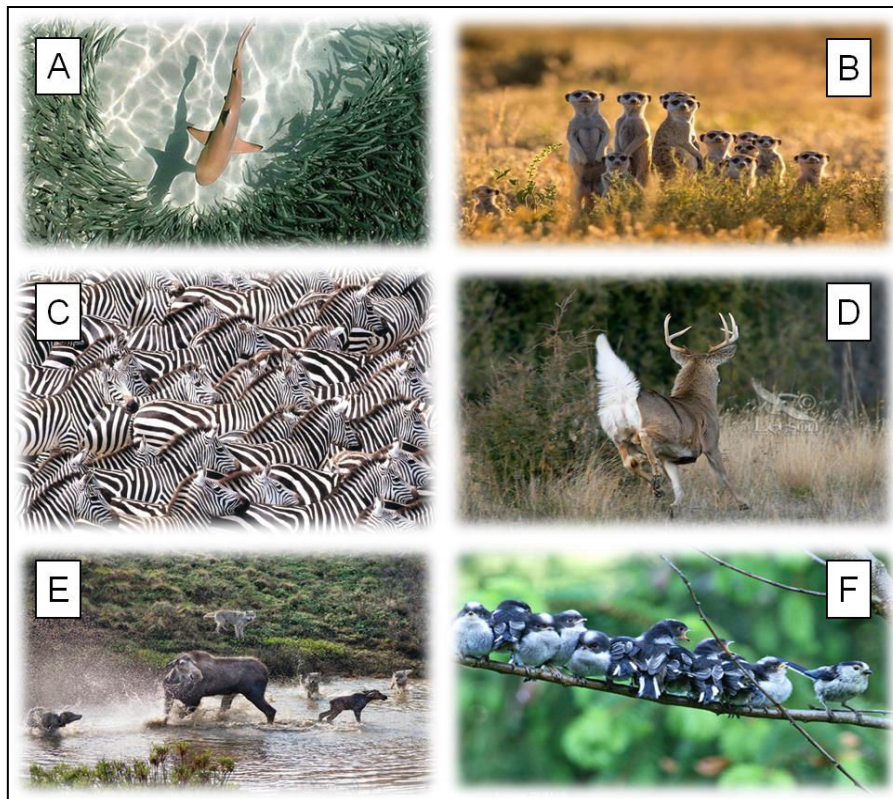
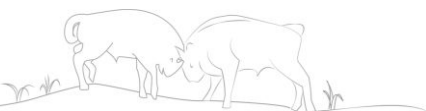


Fig. 1. Illustrations des avantages de la vie en groupe : A) effet de dilution (ici, requin et banc de poissons), B) vigilance collective (famille de suricates, *Suricata suricatta*, © Christophe JOBIC), C) effet de confusion, D) signal d'alarme visuel (chez les cervidés, utilisation du miroir, partie du corps de couleur blanche localisée sous la queue et visible de loin, © Tom & Pat LEESON), E) chasse collective (ici, un orignal et son petit, *Alces alces*, encerclés par une meute de loups) et F) thermorégulation sociale (mésanges à longue queue, *Aegithalos caudatus*, © France DUMAS).

La vie en groupe favorise également la recherche alimentaire au niveau individuel. Pour les proies par exemple, la surveillance collective de l'environnement permet aux individus de diminuer leur propre vigilance et d'allouer ce gain de temps à la satisfaction de leurs besoins nutritionnels (Magurran, 1990; Quenette, 1990; Sansom et al., 2008). La transmission d'informations sur la localisation et la qualité d'une ressource par les congénères contribue également à une exploitation efficace de l'environnement par le groupe (Couzin and Krause, 2003; Danchin et al., 2004; Valone, 1989).

Un autre exemple d'avantage lié à la vie de groupe est celui ayant trait à la thermorégulation sociale. En effet, en se regroupant, les animaux d'espèces endothermes réduiraient les dépenses énergétiques nécessaires au maintien de leur température corporelle (Gilbert et



al., 2010). Ce mécanisme est observé chez les oiseaux comme chez les mammifères (Ebensperger, 2001; McGowan et al., 2006; Perret, 1998).

Enfin, vivre en collectivité est bénéfique en termes d'avantages reproductifs. Les probabilités de rencontres étant plus élevées, elle permet notamment une recherche plus efficace de partenaires sexuels (Nordell and Valone, 1998). Par ailleurs, elle garantit chez certaines espèces un meilleur succès de survie de la progéniture via une protection et un élevage coopératif des jeunes (Clutton-Brock et al., 2001; Gilchrist and Russell, 2007; Wright, 1998).

1.1.2. Les coûts

Malgré les bénéfices entendus de la vie de groupe, toutes les espèces animales ne vivent pas en collectivité, ce qui suggère que ce mode de vie ne comporte pas uniquement des avantages (Fig. 2).



Fig. 2. Illustrations des coûts liés à la vie en groupe : A) détection plus facile des groupes par les prédateurs, B) compétition alimentaire, C) compétition sexuelle (ici, deux cerfs élaphe, *Cervus elaphus*, en période de rut) et D) taux d'agressions par les conspécifiques plus élevé (ici, deux babouins mâles, © Grant ATKINSON).

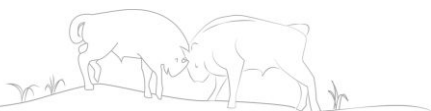
En effet, l'avantage du nombre d'un côté rend le groupe plus détectable de l'autre et augmente ainsi le risque d'être prédaté (Cresswell and Quinn, 2011; Pitcher and Parrish,

1993). La proximité avec les congénères favorise également le risque de transmission de pathogènes et de maladies (Alexander, 1974; Godfrey et al., 2006; MacIntosh et al., 2012). Une étude sur l'hirondelle à front blanc, *Hirundo pyrrhonota*, a par exemple montré que le nombre de parasites par nid et par poussin augmentait avec la taille de la colonie (Brown and Brown, 1986). Rifkin et ses collaborateurs (2012) ont également mis en évidence une corrélation positive entre la taille du groupe et le risque d'être parasité.

Un autre inconvénient de la socialité est la compétition, qu'elle soit alimentaire, spatiale ou encore sexuelle. En effet, plus la taille du groupe est importante et moins la quantité individuelle de nourriture sera élevée, d'autant plus si la ressource est limitée (Janson, 1988; Janson and Goldsmith, 1995; Wrangham et al., 1993). En période de reproduction, l'accès aux partenaires peut être durement disputé, pouvant aller, dans certains cas, jusqu'à la mort de l'adversaire (Beekman et al., 2003; Curry, 1988). Un groupe étant formé par des individus ayant des besoins et des motivations différentes, la résolution des conflits d'intérêts peut être difficile, aboutissant chez certaines espèces à une ségrégation sexuelle (Main et al., 1996; Petit and Bon, 2010; Ruckstuhl, 2007). L'ensemble de ces conflits peut finalement avoir un impact non négligeable sur la valeur sélective (*i.e.* fitness) des individus via l'augmentation du nombre d'agressions, d'infanticides ou encore l'élévation du niveau de stress (Hayes et al., 2009; Janson, 1988).

1.2. Faire des compromis

Au regard des avantages mais aussi des inconvénients qu'apporte la vie en collectivité, chaque individu doit faire des choix afin de répondre à ses propres besoins tout en bénéficiant de la présence de ses congénères. En particulier, certains individus doivent écourter leur temps de repos lorsque le groupe commence à se déplacer pour changer de site, tandis que dans d'autres circonstances, les individus doivent attendre que le groupe ait terminé de se nourrir pour pouvoir se déplacer (Tokuyama and Furuichi, 2017). Des décisions consensuelles doivent donc être continuellement prises afin de conserver la cohésion sociale du groupe, *i.e.* en minimisant les conflits d'intérêts, et assurer la survie de ses membres (Conradt and Roper, 2005). Dans les groupes très cohésifs, ces compromis s'observent dans de nombreuses situations. Chez les lycaons par exemple, *Lycaon pictus*, tandis que la présence d'un adulte à la tanière est bénéfique pour la protection et la survie des chiots, elle est en revanche délétère pour les individus partant en chasse, surtout si la meute est de



petite taille (Courchamp et al., 2002; Creel and Creel, 1995). La survie de la meute dépend ainsi de la capacité des adultes à ajuster leur stratégie et à faire les bons choix, en compensant par exemple l'absence d'un chasseur resté à la tanière par le recrutement de jeunes individus ; bien qu'ils ne soient pas encore des chasseurs expérimentés, leur présence contribue entre autres à une meilleure recherche alimentaire et à renforcer l'effet de masse pour défendre leur butin face aux prédateurs concurrents (Courchamp et al., 2002; Fanshawe and Fitzgibbon, 1993). Dans un autre registre, lorsqu'est venu le temps pour un essaim d'abeilles mellifères, *Apis mellifera*, de changer de nid, plusieurs possibilités s'offrent à lui dans le choix de la future localité ; des éclaireuses partent explorer les environs chacune de leur côté et reviennent à la ruche pour partager leurs trouvailles. Se mettre d'accord sur un seul nid sera le garant du maintien de la cohésion du groupe, indispensable à la survie de l'essaim, mais nécessitera que des compromis soient réalisés par les individus afin de choisir une cavité suffisamment grande et de bonne qualité, tout en minimisant la distance à parcourir pour atteindre le nouveau site rapidement et en toute sécurité (Janson et al., 2007; Seeley and Visscher, 2004).

En plus de la destination, il est important qu'une décision commune soit prise quant au moment du départ. Là encore, des compromis doivent s'opérer entre les membres du groupe. En effet, alors que certains individus nécessitent un temps de fourragement plus long pour subvenir à leurs besoins nutritionnels, d'autres peuvent vouloir changer d'activité ou de localité ; ces différences interindividuelles peuvent, à terme, mettre à mal la cohésion spatiale du groupe. Pour éviter cela, Bourjade et ses collaborateurs (2009) ont par exemple montré chez les chevaux de Przewalski, *Equus ferus przewalskii*, que les déplacements de groupe étaient déclenchés lorsqu'un certain seuil d'individus exprimant leur motivation à partir était atteint.

Les décisions consensuelles, *i.e.* décisions communes actées par le groupe après avoir pris en compte l'ensemble des motivations et décisions individuelles, semblent donc être, au travers des exemples précédents, au cœur d'une cohésion sociale forte. Néanmoins, chez certaines espèces, dites à dynamique « fission-fusion », cette cohésion n'est pas maintenue de façon permanente (Aureli et al., 2008). Loin d'être nécessairement un mécanisme délétère, la fission du groupe peut être vue comme un mécanisme adaptatif destiné à résoudre temporairement les conflits d'intérêts entre les individus (Kerth, 2010; Lehmann et al., 2007). Chez les insectes eusociaux comme chez l'abeille mellifère par exemple, les

Introduction Générale

individus dépendent d'une seule et unique reine ; l'essaim a donc tout intérêt à maintenir la cohésion sociale en cas de changement de nid (Seeley and Visscher, 2004). En revanche, chez les groupes sociaux contenant plusieurs individus reproducteurs, les conflits d'intérêts peuvent être trop nombreux pour conduire à une résolution favorable au niveau individuel (Aureli and Schaffner, 2007; Conradt and Roper, 2000; Kerth et al., 2006). Dans ce cas, une fission temporaire vaut mieux qu'une dissolution définitive du groupe (Kerth, 2010). Chez les étourneaux sansonnet par exemple, *Sturnus vulgaris*, les individus se rassemblent à la fin de la journée pour constituer des dortoirs (Fig. 3). Ce type de regroupement leur confère une meilleure protection contre les prédateurs mais permet également de limiter les pertes de chaleur associées aux températures plus basses de la nuit, *i.e.* thermorégulation sociale. Le matin venu, les oiseaux se dispersent de nouveau sur les terrains avoisinants pour se nourrir en formant de petits sous-groupes destinés à limiter la compétition intra-spécifique (Hamilton et al., 1967).

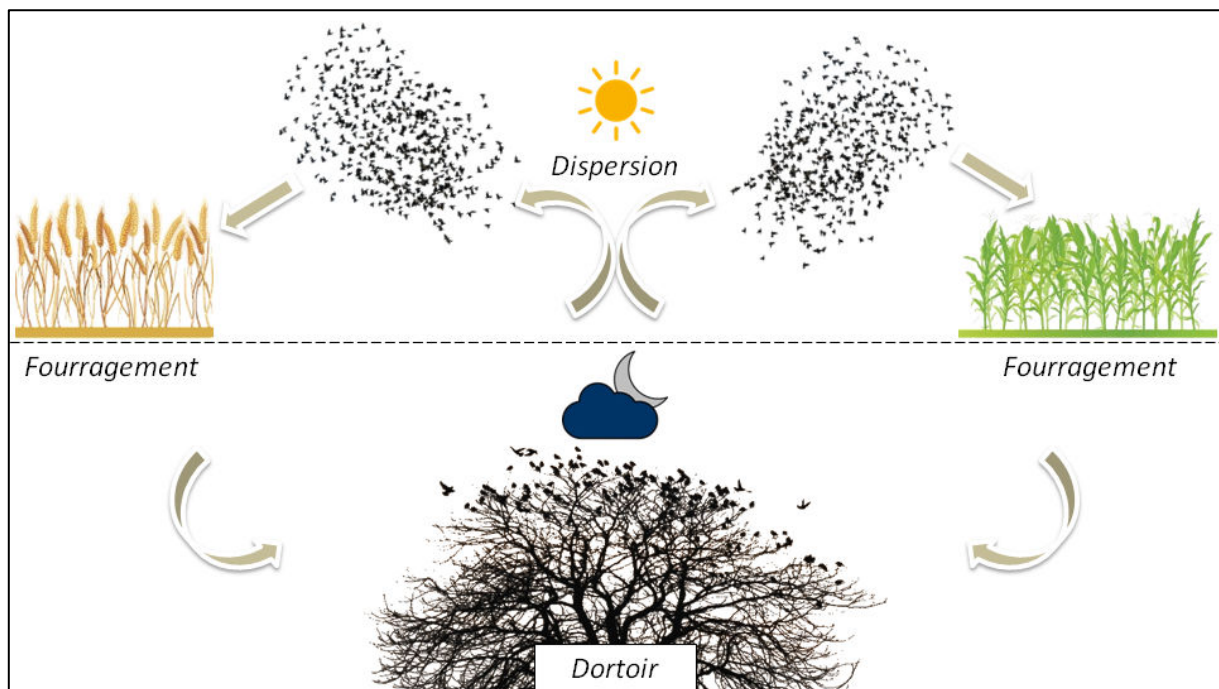
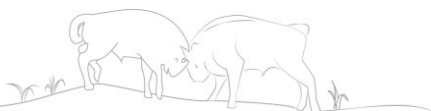


Fig. 3. Schéma illustrant le pattern de fission-fusion chez l'étourneau sansonnet, *Sturnus vulgaris*. Les individus se regroupent en fin de journée dans des dortoirs avant de se disperser au petit matin pour fourrager.



2. Cohésion de groupe et prise de décision collective

2.1. La communication, clé de voute d'une bonne cohésion de groupe

Afin de prendre des décisions qui conviennent au plus grand nombre et rester cohésifs, il est impératif pour les membres d'un groupe de communiquer entre eux. La communication, au sens premier du terme, consiste en la transmission d'une information d'un individu, l'émetteur, à un autre individu, le receveur (Green and Marler, 1979). Pour certains auteurs, cette définition est teintée d'une distinction entre la communication via l'émission de signaux versus l'émission d'indices. Ainsi, l'émission d'un signal est considérée comme volontaire, *i.e.* communication active, et a pour but d'influencer le comportement des congénères (Dall et al., 2005; Scott-Phillips, 2008). À l'inverse, les indices de communication, émis par inadvertance (communication passive), apportent indirectement des informations relatives à la motivation de l'animal ou à son état physiologique (Fischer and Zinner, 2011). Selon la taille des groupes, la communication peut être plus ou moins aisée. En effet, dans les grands groupes tels que les bancs de poissons ou les nuées d'oiseaux, les individus ont plus de mal à communiquer avec l'ensemble de leurs congénères, du fait des nombreux obstacles visuels et acoustiques (King and Sueur, 2011; Sueur et al., 2011b). Les animaux échangeraient alors de l'information à un niveau local, c'est-à-dire avec les voisins les plus proches. Cette stratégie serait plus efficace qu'une communication plus globale, observée dans les petits groupes d'individus (Conradt and Roper, 2005; Sueur, 2011). Dans les groupes de grande taille où l'échange d'informations se restreindrait aux plus proches voisins, les mécanismes de prise de décision se limiteraient donc à des phénomènes d'auto-organisation, permettant aux individus de se coordonner et de se synchroniser au mieux afin de maintenir la cohésion du groupe (Conradt and Roper, 2005; Sueur and Deneubourg, 2011).

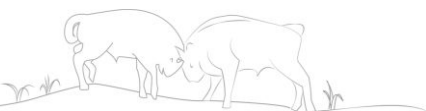
2.1.1. Communication locale

Dans des groupes composés de milliers d'individus, il est impossible pour un animal de percevoir l'ensemble de ses congénères. Dans un cas comme celui-ci, l'individu ne peut compter que sur les informations qu'il reçoit de ses plus proches voisins pour prendre ses décisions et n'a donc pas une connaissance du phénomène dans sa globalité. Un pattern collectif global émerge donc d'interactions locales, selon un processus qualifié d'auto-



organisé (Camazine et al., 2001; Couzin and Krause, 2003). La théorie de l'auto-organisation, initialement développée dans le contexte de la physique et de la chimie pour décrire l'émergence de patterns macroscopiques à partir de processus et d'interactions décrits au niveau microscopique (Haken, 1977; Nicolis et al., 1977), a été peu à peu étendue à l'éthologie, en premier lieu dans le cadre de la compréhension des patterns d'organisation chez les insectes sociaux (Bonabeau et al., 1997). Chez les fourmis par exemple, lorsqu'une nouvelle source de nourriture est découverte par des ouvrières, ces dernières déposent des phéromones destinées à indiquer à leurs comparses le chemin à emprunter. Guidées par cette trace chimique, d'autres fourmis vont emprunter ce même chemin et déposer à leur tour des phéromones (Deneubourg and Goss, 1989). Différents sentiers menant à la ressource peuvent être découverts simultanément par d'autres individus, mais la longueur des chemins à parcourir va conditionner le choix final de la colonie. En effet, le chemin le plus court, et donc le plus rapide, comptabilisera plus d'allers-retours qu'un chemin plus long, et via un phénomène d'amplification et de recrutement chimique, sera donc plus fortement marqué (Beckers et al., 1992; Bonabeau et al., 1997; Detrain et al., 1999). À la fin du processus, ce chemin sera alors utilisé par l'ensemble de la colonie pour atteindre la ressource alimentaire, ce choix collectif final résultant uniquement d'interactions chimiques locales entre les individus. En d'autres termes, chaque individu a fixé son choix final sur le chemin le plus fortement marqué, sans pour autant avoir eu accès à l'ensemble des alternatives possibles pour prendre cette décision (Goss et al., 1989).

Des phénomènes tout aussi remarquables sont également observés chez les vertébrés. Le ballet époustouflant d'un banc de poissons est en ce sens une parfaite illustration des processus auto-organisés qui se jouent dans le règne animal. Tel un super organisme, le banc bouge et s'adapte à chaque perturbation et changement environnemental ; les individus agissent à l'unisson, sans percevoir pour autant le mouvement global du groupe. Une telle synchronisation et coordination est rendue possible par le fait que chaque poisson base son propre mouvement sur celui de ses plus proches voisins (Inada, 2001). L'individu module ainsi sans cesse sa vitesse, ajuste son alignement et maintient une certaine distance avec ses plus proches voisins selon un mécanisme d'attraction/répulsion (Huth and Wissel, 1994; Parrish et al., 2002; Vabø and Nøttestad, 1997). Ces mêmes règles s'appliquent tout aussi bien aux nuées d'oiseaux, comme à celles très connues des étourneaux (Carere et al., 2009;



Hildenbrandt et al., 2010), qu'aux larges troupeaux d'herbivores foulant les plaines à la recherche de nouveaux pâturages (Gueron and Levin, 1993).

Considérant que le comportement d'un individu influence l'action future des autres dans les processus auto-organisés, certains auteurs parlent d'allélomimétisme, de feedback positif ou encore de facilitation sociale (Beckers et al., 1992; Deneubourg and Goss, 1989; Tolman, 1964). L'allélomimétisme est par définition un phénomène autocatalytique. En d'autres termes, *si je fais ce que les autres font et que les autres font ce que je fais, alors nous finirons tous par faire la même chose* (Deneubourg and Goss, 1989). Dans ce contexte, il n'est donc pas difficile de concevoir comment des règles simples, *i.e.* basées sur des mécanismes mimétiques, peuvent permettre aux individus d'un grand groupe de maintenir la cohésion lorsque celui-ci s'ébranle. Cela peut donner lieu à des phénomènes surprenants comme celui observé chez les fourmis de l'espèce *Eciton praedator* et surnommé familièrement « la spirale de la mort » (Schneirla, 1944). Quoique très rarement observé, ce phénomène se déclenche lorsque plusieurs fourmis de la colonie perdent la trace chimique principale leur permettant de s'orienter (Fig. 4); elles se mettent alors à tourner en formant une colonne circulaire ralliant de plus en plus d'individus, sans jamais pouvoir s'en extraire. Elles finissent par mourir d'épuisement ou de dessiccation (Schneirla, 1944).

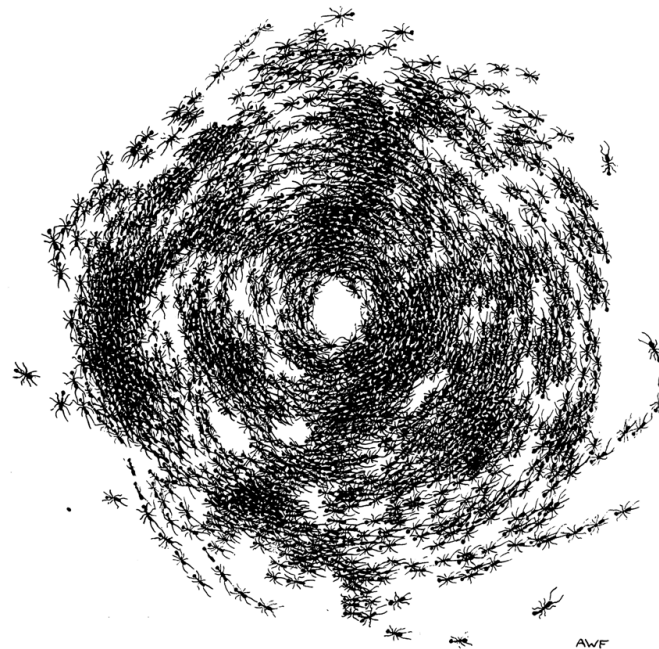
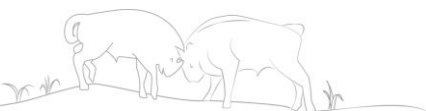


Fig. 4. Dessin illustrant le phénomène de la « spirale de la mort » chez les fourmis et issu d'une photographie prise lors de l'observation de l'espèce *Eciton praedator* (image reprise de l'étude de Schneirla, 1944).

2.1.2. Communication globale

Contrairement aux grands groupes dans lesquels il est difficile, voire impossible, de communiquer avec l'ensemble de ses congénères, les individus appartenant à un groupe de taille plus modérée ont la possibilité d'interagir avec chacun de leurs partenaires (Conradt and Roper, 2005). Ils ont donc connaissance du processus collectif dans sa globalité et peuvent ainsi orienter leur choix sur cette base. Via une communication directe, chaque individu a donc la possibilité de transmettre sa motivation et ses informations, mais également de recruter activement d'autres individus (Petit and Bon, 2010). Ces comportements de recrutement s'expriment, selon l'espèce considérée, par l'émission de vocalisations, de regards en arrière, de pauses ou encore d'une gestuelle particulière (Leca et al., 2003; Radford, 2004; Sueur and Petit, 2008a). Chez les grands corbeaux par exemple, *Corvus corax*, les individus ayant l'information sur la localisation d'une ressource de bonne qualité peuvent recruter et diriger leurs congénères depuis leur site de repos via une série de vols acrobatiques (Wright et al., 2003). Chez les capucins moines, *Cebus capucinus*, des vocalisations sous forme de trilles sont émises par certains individus afin d'annoncer un départ (Boinski and Campbell, 1995). De plus, chez ces mêmes capucins, mais également chez les macaques de Tonkean, *Macaca tonkeana*, lorsqu'un individu s'éloigne du groupe dans le but d'initier un déplacement, ce dernier effectue des pauses et des regards en arrière pour s'assurer d'être suivi par les membres de son groupe (Meunier et al., 2008; Sueur and Petit, 2008a). Ces signaux sont généralement produits par les animaux situés en tête de la progression du groupe et peuvent donc, en théorie, mener à l'émergence de leaders (King et al., 2009). D'autre part, l'émission de comportements de recrutement par un individu a généralement pour conséquence d'augmenter le nombre de suiveurs. Par la suite, plus le nombre d'individus qui adhèrent au déplacement est important et moins l'individu persiste à émettre de tels comportements. En d'autres termes, le recrutement favorise l'adhésion des autres membres du groupe, ce qui module en retour le comportement de l'individu émetteur ; c'est le principe du rétrocontrôle négatif de la communication (Leca et al., 2003; Meunier et al., 2008). La boucle de rétroaction ainsi formée permettrait le maintien de la cohésion du groupe (Sueur and Petit, 2010).

Outre le recrutement, la possibilité de communiquer avec l'ensemble de son groupe favorise également l'émergence de comportements complexes comme des comportements de négociation, destinés à prendre en compte l'avis de la majorité pour acter une décision



commune. Les premières observations marquantes sur les mammifères ont été réalisées par Kummer (1968) chez les babouins Hamadryas, *Papio hamadryas*. L'auteur a rapporté qu'au moment de quitter leur site de repos, plusieurs mâles adultes s'asseyaient en périphérie du groupe et s'orientaient dans la direction de leur choix. D'autres individus venaient s'asseoir à leur tour derrière les précédents, formant ainsi des colonnes plus ou moins longues. La direction finale du départ était alors celle de la colonne qui comptait le plus d'individus. Ces comportements de « vote » (Conradt and Roper, 2005; Petit and Bon, 2010), reposant principalement sur l'orientation du corps dans une direction particulière pour indiquer un choix préférentiel, ont été rapportés chez d'autres espèces comme chez les macaques de Tonkean et les buffles Africains, *Syncerus caffer* (Prins, 1996; Sueur et al., 2010, 2011a).

Bien que l'intentionnalité de recruter des congénères en exprimant de tels comportements ne soit pas évidente chez toutes les espèces, *i.e.* recrutement passif (Ramseyer et al., 2009a, 2009c), certains auteurs avancent qu'une telle communication implique des capacités cognitives avancées permettant d'exprimer ses intentions, mais aussi d'interpréter celles des autres (Jacobs et al., 2011). Les mécanismes auto-organisés et ceux impliquant des processus cognitifs complexes sont donc souvent placés en opposition (Conradt and Roper, 2005; Stueckle and Zinner, 2008). En réalité, ces deux modes de communication peuvent coexister chez une même espèce (Petit and Bon, 2010). Par exemple chez les babouins, une troupe est constituée de plusieurs sous-groupes d'individus ; la coordination au sein de ces sous-groupes repose sur une communication globale, tandis que l'unité de la troupe est maintenue via une communication locale ayant lieu entre les différents sous-groupes (Petit and Bon, 2010). D'autres travaux ont montré que des mécanismes individuels, *e.g.* l'émergence d'un leadership, existaient dans des bancs de poissons et chez des invertébrés alors même que des processus auto-organisés étaient déjà à l'œuvre (Leblond and Reeb, 2006; Millor et al., 2006).

Dans l'étude des processus collectifs, si l'identification des mécanismes de communication semble essentielle pour comprendre comment sont prises les décisions au sein d'un groupe, il n'en est pas moins indispensable d'identifier le degré de partage de la décision. En effet, de ce dernier dépendra la rapidité et l'optimalité de la décision collective finale.



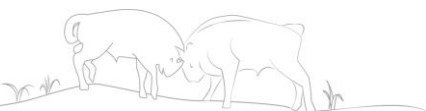
2.2. Différents degrés de partage de la décision

Le maintien de la cohésion d'un groupe suppose que ses membres parviennent à prendre une décision qui conviendra au plus grand nombre. En effet, si tel n'est pas le cas, les coûts individuels pourraient dépasser les bénéfices, incitant alors les individus concernés à quitter le groupe. Chaque individu a donc tout intérêt à exprimer ses motivations pendant le processus de prise de décision puisque cela augmente la probabilité que la décision finale réponde à ses propres besoins. Néanmoins, la recherche d'un consensus peut ralentir ce même processus, d'autant plus si le nombre d'individus impliqués dans la décision est grand. Selon l'espèce, nous assistons donc à des degrés différents de partage des décisions et de fonctionnement.

2.2.1. Décision non partagée et processus individualisé

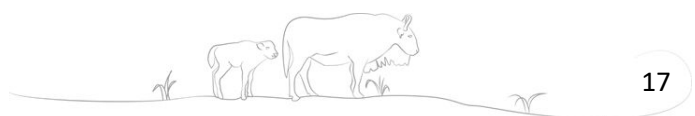
Lorsqu'un choix est pris dans un groupe à partir de la décision d'un seul individu, nous parlons alors de processus individuel et/ou de décision non partagée (Conradt and Roper, 2005). C'est notamment le cas lorsqu'un individu particulier, *e.g.* le dominant, décide du moment et de la direction d'un déplacement pour l'ensemble de ses congénères (Conradt and Roper, 2003). De par son pouvoir social important, cet individu est généralement qualifié de leader de groupe (King, 2010).

Selon les auteurs, le terme « leader » revêt différentes définitions, les nuances s'observant principalement sur une échelle spatio-temporelle. Pour Scott (1958), la notion de leader suppose ainsi la mise en œuvre d'un processus allélomimétique pour lequel le comportement d'imitation serait biaisé en faveur du leader. Arnold (1977) suggère quant à lui qu'un leader est un individu prenant l'initiative d'une nouvelle activité dans son groupe. Dans la littérature comportementale, le terme « leader » se réfère à un individu qui décide pour tout le monde et qui mène ses congénères en étant placé à l'avant du groupe (Petit and Bon, 2010). Enfin, pour d'autres auteurs, le leader est l'individu partant en premier pour initier un déplacement dans une nouvelle direction tout en étant suivis (Krause et al., 2000; Lamprecht, 1991, 1992; Pyritz et al., 2011). Quelle que soit la définition retenue, le leadership semble aborder pour certains le concept de l'intentionnalité dans la prise de décision, d'abord de la part de l'individu leader puisque ce dernier serait vu comme « l'individu qui décide de », mais aussi de la part des membres du groupe qui suivraient le leader car ils « respecteraient sa décision » (Conradt and Roper, 2005). Néanmoins, cette



intentionnalité est difficile à mettre en évidence, un bon nombre d'observations effectuées sur l'initiation des déplacements collectifs pouvant résulter d'une simple différence de motivation entre les individus, conduisant alors un animal à initier ou occuper la première place sans intention spécifique de conduire son groupe (Fischhoff et al., 2007; Krause et al., 2000; Rands et al., 2003). Malgré tout, il existe des cas de leadership intentionnel chez certaines espèces (Bourjade et al., 2015). La reconnaissance de l'intentionnalité du leader exige que ce dernier exprime l'intention de se déplacer [e.g. comportements équivoques avant le départ (comportements pré-départ) et comportements de recrutement], puis parte en premier tout en occupant la tête de la progression (Bourjade and Sueur, 2010). D'autre part, si son but est de véritablement recruter des congénères, le leader doit également maintenir la cohésion du groupe en renonçant au déplacement dans le cas où il ne serait pas suivi (Bourjade et al., 2015; Petit and Bon, 2010). Ainsi, la compréhension du leadership passe non seulement par la prise en compte du comportement de l'individu recruteur, mais également par celui des individus recrutés.

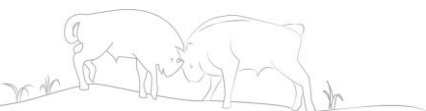
Le processus individuel de prise de décision est généralement très rapide étant donné qu'il ne nécessite pas de mise en commun des décisions, potentiellement divergentes, avec les autres individus. Néanmoins, la décision prise par le leader peut s'avérer être non optimale pour le groupe, puisqu'elle repose essentiellement sur les informations, plus ou moins fiables, d'un seul individu (Kao and Couzin, 2014; King and Cowlshaw, 2007). Les exemples de ce type de prise de décision sont, de fait, relativement rares dans la nature (Lusseau and Conradt, 2009; Sueur, 2012). Les seuls cas pouvant correspondre à un tel processus concernent des espèces sociales à système polygyne comme le gorille des montagnes ou encore le babouin de montagne, *Papio hamadryas ursinus*. Chez ces deux primates, la décision de se déplacer serait essentiellement du ressort du mâle (Byrne et al., 1990; Schaller, 1963; Watts, 2000). Néanmoins, chez le gorille, l'émission de vocalisations de type « grunt » juste avant le départ par les femelles suggérerait que ces dernières participeraient à la décision de se déplacer en communiquant au préalable leur motivation au mâle (Stewart and Harcourt, 1994). De la même manière, les femelles semblent influencer le leadership du mâle chez le babouin de montagne (Byrne et al., 1990). Dès lors, il semblerait donc que la vie en société chez la majorité des espèces animales s'organiserait surtout autour d'un partage des décisions, que ce soit en exprimant ses choix avant le départ qu'en partageant, selon le contexte, le rôle de leader.



2.2.2. Décision partagée et processus distribué

Comme évoqué précédemment, les processus de prise de décision ne sont que très rarement le fait d'un seul individu. Dans ce contexte, tous les membres du groupe peuvent contribuer, indépendamment de leur identité, à la décision finale (Conradt and Roper, 2005). Le consensus est alors atteint via un quorum (*i.e.* en obtenant une majorité, une sub-majorité ou une super-majorité) ou en prenant une décision intermédiaire qui soit la plus proche possible de l'ensemble des décisions individuelles (Couzin et al., 2005; Seeley and Visscher, 2004; Sumpter and Pratt, 2009).

Contrairement aux décisions prises de manière despotique, le partage de la décision est plus bénéfique pour le groupe car il évitera les décisions extrêmes et le choix final répondra nécessairement mieux aux besoins de ses membres (Conradt and Roper, 2003). Ainsi, chez de nombreuses espèces, les individus participent en amont à la décision en « votant » ou en exprimant leur motivation (Prins, 1996; Raveling, 1969; Stewart and Harcourt, 1994; Sueur and Petit, 2008a), et peuvent même partager la place de leader, *i.e.* leadership distribué alterné (Leca et al., 2003; Petit and Bon, 2010). C'est par exemple le cas chez le macaque de Tonkean, espèce pour laquelle les individus expriment leur motivation à se déplacer et où l'ensemble des membres du groupe est capable d'initier un déplacement en étant suivi par les autres (Sueur and Petit, 2008a). Les mêmes auteurs décrivent un processus décisionnel similaire chez le macaque rhésus, *Macaca mulatta*, au détail près que seuls les adultes peuvent endosser le rôle de leader lors des déplacements de groupe (Sueur and Petit, 2008a). Chez cette espèce, nous parlons alors de décisions partiellement partagées puisque la décision n'est prise que par une partie seulement du groupe (Conradt and Roper, 2005; Petit and Bon, 2010). Ce pattern est communément observé chez plusieurs espèces sociales, des primates aux insectes (Bourjade et al., 2009; Kummer, 1968; Lee and Teichroeb, 2016; Sumpter and Pratt, 2009). Ainsi, chez les abeilles mellifères par exemple, 5% seulement des individus de la colonie explorent les alentours à la recherche d'une nouvelle cavité avant de retourner au nid pour recruter leurs congénères en dansant ; les 95% d'individus restant ne contribuent donc pas directement à la prise de décision (Seeley and Visscher, 2004; Seeley and Buhrman, 1999). Un phénomène similaire est observé chez les fourmis du genre *Temnothorax* pour lesquelles seulement 30% de la colonie sont impliqués dans le processus de sélection du nouveau site (Sumpter and Pratt, 2009).



L'un des coûts associé au partage de la décision est que ce mode de fonctionnement repose, contrairement à un processus individuel, sur un processus relativement lent de recrutement et de négociation (Petit and Bon, 2010). Seeley et Buhrman (1999) ont à ce propos rapporté que les abeilles mellifères pouvaient danser plusieurs heures et jours durant avant de parvenir à une décision unanime. Chez les chevaux de Przewalski, le choix d'une direction de départ est d'autant plus long que le nombre d'individus participant à la décision est élevé ; le processus de négociation en est effectivement ralenti (Bourjade et al., 2009). Dans ce contexte, la décision partiellement partagée semble donc être un bon compromis entre rapidité et efficacité (Conradt and Roper, 2005). Chaque espèce adapte ainsi sa prise de décision collective en fonction de ses impératifs, de ses contraintes et de son mode de fonctionnement social.

3. Déplacements de groupe et phénomène du leadership

Plusieurs situations de la vie quotidienne nécessitent de communiquer et de trouver des consensus avec les membres de son groupe pour conserver la cohésion sociale. Les déplacements collectifs sont l'une de ces situations où les exemples abondent, des compromis devant sans arrêt s'opérer, que ce soit pour choisir la direction à emprunter, le moment du départ ou encore la destination visée (Petit and Bon, 2010).

3.1. Initiation, leadership, déplacement collectif, de quoi parle-t-on ?

Dans leur milieu naturel, les animaux doivent se déplacer pour faire face à leurs besoins biologiques. Il y a les déplacements s'opérant entre un site de repos et un site alimentaire (Kummer, 1968; Stewart and Harcourt, 1994), les déplacements permettant aux individus de quitter un site alimentaire pour un autre (Erhart and Overdorff, 1999; Lee and Teichroeb, 2016; Reinhardt, 1983), ceux amenant les animaux d'un site de fourragement à un point d'eau (Fischhoff et al., 2007; Klingel, 1968), les déplacements provoqués, *e.g.* par une perturbation ou une attaque de prédateur (Boinski and Garber, 2000; Bumann et al., 1997), ou encore les déplacements saisonniers, plus communément appelés migrations, entraînant les individus à changer temporairement d'habitat (Bolger et al., 2008; Lincoln, 1999).

Dans la littérature, un déplacement collectif est décrit comme la décision d'un ensemble d'individus coordonnés de se déplacer de façon synchrone et dans la même direction (Petit and Bon, 2010). Pour d'autres auteurs, il est le résultat d'une initiation réalisée par un ou



Introduction Générale

plusieurs animaux et pouvant être accompagnée d'un mécanisme de recrutement (Scott, 1956). Plus généralement, un déplacement collectif est décrit comme une succession d'étapes (Fig. 5) : une période pré-départ, une phase d'initiation, un mécanisme d'adhésion puis une phase de progression (King and Sueur, 2011; Petit and Bon, 2010).

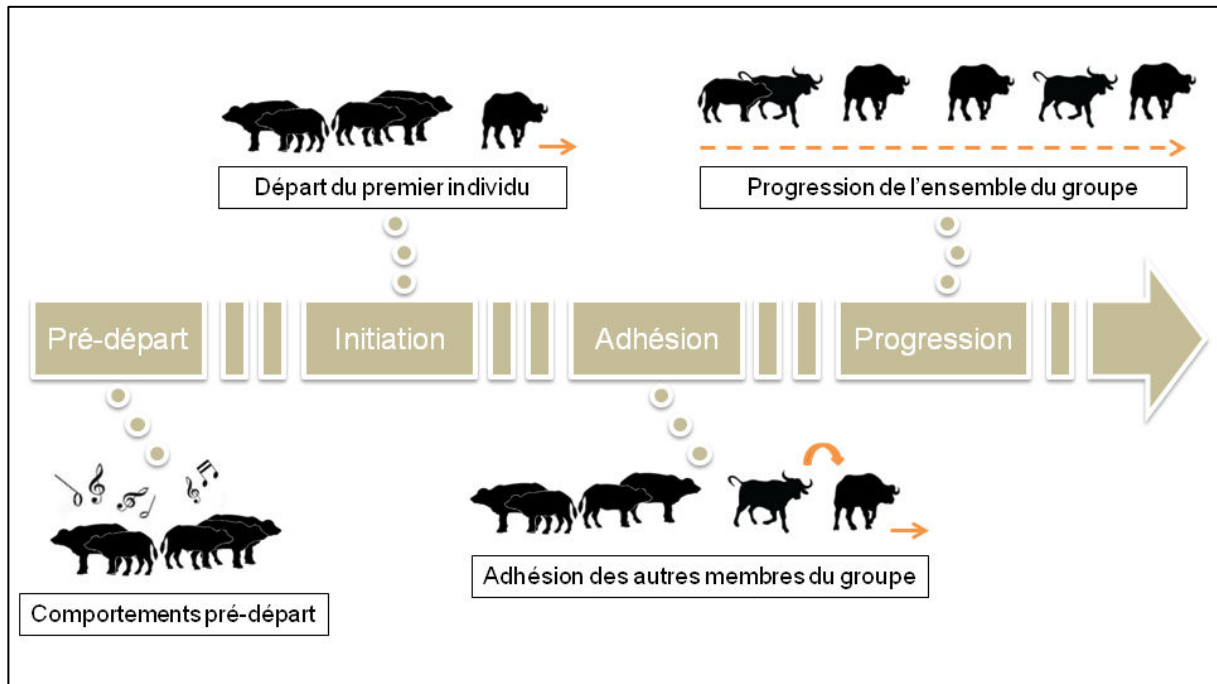
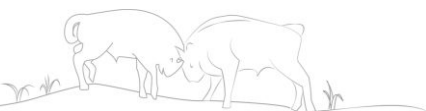


Fig. 5. Schéma illustrant les différentes étapes d'un déplacement collectif. La période pré-départ est caractérisée par des comportements permettant aux individus d'exprimer leur motivation à se déplacer (comportements de « vote », vocalisations, augmentation de l'activité...). L'initiation est marquée par le départ du premier individu, *i.e.* l'initiateur. S'en suit une phase d'adhésion des autres individus puis la progression de l'ensemble du groupe.

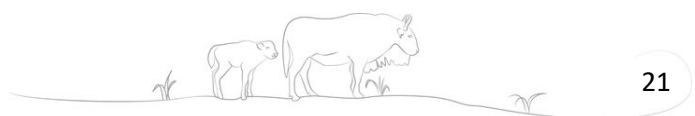
La période pré-départ est une période précédant l'initiation d'un déplacement au cœur de laquelle se joue le processus de négociation. Loin d'être observée de façon notable chez toutes les espèces, elle permet aux membres du groupe de participer à la prise de décision, ces derniers pouvant exprimer leur intention quant à la direction et/ou au moment du départ (Bourjade and Sueur, 2010; Prins, 1996; Raveling, 1969; Trillmich et al., 2004). Souvent passée sous silence dans la littérature, cette étape n'en est pas moins indispensable à la compréhension des mécanismes qui sous-tendent les déplacements de groupe ; elle témoigne du fait que les processus de prise de décision démarrent bien avant le départ du premier individu (Petit and Bon, 2010). Elle a un rôle essentiel dans le succès d'une initiation



et, de fait, dans le maintien de la cohésion de groupe (Petit and Bon, 2010; Ramseyer et al., 2009a, 2009c).

Un déplacement collectif fait généralement suite au départ d'un individu, appelé initiateur ou leader, suivi par le reste de son groupe (Lamprecht, 1991, 1992). Comme nous l'avons évoqué précédemment, le terme « leader » est généralement attribué à un individu particulier qui prend seul les décisions et contrôle les déplacements de son groupe (Conradt and List, 2009; Petit and Bon, 2010). Cependant, les processus individualisés ne sont observés que très rarement dans le règne animal, les autres membres du groupe pouvant s'exprimer au cours de la période pré-départ ou pouvant mener temporairement leurs congénères à destination (Allee et al., 1947; Bourjade and Sueur, 2010; Sueur and Petit, 2008a). Il est donc essentiel de nuancer ce terme, *e.g.* leadership individuel vs leadership distribué (Leca et al., 2003; Lee and Teichroeb, 2016; Sueur, 2011), ou lui préférer le terme « initiateur » dont l'utilisation ne présume en rien du « pouvoir social » de l'individu concerné (Petit and Bon, 2010).

Un nombre croissant de travaux tend à montrer que l'adhésion d'un animal à un déplacement relève d'un mécanisme de mimétisme ou d'amplification (Petit and Bon, 2010; Sueur et al., 2009; Sueur and Deneubourg, 2011). Dans le cas d'un mimétisme anonyme, les individus rejoignent le mouvement en fonction du nombre d'individus déjà recrutés, indépendamment de leur identité (King and Sueur, 2011; Meunier et al., 2006). Ce processus s'observe notamment chez les espèces dont les membres du groupe sont incapables de reconnaître individuellement leurs conspécifiques, ou pour les espèces égalitaires chez lesquelles chaque individu interagit avec tous ses congénères selon la même fréquence (Sueur and Deneubourg, 2011). C'est le cas chez le mouton mérinos par exemple, *Ovis aries* (Gautrais et al., 2007), ou chez le capucin moine (Petit et al., 2009). Pour d'autres espèces, la probabilité de rejoindre un déplacement ne dépend pas seulement du nombre d'individus déjà en mouvement, mais aussi des relations de parenté ou des liens affiliatifs que les animaux entretiennent entre eux (King and Sueur, 2011; Sueur et al., 2009). Ce processus, appelé mimétisme sélectif, requière des capacités cognitives avancées comme celle de discriminer individuellement ses congénères et les relations sociales existantes entre eux (Jacobs et al., 2011; Sueur et al., 2009; Sueur and Deneubourg, 2011). Ainsi, il n'est pas étonnant de l'observer principalement chez les primates, ces derniers ayant des relations



sociales complexes basées sur la reconnaissance des liens de parenté, d'affiliation et de dominance (Alexander, 1974; King and Sueur, 2011; Sueur et al., 2009).

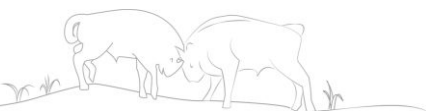
Bien que les prises de décisions relatives aux déplacements collectifs soient généralement distribuées entre les membres du groupe, certains individus, de par leurs caractéristiques ou leurs comportements, ont une propension plus forte à initier un déplacement et à fédérer leurs congénères (King et al., 2009; Rands et al., 2008). Les « bons » leaders sont présumés détenir un rôle social important, *i.e.* leadership social, en influençant les autres par leur âge, leur sexe ou encore leur rang social (Petit and Bon, 2010; Pillot et al., 2010). Mais dans quelle mesure les caractéristiques intrinsèques du leader et les relations sociales impactent-elles le processus de décisions collectives ?

3.2. Influence des caractéristiques individuelles

Les individus qui constituent un groupe diffèrent les uns des autres de par leur âge, leur sexe ou encore leur statut physiologique. Ces différences interindividuelles vont influencer de près ou de loin les décisions collectives. Il est cependant parfois difficile de connaître le degré d'influence de chacune des caractéristiques prises séparément, ces dernières interagissant souvent les unes avec les autres. Par exemple, le statut physiologique d'un individu est souvent directement lié à son âge et à son sexe ce qui fait que l'effet observé d'un de ces facteurs peut être un effet confondant des deux autres. Ainsi, bien que ces caractéristiques soient présentées individuellement ci-après, il est important de garder ces interactions à l'esprit lorsque l'on cherche à comprendre les mécanismes collectifs.

3.2.1. Une histoire de genre ?

Il arrive qu'une catégorie d'individus soit plus prompte qu'une autre à initier un déplacement de groupe en étant suivie. Les femelles sont décrites pour être de meilleurs leaders que les mâles chez de nombreuses espèces, comme chez les carnivores sociaux (Holekamp et al., 2000; Schaller, 2009), les bovins (McHugh, 1958; Reinhardt, 1983) ou encore certaines espèces de poissons (Kiflawi and Mazeroll, 2006). Ce sont également elles qui coordonnent les déplacements collectifs chez de nombreuses espèces de primates anthropoïdes (Boinski, 1993; Erhart and Overdorff, 1999; Oates, 1977; Struhsaker, 1967) tandis que chez d'autres primates, ce sont les mâles qui endossent ce rôle (Kummer, 1968; Stueckle and Zinner, 2008; van Lawick-Goodall, 1968). La différence observée dans le



leadership entre ces dernières espèces serait due au caractère phylopatrique des femelles pour les unes ou des mâles pour les autres. Ainsi, chez les espèces concernées par un leadership féminin, les femelles sont issues du même groupe natal et exerceraient, de fait, une influence plus importante sur les déplacements de groupe. Cette habilité des femelles à mener leur groupe aurait des bénéfices puisqu'elle augmenterait l'efficacité de leur prise alimentaire et impacterait positivement leur succès reproducteur (Erhart and Overdorff, 1999; Wrangham, 1980). Quant aux primates ayant le mâle pour leader, le fait que cet individu soit plus familier à son environnement que les femelles immigrantes pourrait lui faire endosser ce rôle : en connaissant les limites de son territoire, le mâle serait notamment plus à même de défendre ses femelles contre les intrus et les prédateurs (Erhart and Overdorff, 1999).

3.2.2. L'âge ou une question d'expérience ?

Pour beaucoup d'espèces, l'âge est un critère important pour être chef de file. Chez les babouins chacma, *Papio ursinus*, par exemple, ou encore les macaques rhésus, les adultes sont ceux qui initient le plus de déplacements de groupe (Sueur, 2011; Sueur and Petit, 2008a), tandis que ce rôle semble moins stricte chez les macaques de Tonkean ou les lémurs bruns, *Eulemur fulvus fulvus* (Jacobs et al., 2011; Sueur and Petit, 2008a). Les adultes sont aussi de meilleurs leaders chez les oiseaux (Lamprecht, 1992; Raveling, 1969), mais également chez de nombreuses espèces d'ongulés (Ihl and Bowyer, 2011; McComb et al., 2011; Reinhardt, 1983). Chez ces derniers, le pattern le plus communément observé concerne les plus vieilles femelles, comme c'est le cas chez les girafes de Thornicroft, *Giraffa camelopardalis thornicrofti*, pour lesquelles ces individus occupent la position de leader dans 79% des cas (Berry and Bercovitch, 2015). Chez les moutons, les plus vieilles brebis mènent leur troupeau dans 82% des cas (Rowell, 1991). L'exemple le plus parlant reste néanmoins celui des éléphants d'Afrique, *Loxodonta africana*, chez lesquels la plus vieille femelle, appelée la matriarche, prend, en toute occasion, la tête de son groupe (McComb et al., 2001, 2011). Cette forte propension des individus âgés à mener les déplacements collectifs serait due à leur grande expérience et à leurs connaissances accrues de l'environnement ; ils seraient plus à même de localiser les ressources alimentaires rares, d'évaluer les risques et de prendre des décisions pertinentes pour leur groupe (Brent et al., 2015; McComb et al., 2001, 2011; Tokuyama and Furuichi, 2017; Wittemyer et al., 2005).

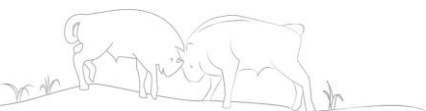


3.2.3. Influence des besoins nutritionnels ?

Pour un individu, initier un déplacement collectif peut être influencé par le besoin physique d'aller se nourrir ou d'aller boire (Erhart and Overdorff, 1999; Petit and Bon, 2010; Sueur et al., 2012). En effet, les animaux sont forcés de se déplacer pour combler leurs besoins nutritionnels et hydriques, mais les différences interindividuelles font que certains individus, en particulier ceux ayant les plus grands besoins, sont plus susceptibles d'initier un déplacement que d'autres pour changer de site alimentaire. Le statut nutritionnel comme principal facteur expliquant le leadership est soutenu par Rands et ses collaborateurs (2008) qui suggèrent qu'un individu peut être leader sans posséder aucune caractéristique spécifique autre que le niveau de ses réserves énergétiques. De plus, selon ces auteurs, même si le leadership peut émerger entre deux individus de même âge et de même sexe, une différence dans leur métabolisme rend cette probabilité encore plus grande (Rands et al., 2003, 2008). Chez le zèbre des plaines, *Equus burchellii*, par exemple, les femelles allaitantes déclenchent plus fréquemment le mouvement de leur harem que les autres, leurs besoins en eau et en protéines étant bien plus élevés que ceux de leurs congénères (Fischhoff et al., 2007). D'autres travaux sur les bancs de poissons ont par ailleurs montré que les individus privés de nourriture occupaient les premières places dans la progression, le temps passé à l'avant du groupe étant proportionnel à la durée de privation (Krause et al., 1992, 2000).

3.2.4. Un trait de personnalité ?

Les différences de personnalité entre les membres d'un groupe peuvent influencer la manière avec laquelle un individu va affecter le comportement de ses congénères en étant initiateur ou suiveur. Aussi connu sous les termes de « profil comportemental », « syndrome comportemental » ou de « tempérament », les variations comportementales observées chez les animaux sont comparables aux différences de personnalité observées chez les êtres humains (Gosling, 2001; Sih et al., 2004). Les traits de personnalité peuvent être divisés en cinq catégories (Réale et al., 2007): audace-timidité (réaction d'un individu à une situation risquée), exploration-évitement (réaction d'un individu à une nouvelle situation), activité (niveau général d'activité d'un individu), agressivité (réactions agonistiques d'un individu envers un conspécifique) et socialité (réaction d'un individu à la présence ou à l'absence d'un congénère, en excluant l'agressivité). Les différences de tempérament entre individus



sont, par définition, stables et constantes dans le temps (Réale et al., 2007). Par exemple, quel que soit l'environnement et le contexte dans lequel deux individus se trouvent, l'individu le plus audacieux prendra toujours plus de risques que l'individu timide (Michelena et al., 2010; Réale et al., 2007). Chez les chevaux domestiques par exemple, *Equus ferus caballus*, Briard et ses collaborateurs (2015) ont montré que les individus les plus audacieux initiaient plus de déplacements que les autres et se plaçaient préférentiellement à l'avant de la progression. La personnalité plus exploratrice et moins anxieuse des individus audacieux en serait la cause (Briard et al., 2015). Des observations similaires ont été obtenues chez les oies (Kurvers et al., 2009), mais aussi chez les moutons (Michelena et al., 2010; Sibbald et al., 2009). Chez ces derniers, les individus plus timides restent près de leurs congénères, tandis que les animaux les plus audacieux s'éloignent pour brouter à l'écart. Enfin, pour d'autres auteurs, devenir leader de groupe serait lié à la capacité des individus à être socialement indépendants (Conradt et al., 2009).

3.3. Influence des relations sociales

En dehors de l'influence des caractéristiques individuelles sur la phase d'initiation des déplacements et sur le processus de suivi, être un bon leader peut également être lié aux liens sociaux qu'un individu entretient avec ses congénères, qu'il s'agisse de relations de dominance, de parenté ou de simples affiliations (Bode et al., 2011).

3.3.1. Le rang de dominance

Les relations de « dominance-subordination » résultent de la compétition qui s'opère entre les membres d'un groupe ; c'est la somme des interactions agonistiques (agressions, menaces et comportements de soumissions) impliquant deux partenaires (Kaufmann, 1983). À l'issue de ces interactions, il est possible de distinguer l'individu ayant l'ascendant, *i.e.* le dominant, de l'individu perdant, *i.e.* le subordonné. C'est pourquoi la dominance est principalement évoquée dans les cas de leadership individuel où le leader est souvent l'individu dominant du groupe.

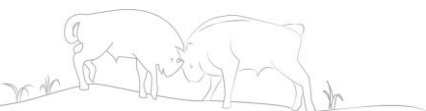
La littérature regorge d'exemples associant la dominance et le leadership. Ainsi, chez les équidés, les leaders préférentiels sont souvent les individus dominants (Feist and McCullough, 1976; Krueger et al., 2014). Chez le zèbre des montagnes, *Equus zebra zebra*, et le zèbre Hartmann, *Equus zebra hartmannae*, Klingel (1968) a notamment rapporté que



l'étalon et la jument dominante partageaient la place de leader selon la destination visée. Plusieurs études ont également montré chez les chevaux domestiques que l'ordre lors de la progression reflétait directement la hiérarchie du groupe (Krueger et al., 2014; Tyler, 1972). Radford (2004) a, quant à lui, montré chez l'irrisor moqueur, *Phoeniculus purpureus*, que les individus dominants étaient, comparativement aux subordonnés, plus enclins à initier les vols vers de nouveaux sites de nourriture tout en étant suivis immédiatement. Des résultats similaires sont aussi observés chez de nombreuses espèces de primates [babouin chacma (Sueur, 2011) ; babouin de montagne (Byrne et al., 1990) ; macaque rhésus (Sueur and Petit, 2008a) ; gorille des montagnes (Schaller, 1963)] et certains carnivores sociaux [loup gris, *Canis lupus* (Peterson et al., 2002) ; mangouste naine, *Helogale parvula* (Holekamp et al., 2000)].

3.3.2. Les relations de parenté

Les liens unissant deux individus peuvent être de différentes natures. Les liens de parenté en sont un exemple et sont, sans aucun doute, parmi les plus forts chez les espèces pour lesquelles la survie des jeunes en dépend (Dunbar and Shultz, 2010). Chez les ongulés par exemple, ce lien est connu pour être fort et plus ou moins durable selon l'espèce considérée (Dunbar and Shultz, 2010; Le Pendu et al., 1995; Tulloch, 1978; Tyler, 1972). Ainsi, il n'est pas étonnant d'observer les individus, même devenus adultes, suivre et rester près de leurs mères pendant les déplacements de groupe, comme chez le zébu, *Bos indicus*, ou le bœuf musqué, *Ovibos moschatus* (Ihl and Bowyer, 2011; Reinhardt and Reinhardt, 1981). Chez les équidés, les juments sont suivies par tous leurs jeunes, rangés par ordre d'âge : le poulain de l'année se place immédiatement derrière sa mère, suivi de près par le jeune de l'année précédente (Klingel, 1977; Tyler, 1972). Le lien mère-jeune est également connu pour être très fort chez les primates, en particulier chez les espèces dont les femelles sont le sexe phylopatrique (Dunbar and Shultz, 2010). Chez le babouin cynocéphale, *Papio cynocephalus*, par exemple, les femelles et leurs filles maintiennent souvent des relations étroites jusqu'à la fin de leur vie, que ce soit en termes de coordination spatiale ou comportementale (Silk et al. 2006a, 2006b). Chez le macaque rhésus, les petits suivent préférentiellement leur mère lorsque la troupe s'ébranle (Sueur and Petit, 2008b). Les liens maternels peuvent donc expliquer, dans certains cas, pourquoi les femelles adultes ont un



meilleur succès en tant qu'initiateurs comparativement aux mâles : elles sont au minimum suivies par leur progéniture (Green et al., 1989)

Plus généralement, être à proximité de ses plus proches parents pendant les déplacements collectifs favorise le recrutement de ces derniers en cas d'initiation. Ainsi, chez le cochon domestique, *Sus scrota domesticus*, les individus ayant le plus de congénères apparentés dans le groupe sont plus enclins à devenir des leaders comparativement aux autres (Meese and Ewbank, 1973). Chez les girafes de Thornicroft, les femelles adultes suivent leurs sœurs plus âgées lors des déplacements (Berry and Bercovitch, 2015). Enfin, chez les macaques rhésus, les initiateurs recrutent préférentiellement les individus qui leur sont apparentés (Sueur and Petit, 2010). Les préférences sociales pour les plus proches parents semblent donc avoir un profond impact dans l'organisation du groupe et le succès du suivi lors des déplacements (Bode et al., 2010, 2011). Cette constatation est également vraie pour les liens affiliatifs.

3.3.3. Les relations d'affiliation

Les relations affiliatives sont le résultat d'une interattraction préférentielle entre des individus non apparentés. Selon les espèces, elles s'opèrent lors d'interactions positives telles que les contacts et le toilettage (Clutton-Brock et al., 1976), ou encore les proximités spatiales entre les animaux (Boissy and Dumont, 2002; McDonnell, 2003). Ainsi, chez les ongulés, les individus ayant des affinités ont tendance à se suivre les uns les autres lors des déplacements collectifs [vaches et moutons (Della-Rossa et al., 2013; Ramseyer et al., 2009b) ; chevaux (Briard et al., 2015; Wells and von Goldschmidt-Rothschild, 1979)]. Murray et ses collaborateurs (2013) ont montré chez l'âne domestique, *Equus asinus*, que les individus placés dans un labyrinthe en Y choisissaient d'aller vers leur compagnon préférentiel plutôt que vers des individus familiers ou inconnus. Chez l'hippopotame, *Hippopotamus amphibious*, les femelles s'associent avec des congénères qui leur sont familiers lorsqu'elles descendent les cours d'eau (Blowers et al., 2009). Stueckle et Zinner (2008) ont également montré chez le babouin chacma que les mâles étaient plus souvent suivis par les femelles allaitantes, individus avec lesquels ils tissent des relations préférentielles.

Parce que les affinités peuvent être dues à des similarités entre les individus, le suivi d'une initiation peut s'effectuer sur la base d'un même sexe et/ou d'un même âge, ou encore d'un



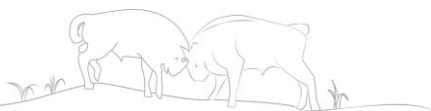
rang hiérarchique et d'une personnalité similaire, *i.e.* homophilies. Ce phénomène est fréquemment observé dans bon nombre de sociétés animales [chimpanzé, *Pan troglodytes* (Massen and Koski, 2014) ; grand dauphin, *Tursiops spp* (Lusseau and Newman, 2004) ; éléphant d'Afrique (Wittemyer et al., 2005); équidés (Briard et al., 2015; Kimura, 1998; Sundaresan et al., 2007; Wells and von Goldschmidt-Rothschild, 1979); autres ongulés (Bon and Campan, 1996; Ruckstuhl, 1998; Ruckstuhl and Kokko, 2002)].

4. De l'intérêt du leadership à la gestion des groupes

L'étude des processus du leadership et des mécanismes à l'œuvre dans les décisions collectives est essentielle non seulement pour enrichir nos connaissances fondamentales sur le fonctionnement des sociétés animales, mais également pour améliorer la cohabitation entre l'Homme et la faune sauvage. En effet, comprendre comment un groupe se déplace et utilise son environnement peut nous permettre de mieux organiser et partager le territoire, en tenant compte à la fois des impératifs des espèces animales, mais aussi ceux des populations humaines. Cela éviterait bon nombre de conflits, ces derniers étant souvent provoqués par une méconnaissance du comportement des animaux et des méthodes de gestion inadaptées.

4.1. Conflits Homme-faune

Depuis la nuit des temps, l'Homme et la faune sauvage sont en compétition, que ce soit pour l'espace ou la ressource. Cependant, ces conflits séculaires n'ont cessé d'augmenter ces dernières années, la population humaine connaissant une croissance exponentielle (Distefano, 2005). En effet, le développement urbain détruit peu à peu les aires occupées par la faune qui se retrouve alors contrainte d'évoluer à proximité des habitations. À titre d'exemple, il a été montré que la croissance de la population canadienne était directement corrélée au nombre de rencontres et d'accidents graves impliquant des pumas, *Puma concolor*, des ours noirs, *Ursus maritimus*, et des grizzlys, *Ursus arctos* (Baruch-Mordo et al., 2014; Distefano, 2005). De plus, la dégradation et la perte d'habitats naturels, l'intensification de l'agriculture et de l'élevage ainsi que les changements climatiques sont autant de causes responsables de l'augmentation de ces conflits de par le monde (Distefano, 2005; Pettett et al., 2017). Elles provoquent notamment une déprédation des cultures par les animaux sauvages, *i.e.* la dégradation et le pillage des cultures, une compétition pour le



fourrage, des attaques de prédateurs sur le bétail, des collisions avec les véhicules et favorisent la transmission de zoonoses (Hofman-Kamińska and Kowalczyk, 2012; Messmer, 2000; Seiler, 2004; Treves and Karanth, 2003; VerCauteren et al., 2006) (Fig. 6).



Fig. 6. Illustrations de certains conflits opposant l'Homme à la faune sauvage : A) déprédation des cultures (ici, des babouins dans un champ de blé, © Timothy Allen), B) compétition pour le fourrage entre le bétail et les herbivores sauvages (ici, un cheval domestique et un bison d'Amérique, *Bison bison*, © Cindy McIntyre), C) attaque de prédateurs sur le bétail et D) accidents de la circulation (ici, un orignal, *Alces alces*, traversant une route).

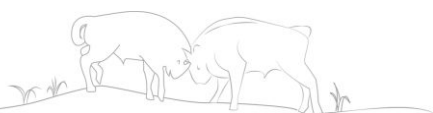
Le coût moral et économique peut également être important, en particulier pour les populations humaines dont la survie financière dépend de l'agriculture ou de l'élevage. En Afrique par exemple, les éléphants peuvent être responsables de dommages considérables sur les cultures (Distefano, 2005; Osborn and Parker, 2003). Une étude menée à proximité du Parc National Kibale (Ouganda) en 1999 a par exemple rapporté qu'à chacune de leurs intrusions, les éléphants pouvaient détruire jusqu'à 21% d'une culture (Naughton-Treves and Treves, 2005). Une autre étude a chiffré le coût économique total des dommages liés à ce pachyderme entre 1991 et 1995 à 39 000\$ (O'Connell-Rodwell et al., 2000). En Europe,

malgré des rapports d'études contradictoires, la prédation du bétail par le loup peut-être problématique, surtout pour les fermes ne disposant pas de systèmes de protection (Distefano, 2005; Rigg et al., 2011) ; le prédateur tuerait environ 10 000 têtes par an pour une perte totale chiffrée de 7 à 9 millions d'euros (Boitani, 2000). En outre, et comme beaucoup d'autres pays, l'Europe fait face à une surpopulation de cervidés suite aux mesures de protection des habitats, à la diminution de la pression de chasse et au contrôle de la population de grands prédateurs (Côté et al., 2004; Sinclair, 1997), ce qui a pour conséquence d'augmenter les conflits avec l'Homme. Selon Bruinderink et Hazebroek (1996), les ongulés seraient responsables chaque année de 507 000 collisions avec des véhicules causant la mort de 300 personnes, pour un coût estimé à 1 milliard de dollars. De plus, la forte densité de population de cerfs favorise la transmission de nombreuses maladies, que ce soit à d'autres espèces animales sauvages, au bétail ou à l'Homme (Côté et al., 2004; Steere, 1994).

Malgré ces conflits pour lesquels il est parfois difficile de trouver des solutions équitables et durables, la faune sauvage voit néanmoins son attrait augmenter depuis plusieurs décennies avec la mise en place de nouveaux programmes de réintroduction et l'engouement grandissant pour l'éco-tourisme (Distefano, 2005; Messmer, 2000). En effet, le déclin de la biodiversité et ses conséquences provoquent une prise de conscience générale, favorable au retour du sauvage et au développement de mesures de protection et de conservation (Helmer et al., 2015). Certaines espèces, dites « parapluies », peuvent être utilisées pour restaurer et entretenir les habitats et les écosystèmes fragiles ou pour limiter la pullulation d'autres animaux (Ripple and Beschta, 2003, 2012; Smit et al., 2015). Néanmoins, l'urbanisation galopante et les besoins alimentaires croissants de la population mondiale limitent considérablement la disponibilité en habitats avec pour risque d'exacerber les tensions entre l'Homme et la faune sauvage en cas de nouvelles réintroductions. Une gestion plus efficace du territoire et des espèces, domestiques et sauvages, est donc primordiale à une bonne cohabitation, notamment dans les milieux fortement anthropisés.

4.2. Gestion conventionnelle

La gestion des animaux reste l'un des défis majeurs pour l'Homme au 21^{ème} siècle, en particulier dans notre société moderne où la disponibilité des habitats devient rare. Pour éviter les conflits entre les espèces sauvages et les autres utilisateurs du territoire, les



animaux domestiques et sauvages sont en grande majorité maintenus dans des enclos ou des réserves clôturées (Bishop-Hurley et al., 2007). Cependant, malgré l'obstacle physique qu'elles représentent, les clôtures classiques (Fig. 7), parfois renforcées par des barbelés et/ou par un système électrifié, sont coûteuses et très contraignantes (Anderson, 2007; Bishop-Hurley et al., 2007; Jouven et al., 2010). Elles requièrent notamment beaucoup de main d'œuvre, de temps et d'argent, ne serait-ce que pour leur installation et leur entretien (Butler et al., 2006; Jouven et al., 2010). De plus, de par leur nature statique et leur manque de flexibilité, elles ne peuvent être reconfigurées facilement pour s'adapter et optimiser l'aire qu'elles délimitent avec les besoins nutritionnels des animaux (Anderson, 2001; Butler et al., 2006; Rose, 1991). Ces inconvénients sont par exemple problématiques dans les alpages, lorsque les troupeaux partent en estive (Monod et al., 2009).



Fig. 7. Illustrations des méthodes conventionnelles de gestion et/ou de protection des troupeaux domestiques et de la faune sauvage : A) enclos et clôtures physiques, B) gardiennage des troupeaux, C) patch de supplémentation en nourriture (ici, groupe de bisons d'Europe, *Bison bonasus*, © Amandine RAMOS), et D) exemple de zone tampon entre la forêt et un champ cultivé.

L'efficacité de ces barrières est également discutable, en particulier lorsqu'elles sont utilisées pour prévenir les attaques de prédateurs sur le bétail. En effet, certains prédateurs peuvent profiter d'une brèche ou d'un dysfonctionnement du dispositif électrique, voire sauter par-

dessus la clôture, et provoquer plus de pertes du fait de l'impossibilité pour les animaux parqués de fuir et/ou de trouver une zone refuge (Distefano, 2005; Wade, 1982). Quant à leur installation pour prévenir la déprédation des cultures, celle-ci reçoit également des avis mitigés (Geisser et al., 2004; Osborn and Parker, 2003; VerCauteren et al., 2006).

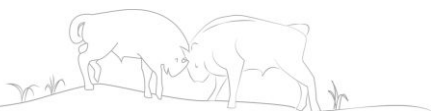
Enfin, les clôtures conventionnelles constituent un obstacle pour les espèces sauvages non visées par le dispositif, contribuant ainsi à la fragmentation de l'habitat et à l'isolation génétique des populations animales (Distefano, 2005; Jouven et al., 2010; VerCauteren et al., 2006).

D'autres systèmes de gestion existent tels que le gardiennage des troupeaux et la surveillance des cultures (Kaczensky, 1999; Osborn and Parker, 2003), la mise en place de zones tampons ou de cultures alternatives non appétantes pour la faune sauvage (Distefano, 2005; Santiapillai et al., 2010; Strum, 1994), l'abattage de quelques individus pour limiter la déprédation et les attaques (Geisser et al., 2004; Treves and Karanth, 2003) ou encore la mise en place de patchs de nourriture à l'écart des champs cultivés (Geisser et al., 2004; Kaplan et al., 2011; Sahlsten et al., 2010). Ces méthodes restent néanmoins peu efficaces sur le long terme et nécessitent un investissement humain et financier non négligeable (Fig. 7).

4.3. Vers de nouvelles stratégies de gestion : le cas des clôtures virtuelles

4.3.1. Description et principe du dispositif

Face à la nécessité de partager le territoire en tenant compte à la fois des besoins humains et des impératifs écologiques, les éleveurs et gestionnaires de la faune sauvage tentent de développer de nouvelles stratégies de gestion. Les avancées techniques et l'utilisation des outils informatiques permettent d'entrevoir des alternatives intéressantes dans ce domaine. La clôture virtuelle est l'une d'entre elles (Fig. 8). Cette dernière consiste en un dispositif couplant un émetteur de radiofréquences (émanant d'un fil placé dans le sol ou via une communication satellitaire) avec un récepteur GPS composé d'un système d'alarme et de punition embarqué sur l'animal (Anderson, 2001, 2007; Butler et al., 2006; Jouven et al., 2010; Quigley et al., 1990). Ainsi, lorsque l'animal équipé approche la limite de l'aire autorisée, le système s'active et délivre un stimulus négatif destiné à provoquer le demi-tour de l'individu (Anderson, 2007; Quigley et al., 1990; Tiedemann et al., 1999). Le signal doit être suffisamment aversif pour l'animal et doit impérativement s'arrêter lorsque



le comportement attendu est obtenu (Anderson, 2001; Monod et al., 2009; Tiedemann et al., 1999). Les stimuli les plus utilisés à l'heure actuelle se composent d'un signal sonore (émis en première intention) suivi d'un choc électrique (Butler et al., 2006; Fay et al., 1989; Quigley et al., 1990), bien que d'autres signaux comme des vibrations, des sprays odorants ou encore des indices lumineux soient en test (Bishop-Hurley et al., 2007).

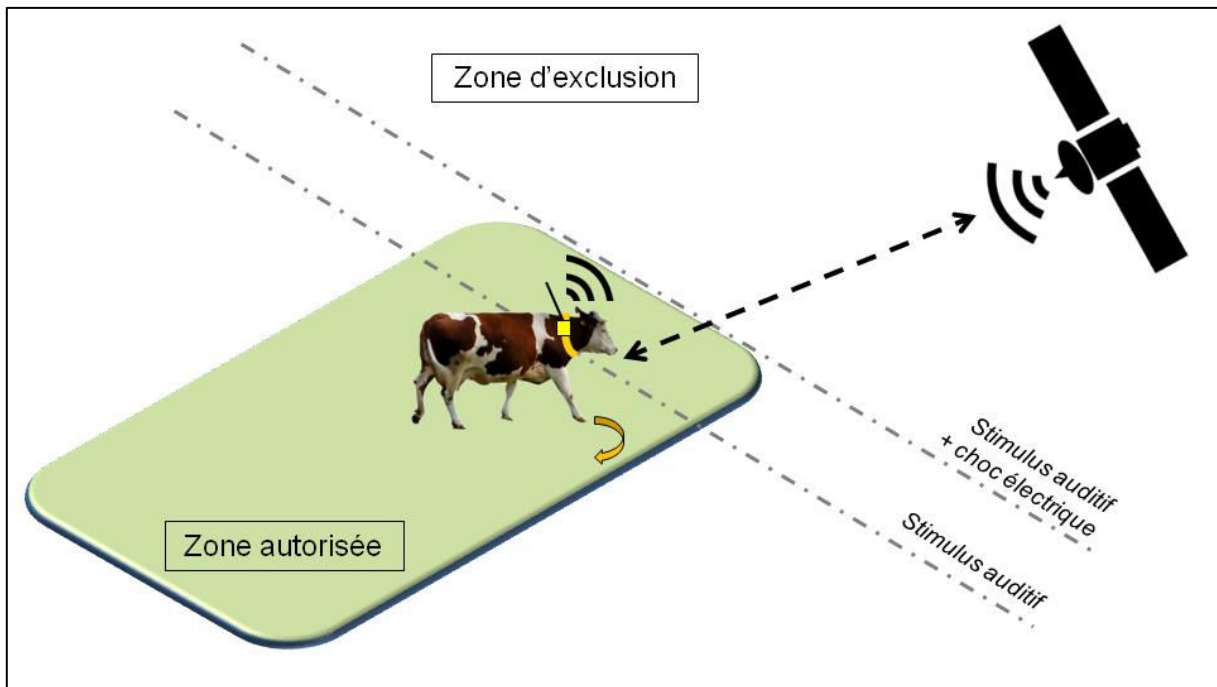


Fig. 8. Schéma du dispositif de clôtures virtuelles pour le contrôle et la gestion des animaux sauvages et domestiques. L'animal est équipé d'un collier GPS qui, à l'approche des limites de l'aire autorisée, envoie un signal satellitaire informatif. L'information est ensuite renvoyée par le satellite ce qui a pour conséquence de déclencher un signal d'alarme au niveau du collier, *i.e.* un stimulus sonore négatif, destiné à provoquer le demi-tour de l'animal (flèche orange). Si l'animal persiste, le stimulus auditif est suivi d'un choc électrique destiné à provoquer la même réponse comportementale.

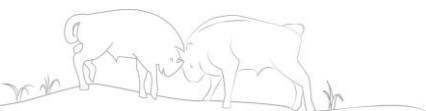
Pour être efficace, les individus équipés doivent apprendre à associer le signal d'alarme avec le choc électrique survenant ensuite afin de pouvoir être contrôlés sur le long terme par le signal d'alarme seul, *i.e.* conditionnement négatif (Bishop-Hurley et al., 2007; Jouven et al., 2010). De même, contrairement aux barrières physiques, la clôture virtuelle étant essentiellement sensorielle, l'animal doit apprendre à associer le stimulus reçu avec les restrictions spatiales définies (Butler et al., 2006). Les travaux cités dans la littérature montrent que cet apprentissage peut être relativement rapide, *i.e.* à raison de quelques

essais seulement face au dispositif [vaches (Bishop-Hurley et al., 2007; Monod et al., 2009; Tiedemann et al., 1999); moutons (Jouven et al., 2010); chèvres (Fay et al., 1989)].

Malgré cela, certains animaux peuvent être réfractaires et rendre le système inefficace. En effet, les individus peuvent rester immobiles durant le choc électrique ou tenter malgré tout de passer dans les zones d'exclusions (Fay et al., 1989; Jouven et al., 2010; Quigley et al., 1990). Dans ce contexte, il n'est pas possible d'exclure les risques de blessures ou de stress chronique chez les animaux (Anderson, 2001; Hawley et al., 2013). En cas de perturbation importante, *e.g.* un bruit soudain ou une attaque de prédateur, l'imperméabilité de ce genre de système peut également être remise en cause ; il pourrait même faciliter les vols de bétail (Jouven et al., 2010). De plus, même si l'entraînement au dispositif est concevable chez les troupeaux domestiques, il semble plus difficile de le mettre en place sur des animaux sauvages. À ma connaissance, peu d'études ont été menées en ce sens sur des espèces sauvages, hormis les quelques essais effectués avec des colliers électriques sur certaines espèces de canidés [loup (Hawley et al., 2013) ; coyote, *Canis latrans* (Andelt et al., 1999; Shivik and Martin, 2000)] et chez le cerf mulet, *Odocoileus hemionus* (Nolte et al., 2003). Enfin, les clôtures virtuelles semblent peu appropriées pour contrôler les grands groupes car il est difficile, pour des raisons logistiques et économiques évidentes, d'équiper tous les individus (Jouven et al., 2010). Ainsi, l'intérêt des études portant sur le phénomène du leadership prend ici tout son sens.

4.3.2. Clôtures virtuelles et leadership : quelles applications ?

Il n'est pas nécessaire d'équiper chaque individu d'un dispositif GPS de barrières virtuelles pour que l'ensemble du groupe soit contrôlé, les espèces préférentiellement ciblées par cette méthode ayant souvent un fort instinct de troupeau. En effet, en plus de nécessiter une logistique et une organisation très importantes, surtout pour des espèces sauvages, cela reviendrait beaucoup trop cher et engendrerait par la même beaucoup de stress pour les animaux lors des captures. Ainsi, le moyen le plus efficace de contenir un groupe serait d'utiliser le comportement naturellement grégaire et le tempérament de suiveurs de certains individus afin d'équiper uniquement les animaux responsables des sorties de territoire, *i.e.* les leaders (Fay et al., 1989; Jouven et al., 2010). Plusieurs travaux confirment l'intérêt de ne cibler que les leaders de groupe pour obtenir un résultat prometteur. Tiedemann et ses collaborateurs (1999) ont par exemple montré chez le bétail



que lorsque le dispositif GPS des leaders devenait inactif, ces individus pouvaient se déplacer dans la zone d'exclusion, entraînant dans leur sillage les autres membres du groupe ; ces derniers, également équipés, étaient capables d'endurer les chocs électriques pour suivre coûte que coûte leurs leaders. Une autre étude a montré, via la facilitation sociale, qu'un troupeau de moutons pouvait également être contrôlé en entraînant seulement quelques individus à éviter certaines zones (Lynch et al., 1992). Chez les chèvres, Fay et ses collaborateurs (1989) ont quant à eux conclu que l'entraînement des animaux les plus dominants devait permettre de contenir le groupe, tout cela en équipant un minimum d'individus.

Au vu de ces premières conclusions, la compréhension des processus de leadership semble donc importante et essentielle pour la gestion des troupeaux domestiques, mais aussi celle de populations sauvages évoluant dans des réserves. Des efforts doivent en particulier être fournis afin d'identifier, pour chaque espèce d'intérêt, les facteurs sociodémographiques et les caractéristiques des individus qui sont responsables des sorties de territoire d'un groupe. De plus, il paraît essentiel de comprendre l'influence de la structure et de l'organisation sociale de l'espèce (harem, groupe multimâles, dynamique de fission-fusion...) sur la coordination et la synchronisation des membres d'un groupe, afin de pouvoir envisager plus sérieusement une gestion par barrières virtuelles. Néanmoins, au vu du manque global de connaissances, et pour que cette stratégie puisse être applicable à plus ou moins long terme, il est essentiel de conduire de nouvelles études pour mesurer notamment l'adaptation d'une telle technologie aux contraintes environnementales inhérentes à la vie sauvage.

5. Les ongulés : un cas d'école

Parmi les animaux faisant l'objet d'un intérêt croissant dans l'étude des phénomènes collectifs en lien avec la gestion des groupes, les ongulés occupent sans doute la première place. Les ongulés regroupent, au sens strict du terme (ou « ongulés vrais »), les espèces animales caractérisées par la présence d'un sabot à l'extrémité de leurs membres, mais également les espèces aquatiques classées dans l'infra-ordre des cétacés. Une étude, publiée en 2015, dénombre à 235 les espèces d'ongulés à travers le monde (Hoffmann et al., 2015). Par la suite, le terme « ongulés » se réfèrera, lorsque nous l'emploierons, aux seuls ongulés terrestres.

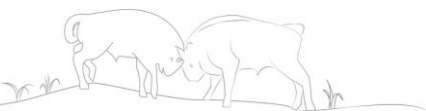


Présents sur chaque continent, la majorité des espèces vivent dans des groupes plus ou moins larges pouvant parcourir de grandes distances de manière coordonnée pour subvenir à leurs besoins. Ce phénomène peut s'avérer problématique pour les populations humaines voisines et engendrer des conflits. Beaucoup d'espèces d'ongulés partagent également nos vies, que ce soit pour les loisirs, l'élevage agroalimentaire ou l'entretien de certains milieux. La cohabitation peut là encore être problématique notamment en termes d'occupation de l'espace, d'organisation du territoire et de prise en compte de la présence potentielle de prédateurs. Mettre en place des stratégies de gestion innovantes et efficaces, tant pour les espèces domestiques que sauvages, en tenant compte du comportement et des mécanismes sociaux de chaque espèce pourrait permettre, sur le long terme, une cohabitation plus apaisée.

5.1. Vie de groupe et relations sociales

Les ongulés sociaux vivent dans des groupes dont la composition et la taille varient selon l'espèce considérée, mais également selon les conditions environnementales. En effet, les troupeaux peuvent être constitués de seulement quelques individus, comme c'est le cas chez l'orignal, *Alces alces* (Gerard et al., 1997), ou atteindre plusieurs milliers d'individus comme chez le gnou à queue noire, *Connochaetes taurinus* (Sinclair, 1977). Selon la littérature, la taille d'un groupe serait régie par le type d'habitat occupé, *i.e.* ouvert ou fermé, par la disponibilité et l'abondance de la ressource et/ou par la densité de population (Gerard et al., 1997, 2002; Jarman, 1974). Ce dernier point, même si beaucoup moins cité que la corrélation entre la taille du groupe et l'ouverture de l'habitat, a été rapporté chez diverses espèces d'artiodactyles [chevreuil européen, *Capreolus capreolus* (Bresiński, 1982); cerf axis, *Axis axis* (Barrette, 1991); isard, *Rupicapra pyrenaica* (Richard-Hansen et al., 1992); Kob Defassa, *Kobus defassa ugandae* (Spinage, 1969)]. Quant à la relation entre la taille du groupe et l'ouverture de l'habitat, une petite taille de groupe en milieu fermé et une grande taille en milieu ouvert sont supposées être avantageuses aux individus pour détecter et échapper à leurs prédateurs (Gerard et al., 1997; Gerard and Loisel, 1995).

Alors que certaines espèces d'ongulés vivent dans des groupes stables, comme les équidés chez lesquels le mâle s'entoure de plusieurs femelles pour constituer un harem (Berger, 1977; Feist and McCullough, 1976), chez d'autres, les groupes peuvent être des entités instables résultant d'évènements de fission-fusion (Aureli et al., 2008) comme chez le bison



d'Amérique, *Bison bison* (McHugh, 1958; Merkle et al., 2015), la girafe, *Giraffa camelopardalis* (Carter et al., 2013), le chevreuil européen (Pays et al., 2012) ou encore l'isard (Pépin and Gerard, 2008). Dans ces cas précis, la taille moyenne du groupe correspondrait à un équilibre dynamique entre les évènements de fissions et ceux de fusions (Gerard et al., 1997; Gerard and Loisel, 1995), l'occurrence de ces derniers dépendant principalement de la densité de population (Gerard et al., 2002; Pépin and Gerard, 2008) et de la disponibilité de la ressource alimentaire (Couzin and Laidre, 2009). Le pattern de fission-fusion peut également être influencé par les relations préférentielles existantes entre les individus, relations amenant de fait à la formation de sous-groupes distincts (Carter et al., 2013). Chez la plupart des ongulés, ces associations préférentielles ont lieu entre individus d'âge similaire ou de même sexe, *i.e.* homophilies (Bon and Campan, 1996; Ruckstuhl, 2007; Ruckstuhl and Neuhaus, 2000). Ainsi, il n'est pas rare de voir se former de petits groupes de juvéniles lors des phases de fourragement des adultes (Berger, 1979; Gerard et al., 1997; Levy and Bernadsky, 1991; Pfeifer, 1985). Ces petits groupes, également appelés « crèches », permettent aux jeunes de jouer et d'interagir avec des partenaires de force similaire, avant d'interagir de façon croissante avec les autres membres de leur groupe (Keeling, 2001; Rothstein and Griswold, 1991; Thompson, 1996; Vitale et al., 1986).

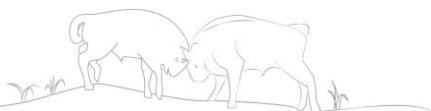
La préférence pour les individus de même sexe peut être responsable du phénomène, bien connu chez les ongulés, de ségrégation sexuelle (Barboza and Bowyer, 2000). Plusieurs hypothèses ont été avancées dans la littérature pour expliquer cette ségrégation (Main et al., 1996; Ruckstuhl, 2007; Ruckstuhl and Neuhaus, 2000). Chez la plupart des ongulés, les mâles sont plus gros que les femelles, différence conduisant à des besoins énergétiques, des stratégies d'évitement des prédateurs et de sélection alimentaire, ou encore des budgets d'activités différents (Ruckstuhl, 1998, 2007; Ruckstuhl and Kokko, 2002). En raison de ces dissemblances, les femelles et les mâles des espèces dimorphiques vivent souvent dans des groupes séparés, à l'exception de la période de reproduction (Bleich et al., 1997; Bowyer, 2004; Main and Coblentz, 1996; Miquelle et al., 1992; Ruckstuhl and Neuhaus, 2000). Au sein du même sexe, la ségrégation en fonction du statut de reproduction peut également s'opérer. En effet, les femelles ayant un petit sont généralement plus exposées à la prédation que les autres femelles et ont des besoins énergétiques plus élevés du fait de la lactation ; elles ont donc tendances à être plus cohésives et à se regrouper entre elles (Neuhaus and Ruckstuhl, 2002; Ruckstuhl, 2007).



Le rang de dominance contribue également aux préférences intra-groupes. Ainsi, les individus de rang similaire, échangeant peu d'interactions agonistiques entre eux, passent plus de temps à proximité les uns des autres [cheval, *Equus caballus* (Briard et al., 2015; Kimura, 1998); cerf élaphe, *Cervus elaphus* (Appleby, 1983)]. Les patterns d'associations peuvent enfin être étroitement liés aux préférences pour les individus apparentés ou affiliés, ces relations étant connues pour être fortes et durables chez beaucoup d'espèces (Dunbar and Shultz, 2010; Le Pendu et al., 1995; Tulloch, 1978; Tyler, 1972). Ainsi, chez les girafes de Thornicroft, les proches parents sont nettement plus susceptibles de former des hardes que les individus non apparentés (Bercovitch and Berry, 2013a, 2013b).

5.2. Migrations et déplacements

Les ongulés sauvages sont des animaux connus pour parcourir de grandes distances à la recherche de nouveaux pâturages afin de subvenir à leurs besoins. Ils font d'ailleurs partis des mammifères terrestres chez lesquels il est encore possible, dans les régions peu troublées par l'homme, d'observer des exemples de migrations (Fig. 9), dont l'amplitude varie d'une espèce à l'autre (Fryxell and Sinclair, 1988). Les migrations vraies sont définies comme des mouvements saisonniers et réguliers entre une aire de reproduction et une zone d'hivernage, ces dernières pouvant être espacées de plusieurs centaines de kilomètres (Danilkin et al., 1992; Gerard et al., 1997). Chez beaucoup d'espèces, les migrations sont directement liées aux variations dans la distribution et la qualité de la ressource alimentaire, tandis que chez d'autres, elles permettraient d'éviter les prédateurs sédentaires et le harcèlement par les insectes (Boyce, 1991; Fancy et al., 1989; Fryxell and Sinclair, 1988; Sinclair, 1983). La migration chez les ongulés du Serengeti serait, par exemple, favorisée par la pression de prédation des lions, *Panthera leo* (Fryxell et al., 1988). Chez certaines espèces, comme le gnou et le caribou nord-américain, *Rangifer articus*, la naissance des petits coïncide avec la période de migration, permettant de limiter le temps passé sur les aires de présence des prédateurs et de profiter de l'avantage du nombre qu'offre ce genre de rassemblements (Estes, 1976; Kelsall, 1968). Les plus grandes migrations ont d'ailleurs été rapportées chez ces deux espèces (Gerard et al., 1997; Kelsall, 1968; Sinclair, 1977). Le bison d'Amérique, *Bison bison*, effectuait également, au temps où il était encore abondant, d'impressionnantes migrations tant dans le nombre d'individus rassemblés que dans la distance parcourue (Bourliere, 1951; Dary, 1989). Enfin, d'autres déplacements, plus



modestes que les précédents, sont effectués par certains ongulés, notamment plusieurs espèces de cervidés [cerf élaphe, *Cervus elaphus* (Boyce, 1991); cerf à queue noire, *Odocoileus hemionus* (Russell, 1932); chevreuil européen (Ramanzin et al., 2007); chevreuil d'Asie, *Capreolus pygargus* (Danilkin et al., 1992)].



Fig. 9. Illustrations des grandes migrations observées A) chez le gnou, *Connochaetes taurinus*, B) le caribou Nord-Américain, *Rangifer articus*, et autrefois C) chez le bison d'Amérique, *Bison bison*.

Dans un contexte d'anthropisation croissante des milieux, les déplacements et les migrations des ongulés sont donc souvent problématiques, tant pour les espèces concernées que pour les activités humaines se trouvant sur leur chemin (Gordon, 2009; Hofman-Kamińska and Kowalczyk, 2012; Seiler, 2004). L'ubiquité des ongulés ainsi que leurs rôles écosystémiques et économiques renforcent la nécessité de trouver des solutions de gestion plus efficaces et durables.

5.3. Importance des ongulés dans la société et les écosystèmes

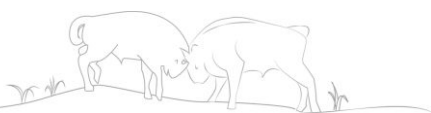
5.3.1. Élevage et pastoralisme

Autrefois essentiellement chassées, certaines espèces d'ongulés sont aujourd'hui devenues très familières aux Hommes et partagent même pour certaines leur quotidien. En

effet, notamment en raison de leur prédisposition à vivre en groupe, les Hommes ont commencé à domestiquer et élever ces animaux il y a environ 10 000 ans pour leur consommation de viande (Anderson, 1985; Journet et al., 2013). Cette relation, existante depuis des siècles, a depuis évolué et permis l'apparition de l'élevage pour le lait, la laine, le cuir ou encore le développement de l'agriculture, des loisirs et du tourisme (Hemmer, 1990; Oltenacu, 2004). Les premières espèces d'ongulés à avoir été domestiquées sont le mouflon oriental, *Ovis orientalis*, qui donna naissance à notre mouton contemporain, la chèvre sauvage, *Capra bezoartica*, ancêtre de la chèvre domestique (Journet et al., 2013), l'auroch, *Bos primigenius*, qui engendra les vaches d'aujourd'hui et le sanglier, *Sus scrofa*, ancêtre du cochon. La domestication du cheval viendra quelques milliers d'années plus tard compléter ce tableau (Vigne, 2011). De l'élevage pastoral en montagne à l'élevage devenu intensif en zones rurales et urbaines, ces animaux font aujourd'hui partie intégrante des sociétés humaines où ils occupent une place déterminante dans l'alimentation et dans l'économie (Jussiau et al., 1999).

5.3.2. Écosystèmes et conservation

Le rôle essentiel des ongulés dans la dynamique des écosystèmes est aujourd'hui communément admis et permet de faire évoluer positivement la perception des populations humaines envers eux (Hobbs, 1996; Lawton, 1994; Ritchie et al., 1998). Selon l'espèce considérée et la densité de la population, ils améliorent la richesse végétale (Fig. 10) à la fois au niveau local, mais aussi à l'échelle régionale (Olf and Ritchie, 1998) ; la consommation des espèces les plus dominantes a, par exemple, un effet positif indirect sur la compétition des plantes (Crawley, 1996). En broutant, les ongulés créent de petites perturbations dans le paysage, propices aux espèces végétales qui colonisent préférentiellement les zones perturbées (Olf and Ritchie, 1998). De plus, via l'excrétion d'azote dans les urines et les fèces, ils participent indirectement à la mise à disposition de nutriments utiles à la croissance des plantes et au développement de la biomasse microbienne (Day and Detling, 1990; Hobbs, 1996; Seagle et al., 1992). En outre, les ongulés favorisent l'ouverture du milieu, ce qui est bénéfique aux plantes les plus héliophiles (Gill and Beardall, 2001; Olf and Ritchie, 1998). Par ce biais, ils limitent aussi le risque de déclenchement des feux de forêts et de prairies en exerçant un contrôle sur la biomasse végétale disponible à la combustion (Frost and Robertson, 1985; Hobbs, 1996; Zimmerman and Neuenschwander, 1984). Ce sont enfin



des acteurs essentiels dans la dispersion des graines en les transportant sur de longues distances dans leurs poils, leur laine, sous leurs sabots ou encore dans leurs bouses (Gill and Beardall, 2001; Miller, 1996; Ripple et al., 2015).

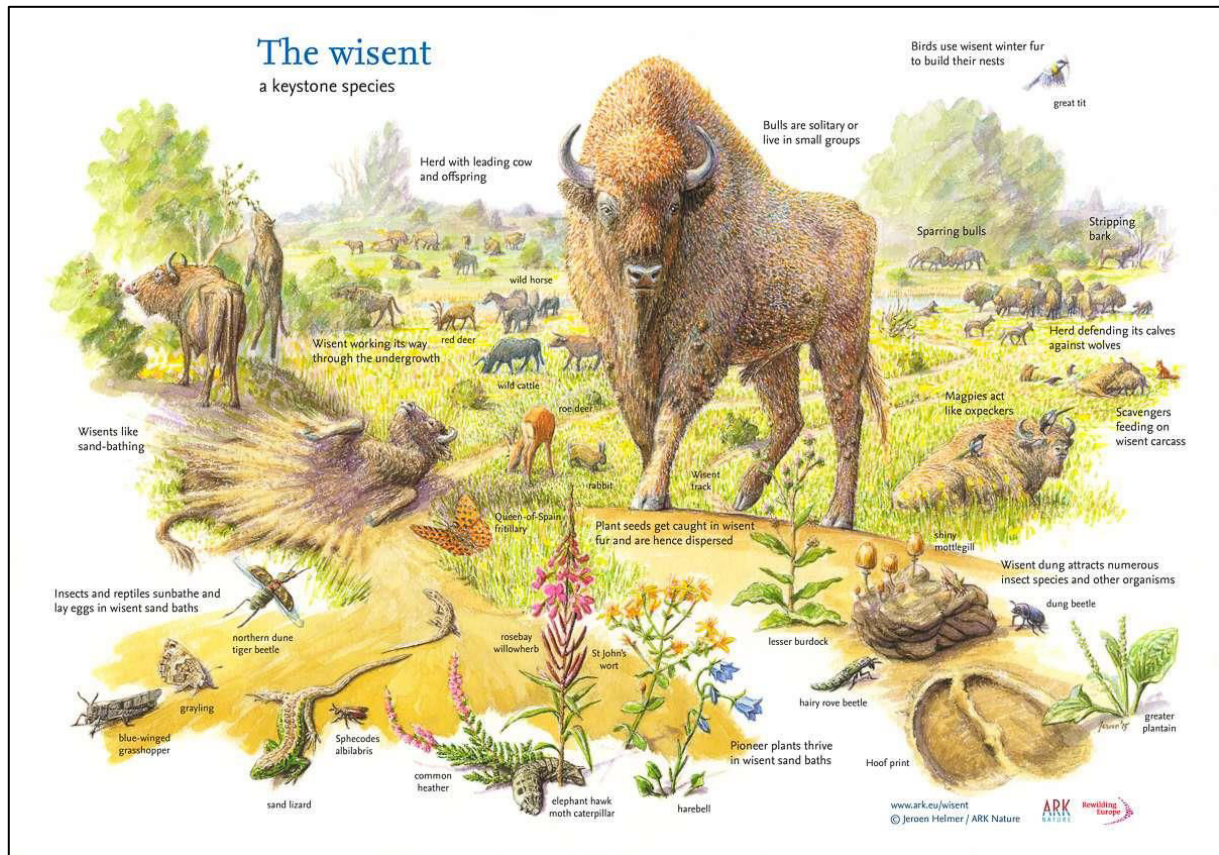


Fig. 10. Illustration du rôle écosystémique des grands herbivores sauvages. L'exemple présenté ici est celui du bison d'Europe, *Bison bonasus*, © Jeroen Helmer/ARK Nature.

Les ongulés sont également importants pour les autres espèces animales qui partagent leur environnement (Ripple et al., 2015). Par exemple, en attirant de nombreux insectes, ils attirent indirectement de nombreux oiseaux insectivores (Evans et al., 2006; McCracken and Foster, 1994). De même, par leur action sur la végétation, ils facilitent l'accès de certaines ressources, inaccessibles autrement, à de plus petits mammifères, en laissant par exemple derrière eux des restes de tissus végétaux non consommés (Ripple et al., 2015; Rutina et al., 2005). Enfin, lorsqu'ils meurent, leur carcasse représente une source de nourriture importante (Fig. 11) autant pour les vertébrés que pour la faune du sol (Bump et al., 2009; Melis et al., 2007).

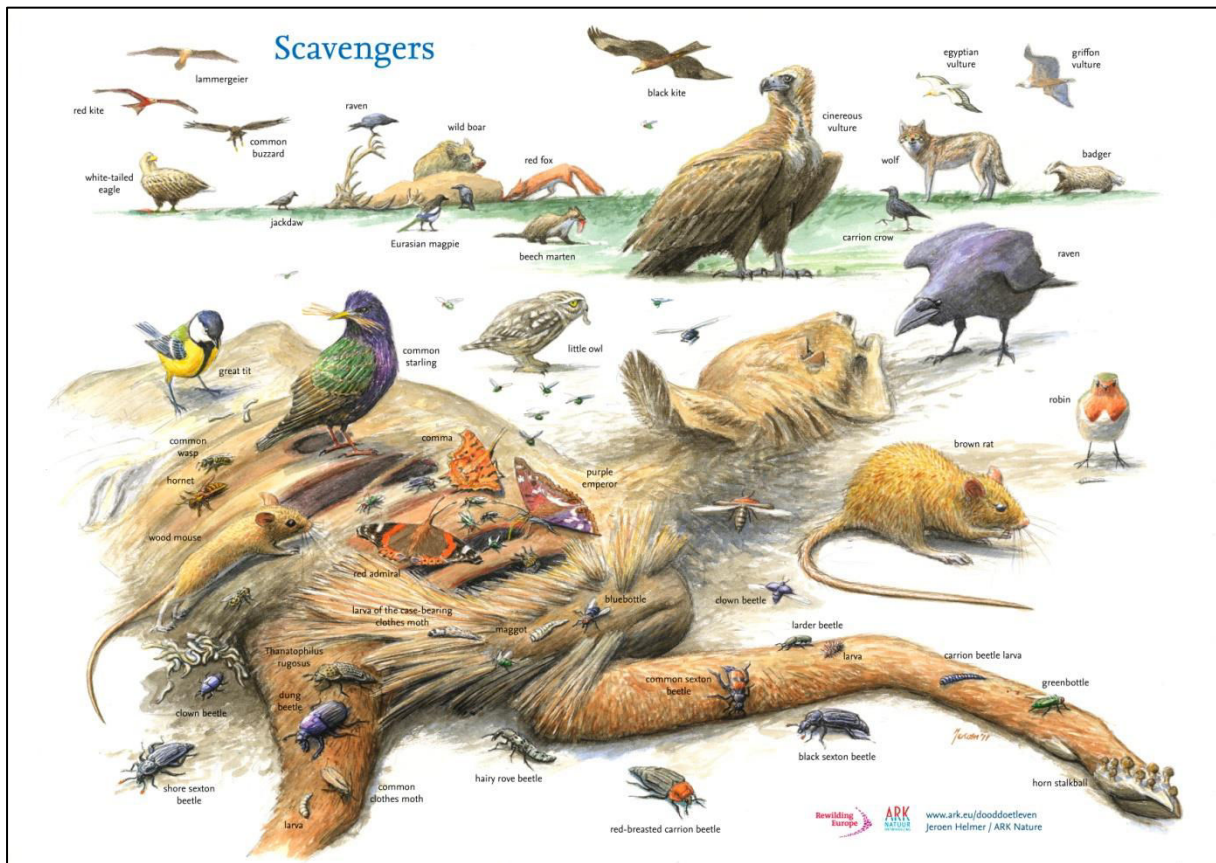


Fig. 11. Illustration de l'importance d'une carcasse d'un grand herbivore, ici un bison d'Europe, *Bison bonasus*, et un cerf élaphe, *Cervus elaphus* (en arrière-plan) dans la chaîne trophique © Jeroen Helmer/ARK Nature.

Néanmoins, malgré la place clé qu'occupent les ongulés dans notre société et dans bon nombre de cascades trophiques, beaucoup d'espèces sont aujourd'hui menacées. À titre d'exemple, sur 175 espèces de grands herbivores répertoriées, 84 d'entre elles étaient classées dans le livre rouge de l'UICN à la fin du 20^{ème} siècle comme étant en danger critique d'extinction, en danger ou vulnérable (Gordon et al., 2004; Gordon, 2009). C'est le cas du bison d'Europe, *Bison bonasus*, qui a fait l'objet de notre intérêt dans cette thèse.

6. Le bison d'Europe : de sa disparition à sa réintroduction

Le bison d'Europe, le plus gros mammifère de notre continent, est classé comme l'une des espèces les plus vulnérables dans le monde. En effet, avec moins de 4000 individus présents en milieu naturel, il concurrence même le rhinocéros noir sur ce point (Olech and Perzanowski, 2016; Rewilding Europe, 2015). Autrefois présent à travers toute l'Europe, les

nombreuses menaces pesant sur l'espèce ont précipité son déclin au début des années 1900 (Kraśńska and Kraśński, 2013; Pucek et al., 2004). Grâce aux efforts de protection et de conservation, il entame aujourd'hui son grand retour dans nos paysages : entre espoir pour la biodiversité et problématiques de gestion actuelles, le bison d'Europe représente un nouveau challenge pour nos sociétés modernes.

6.1. Historique d'un déclin

Autrefois présent sur une grande partie du continent Européen (Fig. 12), plusieurs raisons ont précipité le bison d'Europe au bord de l'extinction dont la dégradation et la fragmentation de son habitat, dus au développement croissant de l'agriculture et à l'exploitation forestière, la chasse et le braconnage (Kraśńska and Kraśński, 2013; Pucek et al., 2004). À la fin des années 1800, il ne restait plus que deux populations sauvages de bisons, l'une en Pologne, dans la forêt de Białowieża (la plus ancienne des forêts primaires d'Europe), et l'autre dans les montagnes Caucasiennes de l'Est (Pucek et al., 2004). Le déclin de ces deux dernières populations a été résumé par Pucek (Pucek, 1991, 1994). Dans la forêt de Białowieża tout d'abord, la surpopulation de cervidés et la réduction drastique de nourriture disponible pour les herbivores qui s'en est suivi a entraîné une diminution rapide de l'effectif de la population (Wróblewski, 1927). La première guerre mondiale et la révolution Russe de 1917 ont accéléré le processus, l'espèce ayant été victime en ces périodes d'une chasse et d'un braconnage intensifs (Kraśńska and Kraśński, 2013; Pucek et al., 2004). Le dernier bison de la forêt de Białowieża aurait été tué en 1919, tandis que le dernier représentant sauvage de la région du Caucase serait mort en 1927 (Kraśńska and Kraśński, 2013; Pucek et al., 2004). À cette époque, l'espèce ne survivait plus qu'à l'état captif, grâce à seulement 54 individus conservés dans des zoos (Parnikoza et al., 2009; Slatis, 1960).



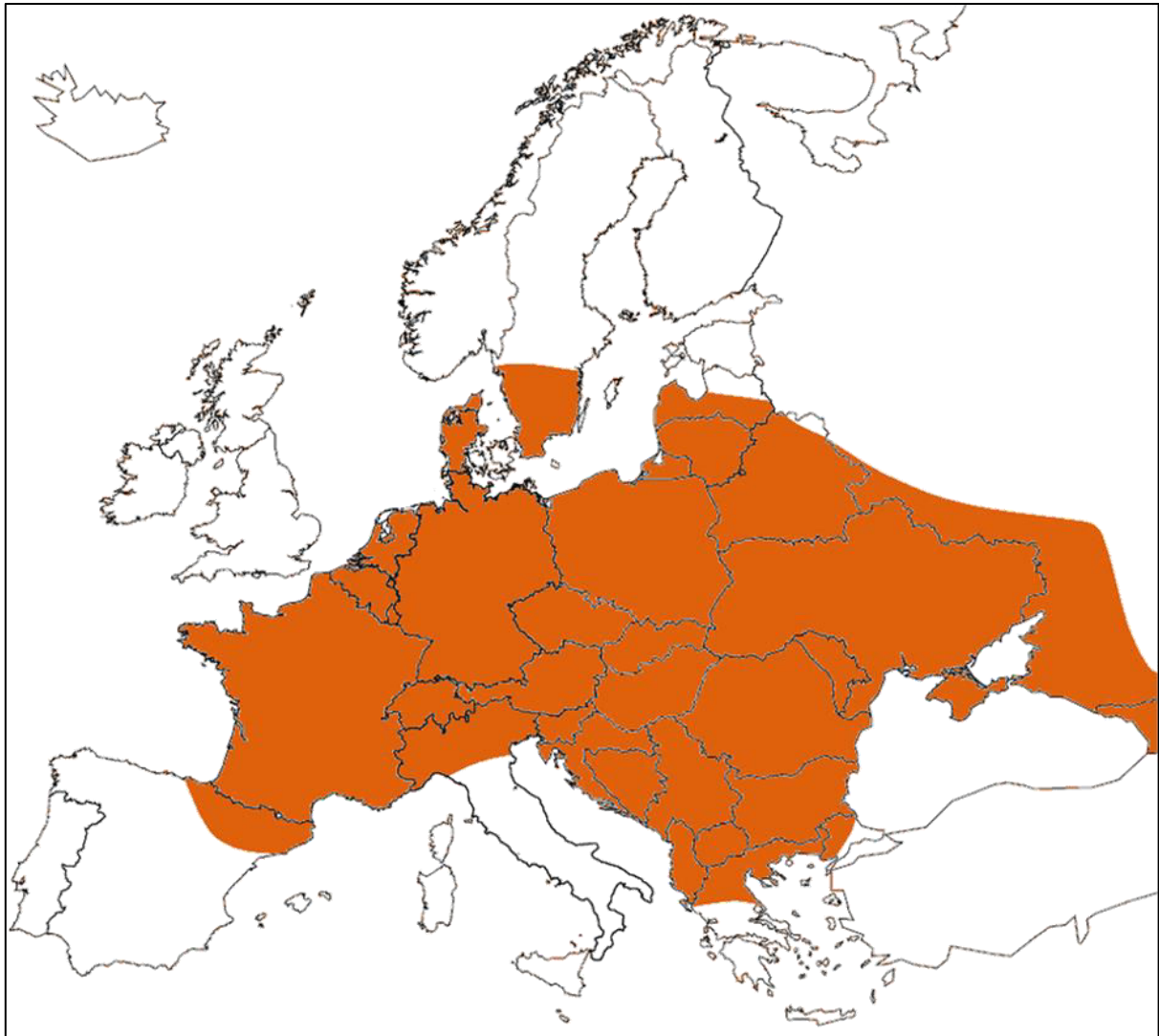
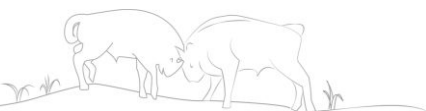


Fig. 12. Aire primaire de répartition originelle du bison d'Europe, *Bison bonasus*. Carte reprise de Krasieńka et Krasieński (2013).

6.2. Le grand retour

La volonté de restaurer les populations de bison d'Europe à partir des individus conservés en captivité a commencé à émerger dans différents pays, mais fut évoquée pour la première fois par un zoologiste Polonais, J. Sztolcman, au premier Congrès de la Protection de la Nature en 1923, à Paris (Sztolcman, 1924, 1925). Suite à ce congrès, la Société Internationale pour la Protection du Bison d'Europe a été créée pour maintenir l'espèce en gérant les croisements génétiques des individus restants et leur réintroduction (Pucek et al., 2004). Cependant, cette société disparut à la fin de la seconde guerre mondiale. Dans le même temps, un « stud-book » fut créé, *The European Bison Pedigree Book*, premier registre regroupant tous les individus existant de par le monde. Depuis 1993,



ce livre officiel est mis à jour et édité tous les ans (Pucek et al., 2004). Chaque animal enregistré possède un numéro de pédigrée, un nom, le nombre et le nom des individus connus qui lui sont apparentés ainsi que le nom de l'éleveur ou de l'actuel propriétaire.

Le bison d'Europe a connu deux phases de restauration (Pucek et al., 2004). La première, entre les années 1920 à 1950, a consisté en une reproduction intensive en captivité (à partir de seulement 12 individus reproducteurs) pour rehausser rapidement l'effectif de l'espèce ; s'en est ensuite suivi une phase de création de troupeaux en semi-liberté. En 2010, on estimait à 1 475 (soit 33% de la population totale) le nombre de bisons d'Europe maintenus en captivité et à 2 956 le nombre d'individus évoluant en milieu sauvage (Kraśnińska and Kraśniński, 2013) (Fig. 13).

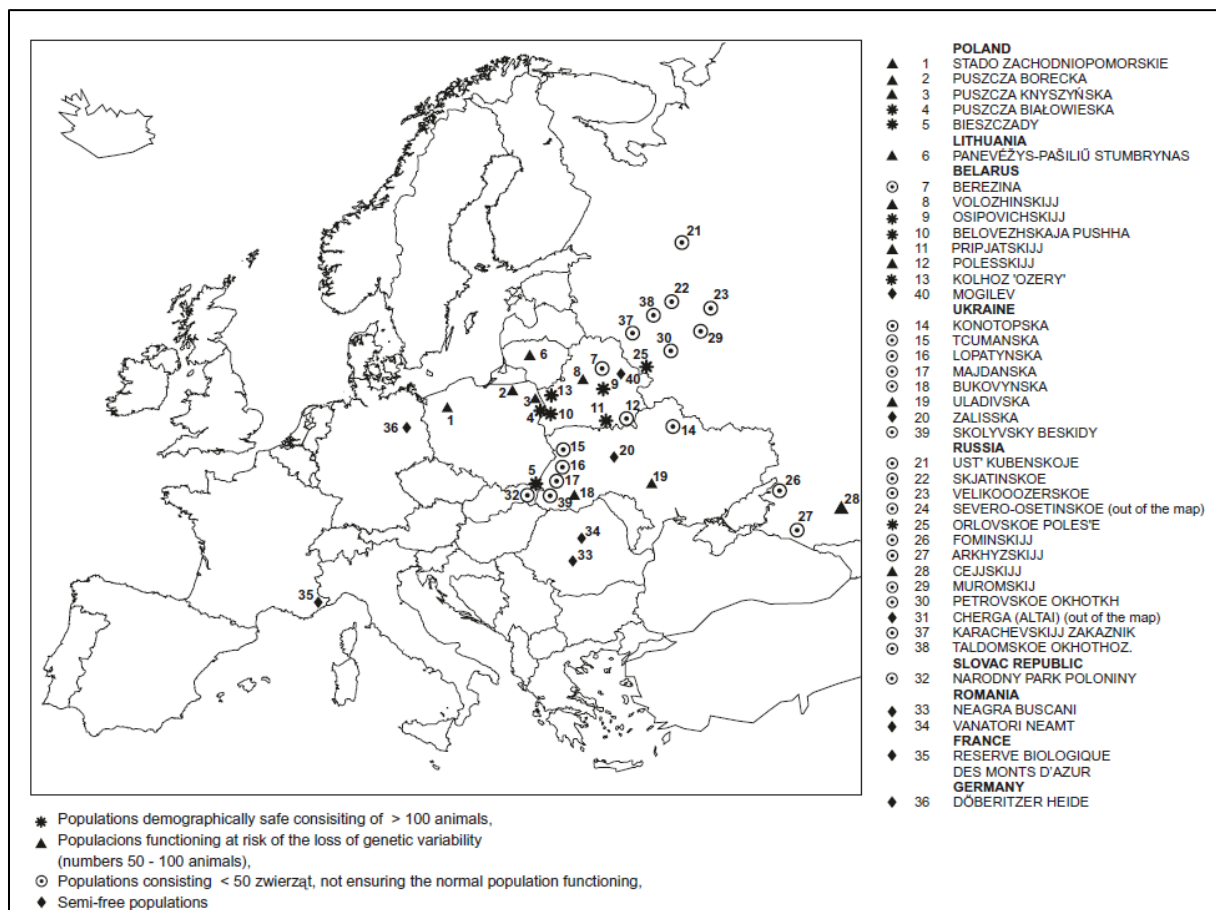
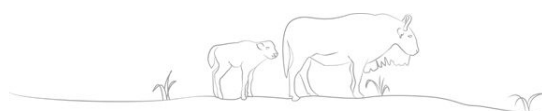


Fig. 13. Distribution des populations de bison d'Europe, *Bison bonasus*, évoluant en milieu sauvage (données de l'année 2010). Carte reprise de Kraśnińska et Kraśniński (2013).

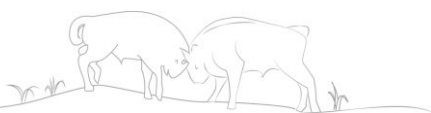


Néanmoins, malgré les nombreux efforts de conservation effectués, le statut de l'espèce reste aujourd'hui précaire. Le principal problème est que peu d'habitats favorables demeurent disponibles dans nos écosystèmes modernes pour recevoir une espèce sauvage aussi imposante. De plus, la forte consanguinité des populations fait craindre pour la diversité génétique des lignées ; ceci est une porte ouverte au développement de nombreuses maladies, pouvant affaiblir d'avantage l'espèce. Enfin, peu d'informations scientifiques quant aux besoins biologiques de l'espèce sont disponibles pour assurer des réintroductions efficaces. Pour toutes ces raisons, le bison d'Europe reste classé comme espèce vulnérable dans la Liste Rouge de l'UICN (Olech, 2008) et figure dans l'Appendice III de la Convention de Berne (Pucek et al., 2004).

6.3. Biologie générale de l'espèce et comportement

Le bison d'Europe vit dans des habitats préférentiellement forestiers ; il occupe la majorité du temps des forêts d'arbres à feuilles caduques et un peu plus rarement des forêts mixtes ou des forêts de conifères (Kraśńska and Kraśński, 2013; Pucek et al., 2004). Il diffère en cela de son cousin nord-américain, connu pour occuper de vastes étendues d'herbes. En revanche, il n'est pas rare que des groupes soient observés dans des milieux plus ouverts tels que des prairies, des clairières ou des terrains cultivés, ces derniers étant une source de nourriture bien plus facile et abondante qu'une surface similaire d'herbes poussant dans les sous-bois (Pucek et al., 2004). Ce comportement est néanmoins à l'origine de nombreux conflits avec les agriculteurs, les bisons étant responsables de dommages importants sur les cultures et les terrains privés (Hofman-Kamińska and Kowalczyk, 2012). En réalité, plusieurs études tendent à montrer que le bison d'Europe serait, à l'origine, une espèce vivant dans des milieux plutôt ouverts et que son caractère forestier serait une adaptation aux pressions environnementales et humaines. Le bison d'Europe serait alors une espèce dite « réfugiée », *i.e.* espèce vivant dans un habitat suboptimal, ici la forêt (Bocherens et al., 2015; Kerley et al., 2012; Mendoza and Palmqvist, 2008).

Son régime alimentaire se compose d'un peu plus de 65% d'herbes, de carex et de plantes, le reste étant des produits provenant d'arbres et d'arbustes (Borowski and Kossak, 1972). La capacité qu'ont les bisons d'Europe à digérer la lignine à un taux plus élevé que les bovins domestiques confirme l'existence d'une adaptation spécifique aux conditions de vie en milieux forestiers (Gębczyńska et al., 1974). Malgré le fait que les produits consommables



provenant des arbres ne représentent qu'un faible pourcentage du régime alimentaire de l'animal, cela constitue un problème dans le cadre de la sylviculture, notamment lorsque les individus retirent l'écorce des arbres à haute valeur économique tels que le chêne, le frêne ou le sapin (Kraśńska and Kraśński, 2013).

Hormis les vieux mâles qui mènent une existence solitaire, le bison d'Europe est un ongulé social vivant dans des groupes mixtes composés en moyenne d'une vingtaine d'individus, ou dans de petits groupes de mâles de 2 à 10 individus tout au plus (Kraśńska and Kraśński, 2013; Pucek et al., 2004). La taille et la composition varie en fonction de la saison et des conditions environnementales (Fig. 14). Les animaux forment de plus grands groupes lorsqu'ils se nourrissent en milieux ouverts et quand vient la période de rut, lorsque les mâles rejoignent les groupes mixtes pour se reproduire (Kraśńska and Kraśński, 2013; Pucek et al., 2004). Cette dynamique est caractéristique d'une espèce à dynamique fission-fusion (Bunevich et al., 1999; Kraśński, 1978) et présentant un comportement de ségrégation sexuelle. Ce comportement est probablement dû au dimorphisme sexuel existant entre les mâles et les femelles, un mâle adulte pesant en moyenne 750kg contre 460kg pour une femelle (Pucek et al., 2004).

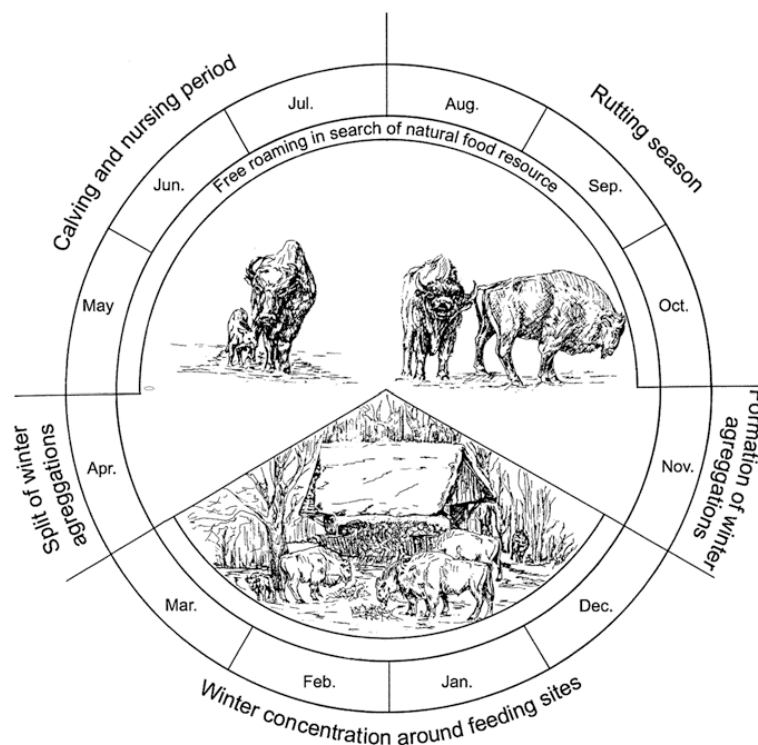


Fig. 14. Cycle de vie annuel du bison d'Europe, *Bison bonasus*. Illustration reprise de Kraśńska et Kraśński (2013).

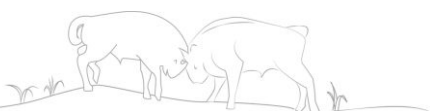
Des observations contradictoires sont à noter dans la littérature concernant les liens qui unissent les membres d'un même groupe ; certains auteurs avancent que les individus n'appartiendraient pas à la même famille, ces derniers allant et venant au grès des évènements de fission et de fusion (Pucek et al., 2004), tandis que d'autres suggèrent que les individus d'un groupe seraient liés par des liens de parenté (Kraśiński, 1978; Wróblewski, 1927). De plus, plusieurs observations naturalistes rapportent que les groupes seraient dirigés par les plus vieilles femelles, notamment celles ayant un veau (Kraśińska and Kraśiński, 2013), sans toutefois que des études concernant les mécanismes et les processus de déplacements collectifs n'aient été récemment implémentées.

Dans ce contexte, il semble donc indispensable de mener de nouvelles études sur la façon avec laquelle les bisons s'organisent en groupe et utilisent leur territoire pour développer des méthodes de gestion plus efficaces, seules garantes d'une cohabitation pérenne entre les populations humaines et ce grand herbivore.

7. Problématique et structure de la thèse

Comme évoqué précédemment, le bison d'Europe est une espèce à fort intérêt dans le processus du « Rewilding », *i.e.* réhabilitation des habitats naturels et des espèces clés originellement présentes sur nos territoires (Corlett, 2016; Navarro and Pereira, 2012). Cependant, le développement de programmes de réintroduction nécessite, pour être le plus rigoureux possible, de s'appuyer sur des connaissances fondamentales afin d'avoir des chances d'être viable sur le long terme. En particulier, la prise en compte des besoins biologiques de l'espèce, des contraintes environnementales et des éventuelles interactions avec les populations humaines avoisinantes est fondamentale pour envisager des réintroductions. Cela permet de cibler les habitats favorables et de réfléchir aux moyens de gestion à déployer (matériels, financiers et humains).

C'est dans ce contexte que s'inscrit cette thèse. Elle consiste en effet à comprendre comment le bison d'Europe, herbivore sauvage à fort intérêt dans l'étude des processus collectifs, s'organise, prend ses décisions et utilise son territoire tout en maintenant la cohésion sociale de son groupe. La majorité des études sur les déplacements de groupes chez les ongulés concernent en effet des espèces domestiques ou des groupes formés de façon artificielle (groupes unisexes, relations sociales non prises en compte...). De plus, peu



d'études sur le leadership concernent les espèces à dynamique fission-fusion. Le bison d'Europe semblait donc être, pour toutes ces raisons, le sujet d'étude idéal.

En plus de l'aspect fondamental de ce travail, les résultats de cette thèse ont également pour vocation de réfléchir à de nouveaux moyens de gestion permettant de favoriser le retour du bison d'Europe et, à plus large échelle, la cohabitation entre l'Homme et la faune sauvage. L'étude du phénomène du leadership permet notamment d'entrevoir des alternatives à l'utilisation systématique des clôtures conventionnelles comme moyen de gestion, comme la méthode des clôtures virtuelles.

Ce travail s'est donc focalisé sur deux questions principales :

1. Comment les facteurs sociodémographiques et écologiques influencent l'utilisation de l'habitat, les décisions collectives et les déplacements de groupe chez le bison d'Europe ?
2. Comment ces connaissances sur les décisions collectives et l'utilisation de l'espace des bisons peuvent nous permettre d'envisager de nouvelles stratégies de gestion des troupeaux, en particulier en termes d'ouverture de l'espace via le développement des dispositifs de barrières virtuelles ?

Pour répondre à ces deux questions, le manuscrit s'articule autour de deux thématiques :

- I) La première thématique a consisté à mieux comprendre les besoins sociaux et écologiques du bison en étudiant (a) la structure et le réseau social d'un premier troupeau (N = 14, Pays-Bas) et (b) l'utilisation de l'espace et les patterns de déplacements d'un second troupeau (N = 43, France) en fonction des conditions environnementales et de l'approvisionnement ou non en nourriture par l'Homme. Ces deux études constituent successivement les **Chapitres 1 et 2** de cette thèse.
- II) La seconde thématique de mon travail a visé à approfondir la compréhension des processus de prise de décision lors des déplacements collectifs chez les deux mêmes troupeaux, dans le but (a) d'identifier les caractéristiques d'un bon leader (âge, sexe,

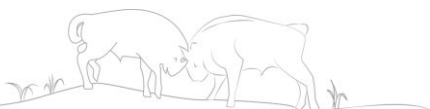


Introduction Générale

rang de dominance...), (b) de comprendre l'influence des conditions environnementales et des relations sociales dans le déclenchement et le suivi d'un déplacement et (c) de réfléchir à la possibilité de développer de nouvelles stratégies de gestion en se basant sur ces nouvelles connaissances. Ces études constituent les **Chapitres 3 et 4** de cette thèse.

Cette seconde thématique a également été explorée chez une autre espèce d'ongulés, la vache rustique Highland Cattle, *Bos taurus*, à travers deux études correspondant aux **Annexes 3 et 4** de ce manuscrit.

Enfin, cette introduction de thèse a fait l'objet d'une Review, actuellement en préparation, correspondant à l'**Annexe 2** de ce manuscrit.



Méthode Générale



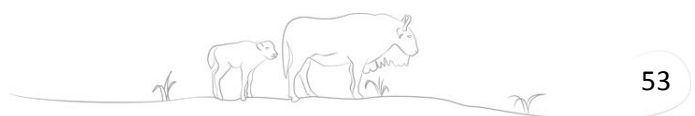
1. Sites d'étude

Afin de mener à bien nos études, deux sites d'observation ont été choisis en prenant en compte plusieurs paramètres. En premier lieu, la surface sur laquelle les bisons évoluaient devait être suffisamment grande pour permettre aux animaux d'exprimer au mieux leurs patterns de mouvements et d'activité, tout en permettant une observation comportementale quotidienne. Notre choix s'est donc porté sur deux sites de plusieurs centaines d'hectares. Pour comprendre l'influence potentielle de la structure du groupe sur l'organisation sociale et les mécanismes de déplacements collectifs, nous avons également choisi les deux sites en fonction de la taille et de la composition, très différentes, de leurs troupeaux (voir section 2.).

Un autre facteur ayant été pris en compte est celui relatif aux méthodes de gestion des deux sites : pour l'un, les animaux évoluaient sans intervention humaine, pour l'autre, les bisons étaient supplémentés par l'Homme en période hivernale. Ces deux moyens différents de gestion étaient intéressants pour entrevoir l'effet de la supplémentation sur les patterns de déplacements et d'activité des bisons.

1.1. Réserve Biologique des Monts-d'Azur

Située à 1200 m d'altitude en plein cœur du domaine du Haut-Thorenc (43°48'20"N, 6°50'43"W), et à seulement 50 km de Nice (France), la Réserve Biologique des Monts-d'Azur (700 ha) est un lieu encaissé dans une vallée, à deux pas du Parc National du Mercantour. Sur une aire de 350 ha clôturés (Fig. 1), cette réserve accueille aujourd'hui, et depuis 2005, des bisons d'Europe.



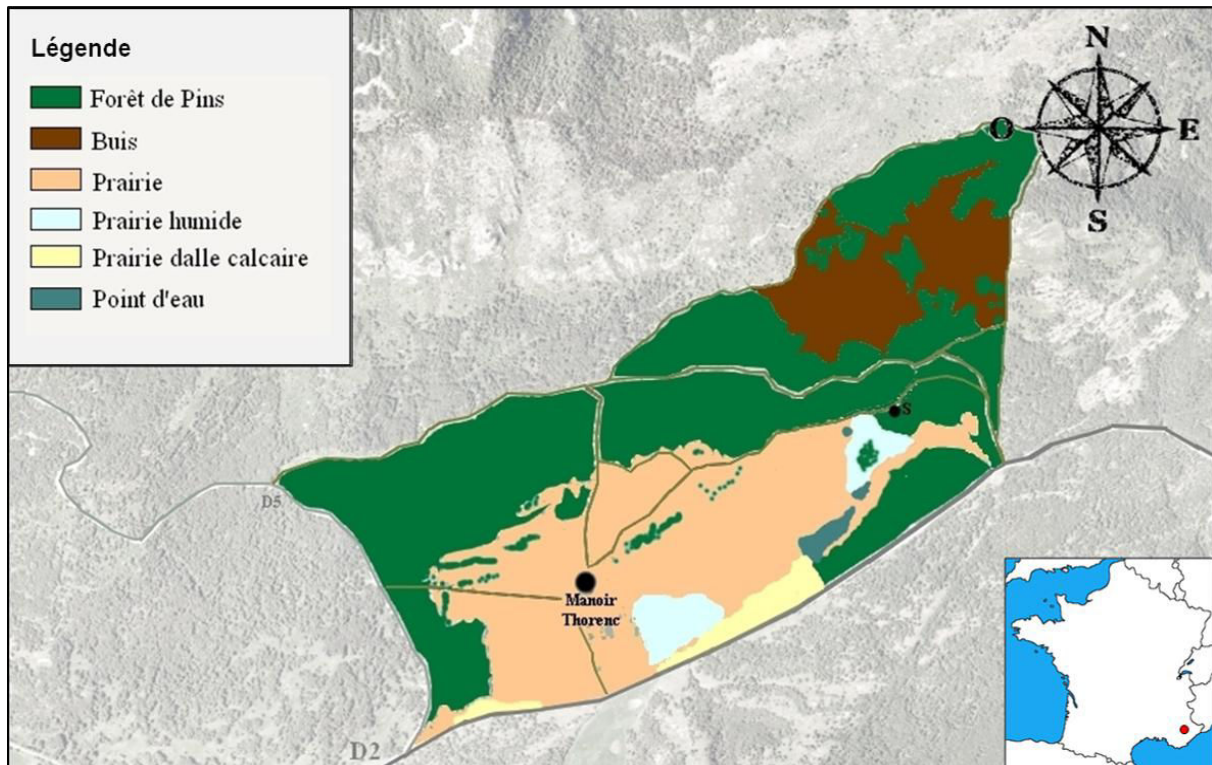
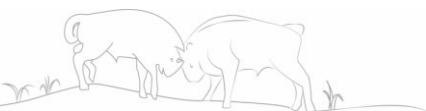


Fig.1. Carte représentant l'aire clôturée (350 ha) de la Réserve Biologique des Monts-d'Azur, France, et les différents types d'habitats y étant observés. Carte rééditée à partir de Google maps © 2014 Google ; <https://www.google.fr/maps>

L'habitat principal de cette réserve est la forêt de pins (51%), constituée majoritairement de pins Sylvestre (Tableau 1). Un peu plus au sud, sur une vaste zone ouverte, poussent des plantes herbacées typiques d'un milieu prairial (33%) ; on y trouve également 2 points d'eau dont un lac artificiel. Une portion de cette prairie est inondée une bonne partie de l'année, et constitue en cette période une prairie humide (2%). De plus, tout au sud de la réserve, des plantes herbacées pérennes se développent dans une prairie à sol calcaire (2%). Enfin, au Nord-Ouest de la forêt de pins, se trouve une petite zone d'arbustes et de buis (12%).

Tableau 1. Distribution des différents types d'habitats (%) présents sur la Réserve Biologique des Monts-d'Azur (données de l'année 2013), France.

Habitat	Distribution (%)
Forêt de pins	51
Prairie et ses points d'eau	33
Zone d'arbustes et de buis	12
Prairie humide	2
Prairie calcaire	2



La partie de la réserve clôturée abrite une diversité d'espèces animales tout aussi impressionnante que les paysages qu'elle propose. On y trouve un troupeau d'une quarantaine de bisons d'Europe, un groupe d'une dizaine de chevaux de Przewalski, des cerfs, des chevreuils et plusieurs hardes de sangliers qui cohabitent tous ensemble. La réserve est aussi le refuge de petits carnivores tels que le renard roux, *Vulpes vulpes*, et de nombreuses espèces d'oiseaux (rapaces, passereaux, oiseaux d'eau et corvidés).

1.2. Parc National Zuid-Kennemerland

Le Parc National Zuid-Kennemerland (3800 ha) est une grande étendue naturelle localisée sur la côte hollandaise, à l'ouest d'Amsterdam ($52^{\circ}23'16.1''N$, $4^{\circ}34'41.3''E$). C'est dans ce parc qu'une zone clôturée de 330 ha, appelée aire de Kraansvlak, a été dédiée en 2007 à la réintroduction du bison d'Europe (Fig. 2).

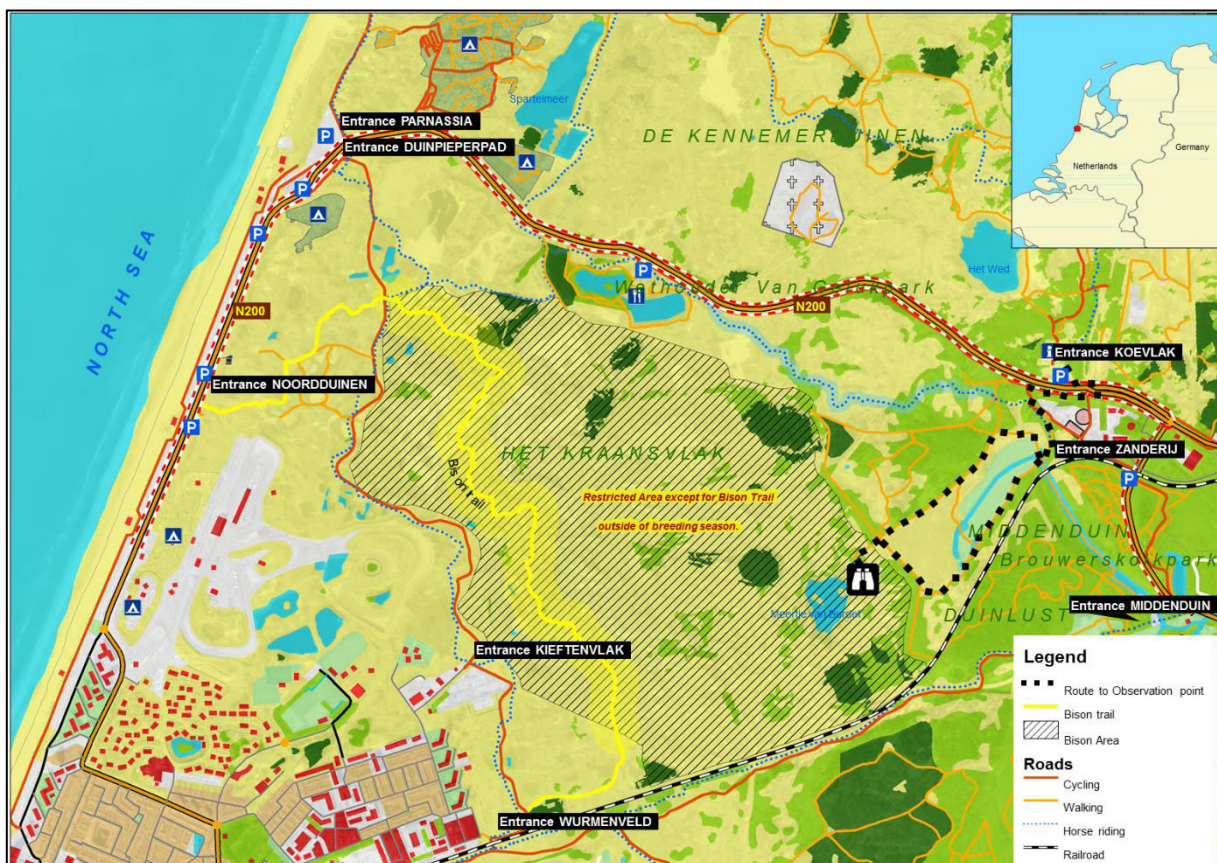


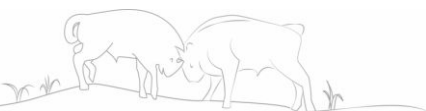
Fig. 2. Carte représentant l'aire de Kraansvlak (330 ha) et ses alentours, Parc National Zuid-Kennemerland, Pays-Bas. © Wisent Project Kraansvlak ; <https://www.wisent.nl/en/area>

Cette région est caractérisée par un gradient d'habitats allant d'une dynamique côtière de dunes près de la Mer du Nord à un ensemble de forêts anciennes à l'Est. Ce paysage est bien différent de celui observé il y a 20 ans, époque à laquelle les zones de sable et les prairies ouvertes dominaient. En effet, la transformation du paysage s'est opérée suite à l'augmentation de la pollution de l'air (ce qui a modifié la teneur en azote des sols) et à la diminution importante de la population de lapins (causée par le développement de maladies virales). Les zones de sables et les prairies ont donc laissé peu à peu la place à des zones de buissons et à des patchs de forêts (Tableau 2) ; les zones sableuses qui persistent aujourd'hui ne sont qu'une vaine tentative de l'Homme pour recréer et maintenir la végétation caractéristique des dunes d'autrefois.

Tableau 2. Distribution des différents types d'habitats (%) présents sur l'aire de Kraansvlak (données de l'année 2006), Parc National Zuid-Kennemerland, Pays-Bas.

Habitat	Distribution (%)
Prairie	53
Arbustes	25
Forêt de feuillus	10
Forêt de pins	6
Dunes	4
Points d'eau	1
Marais	1

À l'intérieur des terres de Kraansvlak, la zone des dunes est recouverte d'une part par une forêt mixte de pins et de feuillus (principalement des érables), et d'autre part par une forêt de feuillus composée en majorité de peupliers et de chênes. La diversité des habitats est relativement importante (Fig. 3), permettant à une flore et une faune riches de s'y développer. Les forêts sont en effet entrecoupées de zones de prairies et d'arbustes propices à de nombreuses espèces d'insectes, de rongeurs et d'oiseaux. De même, les portions forestières de pins peuvent être assez sombres, *i.e.* avec peu de sous-bois, formant un abri idéal pour les grands herbivores présents sur le site, en particulier en cas de précipitations ou de fortes chaleurs. Quant aux dunes de sable et aux zones marécageuses, elles constituent l'un des habitats privilégiés de plusieurs espèces de lézards et d'amphibiens.



Parmi les espèces animales les plus remarquables peuplant les habitats de Kraansvlak, on trouve de grands herbivores tels que le cheval Konik, *Equus caballus gmelini* Ant, et le bison d'Europe, des herbivores de plus petit gabarit comme le cerf et le chevreuil, ou encore le renard roux. Au cours de l'étude, un groupe de 4 chevaux Konik et un troupeau de 14 bisons évoluaient sur le site.



Fig. 3. Mosaïque des différents types d'habitats présents sur l'aire de Kraansvlak, Parc National Zuid-Kennemerland, Pays-Bas. © Amandine Ramos

2. Sujets d'étude

2.1. Le troupeau de la Réserve Biologique des Monts-d'Azur

La Réserve Biologique des Monts-d'Azur a accueilli ses premiers bisons, tout droit venus de Pologne, en 2005 et en 2006. L'objectif était de créer une nouvelle population en France, indépendante de celles déjà existantes dans les pays de l'Est, et favoriser de fait la diversité et le brassage génétique en procédant à des transferts et des échanges d'individus. En 2008, les premières naissances furent dénombrées et le troupeau n'a cessé depuis de s'agrandir. Il comptait 43 individus en 2013 au moment de nos observations (Tableau 3). Aucun d'entre eux n'était marqué et peu d'individus étaient reconnaissables facilement de façon individuelle ; nos observations ont donc été menées sur la base des classes d'âge et de sexe, préalablement établies en fonction des paramètres morphologiques connus de l'espèce. Le

sexe des juvéniles n'a pas été déterminé pour cette étude ; ils ont donc été classés dans une seule et même catégorie.

Tableau 3. Composition du troupeau de la Réserve Biologique des Monts-d'Azur (Février-Avril 2013), France.

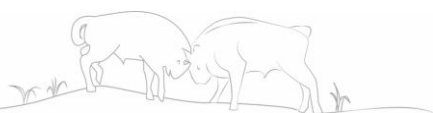
	Adulte	Subadulte	Juvénile
Femelle	10	8	
Mâle	3	13	9

Afin de limiter la mortalité et donner plus de chances de survie aux bisons (Pucek et al., 2004), ces derniers étaient supplémentés en foin par la réserve (Novembre-Avril). En effet, le domaine vital d'un bison est compris entre 7.9 km² et 69.5 km² (selon le sexe et la saison, Pucek et al., 2004) ; avec ses 350 ha (*i.e.* 3.5 km²), la réserve des Monts-d'Azur ne permet donc pas, en particulier l'hiver, de subvenir naturellement aux besoins de ses 43 bisons. Des râteliers étaient donc installés à plusieurs endroits. Des pierres à sel étaient également disponibles pour subvenir aux besoins en minéraux des animaux.

2.2. Le troupeau de Kraansvlak

Les premiers bisons du Parc National Zuid-Kennemerland ont foulé l'aire de Kraansvlak en Avril 2007, suivis en Mars 2008 par trois bisons supplémentaires. Des naissances et des transferts ont fini par compléter le groupe qui comptait, au moment de notre étude en 2016, 14 animaux (Fig. 4). Après une période préliminaire d'observations (3 semaines), tous les individus du groupe étaient reconnaissables, ce qui nous a permis de mener notre étude à un niveau individuel. Les liens de parenté entre les individus étaient également connus.

Les conditions de vie du troupeau de Kraansvlak étaient très proches des conditions de vie naturelles du bison. En effet, les animaux ne sont pas supplémentés en foin dans cette réserve et doivent donc subvenir à leurs besoins de façon autonome tout au long de l'année.



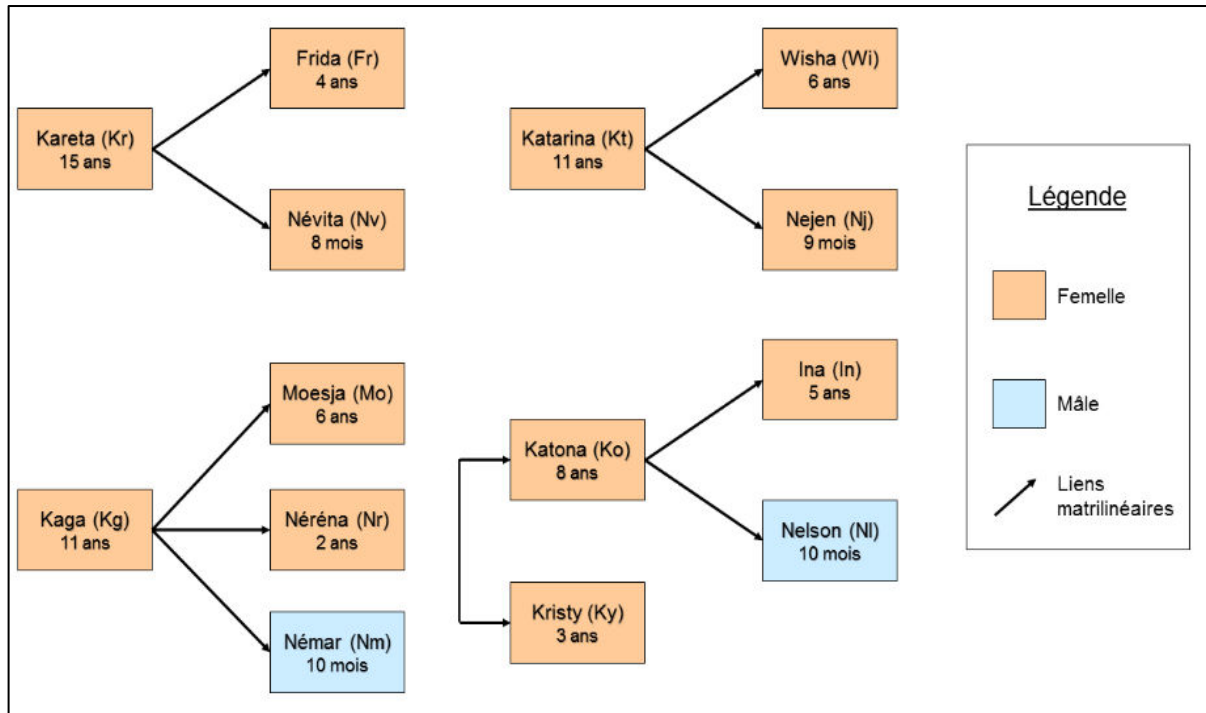


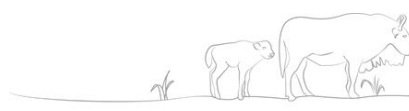
Fig. 4. Composition du troupeau de Kraansvlak (Avril-Juin 2016) et liens matrilinéaires entre les individus, Parc National Zuid-Kennemerland, Pays-Bas. © Amandine Ramos

3. Méthodes d'observation et analyses

3.1. Les classes d'âge et de sexe

Les classes d'âge et de sexe chez le bison peuvent être déterminées à partir d'un ensemble de critères comprenant la taille de l'animal et sa masse corporelle, la taille et la forme des cornes, la taille de la bosse ou encore la présence ou l'absence d'un pinceau (ou fourreau) pénien.

Pour nos études, nous avons considéré 3 classes d'âge (Fig. 5) : les juvéniles (< 1 an), les subadultes (entre 1 et 3 ans) et les adultes (≥ 4 ans).



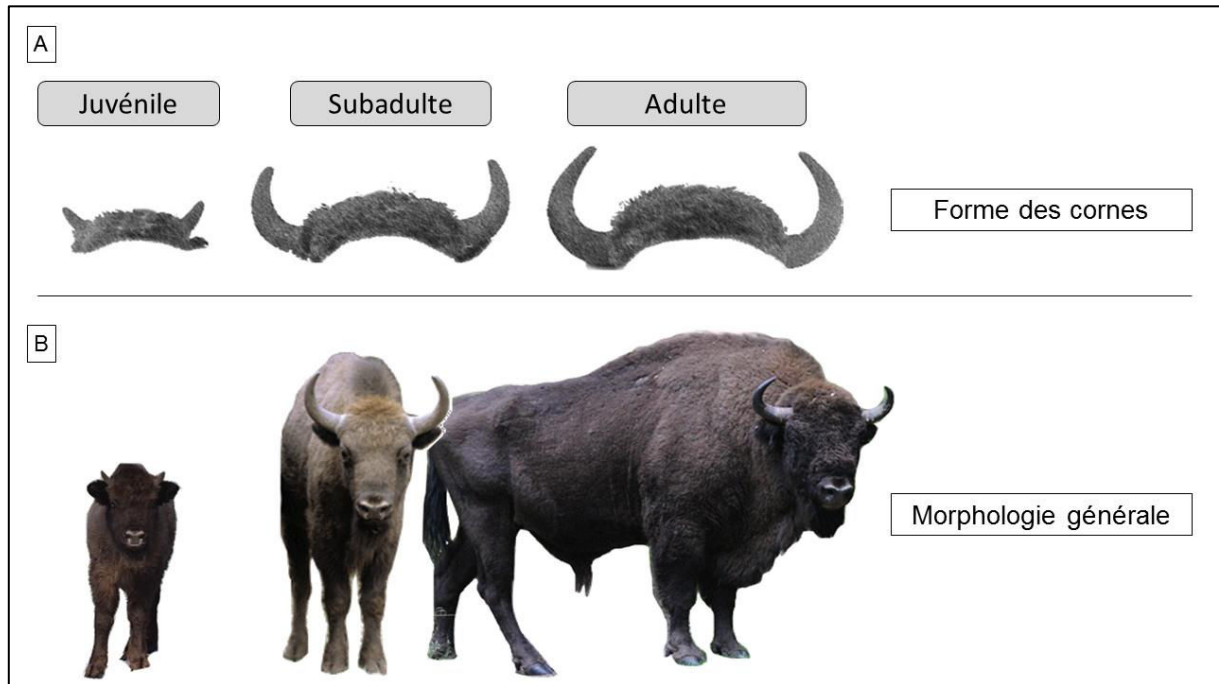
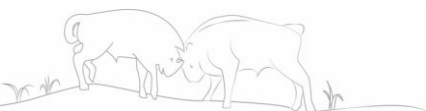


Fig. 5. Critères de détermination de l'âge d'un bison d'Europe mâle, *Bison bonasus*, à partir A) de la forme des cornes (images reprises de Krasieńska and Krasieński, 2013) et B) de la morphologie générale de l'animal.

Concernant les cornes, les veaux des deux sexes naissent déjà avec des bourgeons qui commencent à se développer rapidement pour atteindre 2 cm à l'âge de deux mois. En grandissant, les cornes s'épaississent, s'allongent et perdent peu à peu leur aspect mat. Elles atteignent leur taille maximale à l'âge de 7-8 ans. Contrairement à un subadulte pour lequel les extrémités des cornes tendent vers le haut, celles d'un adulte s'orientent vers l'intérieur. La croissance de la bosse est également progressive et permet de reconnaître un animal adulte d'un subadulte ; le dimorphisme entre la partie antérieure du corps et la partie postérieure devient très marqué chez un adulte.

Les cornes d'un individu femelle diffèrent également de celles d'un individu mâle (Fig. 6). La base des cornes d'un mâle est beaucoup plus épaisse que celle des cornes d'une femelle. De plus, l'angle entre la première moitié de la corne chez un mâle et la seconde moitié est plus marqué que pour une femelle. Pour cette dernière la forme des cornes se rapproche d'un croissant de lune.



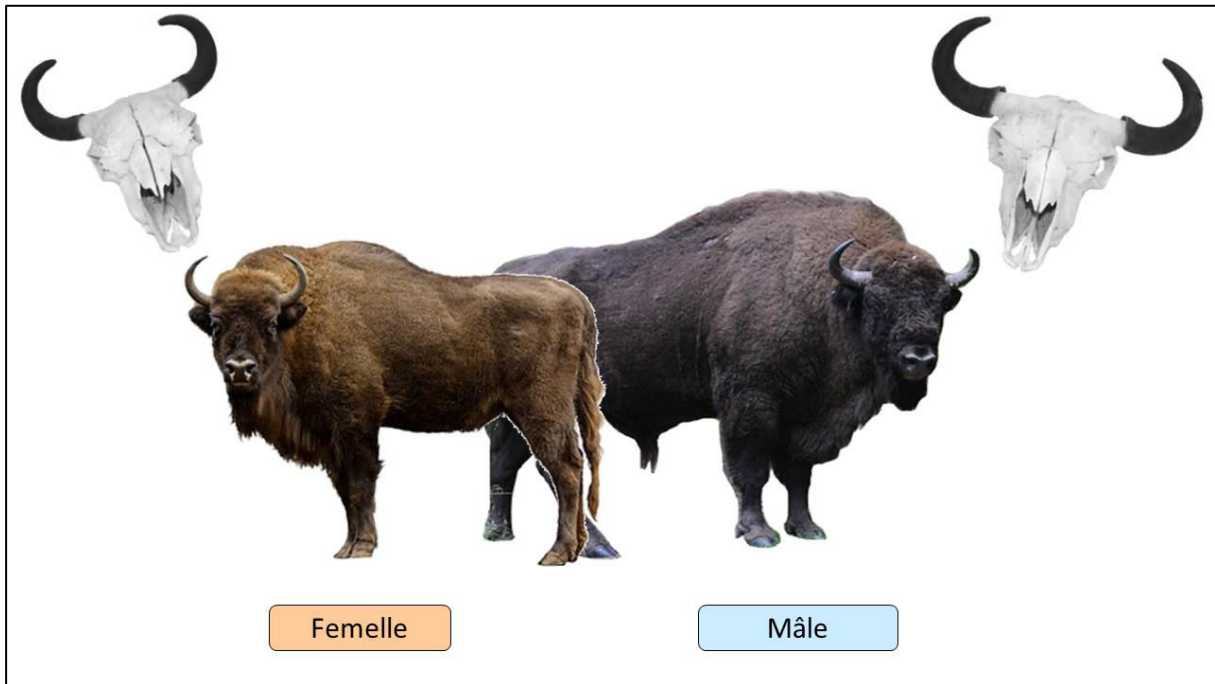


Fig. 6. Critères de détermination du sexe d'un bison d'Europe, *Bison bonasus*, à partir de la forme des cornes et de la morphologie générale de l'animal (images des crânes reprises de Krasieńska and Krasieński, 2013).

Les mâles adultes sont généralement plus imposants que les femelles, le dimorphisme sexuel étant très marqué chez cette espèce (en moyenne 750 kg pour un mâle contre 460 kg pour une femelle). La bosse est plus proéminente chez le mâle et la toison laineuse à l'avant beaucoup plus épaisse. Enfin, le mâle possède un pinceau de poil sous le ventre marquant l'emplacement du fourreau pénien.

3.2. Observations comportementales

Cette partie a pour objectif de fournir des informations supplémentaires qui, par souci de concision, n'ont pas été détaillées dans les articles figurant dans ce manuscrit de thèse. L'ensemble des données comportementales concernant le troupeau de la Réserve Biologique des Monts d'Azur a été collecté via l'utilisation du logiciel CyberTracker 3.0 (Cyber Tracker Conservation, Bellville, South Africa), installé et configuré pour les besoins de nos travaux sur un terminal Trimble Juno® 3B. Le même logiciel a été utilisé pour collecter une partie des données comportementales du troupeau de Kraansvlak, les données relatives aux déplacements collectifs ayant été en revanche enregistrées puis analysées

Tableau 4. Ethogramme des principaux comportements observés chez le bison d'Europe, *Bison bonasus* (réalisé à partir de Krasińska and Krasiński, 2013 et McHugh, 1958).

Comportement	Description
Comportements individuels	
Brouter (ou fourrager)	L'individu est debout et consomme de l'herbe, des écorces ou des branches en restant immobile ou en se déplaçant au fur et à mesure.
Excréter	L'individu défèque ou urine.
Se coucher	L'individu s'allonge, les quatre pattes repliées sous l'abdomen ou, plus rarement, s'allonge de tout son long, les pattes étirées sur le côté. L'individu n'a pas d'activité particulière pendant le repos.
Ruminer	L'individu est debout ou couché et régurgite son bol alimentaire pour le mastiquer de nouveau, ses mâchoires bougeant de gauche à droite dans un mouvement de va et vient. Ce comportement ne doit pas être confondu avec celui consistant à fourrager.
Se toiletter	L'individu se lèche, se gratte, se frotte contre les arbres ou se roule dans la poussière.
Se déplacer	L'individu se met en mouvement en marchant au pas, en trotinant, en galopant ou en bondissant, sans brouter.
Être en vigilance	L'individu est debout, immobile, la tête et les oreilles dressées, et fixe du regard la direction de la perturbation.

Tableau. 4. (suite)

Comportement	Description
Comportements sociaux positifs	
Jouer	Les individus courent, la queue redressée vers le haut, sautent en expulsant leurs pattes postérieures vers l'arrière, simulent des joutes (cornes contre cornes en se poussant) ou se montent dessus (à différencier des comportements de monte à caractère sexuel).
Têter	Le veau se tient debout le long de sa mère (debout), la tête vers ses pis et se met à têter tout en agitant sa queue.
Comportements sociaux négatifs	
Menace	Un individu se dirige rapidement vers un congénère, la tête en position basse, les cornes en avant, sans contact direct avec cet autre individu.
Agression	Un individu s'approche d'un congénère et lui donne un coup de tête et/ou un coup de cornes.
Supplantation	Un individu se dirige vers un congénère et provoque son éloignement lorsqu'il se trouve à une distance de moins d'un mètre de lui.
Évitement	Un individu se dirige vers un congénère et provoque son éloignement lorsqu'il se trouve à une distance de moins de 5m de lui.

ultérieurement via l'utilisation d'une caméra vidéo. Étant donné que le bison d'Europe est une espèce à dynamique fission-fusion (Kraśnińska and Kraśniński, 2013; Pucek et al., 2004), il peut être difficile d'observer l'ensemble des membres d'un troupeau au même endroit et en même temps, en particulier si la taille de ce dernier est importante. Ainsi, pour le troupeau de la réserve des Monts-d'Azur, nous avons focalisé nos observations sur le groupe mixte, *i.e.* contenant le plus d'individus (les femelles adultes, leurs veaux et des subadultes des deux sexes).

3.2.1. Distance d'observation et prise en compte du stress

Malgré le fait que les bisons étaient familiers à la présence d'êtres humains, une période d'habituation de 3 semaines a été nécessaire pour s'assurer de l'expression naturelle des comportements en présence des observateurs (voir éthogramme Tableau 4). Une distance respectable minimale d'observation a notamment été fixée, *i.e.* distance permettant de ne pas perturber et stresser les individus (de 20 à 50 m selon le troupeau considéré). Plusieurs attitudes chez le bison sont à prendre en considération pour ajuster notre comportement. Tout d'abord, un animal stressé va stopper son activité et augmenter sa vigilance pour déterminer la nature de la perturbation ; si l'animal reprend son activité (*e.g.* ruminer, fourrager...) quelques secondes après la dite perturbation, cela signifie qu'il a conscience de la présence d'un être humain, mais que cette présence ne représente pas une menace pour lui. Plusieurs signaux sont indicatifs de l'état de stress d'un bison. En premier lieu, la position de la queue peut déjà nous donner des informations quant au niveau d'alarme de l'animal (Fig. 7).

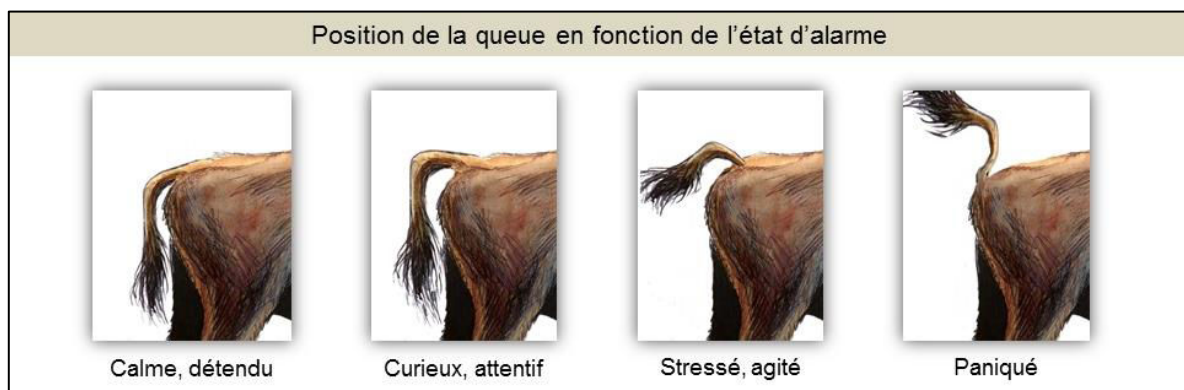
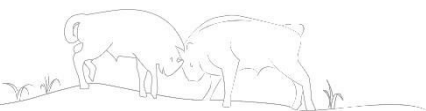


Fig. 7. Position de la queue reflétant le niveau d'alarme d'un bison d'Europe, *Bison bonasus*, en fonction de la perturbation perçue par l'animal. © Amandine Ramos

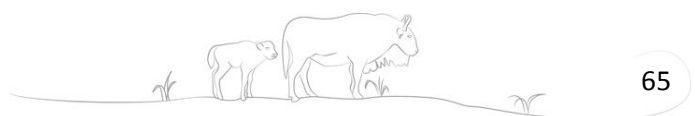


Toutefois, la position de la queue n'est pas, à elle seule, un indicateur suffisant pour estimer le stress de l'animal, celle-ci pouvant être similaire à la position prise lorsque l'animal joue ou défèque (Tableau 4). D'autres comportements et attitudes doivent donc être pris en compte. Ainsi, lorsqu'un bison est dérangé, ce dernier va dans un premier temps tenter de tenir l'observateur à distance en réorientant son corps pour lui faire face tout en initiant quelques pas en sa direction. Si l'observateur ne prend pas en compte ces comportements et continue de s'approcher, l'animal peut se mettre à souffler, à gratter le sol ou à secouer la tête. Dans les cas extrêmes, le bison peut charger, mais cela n'ira bien souvent jamais jusqu'au contact ; on parle donc généralement de tentatives de charge (McHugh, 1958).

En période de mise bas (entre Avril et Décembre, avec un pic de naissances au mois de Mai-Juin), les femelles s'isolent en forêt pour vêler (Kraśnińska and Kraśniński, 2013) ; il faut donc être particulièrement vigilants pour ne pas les déranger et les surprendre, une femelle avec un nouveau-né pouvant être très dangereuse. De même, lorsque la mère et son veau réintègrent le groupe, l'observateur ne doit jamais être placé entre elle et son petit, et doit toujours laisser une échappatoire possible pour permettre aux bisons voulant se soustraire de pouvoir prendre la fuite aisément.

3.2.2. Collecte des données comportementales et spatiales

En raison des contraintes logistiques et des contraintes inhérentes au fonctionnement de la Réserve des Monts-d'Azur et du Parc National Zuid-Kennemerland, les études diffèrent dans les périodes de l'année choisies pour l'observation des deux troupeaux (Fig. 8). Les bisons de la Réserve Biologique des Monts-d'Azur ont été observés en moyenne 4h par jour, de 10:00 à 12:00 et de 16:00 à 18:00, de Février à Avril 2013. Ces horaires d'observation nous ont permis d'éviter les phases de nourrissage des animaux qui avaient généralement lieu entre 12:00 et 14:00 et les travaux d'entretien quotidiens effectués sur le site. Le troupeau de Kraansvlak a, quant à lui, été observé d'Avril à Juin 2016, de 09:30 à 16:30, le dérangement par l'Homme étant limité sur le site. Le nombre de sessions d'observation ainsi que leurs durées dépendaient des conditions climatiques et du temps nécessaire à la localisation des animaux dans la réserve. Néanmoins, un effort méthodologique a été réalisé afin d'avoir un nombre équivalent de sessions le matin et l'après-midi pour les deux périodes d'études.



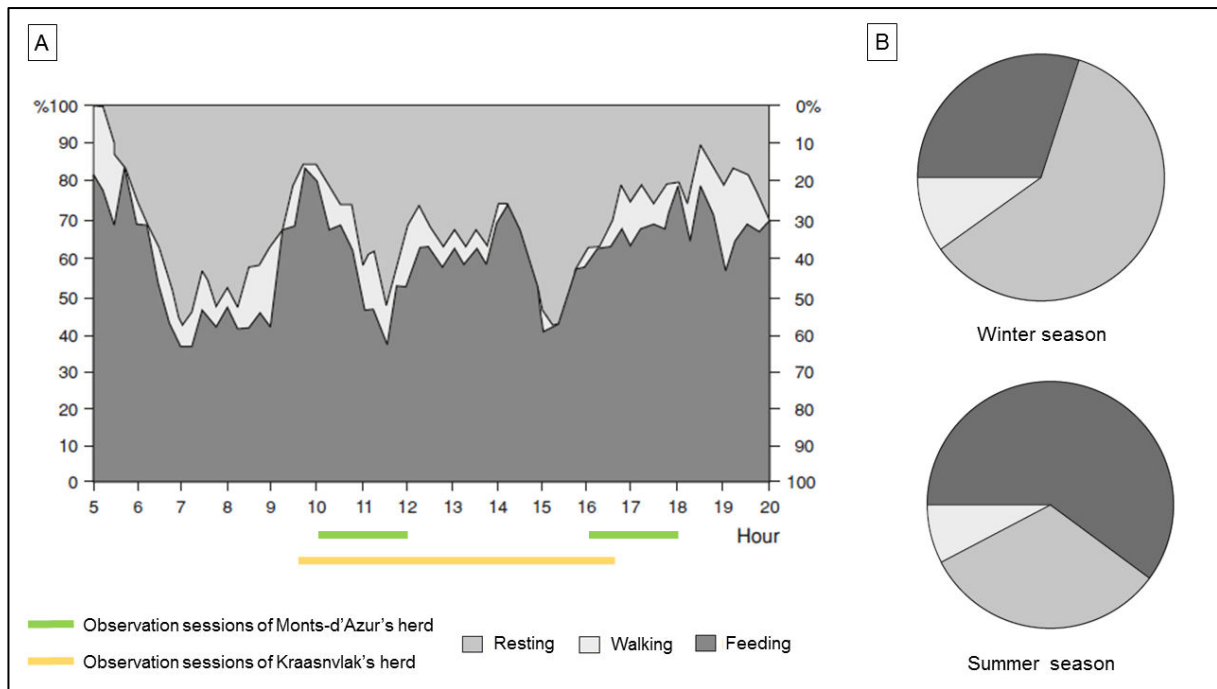
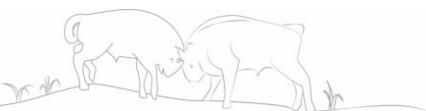


Fig. 8. Activité journalière d'un groupe mixte de bisons d'Europe, *Bison bonasus* : A) rythme d'activité journalier pendant la saison de reproduction et B) comparaison du budget temps journalier alloué aux principales activités entre la saison hivernale et la saison estivale (images reprises de Krasieńska and Krasieński, 2013). Les bandes de couleurs vertes correspondent à la période journalière d'observation du troupeau des Monts-d'Azur tandis que les bandes de couleurs jaunes correspondent à celle du troupeau de Kraansvlak.

3.2.2.1. Activité journalière et utilisation de l'espace

Afin d'en savoir plus sur le budget temps alloué aux différentes activités par les bisons et mieux comprendre comment ces animaux utilisent leur territoire, des scans d'activité toutes les 5-10 minutes (selon le troupeau considéré) ont été réalisés en utilisant la méthode d'échantillonnage instantané (Altmann, 1974). Au cours de ces scans, plusieurs paramètres ont pu être relevés (voir Tableau 4) : le nombre d'individus en mouvement, le nombre d'individus en train de fourrager, le nombre d'individus couchés, le nombre d'individus en train de ruminer, le nombre d'individus debout (sans activité particulière), le nombre d'individus en train de se toiletter, le nombre d'individus en vigilance et le nombre d'individus en interaction sociale (Fig. 9).



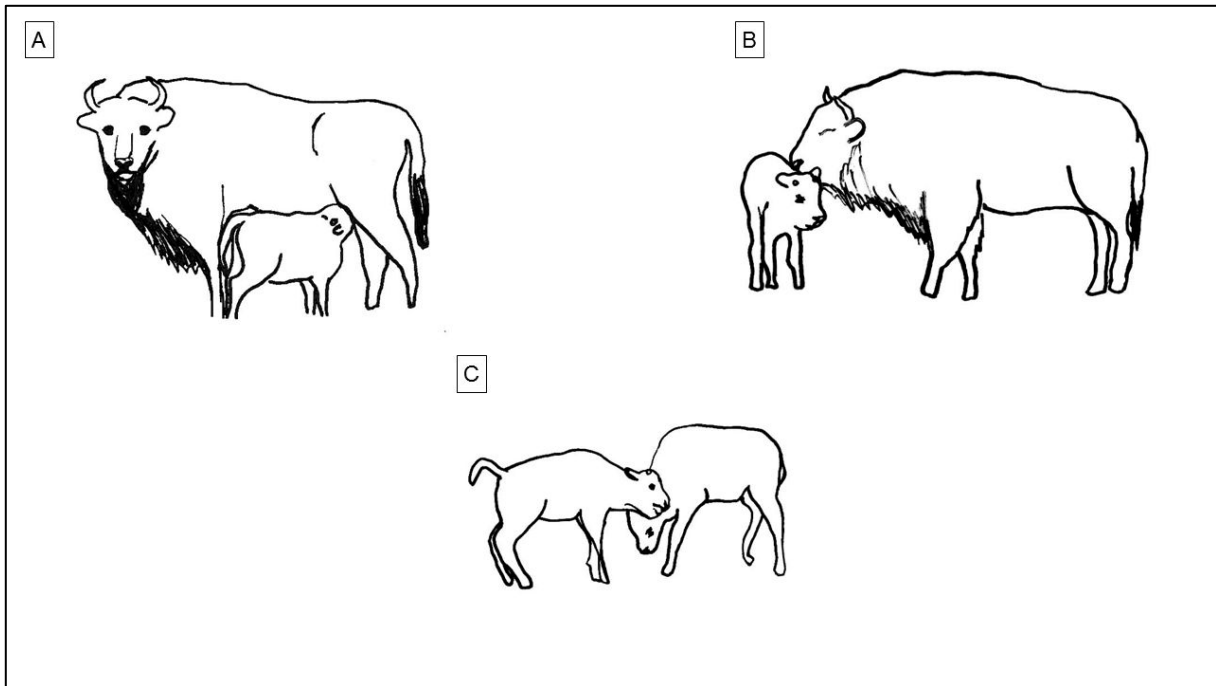


Fig. 9. Interactions sociales relevées chez le bison d'Europe, *Bison bonasus* : A) allaitement, B) toilettage social et C) jeux (coups de cornes, comportements de monte, poursuite). © Amandine Ramos

Les données relatives à l'utilisation de l'habitat ont également été collectées au cours de ces scans en notant (1) le type d'habitat dans lequel se trouvait la majorité des individus observés (majorité fixée à 2/3) et (2) la position de l'observateur (équivalente à celle des bisons à 20-50m près) via la fonction GPS du terminal Trimble Juno® 3B.

Par manque de temps, seules les données concernant l'activité journalière et l'utilisation de l'espace du troupeau de la Réserve des Monts-d'Azur figurent dans ce manuscrit (**Chapitre 2**).

3.2.2.2. Les relations sociales

Afin d'étudier la structure sociale (**Chapitre 1**) et l'influence de cette dernière sur les déplacements de groupe (**Chapitre 4**), le réseau social affiliatif du troupeau de Kraansvlak a été analysé. Pour cela, des scans de proximités spatiales ont été effectués selon la méthode d'échantillonnage instantané (Altmann, 1974) et l'identité des plus proches voisins pour chaque animal a été relevée. En effet, chez les ongulés, les affinités entre les membres d'un groupe sont directement observables via les distances interindividuelles (Della-Rossa et al., 2013; Kummer, 1970; McDonnell, 2003). Ainsi, nous avons considéré qu'un bison était

Méthode Générale

proche d'un autre lorsqu'il se tenait à moins de 3 m de ce dernier ; cette distance est un bon proxy de la tolérance sociale, un animal se tenant aussi proche d'un autre prenant le risque de se faire agresser (observation personnelle).

En utilisant la méthode d'échantillonnage en continu (Altmann, 1974), le réseau social de dominance a également été établi pour ce troupeau. Pour cela, les interactions agonistiques unidirectionnelles ont été relevées (voir Tableau 4), en prenant soin de noter l'identité de l'émetteur et celle du receveur pour chacune des interactions observées (Fig. 10).

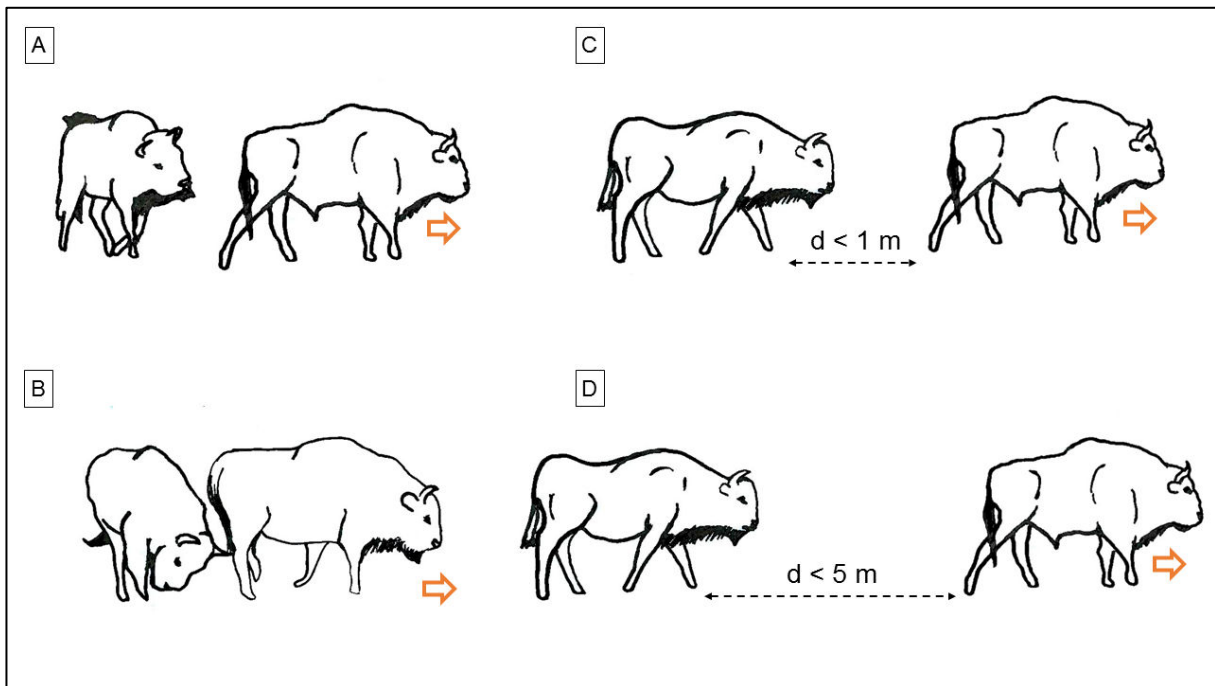
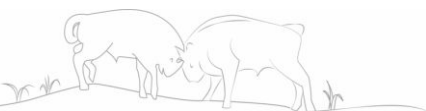


Fig. 10. Interactions agonistiques relevées chez le bison d'Europe, *Bison bonasus* : A) menace d'agression, B) agression (coup de corne et/ou de tête), C) supplantation et D) évitement. La flèche orange désigne le sens du déplacement de l'individu. © Amandine Ramos

3.2.2.3. Déplacements de groupe et prise de décision collective

Période pré-départ_ Afin d'accéder au processus de prise de décision mis en place avant un départ (**Chapitres 3 et 4**), des scans ont été effectués toutes les 5-10 minutes (selon le troupeau considéré) en utilisant la méthode d'échantillonnage instantané (Altmann, 1974). Durant ces scans, ont été notés (voir partie 3.2.2.1. Activité journalière et utilisation de l'espace) : (1) le nombre d'individus en activité (en fourragement, en déplacement, en toilettage, en interaction sociale et en vigilance), l'orientation du groupe [si observation



d'une majorité à 2/3 orientée vers l'un des 8 points cardinaux (Nord, Sud, Est, Ouest, Nord-Est, Nord-Ouest, Sud-Est, Sud-Ouest)] et la dispersion du groupe. En effet, il a été montré chez d'autres espèces d'ongulés que les individus exprimaient leur motivation à partir en augmentant leur niveau d'activité (Ramseyer et al., 2009a, 2009b), en se regroupant avant le départ (Bourjade et al., 2009; Ramseyer et al., 2009a, 2009c) ou en votant la direction de leur choix (Prins, 1996). Trois états de dispersion ont été définis (Fig. 11). Les individus ont été considérés comme groupés lorsqu'ils étaient situés à une distance maximale (D) de 5 m les uns des autres et comme dispersés lorsqu'au moins 2/3 des individus étaient à plus de 5 m les uns des autres. Lorsque les individus formaient de petits groupes distants de plus de 5 m en étant, au sein d'un même petit groupe, à moins de 5 m les uns des autres, ils étaient alors considérés comme « en sous-groupes ». Si l'état de dispersion ne correspondait à aucune des trois définitions précédentes, celui-ci était alors considéré comme non défini (Nd). Ce critère de 5 m a auparavant été utilisé chez les vaches Charolaises (Ramseyer et al., 2009b), dont la longueur de corps est équivalente à celle d'un bison d'Europe, tandis qu'un critère de 3 m a été défini pour les moutons (Haddadi et al., 2011).

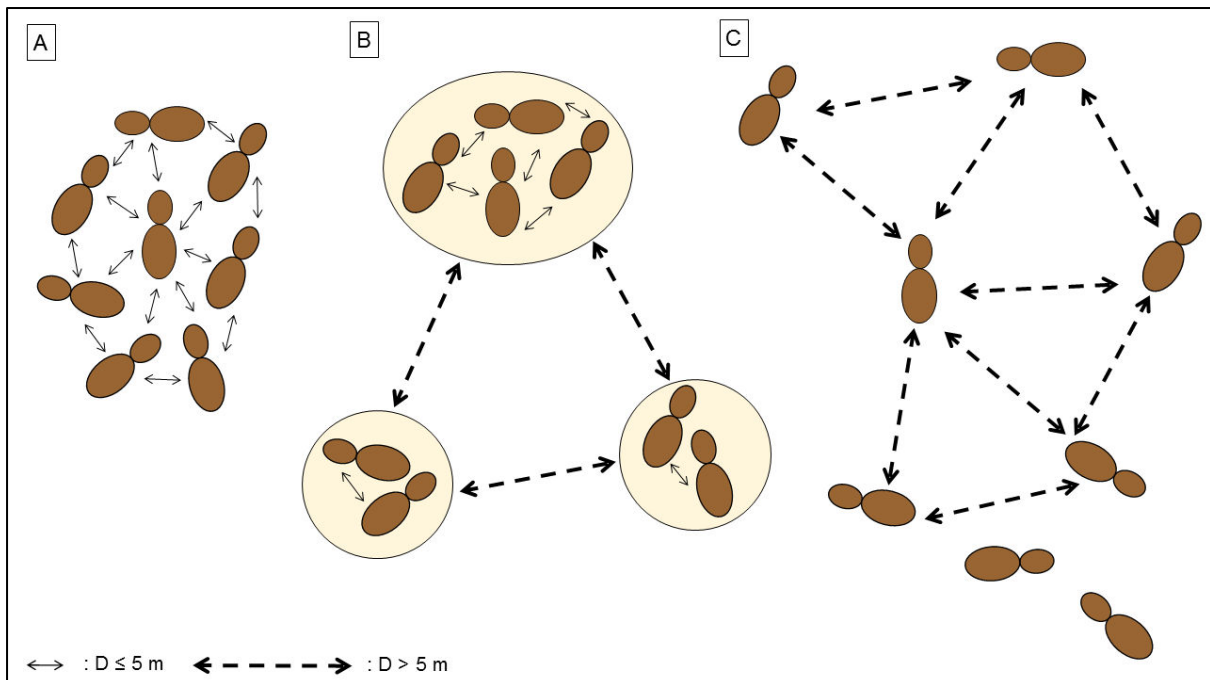
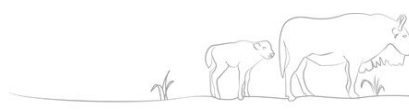


Fig. 11. États de dispersion des individus ayant été considérés au cours des observations comportementales : A) groupés, B) en sous-groupes ou C) dispersés (majorité $\geq 2/3$). © Amandine Ramos



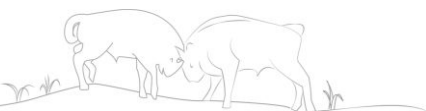
Méthode Générale

Période d'initiation Chaque déplacement a été enregistré en utilisant la méthode d'échantillonnage en continu (Altmann, 1974). Le critère d'initiation a été défini et ajusté au bison en fonction des critères déjà utilisés dans la littérature pour d'autres espèces d'ongulés (Bourjade et al., 2009; Ramseyer et al., 2009a, 2009b). Ainsi, dès lors qu'un individu faisait 20 pas dans une direction constante, en sortant du diamètre de son groupe, la tête en position horizontale, *i.e.* sans brouter, une tentative d'initiation était prise en compte (Fig. 12). La position de la tête est un critère reconnu de motivation chez l'animal qui souhaite changer de localité (Bourjade et al., 2009; Ramseyer et al., 2009a). Ainsi, les déplacements par « vague » au cours desquels les animaux se déplacent tout en broutant, n'ont pas été pris en compte, l'identification claire d'un initiateur et la compréhension du processus d'adhésion sous-jacent n'étant pas aisés dans ce type de déplacement (Kraśnińska and Kraśniński, 2013; McHugh, 1958).



Fig. 12. Illustration d'une initiation pour laquelle le premier individu à partir (flèche rouge) entraîne le suivi de 3 autres animaux (numérotés par ordre d'adhésion). © Amandine Ramos

Tout animal sortant du diamètre de son groupe dans les 15 minutes suivant le départ du premier individu et se déplaçant dans la même direction que l'initiateur (selon un angle de $\pm 45^\circ$), en faisant au minimum 20 pas sans marquer d'arrêt, la tête en position horizontale, a été considéré comme un suiveur. Le laps de temps de 15 minutes fixé ici correspond à la



durée maximale observée chez le bison pour que tous les membres d'un groupe finissent par passer d'une activité à une autre (Krańska and Krański, 2013). Cette même durée a également été utilisée pour d'autres espèces d'ongulés, notamment les chevaux, les vaches et les moutons (Bourjade et al., 2009; Ramseyer et al., 2009a, 2009b).

Lorsque l'initiateur n'était suivi par aucun congénère dans les 15 minutes suivant son départ ou faisait demi-tour avant d'avoir été suivi, l'initiation a été considérée comme un échec.

Étant donné que l'identité des individus du troupeau de la Réserve Biologique des Monts-d'Azur n'étaient pas connue, la méthode de prise de données a consisté à noter en instantané et pour chaque animal (**Chapitre 3**) : la classe d'âge et de sexe, l'heure d'initiation ou d'adhésion (ayant par la suite permis de calculer la latence (en sec) entre chaque individu), le rang dans la progression (le rang 1 étant attribué à l'initiateur, le rang 2 au premier suiveur...) et la direction du départ (selon les 8 points cardinaux définis précédemment). Ont également été notés l'habitat de départ et d'arrivée (voir Fig. 1), la fin d'un déplacement de groupe étant considéré comme effective lorsque les individus arrêtaient de se déplacer et commençaient une nouvelle activité.

Pour le troupeau de Kraansvlak, la méthode de prise de données a été plus précise dans la mesure où l'identité des individus, leurs caractéristiques individuelles (âge, rang de dominance et centralité) et les relations sociales existantes entre les membres du groupe étaient connues ou ont été déterminées pour les besoins de l'étude (**Chapitre 1**).

3.3. Mise en forme des données et calcul des indices sociaux et individuels

Cette partie concerne uniquement le troupeau de Kraansvlak (**Chapitre 1 et 4**). L'ensemble des analyses a été effectué sous le logiciel Socprog 2.7 (Whitehead, 2009).

3.3.1. Caractéristiques individuelles

À partir des scans, une matrice symétrique a été créée avec les données de proximités spatiales (en comptant, pour chaque paire d'individu, le nombre de fois où un animal s'est retrouvé à proximité d'un autre) et une matrice asymétrique avec les données du plus proche voisin. En effet, si un individu A est à moins de 3 m d'un individu B, alors ce même individu est également à moins de 3 m de l'individu A. En revanche, si l'individu B peut avoir pour plus proche voisin l'individu A, l'individu A peut avoir, quant à lui, l'individu C pour plus



proche voisin. Les deux matrices ainsi obtenues étant fortement corrélées (Mantel Z-test: $r = 0.743$, $p(\text{perm}) < 0.001$), seule la matrice du plus proche voisin a été conservée pour calculer les indices de centralité. Cela évite le concept du « Gambit » du groupe, un individu pouvant se retrouver à proximité d'un congénère indirectement via la proximité qu'il entretient avec un autre individu (Farine and Whitehead, 2015; Franks et al., 2010).

Un indice de centralité pour chaque individu a ensuite été calculé. Nous avons choisi l'indice eigenvector qui correspond à la connectivité de l'animal dans le réseau social ; il est calculé en prenant en compte à la fois le nombre et la force des relations sociales qu'entretient l'individu avec ses congénères, mais aussi le degré d'association des congénères eux-mêmes (Wasserman and Faust, 1994). Ainsi, l'individu ayant le plus grand indice eigenvector sera considéré comme l'animal le plus central de son groupe. L'activité sociale des individus a également été mesurée en calculant la force individuelle d'association de chacun d'eux (Tableau 4) ; il s'agit de la somme des poids des liens reliant un individu avec ses congénères (Krause et al., 2014; Wey et al., 2008). Dans notre cas, le poids du lien entre un individu A et un individu B correspond au nombre de fois où ces deux individus ont été plus proches voisins.

Un rang de dominance a été attribué à chaque bison à partir des interactions agonistiques relevées en continu (partie 3.2.2.2 Les relations sociales). Les interactions reçues et données pour chaque paire d'individus ont été compilées dans une matrice asymétrique puis analysées. Un score de dominance, le score de David (MDS) a été obtenu, les individus ayant un MDS positif et élevé étant les plus dominants tandis qu'un score négatif caractérise plutôt les individus subordonnés (Gammell et al., 2003). À partir de ces scores MDS, un rang final de dominance a été attribué à chaque animal, l'individu le plus dominant ayant un rang de 1 et le plus dominé un rang de 14 (Tableau 5).



Tableau 5. Caractéristiques sociales et individuelles des membres du troupeau de Kraansvlak (Avril-Juin 2016), Parc National Zuid-Kennemerland, Pays-Bas.

ID	Âge (mois)	Indice de centralité	Force individuelle	Score MDS	Rang de dominance
Kr	180	0.29	1120	62.03	2
Kt	132	0.32	1119	57.47	3
Kg	132	0.27	1070	36.80	5
Ko	102	0.32	1155	77.60	1
Wi	78	0.22	888	39.34	4
Mo	78	0.19	858	-4.97	8
In	78	0.17	760	10.76	6
Fr	54	0.21	897	6.22	7
Ky	42	0.22	1000	-23.64	9
Nr	30	0.29	855	-30.60	10
Nl	10	0.32	1107	-49.26	12
Nm	10	0.20	1156	-47.59	11
Nj	9	0.34	1194	-64.29	13
Nv	8	0.30	1095	-69.82	14

3.3.2. Caractéristiques du réseau social

Afin de caractériser le réseau social du troupeau de Kraansvlak (**Chapitre 1**), trois indices ont été calculés à partir de la matrice du plus proche voisin. En premier lieu, la densité (d) du réseau a été déterminée ; elle correspond au nombre d'associations observées divisées par le nombre total d'associations possibles dans le groupe (Sueur et al., 2011c). La modularité du réseau (Q), quant à elle, évalue la division du troupeau en sous-groupes d'individus ; son calcul se base sur le fait que les individus appartenant à un même sous-groupe ont, de fait, un fort indice d'association entre eux tandis que des individus de sous-groupes différents ont un indice d'association faible (Newman, 2006, 2004). Ainsi, une modularité supérieure à 0.3 indique une division en sous-groupes significative.

Le dernier indice utile à la caractérisation du réseau social est l'indice de centralisation du réseau (CI) ; il évalue le niveau de centralité du réseau, *i.e.* dans quelle mesure les associations entre individus s'organisent autour d'un ou de plusieurs individus très centraux. La formule qui a été utilisée pour ce dernier indice est la suivante :

$$CI = \frac{\sum_i^N (C_{max} - C_i)}{\text{Max} \sum_i^N (C_{max} - C_i)} \times 100$$



où C_i représente l'indice de centralité eigenvector de l'individu i , C_{max} l'indice de centralité eigenvector le plus élevé parmi les membres du troupeau et $Max \sum_i^N (C_{max} - C_i)$ la valeur obtenue si le réseau social était organisé autour d'un individu très central (Pasquaretta et al., 2014), *i.e.* réseau social en étoile (Fig. 13).

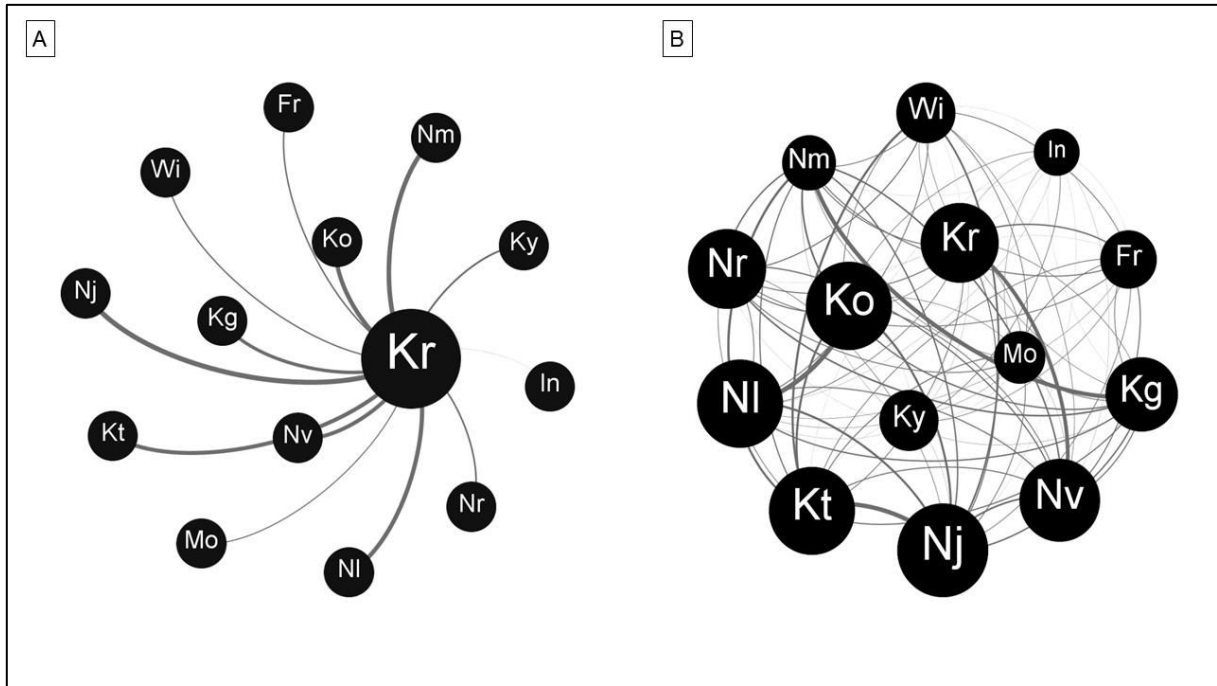


Fig. 13. Exemple de réseau social obtenu pour le troupeau de Kraasvlak, Parc National Zuid-Kennemerland, Pays-Bas : A) lorsque les interactions s'organisent autour d'un individu très central (réseau social en étoile théorique obtenu à partir du réseau observé) et B) lorsque les interactions sont distribuées entre les différents membres du groupe (associations réellement observées entre les individus d'Avril à Juin 2016). La taille des nœuds est proportionnelle à la valeur de l'indice de centralité eigenvector de chaque individu et les liens représentent le degré d'association spatiale entre chaque animal. Le réseau social en étoile a été obtenu en construisant une matrice de proximité spatiale fictive (en sommant l'ensemble des associations observées dans le groupe autour d'un seul individu, choisi au hasard).

Thématique 1

Vie de groupe et utilisation de l'espace chez le bison d'Europe

Chapitre 1 : Organisation de groupe et réseau social

Étude 1 : Ramos, A., Manizan, L., Rodriguez-Gonzalez, E., Kemp, Y., Sueur, C. The social network structure of a semi-free roaming European bison herd (*Bison bonasus*). *In prep.*

Chapitre 2 : Utilisation de l'espace et patterns de mouvements

Étude 2 : Ramos, A., Petit, O., Longour, P., Pasquaretta, C., Sueur, C. 2016. Space Use and Movement Patterns in a Semi-Free-Ranging Herd of European Bison (*Bison bonasus*). *PLOS ONE* 11, e0147404. doi:10.1371/journal.pone.0147404



Chapitre 1

Organisation de groupe et réseau social

Questions

Quelles sont les caractéristiques du réseau social ? Quelle est l'influence de l'âge, du rang de dominance et du statut reproducteur sur la centralité des individus ? Les relations de parenté et d'affiliation ont-elles une influence sur la structure sociale ? Quelles sont les applications potentielles dans la gestion des troupeaux que ces résultats laissent entrevoir ?

Méthodes

Les interactions agonistiques et les distances interindividuelles ont été relevées pendant 4 mois dans le troupeau de Kraansvlak (N = 14 ; Pays-Bas) afin de déterminer les rangs de dominance et les affinités spatiales entre les individus. L'âge, le statut reproducteur et les relations matrilineaires des animaux étaient connus. En utilisant la méthode d'analyse des réseaux sociaux, nous avons calculé l'indice de centralité de chaque bison. Les indices ainsi obtenus ont ensuite été corrélés aux caractéristiques individuelles et au nombre de relations matrilineaires.

Résultats

Le troupeau, très cohésif, est composé de plusieurs sous-groupes, chacun d'eux étant constitué de l'association d'individus appartenant à une même matriligne. Le réseau social est décentralisé, *i.e.* les associations ne sont pas biaisées en faveur d'un seul individu. La centralité des membres du groupe n'est corrélée ni à leur âge ni à leur rang de dominance. En revanche, les femelles allaitantes sont plus centrales que les femelles n'ayant pas de veau. Ce résultat est dû au comportement très social des petits qui modifient indirectement, de par leurs propres interactions, le pattern d'association de leurs mères.

Conclusion

Dans ce troupeau, il n'y a pas d'individu hyper central, sans doute lié à la prédominance des relations de parenté qui relie de façon homogène l'ensemble des individus. En outre, le pattern d'association en matrignes observé ici est commun à bon nombre d'espèces d'ongulés et serait le reflet direct des sous-groupes qui se formeraient en cas de fission du troupeau. Rester associé à ses plus proches parents améliorant le bien-être et la fitness individuelle, il serait donc conseillé de prendre en compte ces associations préférentielles dans la planification des transferts d'individus, notamment pour une espèce à petits effectifs comme le bison d'Europe, en gardant le plus intacts possible les sous-groupes de matrignes.



The social network structure of a semi-free roaming European bison herd (*Bison bonasus*).

In prep

Amandine Ramos¹, Lola Manizan¹, Esther Rodriguez Gonzalez², Yvonne J. M. Kemp^{2,3}, Cédric Sueur¹

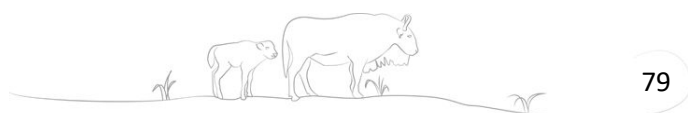
¹ Université de Strasbourg, CNRS, IPHC UMR 7178, F-67000, Strasbourg, France

² PWN Waterleidingbedrijf Noord-Holland, Postbus 2113, 1990 AC, Velsersbroek, The Netherlands

³ ARK Nature, Molenveldlaan 43, 6523 RJ, Nijmegen, The Netherlands

Abstract - Since the use of social networks analysis in order to better understand animal behavior, the number of studies on this topic has increased, especially in the light of species management and conservation as well as captive animals' welfare. The European bison, *Bison bonasus*, is one of the species for which the current knowledge on social organization remains mostly based on group composition descriptions, and has been mostly carried out during opportunistic field observations. Since several conservation programs concern this species, it seems to be important to conduct social structure analyses in order to take effective management decisions. For instance, the removal of a key individual can disturb group social stability and indirectly its fitness. We used social networks analysis to examine how a semi-free ranging bison herd (N = 14) is socially structured. Using closest neighbour associations, we calculated the eigenvector centrality and individual strength of each animal and correlated them with age, dominance rank, number of matrilineal relationships and reproductive status (lactating vs non-lactating). We found that the group cohesion was high and that individuals belonging to the same matrilineal relationships were closely associated in the group. We also showed that the cumulative distribution of the eigenvector centralities followed a linear function meaning that no individual has a highly central position compared to the other ones. Finally, the centrality was not correlated neither with age, dominance rank or number of matrilineal relationships, but it was dependent on calf presence. Based on these results, it is advisable to take into account matrilineal relationships in management decisions to ensure the social welfare of group members.

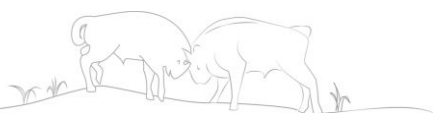
Keywords: *Bison bonasus*, ungulates, social network, centrality, social relationships, management



Introduction

European bison, *Bison bonasus*, is the largest herbivore species on the European continent. It undoubtedly had an important role in the formation of the prehistoric European broad-leaf forest and forested steppe ecosystems (Pucek et al., 2004). For a long time, it was however viewed as a game animal which, in addition to habitat fragmentation, expansion of agriculture, and political conflicts, caused the decrease and final extinction of wild populations at the beginning of the 19th century (Kraśńska and Kraśński, 2013; Pucek et al., 2004). In the 1920's, several countries decided to restore this emblematic species by means of a breeding program, using the few bison kept in captivity and by creating the International Society for the Protection of the European Bison (Kraśńska and Kraśński, 2013; Pucek et al., 2004; Sztolcman, 1924). Thus, since the last 15 years, world population numbers raised thanks to conservation efforts, but habitat availability and economic constraints complicate the come-back process (Rewilding Europe, 2015). Moreover, the lack of an overall scientific understanding on ecology, behaviour and management of bison makes the establishment of new populations difficult (Pucek, 1967; Pucek et al., 2004). In particular, little is known about the European bison social organization, most of the literature dates from the 1800-1900s and is based mostly on the demographic description of group composition. However, understanding the social structure of wild species and its application to herd management could largely improve animals' welfare as well as their reproductive success, two essential factors among many others for effective species conservation (Formica et al., 2012; Kurvers et al., 2014; Sueur and Pelé, 2015).

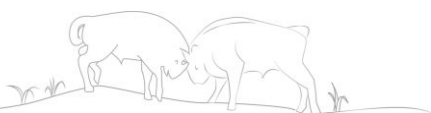
The European bison is known to be a social species living in groups for which size and composition vary according to season (Kraśńska et al., 2000; Kraśński, 1978). The basal unit is mixed groups which are composed of 20 individuals on average (Kraśński, 1967; Kulagin, 1919; Wróblewski, 1927); they comprise cows with their calves, subadults of both sexes aged two to three years old and occasionally adult bulls (> 4 years), especially during mating season (Kraśński, 1967). Out of the rutting period, four to six years old bulls tend to form bachelor groups from two to ten individuals maximum while old males, often older than seven years of age, live in a solitary way (Kraśńska and Kraśński, 1995, 1994; Kraśński et al., 1994). In previous studies, it was commonly accepted that mixed groups are headed by an adult female with her calf in tow, which is usually the oldest and dominant cow (Kraśński, 1967, 1978). For several large herbivores, the oldest individuals are known to have greater



experience and pertinent information of their environment which gives them high social power in the group. The most known example is the matriarch structure of elephants (McComb et al., 2011). Strong social relationships favour the diffusion of information (Claidiere et al., 2013). In this way, central individuals, centralising most of the strong social relationships, are important for information sharing (Duboscq et al., 2016; Sueur et al., 2013). As elephants live in societies with a high degree of fission-fusion dynamics (McComb et al., 2001), *i.e.* societies which frequently change the size of their group by means of the merging and splitting of subgroups (Aureli et al., 2008), it might be crucial for individuals from different clans to be linked to matriarchs who have long-term knowledge about the environment. A similar process may exist in the Thornicroft's giraffe, *Giraffa camelopardalis thornicrofti* (Berry and Bercovitch, 2015). Apart from knowledge and experience, nutritional needs also increase with age (Kraśńska and Kraśński, 2013), even more during lactating period (Fischhoff et al., 2007). This factor can also explain the propensity of specific individuals to lead the group. It has not been established, however, whether leadership is permanent in bison since changes in the structure and size of groups occur in accordance with the fission-fusion dynamics of the species (Bunevich et al., 1999; Kraśński, 1978). A recent study has shown that several individuals can lead their group during collective movements, but with 53% of the leadership being supported by the two oldest dominant females (Ramos et al., in press). Even if adult males were not present in this last study, when they are, they are not the most leading individuals (Ramos et al., 2015). Thus, as for most ungulate species, oldest females seem to be key individuals in group organisation and social cohesion (Berry and Bercovitch, 2015; Ramos et al., 2015; Reinhardt, 1983). However, many observations on which these statements are based come from opportunistic observations. In addition, the literature gives contradictory results about social links existing between group members. Some authors argue that groups are composed by bison linked by ties of kinship (Kraśński, 1978; Wróblewski, 1927) while others suggest that groups are not family units (Pucek et al., 2004). Therefore, new studies on the social structure of European bison should be conducted. This would especially allow to understand how a group is structured, how animals self-organise and which animals are important in the group social stability. These knowledge can improve the welfare and the adaptation of individuals in case of transfers and, thus, have a positive impact on the reproductive success of the species (Coleing, 2009; Sueur and Pelé, 2015).

Since several years, social networks analysis method is recognized as a promising tool to study sociality of animals (Croft et al., 2008; Sueur et al., 2011a; Wey et al., 2008). Using the same conceptual framework, this approach can treat many types of data like interactions or associations between individuals (Krause et al., 2009). It can also allow to investigate the social stability of a group and the influence of changes on it, *e.g.* in case of arrival, removal or death of one or more individuals (Koene and Ipema, 2014; Sueur and Pelé, 2015). For instance, Koene and Ipema (2014) were able to determine which foal should be removed to bring the least disturbance to the social balance of a group of Dartmoor ponies, *Equus caballus*. Some individuals act as a bridge between other individuals in the group and thus are central for the group stability; their removal can have high consequences on network connectivity and, as a consequence, on group members' welfare (Coleing, 2009; Makagon et al., 2012). For instance, a study conducted on a group of bottlenose dolphins, *Tursiops spp.*, showed that interaction between the two identified communities became restricted when the individual with the highest betweenness centrality disappeared (Lusseau and Newman, 2004). In pigtail macaques, *Macaca nemestrina*, Flack et al. (2006) observed that the removal of individuals identified as important in conflict resolution induced a destabilization of the group social structure through a decrease of social partners' diversity and more aggressive interactions. Therefore, the ability to identify individuals playing a key role in maintaining group cohesion is undoubtedly relevant for management decisions, especially regarding which animals to move or not (Makagon et al., 2012). The genetic variability is, of course, important to take into account, especially for wild endangered species, but not removing the good individual in terms of social relationships might have strong consequences on group stability and might increase stress and abnormal behaviours. For instance, in elephants, poaching disrupts association patterns by removing older animals and kin, which decreases the quality of social relationships between individuals and increases the reproductive skew of males with important consequences for population health and the maintenance of genetic diversity (Archie and Chiyo, 2012).

At present time, very little is known about social structure and organization of herbivores which are characterized by a fission-fusion dynamics (Best et al., 2013; Stanley and Dunbar, 2013; Sundaresan et al., 2007). Indeed, this fission-fusion dynamics makes the long or middle term study of animals difficult in the wild. In this context and because of its conservation status, we investigated the social structure of a European bison mixed group of



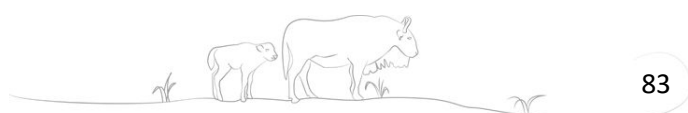
fourteen individuals using the social networks analysis based on spatial proximities. Indeed, it is recognized in ungulates that proximity directly reflects social preferences (Boissy and Dumont, 2002; Della-Rossa et al., 2013; McDonnell, 2003). We first aimed to examine the social network characteristics, especially how central are the different herd members, *i.e.* how important are individuals in the social structure through their high connectivity (Coleing, 2009; Makagon et al., 2012), how individuals are clustered in subsets and what is the influence of kin and affiliative relationships on this subsets configuration. We especially hypothesized that bison, despite their natural tendency to split or merge because of their fission-fusion dynamics, would form stable clusters of kin relatives or affiliates as observed in many ungulate species (Archie et al., 2006; Bercovitch and Berry, 2010; Lazo, 1994). We also studied the influence of individual characteristics, such as age and dominance rank, on the centrality of individuals in the group. For some herbivore species, old females play an important role in group cohesion because of their long term relationships and their stable social network (Carter et al., 2013), but also because of their experience and knowledge of environment (McComb et al., 2001). However, because of their immature behaviours, juveniles maturing to young adults are more gregarious and less selective in their associates' choice (Carter et al., 2013); their centrality is thus often higher than those of older individuals (Vander Wal et al., 2016). Therefore, because of their numerous relationships, we hypothesized that bison juveniles would be more central in the social network than adults. Indirectly because of their offspring, we also expected to observe a higher centrality for lactating females compared to non-lactating ones.

Methods

Ethics Statement

This study was approved by our institutions (Institut Pluridisciplinaire Hubert Curien, ARK Nature, PWN) and was carried out in full accordance with their ethical guidelines and European animal welfare legislation.

Animals were accustomed at the observers' presence and observed at a respectable and safe distance, without any handling or invasive interventions. Every effort was made to respect the welfare of the animals and minimize disturbance of the herd.



Study Area

Our study was conducted in Kraansvlak area, a part of Zuid-Kennemerland National Park (3,800 ha), located in The Netherlands (52°23'16.1"N, 4°34'41.3"E). This area is 330 ha large and is composed by six main habitats: sand dunes, grasslands, deciduous forest, pine forest, shrubbery areas and scattered water ponds. Various animal species are present in the area such as Konik horses, *Equus caballus gmelini* Ant., fallow deer, *Dama dama*, roe deer, *Capreolus capreolus*, rabbits, *Oryctolagus cuniculus*, red foxes, *Vulpes vulpes*, and many birds, reptiles and insect species. Grey wolf and brown bear, the natural predators of bison, are not present in the Kraansvlak area.

Study Subjects

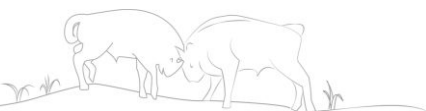
The studied herd of E. bison consisted of 14 individuals, including eight adult females aged from four to 15 years, two subadult females of two and three years old, two juvenile males both ten months old and two juvenile females of eight and nine months old. Kinship relationships between individuals were known. Unlike numerous E. bison populations living in natural reserves, the herd of Kraansvlak was not supplemented with food also not during winter, thus representing a good model to run behavioural studies in natural conditions.

Data collection

Preliminary observations during three weeks were done by the observers to recognize each individual through characteristics of horns, tail, fur and hump. Throughout the data acquisition period (from 5th of April 2016 to 22nd of June 2016), the bison herd was observed from 09:30 to 16:30, for an average of 4h per day depending on the climatic conditions as well as the time required to localise the group in Kraansvlak area. For the entire study period, the total observation time was 156 hours. To avoid setting off stress behaviours and ensure that observers' presence did not interfere with natural behaviours and welfare of the herd, bison were observed at a distance of 20-50m (McHugh, 1958; Ramos et al., 2016, 2015).

Affiliative relationships

The spatial proximity between individuals as well as the identity of the nearest neighbour for each bison was recorded each 5 minutes by the *instantaneous sampling method* (Altmann, 1974). Inter-individual distances reflect directly the affinities existing between



group members (Della-Rossa et al., 2013; Kummer, 1970; McDonnell, 2003). We consider a bison to be close to another one when it was less than 3 m from it. Individuals closer than a distance of three meters can be easily aggressed (personal observation); this distance is thus a good proxy of social tolerance. In addition, when one individual was at the same distance of several individuals, we recorded the identities of these different neighbours. For the rest of the study, we considered only scans for which all herd members were observed. In total, we recorded 511 scans for the 3 m proximity network and 517 for the “nearest-neighbour” network.

Dominance relationships

Using the *continuous sampling method* (Altmann, 1974), we scored the uni-directional agonistic interactions, noting the identity of the emitter and the receiver for each interaction. We recorded four types of behaviour: (1) threat of horn hit, when an individual approaches another with the intention to give it a hit of horn without touch it (2) aggressions, when an individual gives a horn hit to another, (3) supplantations when an individual approaches up to 1 meter to another making this one to move away and (4) avoidance, when an individual arrives at 5 m of another and this makes it to move away.

Data analyses

Individual characteristics and social relationships

From the scans, we created a symmetrical matrix with the data of spatial proximity (accounting the number of times an individual has been observed in proximity of a congener, for each pair of individuals) and an asymmetrical matrix with the “nearest-neighbour” data. Indeed, if an individual A is at less than 3 m of an individual B, B is also at less than 3 m of A. However, B can have as nearest neighbour the individual A, but A can have as nearest neighbour an individual C. The spatial proximity and “nearest-neighbour” matrices were highly correlated (Mantel Z-test; $r = 0.743$, $P(\text{perm}) < 0.001$). To avoid the concept of the “gambit of the group” (Farine and Whitehead, 2015; Franks et al., 2010), we chose to base our analyses on the “nearest-neighbour” matrix, hereafter matrix of associations, to calculate our different network indexes. We used the eigenvector centrality coefficient to determine the connectivity of an individual within its social network; this is calculated according to the number and strength of the relations the individual has with its congeners taking into account the association degree of individuals to which it is connected

(Wasserman and Faust, 1994). Thus, the individual with the highest eigenvector centrality index is the most central individual in the herd. We also calculated the individual strength based on the sum of associations; it represents the social activity of the individual, an individual having a high strength thus has strong associations with other individuals.

We carried agonistic interactions, given and received for each pair of individuals, over an asymmetrical matrix. We analyzed this matrix using SocProg 2.7 Software (Whitehead, 2009) to measure the linearity of the hierarchy ($h' = 0.949$, $P < 0.0001$, 10 000 permutations; de Vries, 1995) and to obtain a dominance score for each animal, the Modified David's Score (MDS). Dominant animals are characterized by highest positive MDS values while large negative values are attributed to subordinates (Gammell et al., 2003). From these MDS, dominance scores, ranging from 1 to 14, were then calculated, the rank 1 being assigned to the most dominant individual while 14 to the least dominant (de Vries, 2006). We eventually built a matrix of dominance rank differences by calculating the rank difference for each pair of individuals.

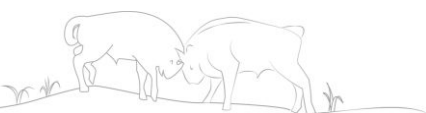
For the needs of the study and because bison live in matriarchal societies (Kraśińska and Kraśiński, 2007), we determined the number of matrilineal relatives each individual has in the group. We also constructed a matrilineal matrix coding 1 for related dyads and 0 for unrelated ones. Finally, we made a matrix of age differences for each pair of individuals.

Group network measures

We calculated three indexes from the matrix of associations using SocProg 2.7 Software (Whitehead, 2009) to characterize the group social network. The network density (d) is the number of observed associations divided by the total number of possible associations (Sueur et al., 2011c). The centralization index (CI) evaluates the centrality level of the network, *i.e.* whether associations are organized around one or several very central individuals or not, using the following formula:

$$CI = \frac{\sum_i^N (Cmax - Ci)}{Max \sum_i^N (Cmax - Ci)} \times 100$$

Ci represents the eigenvector centrality index of individual i , $Cmax$ the highest eigenvector centrality index among group members, and $Max \sum_i^N (Cmax - Ci)$ the obtained value if the



social network was characterized as a stars network, *i.e.* organized around one very central individual (Pasquaretta et al., 2014).

The modularity (Q) is the last index which evaluate the group division into communities knowing that association indexes are generally high among individuals belonging to the same cluster, and generally low among individuals of different clusters (Newman, 2006, 2004). Modularity greater than 0.3 is considered to indicate significant division of the group.

Statistical analyses

We determined the nature of the social network, Erdos-Renyi or scale-free (Bret et al., 2013), by ranking individuals from the highest to the lowest eigenvector centrality and then comparing the obtained distribution with linear and power distributions using linear regressions, previously validated by testing the normality of residuals with Shapiro-Wilk normality tests. Thus, in case of a linear distribution, the network is qualified as a random social network (Erdos-Renyi type), *i.e.* the associations between individuals are set up in a random manner (Erdős and Rényi, 1960). However, in case of a power distribution, the network is considered as a scale-free network, *i.e.* “hyper central” individuals concentrate a large part of associations (Barabási and Albert, 1999).

Using Socprog 2.7 Software (Whitehead, 2009), we assessed a cluster analysis of the associations matrix. Based on their association indexes, this analysis determines a threshold beyond which individuals are considered to belong to the same cluster. The results are considered to be close to reality when the calculated cophenetic correlation coefficient (ranged from 0 to 1) is close to a value of 0.80 (Fry, 1993). We then assessed the reciprocity of associations with a Mantel Z-test (10 000 permutations). This test investigates the hypothesis that the rate of interaction between an individual A and B is correlated with that between B and A (Hemelrijk, 1990). Matrices correlations, through Mantel Z-tests (10 000 permutations), were also conducted between the associations matrix and the matrices of age and dominance rank differences, and between the associations and the matriline matrices.

Because age and dominance rank were highly correlated in the group social network (Pearson’s correlation test: $r = -0.893$, $P(\text{perm}) = 0.001$), as well as eigenvector centrality and individual strength (Pearson’s correlation test: $r = 0.700$, $P(\text{perm}) = 0.006$), a principal component analysis (PCA) was performed between these four individual characteristics to group and reduce the number of variables. We performed the PCA using Rcmdr package and

the plugin FactoMineR. For the need of the analysis, the inversed dominance ranks were calculated meaning that the individual having the highest rank (score = 1) is the one which has the inversed lowest score (score = 14). The obtained PCA has two main dimensions (Fig. 1A); the dimension 1 (Dim 1) explained 47.72% of the results and was represented by age and inversed dominance rank, and the dimension 2 (Dim 2) explained 42.27% of the results and was represented by eigenvector centrality and individual strength.

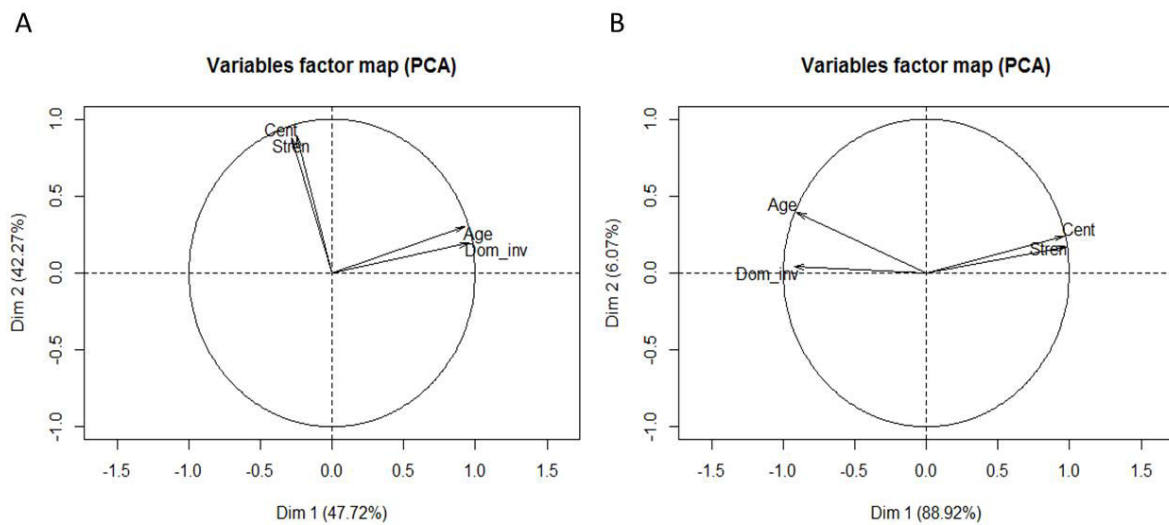


Fig. 1. Principal component analysis (PCA) of individual characteristics for group members A) with juveniles (N = 14) and B) without juveniles (N = 10). For A) dimension 1 (Dim 1) explains 47.72% of the results and is represented by age (Age) and inversed dominance rank (Dom_inv); dimension 2 (Dim 2) explains 42.27% of the results and is represented by eigenvector centrality (Cent) and individual strength (Stren). The higher and more positive the value of Dim 1, the older and more dominant the individual is. The higher and more positive the value of Dim 2, the more the individual is central and the higher its strength. For B) dimension 1 (Dim 1) explains 88.82% of the results and is represented by Age, Dom_inv, Cent and Stren. Dimension 2 (Dim 2) explains 6.07% of the results. The higher and more positive the value of Dim 1 is, the older and more dominant the individual is and the less its centrality and strength are.

Using the scores obtained for each dimension, two new variables were created, the Age_Dom_{inv} grouping the age and the inversed dominance rank, and the Cent_Stren grouping the eigenvector centrality and the individual strength (Table 1). Thus, the oldest and dominant individuals in the group social network have positive and high Age_Dom_{inv} value in Dim 1 while the individuals with high centrality and strength have positive and high Cent_Stren value in Dim 2 (Fig. 1A).

Finally, to study the influence of Age_Dom_{inv} variable and the number of matrilineal relatives on the Cent_Stren variable, Pearson's correlation tests were performed with permutations (corPerm2 R function, 10 000 permutations). A Student t-test was also conducted with permutations (t.perm R function, 10 000 permutations) to compare the Cent_Stren values of females having a calf or not.

Table 1. Characteristics of each group member (Ind), taking into account the group social network: age (Age, in months), dominance rank (Dom), eigenvector centrality (Cent), individual strength (Stren), Age_Dom_{inv} (scores obtained after the PCA for Dim 1) and Cent_Stren (scores obtained after the PCA for Dim 2). The oldest and dominant individuals have positive and high Age_Dom_{inv} value; the individuals with high centrality and strength have positive and high Cent_Stren value.

Ind	Age	Dom	Cent	Stren	Age_Dom _{inv}	Cent_Stren
Kr	180	2	0.29	1120	2.147	1.554
Kg	132	5	0.27	1070	1.155	0.735
Kt	132	3	0.32	1119	1.265	1.671
Ko	102	1	0.32	1155	1.170	1.791
In	78	6	0.17	760	1.073	-2.323
Mo	78	8	0.19	858	0.52	-1.66
Wi	78	4	0.22	888	1.065	-0.993
Fr	54	7	0.21	897	0.262	-1.288
Ky	42	9	0.22	1000	-0.421	-0.776
Nr	30	10	0.29	855	-0.753	-0.726
Nl	10	12	0.32	1107	-1.825	0.741
Nm	10	11	0.20	1156	-1.343	-0.459
Nj	9	13	0.34	1194	-2.203	1.381
Nv	8	14	0.30	1095	-2.112	0.352

In order to remove the influence of the mother-offspring link on the calculation of eigenvector centrality and strength indexes of subadult and adult individuals, we removed the juveniles of the network analyses. We then conducted a second PCA before performing a new Student t-test with permutations between females having a calf or not. The second PCA has two main dimensions (Fig. 1B). The dimension 1 (Dim 1) explained 88.92% of the results

and was represented by age, inversed dominance rank, eigenvector centrality and the individual strength. The dimension 2 (Dim 2) explained only 6.07% of the results (Fig. 1B).

Apart from Socprog 2.7 Software (Whitehead, 2009) used for social data analyses, all statistics were conducted in R Studio 1.0.44 Software (RStudio Team, 2016) with a significant level α sets at 0.05. The group social network, based on the matrix of associations, was visualized with Gephi 0.9.1 Software (Bastian et al., 2009).

Results

Social network characteristics

All individuals of the group are connected with each other ($d = 1$). There is not a “hyper central” individual, the group centrality index is very low ($CI = 16.418\%$). The social network is thus categorized as a decentralized social network (Fig. 2).

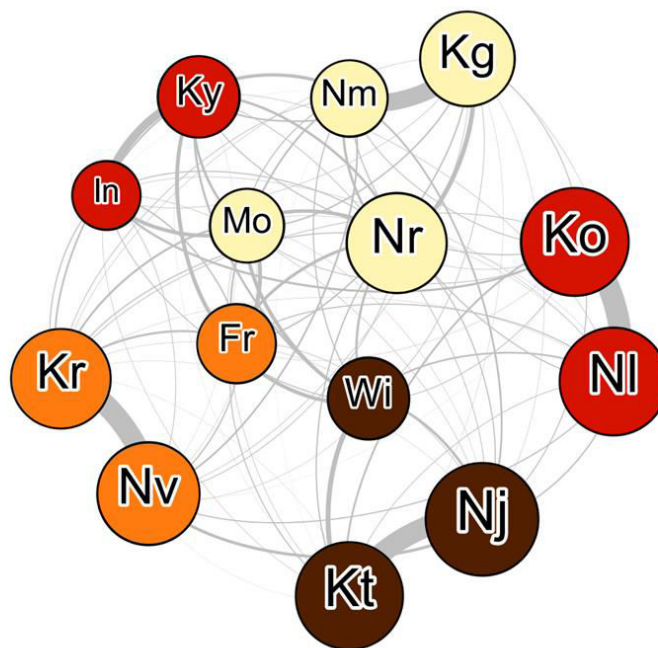
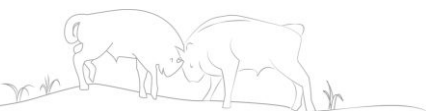


Fig. 2. Group social network representation. Matrilineal relatives are represented with the same colour. Grey lines illustrate associations between individuals, the thickness being proportional to the intensity of these associations. The size of the nodes is related to the individuals' eigenvector centrality index: the more an individual is central, the higher the size. Individuals are arranged according to spatial affinities they have with each other.

The distribution analysis of the centralities confirms that there are no “hyper central” individual in the group: the distribution follows a more linear function than a power function



which shows that the network is Erdos-Renyi type, *i.e.* random ($R^2_{lin} = 0.954 > R^2_{pow} = 0.686$, $y = -0.0135x + 0.3623$, $P < 0.001$; Fig. 3).

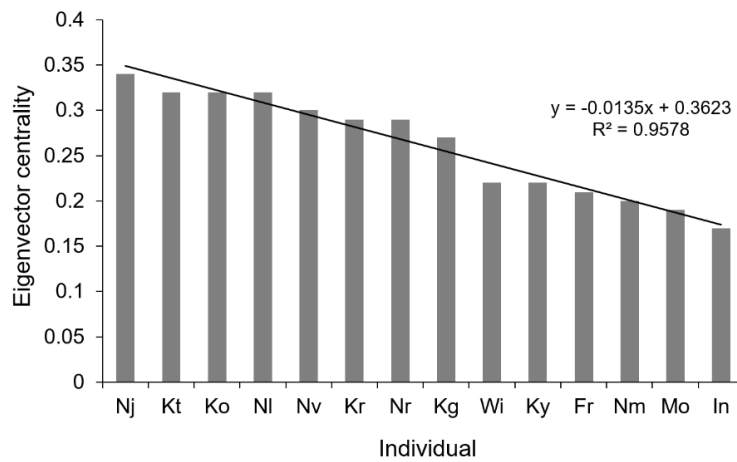


Fig. 3. Cumulative distribution of eigenvector centrality indexes. Black line represents the linear function fitted by the distribution and grey bars represent the observed data.

The modularity is higher than the threshold value ($Q = 0.366$) meaning that the probability of the group to be clustered is significant. This last result is confirmed by the cluster analysis showing six different clusters with a cophenetic coefficient of 0.98 (Fig. 4). Two of them are formed by cows and their yearling calf, two others include mothers, their yearling calf and their subadult/adult offspring while the two last clusters are composed by close relatives and affiliative individuals.

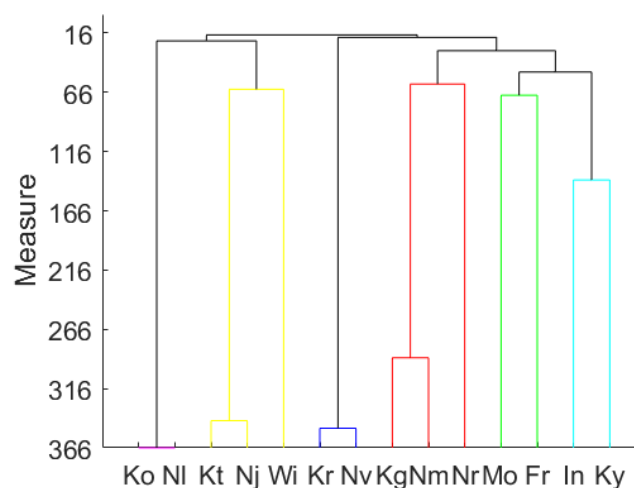
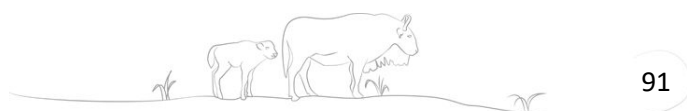


Fig. 4. Dendrogram representing the different clusters present within the group after a cluster analysis (cophenetic coefficient = 0.98). Clusters were obtained from the matrix of associations. Individuals belonging to the same cluster have the same colour.



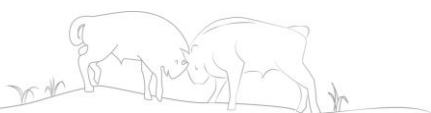
Preferential associations between group members

The associations matrix analysis shows a high reciprocity of associations (Mantel Z-test: $r = 0.927$, $P(\text{perm}) < 0.001$); the preferential partner A of an individual B has also as preferential partner this individual B.

We observed a positive significant correlation between the matrix of associations and the matrix of age differences (Mantel Z-test: $r = 0.197$, $P(\text{perm}) = 0.006$) meaning that individuals associate with individuals different in age but also, indirectly, different in dominance rank. It is confirmed by the positive significant correlation between the matrix of associations and the matrix of dominance rank differences (Mantel Z-test: $r = 0.208$, $P(\text{perm}) = 0.012$). These results might be highly influenced by the mother-offspring links. Indeed, individuals preferentially associate with matrilineal relatives, the matrix of associations and the matrilineal matrix being positively correlated (Mantel Z-test: $r = 0.508$, $P(\text{perm}) < 0.001$). This last result can also be reinforced through the graphical representation of the group social network in which matrilineal relatives are indeed observed spatially associated (Fig. 2).

Individual characteristics and position in the social network

The variable Cent_Stren is not significantly correlated with $\text{Age_Dom}_{\text{inv}}$ (Pearson's correlation test: $r = -1.754 \times 10^{-4}$, $P(\text{perm}) = 1$). It cannot be explained by the number of matrilineal relatives each individual has with its group members either (Pearson's correlation test: $r = -0.297$, $P(\text{perm}) = 0.291$). However, the value of the variable Cent_Stren is significantly higher for lactating females than for females without calf (Student t-test: $t = -7.897$, $P(\text{perm}) = 0.005$; Fig. 5A). By removing juveniles from the analyses, we found an inverse result (Fig. 5B): lactating females are those having both the weakest centralities and individual strength of association (Student t-test: $t = -7.896$, $P(\text{perm}) = 0.004$).



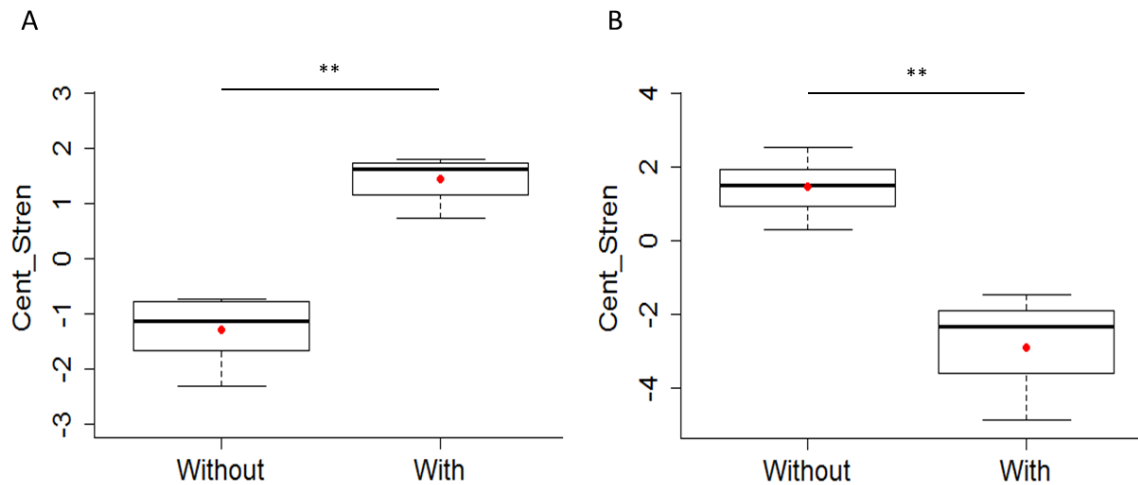
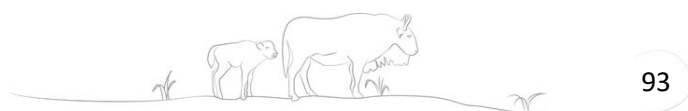


Fig. 5. Boxplot representing the values of the Cent_Stren variable for females without calf (Without, N = 6) and females with calf in tow (With, N = 4), taking into account calves in the social network analyses for A) but not for B). The horizontal black lines represent the median and the red dots the mean of each category. (**: $P < 0.01$)

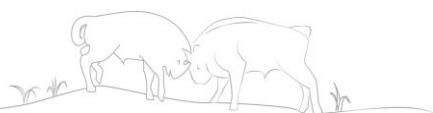
Discussion

This is at our knowledge the first study reporting on social network data of a herd of European bison. We first studied the general properties of the group social network and showed that all individuals in the group were connected to each other, being the density value 1. Thus, this group seemed to be very cohesive. However, the modularity was higher than the threshold value meaning that the probability of the group to split into subgroups was high. With a high cophenetic coefficient, we identified six clusters in the network; these were formed mostly by mother-calf pairs, some of which also included the older offspring subadult or adult, and for others by the associations between relative or affiliate individuals. This observation was confirmed by a positive correlation between the matrix of associations and the one of matriline: individuals of a same matriline were highly spatially associated. Thus, despite the fission-fusion dynamics of the species (Bunevich et al., 1999; Krasiński, 1978), the studied bison remained very cohesive while forming stable clusters of matrilineal relatives. Group patterns, particularly group size, have a strong influence on fission-fusion dynamics with fission increasing with group size (Sueur et al., 2011b). Kin associations are found in many species (Clutton-Brock, 2002) and are well described in several ungulate species (Carpenter, 2010). For African elephant, *Loxodonta africana*, the maternal relatives



are most often together in the same group and associate into subgroups when the core group splits (Archie et al., 2006; Archie and Chiyo, 2012). In feral cattle, *Bos taurus*, Lazo (1994, 1992) observed two levels of social organisation: the low level for which animals formed unstable groups that change in size and composition according to the fission or the fusion of subgroups, and the high level of social organisation within these subgroups. The advantages of these two levels of social organisation can be numerous, especially in an environment with heterogeneous food abundance and distribution or fluctuations in predator risks (Lazo, 1994; Prins, 1989). For instance, when competition increases, large groups can split while allowing individuals to keep cooperative relationships by remaining in subgroups of kin relatives (Archie et al., 2006; Cameron et al., 2009; Emlen, 1995). More generally and according to the literature, a high degree of relatedness between interacting individuals may enhance their fitness through the assistance in rearing offspring or even through the cooperative defence of calves (Hamilton, 1964; Pope, 2000; Pusenius et al., 1998).

The other pattern of association frequently observed in ungulates is the assortativity according to age and dominance rank (Appleby, 1983; Kimura, 1998). Indeed, group members of similar age or hierarchical status tend to associate together because of their similar physiological needs, reproductive status and social behaviour (Murray, 1981; Swain et al., 2015). For instance, calves' associations observed in several species probably reflect a preference for playing partners having similar strength and skills which especially serves as a training for future adult interactions (Fagen, 1981; Rothstein and Griswold, 1991; Thompson, 1996). Pregnant cows also tend to associate with other pregnant females as well as lactating females which associate preferentially with other cows with calf in tow (Finger et al., 2014; Swain et al., 2015). In this way, maternal cows can share the care and protection of newborns, forming a "crèche", while allocating more time to graze (Sato et al., 1987). Other studies showed that subordinates tend to avoid dominants as preferred partners. This behaviour probably allowing to prevent aggressions which are often numerous between individuals of highly different ranks (Briard et al., 2015; Syme et al., 1975). However, despite the literature, we did not observe association preferences for similar age or dominance rank in the studied bison herd as we expected, certainly because of the predominance of kinship in the structure of the social network. The latest can also explain the high reciprocity of associations we observed in the herd, especially through the dyadic and co-dependent



nature of maternal behaviours and the high cooperation existing between close related individuals (Cassinello and Calabuig, 2008; Makagon et al., 2012; Nituch et al., 2008). This would suggest that bison would have the capacities of fine-scale kin recognition as described in other ungulate species (Cassinello and Calabuig, 2008; Ceacero et al., 2007; Ligout et al., 2004).

Concerning individual network properties, the eigenvector centralities' distribution followed a more linear distribution and the group centrality index was very low, indicating that there is no highly central individual in the group (Kanngiesser et al., 2011). The size of the group could explain this network property as it was suggested by James et al. (2009) who stated that scale-free networks were difficult to observe in small social groups. However, a study of Kanngiesser et al. (2011) showed that both scale-free and random networks can be theoretically highlighted for small sample size ($N = 17$). Similar scale-free properties were found in macaque groups of 10 and 15 individuals with the consequence to increase collective decision efficiency (Sueur et al., 2013). Then scale-free property might be the consequence of some individuals having stronger knowledge than the rest of the group and becoming highly central. This might not be the case in the studied herd of bison as they are herbivores and food is more homogeneously distributed and less scarce than for frugivorous or carnivorous species. The other hypothesis to explain the absence of pronounced differences between individuals' centrality could be the kin relationships which highly and homogeneously connect all members in this group.

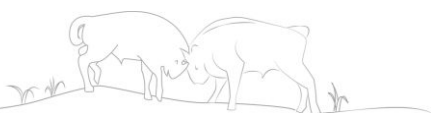
We also found that the individual centrality was not correlated with the age and dominance rank (variable Age_Dom_{inv} in our study). These results are not consistent with the literature found for ungulates. For instance, in African elephant, older individuals are socially connected to many other individuals and are thus very central in their group (McComb et al., 2001). Conversely, in roan antelope, *Hippotragus equinus*, juveniles associate strongly with each other and have higher centrality in the herd than the adults (Carpenter, 2010). Some authors have also suggested that subordinate cows groom dominant ones more often than vice versa, which supposes that the centrality of dominants would be higher than that of subordinates because of their high attractiveness (Carpenter, 2010; Reinhardt et al., 1986). Our results could thus be explained by the group composition with juveniles modifying strongly the link between social centrality, dominance rank and age, either actively by having a stronger association with their mother, either passively by changing the associations

between the mothers and their partners as observed in primates for example. For instance, in *Macaca fascicularis*, females increased their grooming towards mothers in order to gain access to their babies (Gumert, 2007). This last hypothesis can be supported by the value of the Cent_Stren variable which was significantly higher for lactating females than for females without calf, while inverse observations were reported in the literature. Indeed, because of the strong and exclusive relationship between a mother and its offspring in ungulates, females having a calf are generally known to have less interactions with congeners and thus to be less social (Bertrand et al., 1996; Estep et al., 1993; Lawrence and Wood-Gush, 1988; Poindron et al., 1994). However, this behavioral pattern is mostly observed in the early stages of post-parturition for the proper formation of mother-infant bond (Daleszczyk, 2004; Lent, 1974; Schwede et al., 1993). At the weaning period, calves are more independent and spend more time with other calves, interacting and playing with them (Rothstein and Griswold, 1991; Thompson, 1996; Vitale et al., 1986), before increasingly interact with other members of the group (Keeling, 2001). Despite this growing socialization, calves remain close to their mother at least to insure their nutritional needs until their independence. They thus indirectly influence the pattern of association of their mothers. These observations are supported by removal of the calves from our analyses and by the new PCA performed: the older and dominant females, which are also the ones having a calf, were now the less central individuals.

Finally, knowing that the centrality of group members has been calculated according to the spatial associations, *i.e.* “nearest-neighbour” network, this last result means that older dominant females tend to stay at the periphery of the group. This behavior could be a strategy to protect their calves, being individuals placed at the periphery of the group at higher predation risk than those placed in the center (Burger and Gochfeld, 1994; Hamilton, 1971; Hunter and Skinner, 1998).

Conclusion

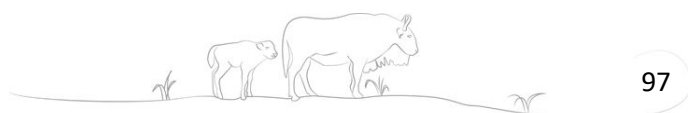
The studied bison herd showed a very high cohesion probably due to the predominance of kinship relationships. The matrilineal association pattern described here is commonly observed in several ungulate species (Archie et al., 2006; Carpenter, 2010; Lazo, 1994, 1992) and can predict the composition of subgroups formed during fission events. Being associated with very close relatives can confer numerous advantages through cooperative behaviours



and can positively influence reproductive success (Archie and Chiyo, 2012; Pope, 2000; Pusenius et al., 1998). Even when in semi-free roaming conditions the partners' choice of individuals is limited, they might perceive less stress by being with kin individuals than with non-relatives. It is thus valuable to take these results into account in European bison conservation by keeping the maternal association patterns as intact as possible in case of individual transfers. However, it could be difficult to consider one's individual welfare as the highest priority in the context of conservation because the transfers are mostly carried out with a aim of genetic mixing and consanguinity avoidance (Sueur and Pelé, 2015). It is recommended to perform further studies on European bison social structure on different herd sizes and compositions to be able to conclude upon a general pattern of organisation in this species. This information could allow us to develop new herd management strategies which would take into account the social environment of animals while considering the intrinsic constraints to the species conservation.

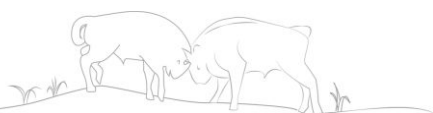
Acknowledgements

We are very grateful to all the teams of Zuid-Kennemerland National Park, PWN, ARK Nature and all partners of the Kraansvlak Bison Project for giving us access to their bison herd, for their valuable help during data collection and for their contribution during the various stages of the study.

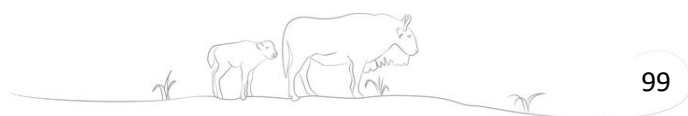


References

- Altmann, J., 1974. Observational study of behavior: Sampling methods. *Behaviour* 49, 227–266. doi:10.1163/156853974X00534
- Appleby, M.C., 1983. Competition in a red deer stag social group: Rank, age and relatedness of opponents. *Anim. Behav.* 31, 913–918. doi:10.1016/S0003-3472(83)80246-2
- Archie, E.A., Chiyo, P.I., 2012. Elephant behaviour and conservation: social relationships, the effects of poaching, and genetic tools for management. *Mol. Ecol.* 21, 765–778.
- Archie, E.A., Moss, C.J., Alberts, S.C., 2006. The ties that bind: genetic relatedness predicts the fission and fusion of social groups in wild African elephants. *Proc. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* 273, 513–522. doi:10.1098/rspb.2005.3361
- Aureli, F., Schaffner, C.M., Boesch, C., Bearder, S.K., Call, J., Chapman, C.A., Connor, R., Fiore, A.D., Dunbar, R.I., Henzi, S.P., others, 2008. Fission-fusion dynamics: new research frameworks. *Curr. Anthropol.* 49, 627–654.
- Barabási, A.-L., Albert, R., 1999. Emergence of scaling in random networks. *science* 286, 509–512.
- Bastian, M., Heymann, S., Jacomy, M., 2009. Gephi: an open source software for exploring and manipulating networks. *ICWSM* 8, 361–362.
- Bercovitch, F.B., Berry, P.S.M., 2010. Ecological determinants of herd size in the Thornicroft's giraffe of Zambia. *Afr. J. Ecol.* 48, 962–971. doi:10.1111/j.1365-2028.2009.01198.x
- Berry, P.S.M., Bercovitch, F.B., 2015. Leadership of herd progressions in the Thornicroft's giraffe of Zambia. *Afr. J. Ecol.* 53, 175–182. doi:10.1111/aje.12173
- Bertrand, M.R., DeNicola, A.J., Beissinger, S.R., Swihart, R.K., 1996. Effects of parturition on home ranges and social affiliations of female white-tailed deer. *J. Wildl. Manag.* 899–909.
- Best, E.C., Seddon, J.M., Dwyer, R.G., Goldizen, A.W., 2013. Social preference influences female community structure in a population of wild eastern grey kangaroos. *Anim. Behav.* 86, 1031–1040. doi:10.1016/j.anbehav.2013.09.008
- 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. doi:10.1016/S0168-1591(02)00152-1

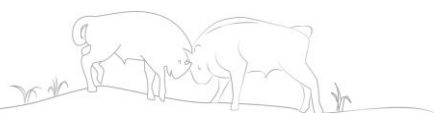


- Bret, C., Sueur, C., Ngoubangoye, B., Verrier, D., Deneubourg, J.-L., Petit, O., 2013. Social structure of a semi-free ranging group of mandrills (*Mandrillus sphinx*): a social network analysis. *PLoS One* 8, e83015.
- Briard, L., Dorn, C., Petit, O., 2015. Personality and affinities play a key role in the organisation of collective movements in a group of domestic horses. *Ethology* 121, 888–902. doi:10.1111/eth.12402
- Bunevich, A.N., Krasinska, M., Krasinski, Z.A., 1999. Free-ranging populations of lowland European bison in the Białowieża forest. *Parki Nar. Rezerwaty Przyr.* 18, 23–75.
- Burger, J., Gochfeld, M., 1994. Vigilance in African mammals: differences among mothers, other females, and males. *Behaviour* 131, 153–169.
- 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.* 106, 13850–13853.
- Carpenter, L.D., 2010. Utilizing social networks analysis in the characterization of African ungulate social structure.
- Carter, K.D., Seddon, J.M., Frère, C.H., Carter, J.K., Goldizen, A.W., 2013. Fission–fusion dynamics in wild giraffes may be driven by kinship, spatial overlap and individual social preferences. *Anim. Behav.* 85, 385–394.
- Cassinello, J., Calabuig, G., 2008. Spatial association in a highly inbred ungulate population: Evidence of fine-scale kin recognition. *Ethology* 114, 124–132.
- Ceacero, F., Landete-Castillejos, T., García, A.J., Estévez, J.A., Gallego, L., 2007. Kinship discrimination and effects on social rank and aggressiveness levels in Iberian red deer hinds. *Ethology* 113, 1133–1140.
- Claidiere, N., Messer, E.J., Hoppitt, W., Whiten, A., 2013. Diffusion dynamics of socially learned foraging techniques in squirrel monkeys. *Curr. Biol.* 23, 1251–1255.
- Clutton-Brock, T., 2002. Breeding together: kin selection and mutualism in cooperative vertebrates. *Science* 296, 69–72.
- Coleing, A., 2009. Research article The application of social network theory to animal behaviour. *Bioscience* 2.
- Croft, D.P., James, R., Krause, J., 2008. Exploring animal social networks. Princeton University Press.



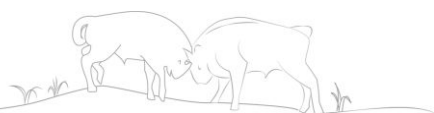
Chapitre 1

- Daleszczyk, K., 2004. Mother-calf relationships and maternal investment in European bison, *Bison bonasus*. *Acta Theriol. (Warsz.)* 49, 555–566.
- de Vries, H., 2006. Measuring and testing the steepness of dominance hierarchies. *Anim. Behav.* 71, 585–592. doi:10.1016/j.anbehav.2005.05.015
- de Vries, H., 1995. An improved test of linearity in dominance hierarchies containing unknown or tied relationships. *Anim. Behav.* 50, 1375–1389. doi:10.1016/0003-3472(95)80053-0
- Della-Rossa, L., Chadœuf, J., Boissy, A., Dumont, B., 2013. Leaders of spontaneous group movements influence whole-group social organization: an experimental study on grazing heifers. *Behaviour* 150, 153–173. doi:10.1163/1568539X-00003043
- Duboscq, J., Romano, V., MacIntosh, A., Sueur, C., 2016. Social information transmission in animals: Lessons from studies of diffusion. *Front. Psychol.* 7.
- Emlen, S.T., 1995. An evolutionary theory of the family. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 92, 8092–8099.
- Erdős, P., Rényi, A., 1960. On the evolution of random graphs. *Publ Math Inst Hung Acad Sci* 5, 43.
- 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. doi:10.1016/0168-1591(93)90137-E
- Fagen, R., 1981. Animal play behavior.
- Farine, D.R., Whitehead, H., 2015. Constructing, conducting and interpreting animal social network analysis. *J. Anim. Ecol.* 84, 1144–1163. doi:10.1111/1365-2656.12418
- Finger, A., Patison, K.P., Heath, B.M., Swain, D.L., 2014. Changes in the group associations of free-ranging beef cows at calving. *Anim. Prod. Sci.* 54, 270–276. doi:10.1071/AN12423
- Fischhoff, I.R., Sundaresan, S.R., Cordingley, J., Larkin, H.M., Sellier, M.-J., Rubenstein, D.I., 2007. Social relationships and reproductive state influence leadership roles in movements of plains zebra, *Equus burchellii*. *Anim. Behav.* 73, 825–831. doi:10.1016/j.anbehav.2006.10.012
- Flack, J.C., Girvan, M., de Waal, F.B.M., Krakauer, D.C., 2006. Policing stabilizes construction of social niches in primates. *Nature* 439, 426–429. doi:10.1038/nature04326



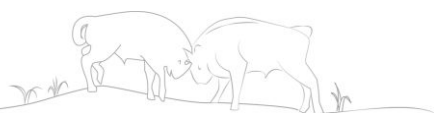
- Formica, V.A., Wood, C.W., Larsen, W.B., Butterfield, R.E., Augat, M.E., Hougen, H.Y., Brodie, E.D., 2012. Fitness consequences of social network position in a wild population of forked fungus beetles (*Bolitotherus cornutus*). *J. Evol. Biol.* 25, 130–137. doi:10.1111/j.1420-9101.2011.02411.x
- Franks, D.W., Ruxton, G.D., James, R., 2010. Sampling animal association networks with the gambit of the group. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 64, 493–503. doi:10.1007/s00265-009-0865-8
- Fry, J.C., 1993. *Biological data analysis: A practical approach*. Oxford University Press, Inc., New York, NY, USA.
- Gammell, M.P., Vries, H. de, Jennings, D.J., Carlin, C.M., Hayden, T.J., 2003. David's score: a more appropriate dominance ranking method than Clutton-Brock et al.'s index [WWW Document]. *Anim. Behav.* URL <http://dspace.library.uu.nl/handle/1874/17476> (accessed 12.8.16).
- Gumert, M.D., 2007. Grooming and infant handling interchange in *Macaca fascicularis*: the relationship between infant supply and grooming payment. *Int. J. Primatol.* 28, 1059–1074.
- Hamilton, W.D., 1971. Geometry for the selfish herd. *J. Theor. Biol.* 31, 295–311.
- Hamilton, W.D., 1964. The genetical evolution of social behaviour. II. *J. Theor. Biol.* 7, 17–52.
- Hemelrijk, C.K., 1990. A matrix partial correlation test used in investigations of reciprocity and other social interaction patterns at group level. *J. Theor. Biol.* 143, 405–420.
- Hunter, L.T.B., Skinner, J.D., 1998. Vigilance behaviour in African ungulates: The role of predation pressure. *Behaviour* 135, 195–211. doi:10.1163/156853998793066320
- James, R., Croft, D.P., Krause, J., 2009. Potential banana skins in animal social network analysis. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 63, 989–997.
- Kanngiesser, P., Sueur, C., Riedl, K., Grossmann, J., Call, J., 2011. Grooming network cohesion and the role of individuals in a captive chimpanzee group. *Am. J. Primatol.* 73, 758–767.
- Kimura, R., 1998. Mutual grooming and preferred associate relationships in a band of free-ranging horses. *Appl. Anim. Behav. Sci.* 59, 265–276.
- Koene, P., Ipema, B., 2014. Social networks and welfare in future animal management. *Animals* 4, 93–118.

- Krasińska, M., Krasiński, Z.A., 2013. European Bison: The Nature Monograph. Springer Science & Business Media.
- Krasińska, M., Krasiński, Z.A., 2007. European bison. Nat. Monogr. Mammal Res. Inst. PAS Białowieża 318.
- Krasińska, M., Krasiński, Z.A., 1995. Composition, group size, and spatial distribution of European bison bulls in Białowieża Forest. Acta Theriol. (Warsz.) 40, 1-21.
- Krasińska, M., Krasiński, Z.A., 1994. Spatial structure of the European bison population in the Polish part of the Białowieża Forest 1976–1993. Parki Nar. Rezerwaty Przyr. 13, 69–87.
- Krasińska, M., Krasiński, Z.A., Bunevich, A.N., 2000. Bisoniana 121. Factors affecting the variability in home range size and distribution in European bison in the Polish and Belarussian parts of the Białowieża Forest. Acta Theriol. (Warsz.) 45, 321–334.
- Krasiński, Z., 1967. Bisoniana XXIV. Free living European bison. Acta Theriol. (Warsz.) 12, 391–405.
- Krasiński, Z.A., 1978. Bisoniana LXVII. Dynamics and structure of the European bison population in the Białowieża Primeval Forest. Acta Theriol. (Warsz.) 23, 3–48.
- Krasiński, Z.A., Bunevich, A.N., Krasińska, M., 1994. Characteristics of the European bison populations in the Polish and Belarussian parts of the Białowieża Forest. Parki Nar. Rezerwaty Przyr. 13, 25–67.
- Krause, J., Lusseau, D., James, R., 2009. Animal social networks: an introduction. Behav. Ecol. Sociobiol. 63, 967–973. doi:10.1007/s00265-009-0747-0
- Kulagin, N.M., 1919. Zubry Belovežskoj Pušči.
- Kummer, H., 1970. Spacing mechanisms in social behavior. Inf. Int. Soc. Sci. Council. 9, 109–122. doi:10.1177/053901847000900606
- Kurvers, R.H.J.M., Krause, J., Croft, D.P., Wilson, A.D., Wolf, M., 2014. The evolutionary and ecological consequences of animal social networks: emerging issues. Trends Ecol. Evol. 29, 326–335.
- Lawrence, A.B., Wood-Gush, D.G.M., 1988. Home-range behaviour and social organization of Scottish blackface sheep. J. Appl. Ecol. 25, 25–40. doi:10.2307/2403607
- Lazo, A., 1994. Social segregation and the maintenance of social stability in a feral cattle population. Anim. Behav. 48, 1133–1141. doi:10.1006/anbe.1994.1346



- Lazo, A., 1992. Facteurs déterminants du comportement grégaire de bovins retournés à l'état sauvage. *Rev. Ecol.* 47, 51–66.
- Lent, P.C., 1974. Mother-infant relationships in ungulates. *Behav. Ungulates Its Relat. Manag.* 1, 14–55.
- Ligout, S., Sebe, F., Porter, R.H., 2004. Vocal discrimination of kin and non-kin agemates among lambs. *Behaviour* 141, 355–369. doi:10.1163/156853904322981905
- Lusseau, D., Newman, M.E.J., 2004. Identifying the role that animals play in their social networks. *Proc. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* 271, S477–S481. doi:10.1098/rsbl.2004.0225
- Makagon, M.M., McCowan, B., Mench, J.A., 2012. How can social network analysis contribute to social behavior research in applied ethology? *Appl. Anim. Behav. Sci.*, Special Issue: Living In Large Groups 138, 152–161. doi:10.1016/j.applanim.2012.02.003
- McComb, K., Moss, C., Durant, S.M., Baker, L., Sayialel, S., 2001. Matriarchs as repositories of social knowledge in African elephants. *Science* 292, 491–494. doi:10.1126/science.1057895
- McComb, K., Shannon, G., Durant, S.M., Sayialel, K., Slotow, R., Poole, J., Moss, C., 2011. Leadership in elephants: the adaptive value of age. *Proc. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* rspb20110168. doi:10.1098/rspb.2011.0168
- McDonnell, S., 2003. *Practical field guide to horse behavior: the equid ethogram.* Lexington.
- McHugh, T., 1958. Social behavior of the American buffalo (*Bison bison bison*). *Zoologica* 43, 1–40.
- Murray, M.G., 1981. Structure of association in impala, *Aepyceros melampus*. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 9, 23–33. doi:10.1007/BF00299849
- Newman, M.E.J., 2006. Modularity and community structure in networks. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 103, 8577–8582. doi:10.1073/pnas.0601602103
- Newman, M.E.J., 2004. Analysis of weighted networks. *Phys. Rev. E* 70, 056131.
- Nituch, L.A., Schaefer, J.A., Maxwell, C.D., 2008. Fine-scale spatial organization reflects genetic structure in sheep. *Ethology* 114, 711–717.
- Pasquaretta, C., Levé, M., Claidiere, N., Van de Waal, E., Whiten, A., MacIntosh, A.J., Pelé, M., Bergstrom, M.L., Borgeaud, C., Brosnan, S.F., others, 2014. Social networks in primates: smart and tolerant species have more efficient networks. *Sci. Rep.* 4, 7600.

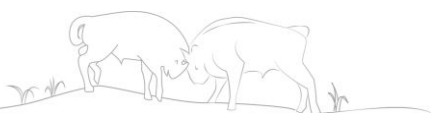
- Poindron, P., Caba, M., Arrati, P.G., Krehbiel, D., Beyer, C., 1994. Responses of maternal and non-maternal ewes to social and mother-young separation. *Behav. Processes* 31, 97–110.
- Pope, T.R., 2000. Reproductive success increases with degree of kinship in cooperative coalitions of female red howler monkeys (*Alouatta seniculus*). *Behav. Ecol. Sociobiol.* 48, 253–267.
- Prins, H.H.T., 1989. Buffalo herd structure and its repercussions for condition of individual African buffalo cows. *Ethology* 81, 47–71.
- Pucek, Z., 1967. Bisoniana XXXV. The most important problems for further studies on European bison. *Acta Theriol. (Warsz.)* 12, 495–501.
- Pucek, Z., Belousova, I., Krasinska, M., Krasinski, Z., Olech, W., 2004. Status survey and conservation action plan: European bison. IUCNSSC Bison Spec. Group–Gland IUCN.
- Pusenius, J., Viitala, J., Marienberg, T., Ritvanen, S., 1998. Matrilineal kin clusters and their effect on reproductive success in the field vole *Microtus agrestis*. *Behav. Ecol.* 9, 85–92.
- Ramos, A., Petit, O., Longour, P., Pasquaretta, C., Sueur, C., 2016. Space Use and movement patterns in a semi-free-ranging herd of European bison (*Bison bonasus*). *PLOS ONE* 11, e0147404. doi:10.1371/journal.pone.0147404
- Ramos, A., Petit, O., Longour, P., Pasquaretta, C., Sueur, C., 2015. Collective decision making during group movements in European bison, *Bison bonasus*. *Anim. Behav.* 109, 149–160. doi:10.1016/j.anbehav.2015.08.016
- Reinhardt, C., Reinhardt, A., Reinhardt, V., 1986. Social behaviour and reproductive performance in semi-wild Scottish Highland cattle. *Appl. Anim. Behav. Sci.* 15, 125–136. doi:10.1016/0168-1591(86)90058-4
- Reinhardt, V., 1983. Movement orders and leadership in a semi-wild cattle herd. *Behaviour* 83, 251–264. doi:10.1163/156853983X00183
- Rewilding Europe, 2015. Bison Rewilding Plan — Rewilding Europe [WWW Document]. URL <https://www.rewildingeurope.com/bison-rewilding-plan/> (accessed 12.30.16).
- Rothstein, A., Griswold, J.G., 1991. Age and sex preferences for social partners by juvenile bison bulls, *Bison bison*. *Anim. Behav.* 41, 227–237. doi:10.1016/S0003-3472(05)80474-9



- RStudio Team, 2016. RStudio: Integrated Development Environment for R, RStudio: Integrated Development for R. RStudio. RStudio, Inc., Boston, MA.
- Sato, S., Wood-Gush, D.G.M., Wetherill, G., 1987. Observations on creche behaviour in suckler calves. *Behav. Processes* 15, 333–343.
- Schwede, G., Hendrichs, H., McShea, W., 1993. Social and spatial organization of female white-tailed deer, *Odocoileus virginianus*, during the fawning season. *Anim. Behav.* 45, 1007–1017. doi:10.1006/anbe.1993.1118
- Stanley, C.R., Dunbar, R.I.M., 2013. Consistent social structure and optimal clique size revealed by social network analysis of feral goats, *Capra hircus*. *Anim. Behav.* 85, 771–779.
- Sueur, C., Jacobs, A., Amblard, F., Petit, O., King, A.J., 2011a. How can social network analysis improve the study of primate behavior? *Am. J. Primatol.* 73, 703–719.
- Sueur, C., King, A.J., Conradt, L., Kerth, G., Lusseau, D., Mettke-Hofmann, C., Schaffner, C.M., Williams, L., Zinner, D., Aureli, F., 2011b. Collective decision-making and fission–fusion dynamics: a conceptual framework. *Oikos* 120, 1608–1617. doi:10.1111/j.1600-0706.2011.19685.x
- Sueur, C., King, A.J., Pelé, M., Petit, O., 2013. Fast and accurate decisions as a result of scale-free network properties in two primate species, in: *Proceedings of the European Conference on Complex Systems 2012*. Springer, pp. 579–584.
- Sueur, C., Pelé, M., 2015. Utilisation de l'analyse des réseaux sociaux dans la gestion des animaux maintenus en captivité, in: *Analyse Des Réseaux Sociaux Appliquée À L'éthologie et À L'écologie, Modélisations, Simulations, Systèmes Complexes*. pp. 445–468.
- Sueur, C., Petit, O., De Marco, A., Jacobs, A.T., Watanabe, K., Thierry, B., 2011c. A comparative network analysis of social style in macaques. *Anim. Behav.* 82, 845–852. doi:10.1016/j.anbehav.2011.07.020
- Sundaesan, 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, 140–149.
- Swain, D.L., Patison, K.P., Heath, B.M., Bishop-Hurley, G.J., Finger, A., 2015. Pregnant cattle associations and links to maternal reciprocity. *Appl. Anim. Behav. Sci.* 168, 10–17.

Chapitre 1

- Syme, L.A., Syme, G.J., Waite, T.G., Pearson, A.J., 1975. Spatial distribution and social status in a small herd of dairy cows. *Anim. Behav.* 23, 609–614.
- Sztolcman, J., 1924. Matériaux pour l'histoire naturelle et pour l'historique du Bison d'Europe (*Bison bonasus* Linn.), in: *Annales Zoologici Musei Polonici Historiae Naturalis*. pp. 49–136.
- Thompson, K.V., 1996. Play-partner preferences and the function of social play in infant sable antelope, *Hippotragus niger*. *Anim. Behav.* 52, 1143–1155. doi:10.1006/anbe.1996.0261
- Vander Wal, E., Gagné-Delorme, A., Festa-Bianchet, M., Pelletier, F., 2016. Dyadic associations and individual sociality in bighorn ewes. *Behav. Ecol.* 27, 560–566. doi:10.1093/beheco/arv193
- Wasserman, S., Faust, K., 1994. *Social network analysis: methods and applications*. Cambridge University Press.
- Wey, T., Blumstein, D.T., Shen, W., Jordán, F., 2008. Social network analysis of animal behaviour: a promising tool for the study of sociality. *Anim. Behav.* 75, 333–344.
- Whitehead, H., 2009. SOCPROG programs: analysing animal social structures. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 63, 765–778. doi:10.1007/s00265-008-0697-y
- Wróblewski, K., 1927. *Żubr Puszczy Białowieskiej: monografia*.



Chapitre 2

Utilisation de l'espace et patterns de mouvements

Questions

Quels sont les habitats préférentiellement fréquentés par le bison d'Europe ? Quelle est l'influence des conditions environnementales sur l'utilisation de l'habitat par les individus ? La supplémentation en foin par l'homme a-t-elle un impact sur les patterns de mouvements et les comportements naturels de l'espèce ?

Méthodes

L'activité journalière, l'état de dispersion et l'utilisation de l'espace des individus ont été étudiés pendant 3 mois dans le troupeau des Monts-d'Azur (N = 43 ; France) via la réalisation de scans comportementaux et l'enregistrement de la position GPS du troupeau toutes les 10 minutes.

Résultats

Les bisons fréquentent préférentiellement la lisière de la forêt de pins l'hiver, là où se situent les râteliers. À l'arrêt de la supplémentation au début du printemps, ils sont préférentiellement observés dans les portions de prairies avoisinantes. Quelles que soient les conditions environnementales, ils passent la majorité de leur temps sous forme de sous-groupes, à dormir puis à fourrager, le temps alloué aux déplacements étant limité. Quant au pattern de mouvements effectué, celui-ci est de type « Lévy Walk » : les bisons opèrent de petits déplacements autour des râteliers et effectuent de plus grands déplacements d'un râtelier à l'autre.

Conclusion

Contrairement à ce qui est avancé dans la littérature, les bisons européens semblent préférer les prairies aux milieux forestiers ; ils ne sont maintenus en forêt que par la mise en place de patches additionnels en nourriture l'hiver. La supplémentation modifie ainsi l'utilisation de l'espace des individus, mais également leurs activités journalières. En effet, en étant nourris par l'homme, ils passent le plus clair de leur temps à se reposer et à fourrager plutôt qu'à se déplacer pour rechercher leur nourriture. Les patches additionnels en nourriture expliqueraient également le pattern de mouvements de type « Lévy Walk » observé, pattern décrit comme étant une stratégie de recherche alimentaire efficace dans un environnement hétérogène. Ainsi, la supplémentation en foin peut être utilisée pour contenir les animaux sur une aire donnée, à l'écart des terrains cultivables, mais la sélection d'habitats plus favorables aux besoins de l'espèce doit être privilégiée comme stratégie de gestion sur le long terme.



RESEARCH ARTICLE

Space Use and Movement Patterns in a Semi-Free-Ranging Herd of European Bison (*Bison bonasus*)

Amandine Ramos^{1,2}, Odile Petit^{1,2}, Patrice Longour³, Cristian Pasquaretta^{1,2}, Cédric Sueur^{1,2*}

1 Centre National de la Recherche Scientifique, Département Ecologie, Physiologie et Ethologie, Strasbourg, France, **2** Université de Strasbourg, Institut Pluridisciplinaire Hubert Curien, Strasbourg, France, **3** Réserve Biologique des Monts-d'Azur, Domaine du Haut-Thorenc, Thorenc, France

* cedric.sueur@iphc.cnrs.fr



Abstract

The successful reintroduction and restocking of the European Bison demands a reliable knowledge of the biology of this species. Yet little is known to date about the European bison, and empirical data remains insufficient to set up a reliable plan ensuring the reintroduction, maintenance and survival of populations in habitats that have been largely modified by human activity. Studies of the ecology, social behaviour and management of bison are therefore crucial to the conservation of this species and its cohabitation with humans. To meet these challenges, we focused on movement patterns and space use in a semi-free-ranging herd of European bison living in the *Réserve Biologique des Monts-d'Azur* (France). Bison spend over 80% of their time foraging and resting; foraging mainly occurs around the artificial feeding sites (i.e., hay racks) or in meadows. The time of day and the presence of snow have no influence on the time budget allocated to each activity. Animals, however, spend more time at the food racks in winter. Bison also spend most of their time in small groups of individuals, confirming the occurrence of both fission-fusion dynamics and sexual segregation in this species. Bison seem to follow a Lévy walk pattern of movement, which is probably related to the geographical distribution and size of food patches in the reserve. The conclusions of this study provide a better understanding of the sociality, life habits and habitat use of bison, and also describe how the provision of hay affects all these behaviours. These results could be useful in the development of tools to select the most suitable habitats for the reintroduction, management and conservation of bison populations.

OPEN ACCESS

Citation: Ramos A, Petit O, Longour P, Pasquaretta C, Sueur C (2016) Space Use and Movement Patterns in a Semi-Free-Ranging Herd of European Bison (*Bison bonasus*). PLoS ONE 11(2): e0147404. doi:10.1371/journal.pone.0147404

Editor: Matthew C. Mihalbachler, NYIT College of Osteopathic Medicine, UNITED STATES

Received: May 11, 2015

Accepted: January 4, 2016

Published: February 3, 2016

Copyright: © 2016 Ramos et al. This is an open access article distributed under the terms of the [Creative Commons Attribution License](https://creativecommons.org/licenses/by/4.0/), which permits unrestricted use, distribution, and reproduction in any medium, provided the original author and source are credited.

Data Availability Statement: All relevant data are included within the paper.

Funding: The authors have no support or funding to report.

Competing Interests: The authors have declared that no competing interests exist.

Introduction

The disciplines of animal behaviour and behavioural ecology are essential tools for the implementation of reliable conservation measures [1, 2]. Currently, many species are put at risk by many threats that are often linked to human activity and the lack of knowledge concerning their biology makes it difficult to protect them [3]. The development of road and rail networks

has increasingly fragmented and degraded natural habitats [4]. Populations are thus isolated from each other, impairing the genetic variability and as a consequence their survival [1]. We therefore need to understand the different social behaviours, movement patterns and habitat use of species if we wish to effectively predict the impact of environmental changes on populations and limit their effects on them [1].

Although large herbivores can have negative effects on the richness and availability of plant species, especially when they overcrowd their environment [5, 6, 7], they are also known to have a positive influence at both local and regional scales via local disturbances, selective grazing or even effective seed dispersion [8]. Despite this major role in the ecosystem, several large herbivores are endangered and registered on the IUCN Red List: in 2002, 84 of an estimated total of 175 ungulate species were critically endangered, endangered or vulnerable [8]. The European bison (*Bison bonasus*), the largest herbivorous mammal on the European continent [9], is one such species. Historically, it was distributed throughout western, central and south-eastern Europe, as well as the Caucasus [10]. Just two wild populations remained at the end of the 19th Century: one in the Bialowieza forest (located on the border between Poland and Belarus) and the other in the western Caucasus Mountains [11]. Shortly after World War I, the species was considered extinct in the wild and the captive population consisted of just 54 specimens (29 males and 25 females). Thirteen of these surviving individuals were used for breeding purposes, hence creating a new basic genetic reservoir from which all the current populations of European bison were reconstituted [11, 12]. Despite increasingly numerous conservation efforts, European bison populations remain vulnerable, and are still listed as a protected species in the Berne Convention and the Habitat Directive [11].

As underlined by the European Bison Conservation Center, it is essential to gain a better understanding of the ecology of European bison through the study of their daily and seasonal activity, their movement patterns and their preferred habitats [11]. Although great progress has been made in this domain, the majority of studies carried out to date concerns bison populations in Białowieża Forest [13, 14], in regions of Eastern Europe [15, 16, 17, 18] or in the Carpathian Mountains [19, 20, 21]. It therefore appears essential to conduct systematic studies on populations located in areas further south in order to collect as much information as possible about bison ecology and life habits, in different habitats with different environmental conditions. This will not only improve the effective conservation and management of bison, but also their coexistence with humans, in particular by avoiding damage to agricultural and forestry plots after reintroduction through a better selection of the most suitable habitats for their biological needs [3, 22].

The impact animals can have on their environment is particularly dependent on their patterns of distribution and their abundance [23, 24, 25]. For example, the group size can influence their capacity to explore the environment and thus lead to group cohesion constraints [26]. Furthermore, differences between males and females often result in sexual segregation and fission-fusion dynamics in species showing high sexual dimorphism for nutrient requirements, activity budgets or exposure to predation [27, 28, 29, 30]. This fission-fusion dynamics, which can be also influenced by food availability, has been described in European bison [31], American bison (*Bison bison*) [25, 32] and African buffalo (*Syncerus cafer*) [33], but further studies are required to better understand its coevolution alongside environmental conditions (e.g. weather, habitat types, management choice, etc).

In this study, we focused on the daily activity of a semi-free-ranging herd of European bison in order to understand how its life habits and movement patterns change according to environmental and management conditions. European bison lives in herds composed of up to thirty individuals, and the average size and structure of these herds are environment dependent [11]. Groups can merge or split according to the season, the availability and distribution of resources

or even the presence of predators [31, 34]. Mixed groups are composed of cows and calves with the temporary presence of adult males, while male groups contain about two adult males [31, 34]. However, more than half of the males are solitary and only join the main group during the rut period. Our main aim was to evaluate how the fission-fusion dynamics, habitat use and daily activity of our bison herd would be influenced by the provision of hay and by environmental conditions. When natural food resources become scarce during winter, the reserve places artificial feeding patches, dispersed across the territory. We would therefore expect bison to form separate groups of variable size around the artificial feeding sites during this season [11, 34, 35]. With the arrival of spring, the melting of snow gives better access to the grass and consequently increases the abundance of natural food resources. We would therefore expect to observe the bison regrouping in the meadow [34]. The animal movement patterns, namely Brownian or Lévy walks [36, 37, 38], would be expected to be mainly connected with feeding activity, playing an essential role in ensuring the optimum use of food resources. For many researchers, the Lévy walk is an optimal food search strategy used in heterogeneous environments with a low density of food patches, whereas the Brownian walk is mainly associated with the presence of abundant food resources [36, 38, 39, 40]. Our second objective was therefore to better understand the food search strategy of bison by studying their movement pattern. We hypothesize that bison use a Lévy walk movement given the relatively heterogeneous distribution of food patches, especially during the winter period.

Materials and Methods

Ethics Statement

The reserve has an approval to possess and breed European bison (certificate number: FR 00004165). This study was carried out by directly observing the animals, which were not subjected to any handling or invasive experiments. Our study was carried out in full accordance with the ethical guidelines of our institution (*Institut Pluridisciplinaire Hubert Curien*) and of the reserve, and complied with European animal welfare legislation. Every effort was made to ensure the welfare of the animals and minimize disturbance by the researchers.

Study area

The study was carried out from 16 February to 26 April 2013 at the *Reserve Biologique des Monts-d'Azur*, located at the *Domaine du Haut-Thorenc* (43°48'20"N, 6°50'43"W), in the *Alpes-Maritime* region of France. This fenced reserve of about 700 hectares, located at an altitude of around 1200m, comprises seven different habitats: pine forest (51%, predominantly composed of Scots pine trees), meadow (33%, composed mainly of herbaceous vegetation, predominantly grasses), boxwood (12%), wet meadow (2%, grassed area flooded for part of the year), limestone grassland (2%, characterized by herbaceous perennial plants growing on a calcareous soil) and two water sites including an artificial lake. The *Reserve Biologique des Monts-d'Azur* is part of the original range of the European bison [11], and its climate and plant species make it suitable for the reintroduction of these animals.

Study subjects

The semi-free-ranging herd of bison living on the reserve consists of 43 individuals: 3 adult males aged from 6 to 9 years, 13 sub-adult males aged from 1 to 3 years (one of which died in March 2013), 10 adult females aged from 7 to 13 years, and 8 sub-adult females aged from 1 to 3 years. The herd also includes 9 juveniles approximately one year old (3 males and 6 females).

These bison arrived at the reserve in 2005 and 2006 following selection by the coordinator for the European Breeding Program for European Bison in order to ensure a natural sex ratio.

As the fenced area of the reserve is not large enough to provide sufficient resources during winter and given the possibility of deep snow covering the ground during this period, bison were supplemented with hay twice a week, from November 2012 to April 2013, to decrease their mortality rate and ensure their survival in the cold season. In particular, 10 racks were set up as sources of extra food (2 hay bales per rack). They were located along the edge of the pine forest from east to west.

Data collection

We observed the bison herd for an average of 4 hours per day from 10 a.m. to 12 p.m. and from 4 p.m. to 6 p.m., for a total observation time of approximately 153h, with a comparable number of sessions in the morning ($n = 42$) and the afternoon ($n = 41$) for the entire study period. The observer (A.R.) was located approximately 20–25 m from the animals. This distance ensured that the animals, which were habituated to human presence, did not express stress behaviours [41]. Before each observation session, the outdoor temperature ($^{\circ}\text{C}$) was evaluated using the thermometer of a DC360BL digital compass (Fotronic Corporation, Melrose, Massachusetts), and when snow was present, snow depth was measured in the meadow (average = 28.2 ± 18.3 , cm).

The daily activity of bison was recorded using the instantaneous sampling method [42] to collect the following parameters every 10 minutes: (1) the number of moving individuals, (2) the number of foraging individuals, (3) the number of standing individuals (with no specific activity), (4) the number of lying down individuals, (5) the number of isolated individuals (located more than 5 m from any congener), and (6) the number of individuals in social interaction. The social interactions that were taken into account included battling (usually males), suckling, social play and sexual behaviours. To better understand the social behaviour of bison, we also determined the dispersion state of the herd every 10 minutes. The bison were considered to be grouped when individuals were less than 5 m apart and dispersed when two thirds of the individuals were more than 5 m apart. When the minimum distance between individuals belonging to sub-groups was over 5 m (but individuals inside sub-groups were less than 5 m from each other) the state was considered as "sub-grouped." If the dispersion state did not correspond to one of the three states described above, the herd dispersion was considered as non-defined. This criterion of 5 m was estimated based on bison body length. A similar criterion was used for studies in other social ungulates species, especially cattle [43]. We noted the type of habitat (including hay rack sites) occupied by the majority of bison (i.e., the main group), and its GPS position (altitude, longitude and latitude). Finally, we used GPS points to study step length (distance over a period of 10 minutes, in km), the time between two successive movements (sec) and the angles between successive movements (degrees). Step lengths were calculated according to the interval between the coordinates of two consecutive points. Thus, the step length value was zero when there was no movement. The time between two movements (waiting time) was the time during which individuals had not moved (sum of same GPS points performed between two movements). The angle between two consecutive movements (turning angle) corresponded to the angle formed between the two vectors of successive movements, the latter being determined using three successive GPS points.

All the previous cited data were collected using Cyber Tracker 3.0 software (Cyber Tracker Conservation, Bellville, South Africa) in conjunction with a Personal Digital Assistant Trimble Juno[®] 3B (Trimble Navigation Limited, Westminster, United-States).

Statistical analysis

In order to meet our primary objective, i.e. to understand how additional feeding and environmental conditions influence the daily activity, habitat use and sociality of bison, we used Fisher's exact tests to highlight any differences in the percentage of time spent in the different activities, the different frequented habitats, and the different states of dispersion of the herd during the morning and the afternoon and between weather conditions (i.e. the presence and absence of snow). For each type of activity, each type of frequented areas, and each state of dispersion, we ran pairwise comparisons between the two groups of conditions (i.e., morning vs. afternoon and "snow" vs. "no snow") with Bonferroni corrections for multiple testing [44]. For each condition, Kruskal-Wallis tests were conducted to determine whether the time spent (% time budget) in each activity, habitat and state of dispersion was homogeneously distributed or not. If the test results were significant, Dunn multiple comparisons tests were run to determine which activities, habitats and states of dispersion differed significantly. These analyses were carried out on 993 scans.

To evaluate habitat use, all GPS points were used to estimate the distribution of the herd in the reserve throughout the study period using the Kernel Density Estimation method (R software, package `adehabitatHR`) [45].

We then analysed the sociodemographic factors of the herd. The Typical Group Size (TGS), which quantifies group size as experienced by the individual, was calculated as the sum of the squares of the number of individuals in each group, divided by the total number of animals sampled [46]. The TGS emphasises how the members of a population associate; this information is not revealed by the arithmetic mean of the size of the groups. The sex ratio of groups was calculated by dividing the number of males (adult and sub-adult) by the total number of adult and sub-adult individuals.

In order to assess how animals move in their territory and identify their foraging strategy, Kolmogorov-Smirnov testing was used to test the uniformity of angle distribution between two movements after correcting to allow for the use of this test on angles, i.e. absolute frequencies. A curve estimation test (linear, polynomial and exponential) was then performed to assess the movement distribution. We investigated results for functions that best explained the data distribution. Two hypotheses, the Lévy walk and the Brownian walk, were tested for step length distribution and time between two movements. The Lévy walk hypothesis is characterized by a power curve and distributions that show many short step lengths and some long step lengths; this pattern indicates some optimization of movements or food searching behaviour [36, 38]. The Brownian walk hypothesis is characterized by an exponential curve and by random and non-optimized movements. We tested for the predominance of either a Lévy walk (power distribution, equation 1: $y = a \cdot x^{\mu}$) or a Brownian walk (exponential distribution, equation 2: $y = a \cdot \exp^{-l \cdot x}$) in European bison. We checked the form of the distributions via the maximum likelihood method (MLE) [47, 48], which involves calculating the exponent of the distribution (i.e., power or exponential in the case of the current study) to calculate the log likelihood of the distribution. Log likelihoods for the exponential or power distribution can then be compared for different step lengths using the Akaike Information Criterion (AIC). One AIC value was calculated for each hypothesis (exponential or power), and we retained the hypothesis with the lowest AIC. A detailed method for calculating MLE and AIC are described in Sueur et al. [38]. AIC and the different estimates for parameters associated with power (exponent μ) and exponential (exponent l) were obtained using the `fitdistr()` and `mle()` functions respectively for the MASS and stats4 packages of the statistical software program R.

All statistical analyses were performed using R 3.0.1 software (R foundation for Statistical Computing, 2013, Vienna, Austria). For daily activity, habitat use and dispersion state, the

histograms represent the mean \pm standard error. The results of pairwise comparisons tests (between two conditions) are only shown in the figures when the Fisher's exact tests are significant.

Results

Daily activity

No significant difference of bison activity was observed between the morning and the afternoon (Fisher's exact test: $P = 0.731$). The time budget, however, is not homogeneously distributed among the different activity categories (Kruskal-Wallis tests: $H_{\text{morning}} = 1326$, $df = 3$, $P < 0.001$; $H_{\text{afternoon}} = 1364$, $df = 3$, $P < 0.001$, Fig 1A). In the morning, bison spent significantly more time in resting activity than foraging, moving and being involved in social interactions (Dunn's nonparametric multiple comparisons test, $P < 0.05$). We obtained the same tendency for the afternoon, but with equal amount of time spent foraging and resting.

Although the presence or absence of snow was not seen to make any significant difference to bison activities (Fisher's exact test: $P = 0.957$), the time budget allocated to each activity is not uniformly distributed (Kruskal-Wallis tests: $H_{\text{snow}} = 910$, $df = 3$, $P < 0.001$; $H_{\text{no snow}} = 1756$, $df = 3$, $P < 0.001$, Fig 1B). Indeed, when there was snow, individuals spent more time resting than foraging, moving, and displaying social interactions (Dunn's nonparametric multiple comparisons test, $P < 0.05$). In the absence of snow, we observed that the time spent foraging was equivalent to the time spent resting.

Habitat use

The overall distribution of animals throughout the study period as determined by kernel density estimation shows that bison spent more than 50% of their time at the feeding racks (core area) and in the plots of meadow located nearby (Fig 2).

One significant difference in the habitats frequented by bison between the morning and the afternoon (Fisher's exact test: $P < 0.001$, Fig 3) is that individuals visited the feeding racks significantly more often during the afternoon than in the morning (Mann-Whitney test: $U_{\text{hay}} = 66.50$, $n_{\text{morning}} = 42$, $n_{\text{afternoon}} = 41$, $P \leq 0.006$). No significant difference in habitat use was observed for the other habitats (Mann-Whitney tests: $U < 861$, $n_{\text{morning}} = 42$, $n_{\text{afternoon}} = 41$, $P > 0.083$). In addition, the time spent in each habitat is not homogeneously distributed, either in the

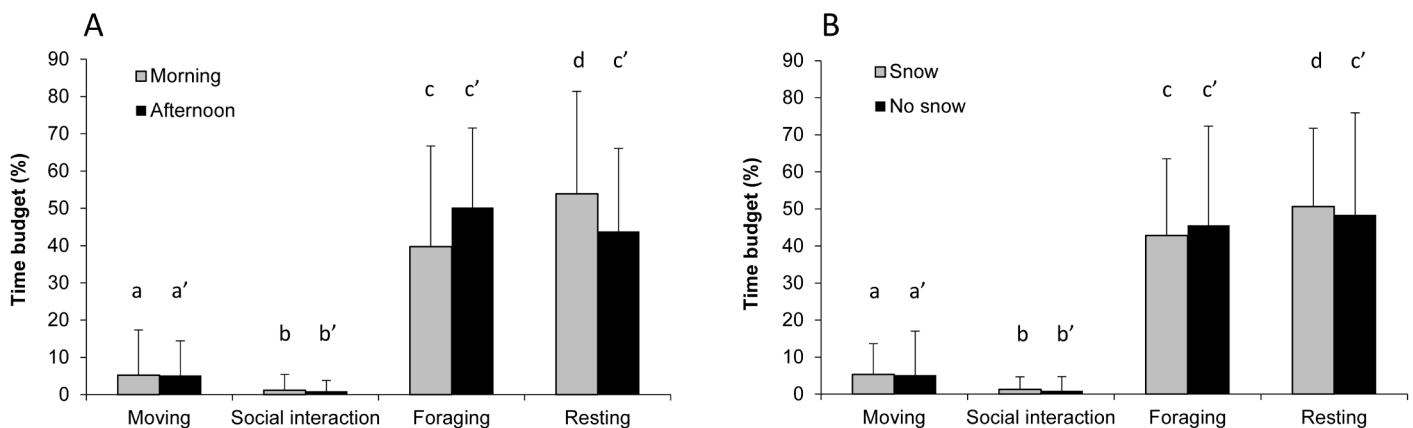


Fig 1. Group daily activity of bison (% time budget) according to the A) morning (grey bar) or afternoon (black bar) and B) presence (grey bar) or absence of snow (black bar). Different letters indicate significant intra-group differences between activities ($P < 0.05$) using Dunn's nonparametric multiple comparisons test.

doi:10.1371/journal.pone.0147404.g001

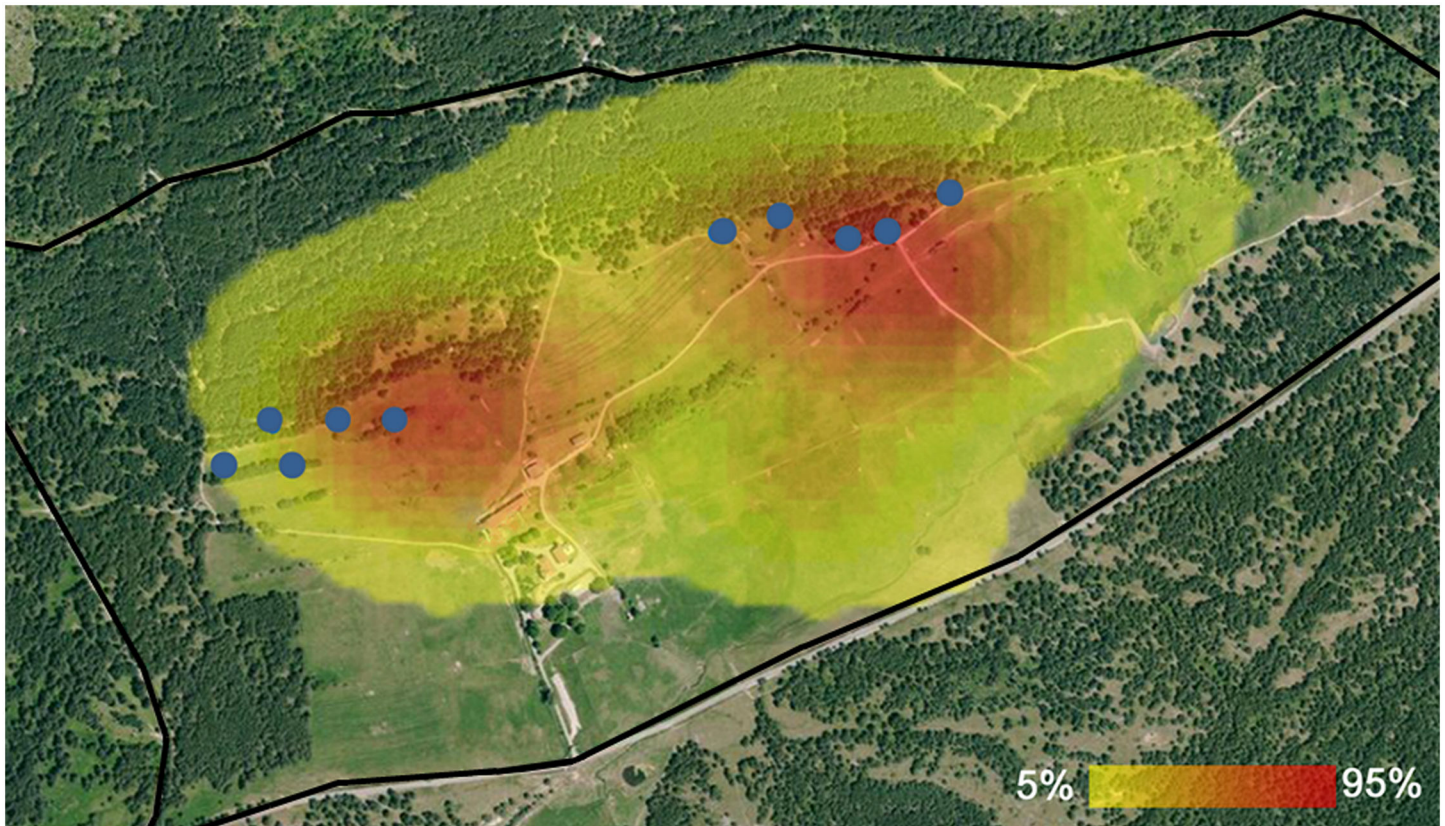


Fig 2. General occupation of bison in the Monts-d'Azur reserve (density by kernel density estimation) for the whole period of study. Areas of high density are red and those of low density are yellow. The blue dots represent the different racks and the black line corresponds to the fence of the reserve. Reprinted from BD ORTHO® 50 cm under a CC BY license, with permission from © IGN, original copyright 2015.

doi:10.1371/journal.pone.0147404.g002

morning or the afternoon (Kruskal-Wallis tests: $H_{\text{morning}} = 79$, $df = 4$, $P < 0.001$; $H_{\text{afternoon}} = 83$, $df = 4$, $P < 0.001$). In the morning, the animals spent significantly more time in the meadow than in the pine forest, at the feeding racks, in the wet meadow or at the water sites (Dunn's non-parametric multiple comparisons test, $P < 0.05$). During the afternoon, individuals were mainly observed close to the racks and in the meadow rather than in the pine forest, the wet meadow, or at the water sites (Dunn's nonparametric multiple comparisons test, $P < 0.05$).

Bison used different habitats according to "snow" or "no snow" conditions (Fisher's exact test: $P < 0.001$). They were more frequently observed near the feeding racks in the presence of snow (Mann-Whitney test: $U_{\text{hay}} = 152$, $n_{\text{snow}} = 16$, $n_{\text{no snow}} = 32$, $P = 0.023$). Concerning the other habitats, no significant difference was found between the "snow" and "no snow" conditions (Mann-Whitney Tests: $U < 248 = 202$, $n_{\text{snow}} = 16$, $n_{\text{no snow}} = 32$, $P > 0$).

Dispersion state

The time spent in each state is not distributed homogeneously during the day (Kruskal-Wallis tests: $H_{\text{morning}} = 57$, $df = 2$, $P < 0.001$; $H_{\text{afternoon}} = 82$, $df = 2$, $P < 0.001$): bison spent more time in sub-groups (70 to 80% of their time) than in "dispersed" and "grouped" states (Fig 4A). We found no difference between the morning and the afternoon (Fisher's exact test: $P \leq 0.153$). However, the states of dispersion differ between the "snow" and "no snow" conditions (Fisher's exact test: $P < 0.001$, Fig 4B). The animals were more often grouped when there was no snow

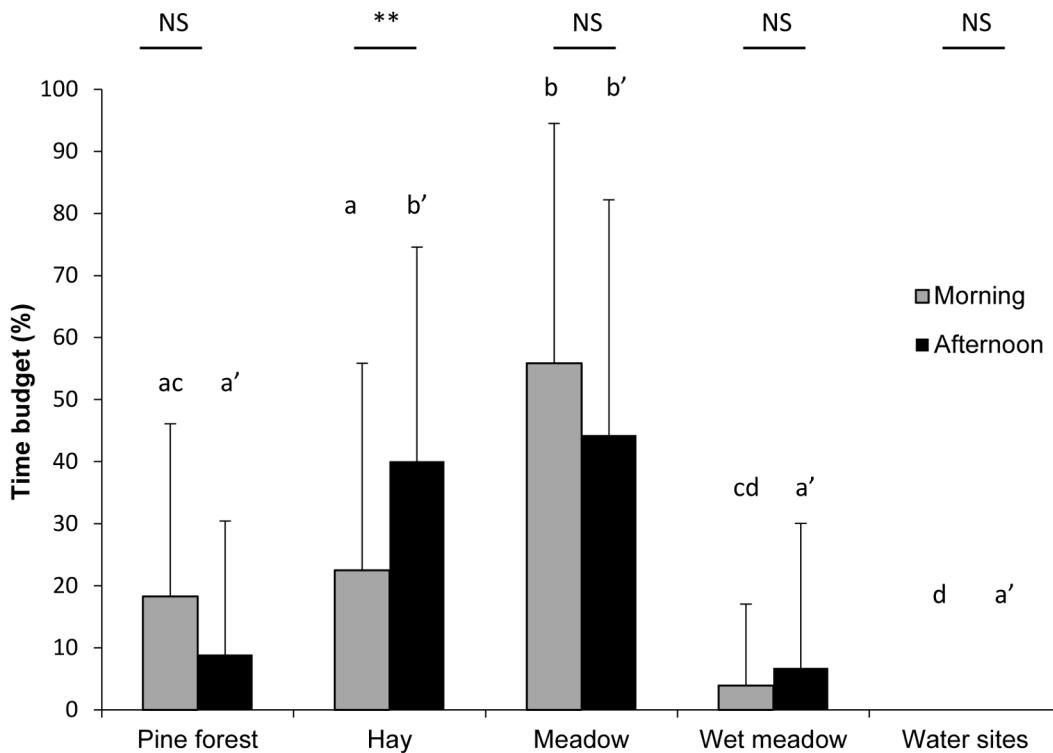


Fig 3. Habitats frequented by bison (% time budget) in the morning (grey bar) or the afternoon (black bar). NS: $P > 0.05$; **: $P < 0.01$. The presence of one same letter indicates that there is no significant intra-group difference between habitats ($P > 0.05$) using Dunn's nonparametric multiple comparisons test.

doi:10.1371/journal.pone.0147404.g003

than in the presence of snow (Mann-Whitney test: $U_{\text{grouped}} = 169$, $n_{\text{snow}} = 16$; $n_{\text{no snow}} = 32$, $P = 0.035$) but no significant difference was observed between these two conditions for the “sub-grouped” and “dispersed” states (Mann-Whitney tests: $U < 248$, $n_{\text{snow}} = 16$; $n_{\text{no snow}} = 32$, $P < 0.110$).

Typical group size and sex ratio

Bison formed groups of highly variable sizes over time (Fig 5A) with an average of 24.9 ± 8.8 individuals. The distribution of group sizes follows a parabolic function ($R^2 = 0.7$, $F_{3,42} = 81.8$, $P < 0.001$, $y = -0.084x^2 + 4.119x - 14.214$) and does not follow a normal distribution ($t = 9.042$, $P < 0.001$). Groups composed of low and high numbers of individuals were rarely observed compared to groups of intermediate size. The TGS was 28 individuals. High sexual segregation was revealed, since the distribution best follows a polynomial function of degree 4 ($R^2 = 0.9$, $F_{1,9} = 139$, $P < 0.001$, $y = 0.0012x^4 - 0.028x^3 + 0.221x^2 - 0.693x + 0.759$) showing three peaks (Fig 5B). We observed higher frequencies for exclusively male (sex ratio = 1) and female (sex ratio = 0) groups. Mixed groups were also observed, but with intermediate frequencies (average relative frequency: 0.05 ± 0.04), indicating a fission-fusion phenomenon.

Patterns of movements

The distribution of step lengths (absolute frequencies, km) follows a power function better than an exponential function ($R^2_{\text{power}} = 0.9$, $R^2_{\text{exponential}} = 0.6$, $AIC_{\text{power}} = 5482.16 < AIC_{\text{exponential}} = 9208.33$, $y = 0.546x^{-1.396}$, $y = 18.864e^{-4.429x}$, Fig 6A). Individuals seem to follow a Lévy walk

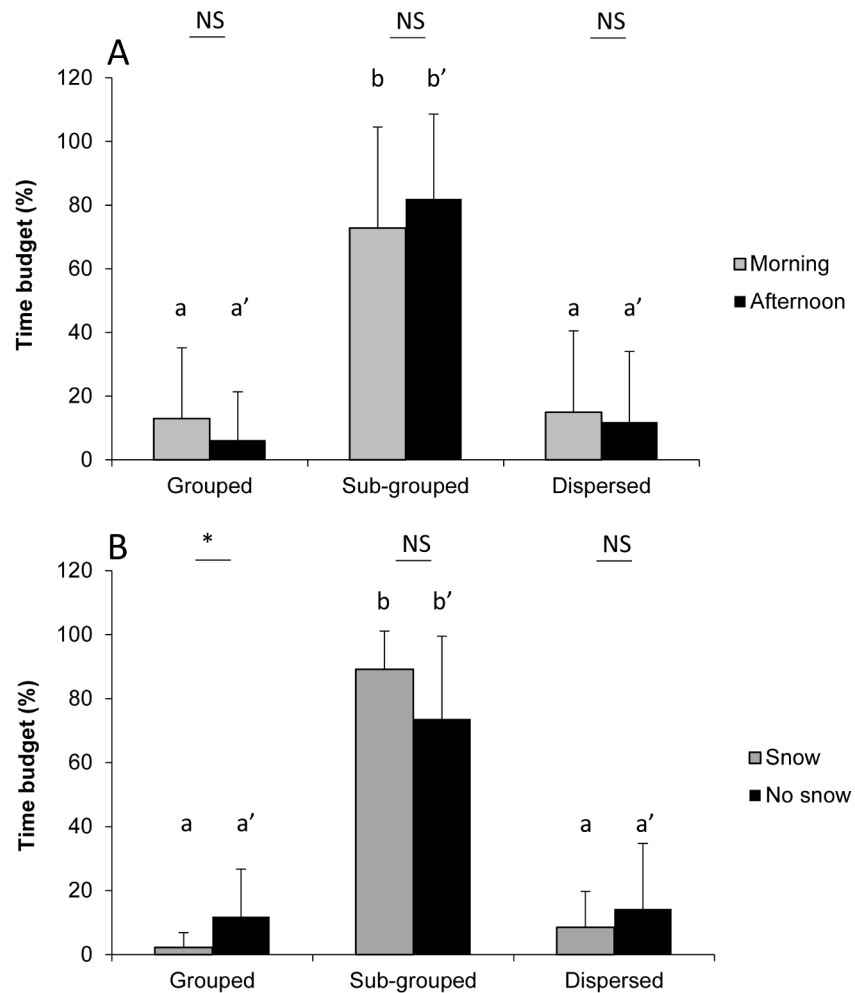


Fig 4. Dispersion states of bison (% time budget) according to A) the morning (grey bar) or the afternoon (black bar) and B) presence (grey bar) or absence of snow (black bar). NS: $P > 0.05$; *: $P < 0.05$. Different letters indicate significant intra-group differences between dispersion states ($P < 0.05$) using Dunn's nonparametric multiple comparisons test.

doi:10.1371/journal.pone.0147404.g004

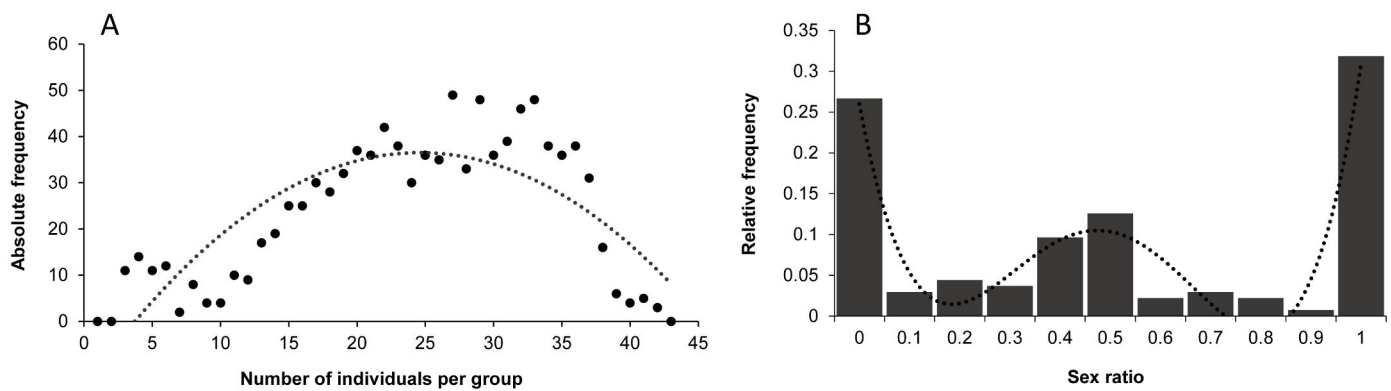


Fig 5. A) Number of individuals per group (absolute frequency) and B) sex ratio of groups (relative frequency). The dots in (A) correspond to the observed data and the dotted line in (B) corresponds to the polynomial curve that best fits the observed data.

doi:10.1371/journal.pone.0147404.g005

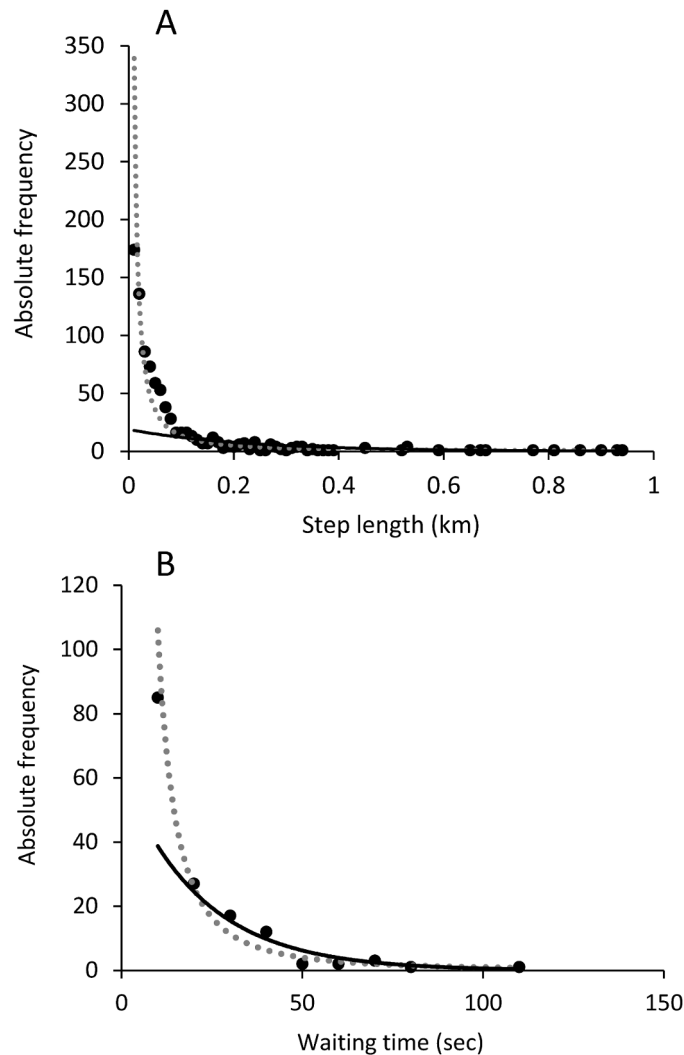


Fig 6. Distribution (absolute frequencies) of A) step lengths (km) and B) waiting time (sec). The dots correspond to the observed data, the continuous line to the exponential curve best fitting the data and the dotted line to the power curve best fitting the observed data. The model that best explains distributions of data for both (A) and (B) is the Lévy walk (power law).

doi:10.1371/journal.pone.0147404.g006

movement rather than a Brownian walk movement type. Similarly, the distribution of stationary time between two movements (sec) follows a power function ($R^2_{\text{power}} = 0.9$, $R^2_{\text{exponential}} = 0.8$, $AIC_{\text{power}} = 727.95 < AIC_{\text{exponential}} = 992.78$, $y = 11414x^{-2.032}$, $y = 61.217e^{-0.046x}$, Fig 6B).

The distribution of the angles between two movements (measured in degrees) is not uniform (Kolmogorov-Smirnov test: $Z = 6.27$, $P < 0.001$). Indeed, it follows a parabolic function ($R^2 = 0.53$, $F_{1,180} = 65.21$, $P < 0.001$, $y = 0.0007x^2 - 0.098x + 6.310$, Fig 7), with a higher frequency for angles close to 0° and 180° .

Discussion

The main goal of this study was to acquire a better understanding of the movement patterns and space use of European bison according to the provision of extra food resources and environmental conditions. We therefore focused on the daily activity of individuals, their

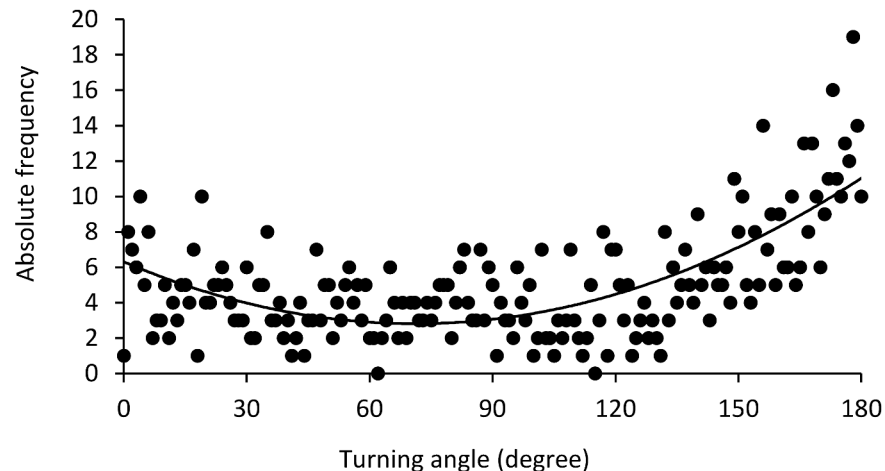


Fig 7. Distribution of angles (measured in degree) between two movements. The dots represent observed data and the line shows the best function explaining the distribution of degrees. Here, the function is parabolic, indicating that movements are goal directed.

doi:10.1371/journal.pone.0147404.g007

preferential use of habitat, the dispersion state of the herd and the pattern of their group movements. This data will provide a database that is essential to improving the reintroduction and the long-term management of European bison in Europe reserves.

We first studied the daily activity of bison by comparing the time budget for various activities between the morning and the afternoon and between "snow" and "no snow" conditions. We found that individuals spent most of their time resting and foraging, while they invested less time moving or interacting. These results are confirmed by literature showing that the daily activity of European bison is mainly characterized by the alternation of resting and foraging phases [35, 49]. Similar results have also been found for American bison where these two activities represented on average 87.9% of the time budget of a group [50]. In domestic cattle, domestic goat (*Capra aegagrus hircu*) and the chamois (*Rupicapra rupicapra*), foraging and resting phases represent 89%, 80% and 92% respectively of their daily time budget [51]. This pattern of activity seems to be observed in the majority of ruminants [35, 52] where the resting and foraging phases are interspersed by some movements allowing individuals to change sites to forage and rest or to avoid predators [46, 51].

The activity budget we observed was maintained both in the presence and the absence of snow cover, with a greater time spent resting than spent foraging in the presence of snow. Our results are somewhat different to findings by other studies [11]. Indeed, Caboń-Raczyńska et al. found that European bison allocated approximately 60% of their time budget foraging and 30% resting during winter grazing, while they observed the contrary during summer grazing [35, 49]. A similar seasonal influence on these two behaviours has also been described for American bison, for which the time spent foraging increased from summer to winter while resting time decreased [53]. These findings conflict with our results. This, and the lack of notable difference between the presence and the absence of snow in our study, could be explained by the observation period, limited to winter and early spring, and also by the food supplement that bison received during a large part of the study. Indeed, the supplementary fodder provision may affect some natural behaviours, especially those linked to foraging. This is confirmed by Rutley et al., who showed that the foraging and resting cycles of American bison were less distinct with food supplement [53]. Caboń-Raczyńska et al. have also shown that winter supplementary fodder provision caused an increase in resting time and a decrease in foraging [35,

49]. Finally, snow cover and food supplementation can also be responsible for the low mobility of bison during winter [34]. Indeed, our results are similar to those of Caboń-Raczyńska et al., for which bison spent on average 10% of their winter time roaming when their food was supplemented [35, 49].

Bison frequented different habitats in the morning and the afternoon. Individuals were observed more often at the hay racks in the afternoon than in the morning. It is interesting to note that the meadow was one of the busiest habitats, while individuals were rarely observed at water sites whatever the period of day. The general distribution map of animals shows that they predominantly attended the supplied hay sites and surrounding areas of meadow. Our results can mainly be explained by the provision of hay, which was more frequent in the afternoon than in the morning. The influence of food provision seems to be confirmed when the snow melts and the food supply decreases and stops; animals then spent significantly less time near the racks and were mainly observed in the meadow. This is unusual because the European bison is often described as a forest species showing a preference for deciduous or mixed forests [22, 54]. However, recent studies suggest that the European bison originally lived in relatively open areas and that its survival in our contemporary forests would therefore be an adaptation to environmental changes and human pressure [3, 55, 56]. This would define the European bison primarily as a grazer living in a suboptimal habitat [3, 56].

The majority of our data was collected over the winter season and revealed the use of snow by bison for their water needs, hence explaining the low attendance of water sites. This type of behaviour has already been observed in this species [11, 35] and in American bison [41]. Additionally, the fact that melting snow saturated the meadow with water during spring probably had a negative influence on the presence of bison at the lake.

By studying the state of dispersion of the herd, we showed that bison spent the majority of their time in sub-groups regardless of the conditions. The results could be explained by the distribution of the racks, which were distributed throughout the reserve and formed separate feeding sites. However, previous studies of the European bison led to similar results. Individuals have been found to form mixed groups of variable size (according to the period of year) and small peripheral groups of males [31, 34]. The presence of this organization in the American bison [41, 57] and in many species of cattle and deer [58] also supports our results. Furthermore, previous studies described how these groups frequently meet and split, with some individuals changing groups according to the season [58]. This fission-fusion dynamics is observed in many social species; when food resources are limited or unpredictable, groups often divide and decrease competition. The fusion or fission of groups can also be a response to predation pressure or individual nutrient requirements, which can lead to sexual segregation [59]. This phenomenon is particularly pronounced in some ungulate species, in which males are considerably larger than females and are therefore less vulnerable to predation and have higher nutritional needs [30]. Thus, males and females often move in separate groups, except during the breeding season, when the nutritional requirements does not differ so much between males and females due to the gestation and feeding of calves [30]. Sexual dimorphism is not the only hypothesis proposed in the literature to explain sexual segregation, which can be also explained by innate preference for same-sex peers [60] or sexual differences in activity budgets [30]. For some species, the grouping of congeners with similar needs remains a way to minimize the possible costs of synchrony [61].

We finally analysed group movement patterns to investigate whether bison optimize their use of food resources. The distribution of step lengths (km) and time between two movements followed a power function, meaning that bison use a Lévy walk movement pattern. It is characterized by a high number of small movements and few long movements. Indeed, bison made a lot of small movements around the principal food sites (racks) and made longer movements to

move from one rack to another because racks were dispersed throughout the reserve. The distribution of data concerning the angles between two movements follows a parabolic curve (many values of 0° and 180°), indicating that bison perform linear movements with many u-turns. The linearity of movements is probably also related to the location of hay provision sites, with animals moving mainly from one rack to another and making very few small movements in the meadow or the forest.

Studying how bison use their habitat via the observation of herd distribution and the evaluation of impacts this species has on the environment could be key elements in the creation of measures for their protection and the improvement of the cohabitation with humans. Conflicts with human populations result in one of the greatest threats to the persistence and survival of many animal species in the wild [22, 62]. Human pressure on the natural environments pushes animals out of their territories, often resulting in damage to industrial and agricultural lands [22, 56]. The development of artificial food patches in natural habitats to keep animals away from private lands is a possible solution to reduce the conflicts between human activities and wildlife [22]. This method has been tested in South Africa to keep chacma baboons (*Papio ursinus*) away from urban areas [63]. Artificial food patches influence the ranging behaviour of species [64, 65] and are therefore attractive management tools to help prevent animal populations from leaving their natural range and dispersing [22]. Our study clearly shows that bison remain close to the racks when supplied with hay. However, supplementary feeding alone cannot represent a long-term solution, because it causes bison aggregation and leads to higher parasitic transmission, negatively affecting body condition [66, 67]. This study also reveals new elements that contribute to our understanding of space use and movement patterns in bison. Kernel estimation allows to indicate the surface needed by the population when food supply is present. Combined with other studies, these results can help to evaluate the surface necessary for a herd to live and survive without human intervention. However, as the majority of European reserves are totally fenced in, alternative solutions to decrease population size increase should be found. Our ultimate goal would be to predict all these elements to efficiently reintroduce this emblematic species in the most favourable habitats, which are now mostly anthropogenic.

Acknowledgments

The authors thank Baptiste Vivinus for his help during bison observations. C.S. gratefully acknowledges the support of the Fyssen Foundation.

Author Contributions

Conceived and designed the experiments: AR CS OP. Performed the experiments: AR. Analyzed the data: AR CS CP OP. Contributed reagents/materials/analysis tools: AR CS CP. Wrote the paper: AR CS OP. Delivered permission for bison observation: PL.

References

1. Sutherland WJ. The importance of behavioural studies in conservation biology. *Animal Behaviour*. 1998; 56: 801–809. PMID: [9790690](#)
2. Caro T, Sherman PW. Eighteen reasons animal behaviourists avoid involvement in conservation. *Animal Behaviour*. 2013; 85: 305–312.
3. Kerley GIH, Kowalczyk R, Cromsigt JPGM. Conservation implications of the refugee species concept and the European bison: king of the forest or refugee in a marginal habitat? *Ecography*. 2012; 35: 519–529.
4. Rodrigues ASL, Pilgrim JD, Lamoreux JF, Hoffmann M, Brooks TM. The value of the IUCN Red List for conservation. *Trends in Ecology & Evolution*. 2006; 21: 71–76.

5. Danell K, Bergström R, Edenius L. Effects of large mammalian browsers on architecture, biomass, and nutrients of woody plants. *Journal of Mammalogy*. 1994; 75: 833–844.
6. Kuijper DP, Jędrzejewska B, Brzeziecki B, Churski M, Jędrzejewski W, Żybura H. Fluctuating ungulate density shapes tree recruitment in natural stands of the Białowieża Primeval Forest, Poland. *Journal of Vegetation Science*. 2010; 21: 1082–1098.
7. Landman M, Kerley GI. Elephant both increase and decrease availability of browse resources for black rhinoceros. *Biotropica*. 2014; 46: 42–49.
8. Olff H, Ritchie ME. Effects of herbivores on grassland plant diversity. *Trends in Ecology & Evolution*. 1998; 13: 261–265.
9. Selva N, Jędrzejewska B, Jędrzejewski W, Wajrak A. Scavenging on European bison carcasses in Białowieża primeval forest (eastern Poland). *Ecoscience*. 2003; 10: 303–311.
10. Benecke N. The Holocene distribution of European bison: the archaeozoological record. *Antropologia-Arkeologia*. 2015; 57: 421–428.
11. Pucek Z, Belousova IP, Krasiński ZA, Krasińska M, Olech W. European bison (*Bison bonasus*): current state of the species and strategy for its conservation. Council of Europe; 2004; 82 pp.
12. Tokarska M, Pertoldi C, Kowalczyk R, Perzanowski K. Genetic status of the European bison *Bison bonasus* after extinction in the wild and subsequent recovery. *Mammal Review*. 2011; 41: 151–162.
13. Mysterud A, Bartoń KA, Jędrzejewska B, Krasiński ZA, Niedziałkowska M, Kamler JF, et al. Population ecology and conservation of endangered megafauna: the case of European bison in Białowieża Primeval Forest, Poland. *Animal Conservation*. 2007; 10: 77–87.
14. Kowalczyk R, Krasińska M, Kamiński T, Górny M, Struś P, Hofman-Kamińska E, et al. Movements of European bison (*Bison bonasus*) beyond the Białowieża Forest (NE Poland): range expansion or partial migrations? *Acta Theriologica*. 2013; 58: 391–401. PMID: [24244043](#)
15. Parnikoza I, Boreiko V, Sesin V, Kaliuzhna M. History, current state and perspectives of conservation of European bison in Ukraine. *European Bison Conservation Newsletter*. 2009; 2: 5–16.
16. Balčiauskas L. European bison (*Bison bonasus*) in Lithuania: status and possibilities of range extension. *Acta Zoologica Lituanica*. 1999; 9: 3–18.
17. Kozlo P. European bison (*Bison bonasus*) in Belarus: the state and problems of management. *European Bison Conservation Newsletter*. 2011; 4: 37–44.
18. Shakun V. European bison (*Bison bonasus*) in the central Belarus: current state and prospects of conservation of the free-ranging population “Volozhinskaya”. *European Bison Conservation Newsletter*. 2012; 5: 95–102.
19. Perzanowski K, Olech W. A future for European bison *Bison bonasus* in the Carpathian ecoregion? *Wildlife Biology*. 2007; 13: 108–112.
20. Kuemmerle T, Perzanowski K, Chaskovskyy O, Ostapowicz K, Halada L, Bashta AT, et al. European bison habitat in the Carpathian Mountains. *Biological Conservation*. 2010; 143: 908–916.
21. Ziółkowska E, Ostapowicz K, Kuemmerle T, Perzanowski K, Radeloff VC, Kozak J. Potential habitat connectivity of European bison (*Bison bonasus*) in the Carpathians. *Biological Conservation*. 2012; 146: 188–196.
22. Hofman-Kamińska E, Kowalczyk R. Farm crops depredation by European bison (*Bison bonasus*) in the vicinity of forest habitats in northeastern Poland. *Environmental Management*. 2012; 50: 530–541. doi: [10.1007/s00267-012-9913-7](#) PMID: [22842710](#)
23. Hastings A, Byers JE, Crooks JA, Cuddington K, Jones CG, Lambrinos GJ, et al. Ecosystem engineering in space and time. *Ecology Letters*. 2007; 10: 153–164. PMID: [17257103](#)
24. Merkle JA, Cherry SG, Fortin D. Bison distribution under conflicting foraging strategies: site fidelity versus energy maximization. *Ecology*. 2015; 96:1793–1801. PMID: [26378302](#)
25. Merkle JA, Sigaud M, Fortin D. To follow or not? How animals in fusion–fission societies handle conflicting information during group decision-making. *Ecology Letters*. 2015; 18: 799–806. doi: [10.1111/ele.12457](#) PMID: [26013202](#)
26. Pays O, Fortin D, Gassani J, Duchesne J. Group dynamics and landscape features constrain the exploration of herds in fusion-fission societies: the case of European roe deer. *PLoS One*. 2012; 7: e34678. doi: [10.1371/journal.pone.0034678](#) PMID: [22479652](#)
27. Conradt L, Roper TJ. Consensus decision making in animals. *Trends in Ecology & Evolution*. 2005; 20: 449–456.
28. Jacobs A. Group cohesiveness during collective movements: travelling apart together. *Behavioural Processes*. 2010; 84: 678–680. doi: [10.1016/j.beproc.2010.03.004](#) PMID: [20350590](#)
29. Sueur C, King AJ, Conradt L, Kerth G, Lusseau D, Mettke-Hofmann C, et al. Collective decision making and fission–fusion dynamics: a conceptual framework. *Oikos*. 2011; 120: 1608–1617.

30. Ruckstuhl KE, Neuhaus P. Sexual segregation in ungulates: a comparative test of three hypotheses. *Biological Reviews*. 2002; 77: 77–96. PMID: [11911375](#)
31. Krasieńska M, Krasieński ZA. Composition, group size, and spatial distribution of European bison bulls in Białowieża Forest. *Acta Theriologica*. 1995; 40: 1–21.
32. Fortin D, Fortin M-E. Group-size-dependent association between food profitability, predation risk and distribution of free-ranging bison. *Animal Behaviour*. 2009; 78: 887–892.
33. Prins HHT. *Ecology and behaviour of the African buffalo: social inequality and decision-making*. Chapman & Hall, London; 1996; 363 pp.
34. Krasieńska M, Krasieński ZA, Bunevich AN. Factors affecting the variability in home range size and distribution in European bison in the Polish and Belarussian parts of the Białowieża Forest. *Acta Theriologica*, 2000; 45: 321–334.
35. Cabon-Raczyńska KM, Krasieński Z. Behaviour and daily activity rhythm of European bison in winter. *Acta Theriologica*. 1983; 18: 273–299.
36. Viswanathan G, Afanasyev V, Buldyrev S, Murphy E, Prince P, Stanley H. Lévy flight search patterns of wandering albatrosses. *Nature*. 1996; 381: 413–415.
37. Focardi S, Montanaro P, Pecchioli E. Adaptive Lévy walks in foraging fallow deer. *PLoS One*. 2009; 4: e6587. doi: [10.1371/journal.pone.0006587](#) PMID: [19668369](#)
38. Sueur C, Briard L, Petit P. Individual analyses of Lévy walk in semi-free ranging Tonkean macaques (*Macaca tonkeana*). *PLoS One*. 2011; 6: e26788. doi: [10.1371/journal.pone.0026788](#) PMID: [22046356](#)
39. Humphries NE, Queiroz N, Dyer JRM, Pade NG, Musyl MK, Schaefer KM, et al. Environmental context explains Lévy and Brownian movement patterns of marine predators. *Nature*. 2010; 465: 1066–1069. doi: [10.1038/nature09116](#) PMID: [20531470](#)
40. Sueur C. A non-Lévy random walk in chacma baboons: what does it mean? *PloS One*. 2011; 6: e16131. doi: [10.1371/journal.pone.0016131](#) PMID: [21249200](#)
41. McHugh T. *Social behavior of the American buffalo*. University of Wisconsin, Madison; 1958.
42. Altmann J. Observational study of behavior: sampling methods. *Behaviour*. 1974; 49: 227–266. PMID: [4597405](#)
43. Ramseyer A, Boissy A, Thierry B, Dumont B. Individual and social determinants of spontaneous movements in cattle and sheep. *Animal*. 2009; 3: 1319–1326. doi: [10.1017/S1751731109004790](#) PMID: [22444909](#)
44. Holm S. A simple sequentially rejective multiple test procedure. *Scandinavian Journal of Statistics*. 1979; 65–70.
45. Fieberg J. Kernel density estimators of home range: smoothing and the autocorrelation red herring. *Ecology*. 2007; 88: 1059–1066. PMID: [17536721](#)
46. Jarman P. The social organisation of antelope in relation to their ecology. *Behaviour*. 1974; 48: 215–267.
47. Edwards AM, Phillips RA, Watkins NW, Freeman MP, Murphy EJ, Afanasye V, et al. Revisiting Lévy flight search patterns of wandering albatrosses, bumblebees and deer. *Nature*. 2007; 449: 1044–1048. PMID: [17960243](#)
48. Edwards AM. Using likelihood to test for Lévy flight search patterns and for general power-law distributions in nature. *Journal of Animal Ecology*. 2008; 77: 1212–1222. doi: [10.1111/j.1365-2656.2008.01428.x](#) PMID: [18631370](#)
49. Cabon-Raczyńska K, Krasieńska M, Krasieński ZA, Wojcik JM. Rhythm of daily activity and behavior of European bison in the Białowieża Forest in the period without snow cover. *Acta Theriologica*. 1987; 32: 335–372.
50. Robitaille J-F, Prescott J. Use of space and activity budgets in relation to age and social status in a captive herd of American bison, *Bison bison*. *Zoo Biology*. 1993; 12: 367–379.
51. Aldezabal A, Garin I, García-González R. Activity rhythms and the influence of some environmental variables on summer ungulate behaviour in Ordesa-Monte Perdido National Park. *Pirineos*. 2010; 153: 145–157.
52. Erriksson L-O, Källqvist M-L, Mossing T. Seasonal development of circadian and short-term activity in captive reindeer, *Rangifer tarandus* L. *Oecologia*. 1981; 48: 64–70.
53. Rutley BD, Hudson RJ. Activity budgets and foraging behavior of bison on seeded pastures. *Journal of Range Management Archives*. 2006; 54: 218–225.
54. Kuemmerle T, Radeloff VC, Perzanowski K, Kozlo P, Sipko T, Khoyetsky P, et al. Predicting potential European bison habitat across its former range. *Ecological Applications*. 2010; 21: 830–843.

55. Mendoza M, Palmqvist P. Hypsodonty in ungulates: an adaptation for grass consumption or for foraging in open habitat? *Journal of Zoology*. 2008; 274: 134–142.
56. Bocherens H, Hofman-Kamińska E, Drucker DG, Schmölcke U, Kowalczyk R. European Bison as a refugee species? Evidence from isotopic data on early Holocene bison and other large herbivores in northern Europe. *PLoS One*. 2015; 10: e0115090. doi: [10.1371/journal.pone.0115090](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0115090) PMID: [25671634](https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/25671634/)
57. Mooring MS, Reisig DD, Osborne ER, Kanallakan AL, Hall BM, Schaad EW, et al. Sexual segregation in bison: a test of multiple hypotheses. *Behaviour*. 2005; 142: 897–927.
58. Bowyer RT. Sexual segregation in ruminants: definitions, hypotheses, and implications for conservation and management. *Journal of Mammalogy*. 2004; 85: 1039–1052.
59. Couzin ID, Laidre ME. Fission–fusion populations. *Current Biology*. 2009; 19: 633–635.
60. Bon R, Campan R. Unexplained sexual segregation in polygamous ungulates: a defense of an ontogenetic approach. *Behavioural Processes*. 1996; 38: 131–154. PMID: [24896075](https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/24896075/)
61. Neuhaus P, Ruckstuhl KE. The link between sexual dimorphism, activity budgets, and group cohesion: the case of the plains zebra (*Equus burchelli*). *Canadian Journal of Zoology*. 2002; 80: 1437–1441.
62. Hoffman TS, O’Riain MJ. Monkey management: using spatial ecology to understand the extent and severity of human-baboon conflict in the cape peninsula, South Africa. *Ecology and Society*. 2012; 17: 13 pp.
63. Kaplan B, O’Riain MJ, Eeden R, King A. A low-cost manipulation of food resources reduces spatial overlap between baboons (*Papio ursinus*) and humans in conflict. *International Journal of Primatology*. 2011; 32: 1397–1412.
64. Fersterer P, Nolte DL, Ziegler GJ, Gossow H, Fersterer P. Effect of feeding stations on the home ranges of American black bears in western Washington. *Ursus*. 2001; 12: 51–53.
65. Sahlsten J, Bunnefeld N, Månsson J, Ericsson G, Bergström R, Dettki H. Can supplementary feeding be used to redistribute moose *Alces alces*? *Wildlife Biology*. 2010; 16: 85–92.
66. Radwan J, Demiaszkiewicz AW, Kowalczyk R, Lachowicz J, Kawałko A, Wójcik JM, et al. An evaluation of two potential risk factors, MHC diversity and host density, for infection by an invasive nematode *Ashworthius sidemi* in endangered European bison (*Bison bonasus*). *Biological Conservation*. 2010; 143: 2049–2053.
67. Pyziel AM, Kowalczyk R, Demiaszkiewicz AW. The annual cycle of shedding *Eimeria* oocysts by European bison (*Bison bonasus*) in the Białowieża Primeval Forest, Poland. *Journal of Parasitology*. 2011; 97: 737–739. doi: [10.1645/GE-2567.1](https://doi.org/10.1645/GE-2567.1) PMID: [21506851](https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/21506851/)

Thématique 2

Leadership et processus de prise de décision collective chez le bison d'Europe : vers le développement de nouvelles stratégies de gestion

Chapitre 3 : Processus de prise de décision et déplacements de groupe

Étude 3 : Ramos, A., Petit, O., Longour, P., Pasquaretta, C., Sueur, C. 2015. Collective decision making during group movements in European bison, *Bison bonasus*. *Animal Behaviour* 109, 149-160.
doi: 10.1016/j.anbehav.2015.08.016

Chapitre 4 : Leadership et implications dans la gestion des troupeaux

Étude 4 : Ramos, A., Manizan, L., Rodriguez-Gonzalez, E., Kemp, Y., Sueur, C. How can leadership processes in European bison be used to improve the management of free-roaming herds?
Submitted in European Journal of Wildlife Research.



Chapitre 3

Processus de prise de décision et déplacements de groupe

Questions

Comment les bisons prennent-ils leurs décisions et s'organisent-ils au cours des déplacements collectifs ? Quelles est l'influence de la classe d'âge et de sexe sur la propension à être leader ? Les conditions environnementales ont-elles un impact sur le succès du suivi ?

Méthodes

Les déplacements de groupe du troupeau des Monts-d'Azur (N = 43 ; France) ont été analysés. Nous avons relevé la classe d'âge et de sexe de l'initiateur et des suiveurs ainsi que l'ordre d'adhésion aux déplacements de chacun d'eux. Les comportements pré-départ ont été relevés. Avant chaque session d'observation, la présence de neige et la température environnementale ont également été notées.

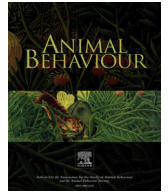
Résultats

Le leadership est distribué entre les différentes classes d'âge et de sexe, mais les femelles adultes ont une plus forte propension à initier le groupe et à être suivies. Elles se placent préférentiellement à l'avant du groupe, tandis que les mâles adultes occupent principalement les places « d'arrière garde » lors de la progression. La réussite d'un déplacement dépend aussi de la prise en compte par l'initiateur des comportements pré-départ des congénères. En particulier, le nombre de suiveurs est plus élevé si l'initiateur part dans la direction préalablement « votée » par la majorité. Le nombre de suiveurs est également plus élevé l'hiver lorsque l'habitat de destination correspond aux râteliers, alors qu'à l'arrivée du printemps, l'adhésion est plus importante lorsque le troupeau s'ébranle vers la prairie. Une température trop élevée impacte enfin négativement le nombre de suiveurs. Les individus adhèrent finalement par sous-groupes aux déplacements selon un processus mimétique.

Conclusion

Les femelles adultes, sans doute en raison de leurs grandes connaissances de l'environnement et de leurs besoins nutritionnels, sont de bien meilleurs leaders que les autres. Le succès du suivi est d'autant plus grand lorsque le choix de la majorité quant à la direction à emprunter a été pris en compte en amont du départ par l'initiateur. De plus, les déplacements comptent plus de suiveurs lorsque la destination du groupe correspond à un habitat de meilleure qualité nutritionnelle que le précédent, et lorsque la température environnementale est basse, à l'image d'autres ongulés plus habitués à vivre dans des régions caractérisées par des hivers rudes. Enfin, l'adhésion en sous-groupes des individus témoigne vraisemblablement d'un processus mimétique sélectif.





Collective decision making during group movements in European bison, *Bison bonasus*



Amandine Ramos^{a, b}, Odile Petit^{a, b}, Patrice Longour^c, Cristian Pasquaretta^{a, b},
Cédric Sueur^{a, b, *}

^a Centre National de la Recherche Scientifique, Département Ecologie, Physiologie et Ethologie, Strasbourg, France

^b Université de Strasbourg, Institut Pluridisciplinaire Hubert Curien, Strasbourg, France

^c Réserve Biologique des Monts-d'Azur, Domaine du Haut-Thorenc, Thorenc, France

ARTICLE INFO

Article history:

Received 5 March 2015

Initial acceptance 3 April 2015

Final acceptance 27 July 2015

Available online

MS. number: 15-00181R

Keywords:

collective movements

leadership

mimetism

organization

ungulates

Group coordination and the synchronization of activities are essential to maintain group cohesion during collective movements. Collective decisions arising from this synchronization are influenced by both ecological and sociodemographic factors. The spatial heterogeneity and temporal predictability of resources not only affect fission–fusion dynamics and patterns of movement, but also influence leadership processes. However, herd movements may also be affected by the propensity of certain individuals to initiate movements through individual characteristics such as sex and dominance. In this study, we examined how members of a European bison herd living in fission–fusion dynamics decide to move, and how they synchronize their nonforaging movements. Adult females appeared to initiate the majority of movements, while juveniles rarely did so. The number of followers for a collective movement was directly influenced by the sex and age of the initiator. Other factors also influenced the number of followers, such as the orientation and dispersion state of the herd. The initiator was more likely to be followed if it went in the direction indicated by the majority of individuals, suggesting a voting process. Subgroups of individuals joined movements using a mimetic process, confirming the fission–fusion dynamics of this species. The results of this study put a new slant on our understanding of the ecology and sociality of the European bison. In view of recent conservation studies suggesting that human–wildlife conflict could be avoided by controlling animal groups and particularly their leaders, our study could be an effective tool in the management of this species after reintroduction.

© 2015 The Association for the Study of Animal Behaviour. Published by Elsevier Ltd. All rights reserved.

Living in groups is known to provide a number of advantages (Alexander, 1974; Krause & Ruxton, 2002). It not only reduces the risk of predation by strengthening the dilution effect and improving collective vigilance (Pays, Fortin, Gassani, & Duchesne, 2012), but also allows individuals to exchange information about food resources such as their location (Couzin & Krause, 2003; Danchin, Giraldeau, Valone, & Wagner, 2004), and contributes to greater hunting success (Macdonald, 1983) and energy gain during movements (Portugal et al., 2014). However, group life also has disadvantages including greater competition for food (Jakob, 2004) and reproduction (Boyko, Gibson, & Lucas, 2004), a higher risk of pathogen transmission (Thompson & Lendrem, 1985) and a higher aggression rate between conspecifics (Hoogland, 1979). Several

factors such as information sharing, environmental predictability, social structure, competition for resources or the different nutritional needs of individuals result in a significant risk of group fission through numerous generated conflicts of interest (Conradt & Roper, 2005; Ruckstuhl, 2007; Sueur et al., 2011). Indeed, when a conflict of interest appears, it may be more costly for individuals to make a consensual decision and give up their own optional activity than to be separated from the group (Conradt & Roper, 2005). Group fission can therefore be viewed as an adaptive outcome. For example, feeding competition in several species increases with group size; one way to overcome this competition is to temporarily split into smaller groups (Kummer, 1971; Lehmann, Korstjens, & Dunbar, 2007a). However, animals still have to maintain social cohesion (Jacobs, Sueur, Deneubourg, & Petit, 2011) and synchronize their activities efficiently in order to continue reaping the benefits of sociality (Ramseyer, Boissy, Dumont, & Thierry, 2009). Individuals have to make a compromise between satisfying their own needs and remaining cohesive within a group of congeners

* Correspondence: C. Sueur, Département Ecologie, Physiologie et Ethologie, IPHC–UMR 7178, CNRS–UDS, 23 rue Becquerel, 67087 Strasbourg Cedex 2, France.
E-mail address: cedric.sueur@iphc.cnrs.fr (C. Sueur).

that do not all have the same needs (Conradt & Roper, 2005; King & Cowlshaw, 2009; Sueur, MacIntosh, Jacobs, Watanabe, & Petit, 2013). These compromises are particularly numerous in collective movements (Conradt & Roper, 2005). Collective movements are an ideal opportunity to observe and analyse behaviours, including the way group members communicate through visual or vocal signals to reach consensus (Bourjade & Sueur, 2010; Pyritz, King, Sueur, & Fichtel, 2011; Sueur, 2011a).

A collective movement has been described as the decision of a group of individuals to move synchronously (temporal component) in the same direction (spatial component) to maintain group cohesion (Petit & Bon, 2010). Synchrony between individuals at the time of movement varies between species. It depends on the biology of the species, and particularly on the activity rate of individuals (Conradt, 1998; Ruckstuhl & Kokko, 2002). The time lapse between two separate group movements therefore differs from one species to another (Sueur & Petit, 2008a). A collective movement is also a succession of several steps including a predeparture period, the initiation of movement and the joining and movement of all group members (King & Sueur, 2011; Petit & Bon, 2010). The predeparture period is a preparation phase in which a decision is made about the direction and/or time of departure (Bourjade & Sueur, 2010). Group members can show their motivation to move by increasing their activity or producing more vocalizations (Canada goose, *Branta canadensis*, Raveling, 1969; mountain gorilla, *Gorilla gorilla berengei*, Stewart & Harcourt, 1994). For other species such as the hamadryas baboon, *Papio hamadryas*, the African buffalo, *Syncerus caffer*, or the Tonkean macaque, *Macaca tonkeana*, 'voting behaviours' have been observed in which an individual turns its body in a particular direction to indicate its preferred choice for the upcoming movement (Kummer, 1968; Prins, 1996; Sueur, Deneubourg, & Petit, 2010a, 2010b). These three predeparture behaviours are typical of a shared consensus process that exists in almost all social species. They allow each individual to express its intention to move and to ultimately play a role in the triggering of departure (Sueur et al., 2010a, 2010b). However, some individuals are more likely to initiate a group movement or to be located at the front of the progression (Sueur, 2011a; Sueur, Deneubourg, Petit, & Couzin, 2010; Trillmich, Fichtel, & Kappeler, 2004). It is possible that these 'leaders' have specific characteristics such as a high dominance rank (rhesus macaque, *Macaca mulatta*, Sueur & Petit, 2008a; wolf, *Canis lupus*, Peterson, Jacobs, Drummer, Mech, & Smith, 2002; feral horse, *Equus ferus caballus*, Krueger, Flauger, Farmer, & Hemelrijk, 2014), a specific sex (females more than males, Bourjade & Sueur, 2010; Leca, Gunst, Thierry, & Petit, 2003; Trillmich et al., 2004) or greater age (elephants, *Loxodonta africana*, McComb et al., 2011). The initiation can also be influenced by the reproductive status of animals and their physiological needs (Conradt, 1998; Sueur, 2012; Sueur, Deneubourg, Petit, & Couzin, 2010). Thus, in the plains zebra, *Equus burchellii*, lactating females trigger the harem movement more frequently because their needs are greater than those of their congeners (Fischhoff, Sundaresan, Cordingley, & Larkin, 2007). Finally, animal personality can have an important influence on collective movements, as illustrated by an increasing number of studies in this domain (Beauchamp, 2000; King, Williams, & Mettke-Hofmann, 2015; Kurvers et al., 2009; Schuett & Dall, 2009). For example in the zebra finch, *Taeniopygia guttata*, the more active and exploratory individuals are the first to arrive at a foraging patch (Beauchamp, 2000; Schuett & Dall, 2009). In barnacle geese, *Branta leucopsis*, and stickleback fish, *Gasterosteus aculeatus*, bold individuals lead the group and arrive at the food patch more often and earlier than shy individuals (Kurvers et al., 2009; Mamuneas, Spence, Manica, & King, 2014).

How individuals join a movement can depend on mimetic processes (Sueur & Deneubourg, 2011; Sueur, Petit, & Deneubourg,

2009). Mimetism is a mechanism whereby the probability of an individual carrying out an activity increases with the number of congeners already displaying this activity (Sueur et al., 2009). One regularly observed form is anonymous mimetism, in which individuals join the movement according to the number of individuals already recruited, regardless of their identity (Camazine et al., 2001; Pillot & Deneubourg, 2010), as observed in the merino sheep, *Ovis aries* (Gautrais, Michelena, Sibbald, Bon, & Deneubourg, 2007) and the white-faced capuchin, *Cebus capucinus* (Petit, Gautrais, Leca, Theraulaz, & Deneubourg, 2009). For other species, the mimetism process is selective, i.e. the probability of an animal joining a movement depends not only on the number of individuals already moving, but also on the social relationships between them (Tonkean macaque, Sueur et al., 2009; brown lemur, *Eulemur fulvus*, Jacobs et al., 2011; chacma baboon, *Papio ursinus*, King, Sueur, Huchard, & Cowlshaw, 2011).

Consensus decision making is common across a wide range of animal species and in many different behavioural contexts (Conradt & Roper, 2005; Sumpter, Krause, James, Couzin, & Ward, 2008). It is studied to widen our understanding of group cohesion in crustaceans (Broly & Deneubourg, 2015), group navigation in birds (Flack, Biro, Guilford, & Freeman, 2015) and even decision accuracy in human groups (Clément, Wolf, Snijders, Krause, & Kurvers, 2015). It is particularly apparent during collective movements (Jakob, 2004; King & Cowlshaw, 2009; Petit & Bon, 2010; Raveling, 1969), but contradictory results are still observed regarding the mechanisms involved, and most hypotheses remain to be tested.

Previous studies in elephants show that older individuals are more likely to make ecologically relevant decisions in domains that are critical to survival (McComb, Moss, Durant, Baker, & Sayialel, 2001; McComb et al., 2011; Wittemyer, Douglas-Hamilton, & Getz, 2005). In zebra, lactation seems to be a key determinant of the leadership process (Fischhoff et al., 2007). To our knowledge, these are the few other studies to date that provide data describing the individual and social mechanisms involved in the decision-making process during collective movements in ungulates. Otherwise, the majority of studies have concerned domestic species (Krueger et al., 2014; Pillot, Gautrais, Gouello, Michelena, & Bon, 2010), or were conducted in unisex groups created specifically for the needs of an experimental project (Ramseyer, Boissy, Dumont, et al., 2009; Ramseyer, Boissy, Thierry, et al., 2009; Ramseyer, Thierry, et al., 2009). In this study we aimed to investigate the collective decision-making process in a herd of European bison by studying the initiation phase of group movements. The European bison is an undomesticated social species that lives in fission–fusion herds of about 30 individuals (Pucek, Belousova, Krasiński, Krasińska, & Olech, 2004). It is therefore an ideal subject of study for collective movements. Moreover, behavioural data describing possible links between group movement patterns of the European bison and its ecology are still too scarce to permit the reintroduction and conservation of this species in Europe without resulting in conflicts with humans and their activities. In this context, it is essential to broaden our knowledge of the individual, social and environmental mechanisms involved in bison movements through the analysis of the leadership process, and more specifically the age–sex category of the initiator, the joining of group members, the organization of individuals during the progression and the influence of environmental conditions on group movements.

Studies carried out in zebu, *Bos indicus* (Reinhardt & Reinhardt, 1981), cattle, *Bos taurus* (Dumont & Boissy, 2000) and the American bison, *Bison bison* (McHugh, 1958), found that there was no exclusive leader, but that some adult females often initiated movement and were part of the group leading the movement. Accordingly, we can hypothesize that leadership in the European bison should be shared among group members (i.e. different age–sex classes of

individuals could initiate), with adult females expected to show a higher propensity to initiate movements and/or be followed by more individuals. We can also consider that some individuals are likely to display predeparture behaviours that indicate their motivation to move by either facing in a certain direction, i.e. the direction that may be chosen by the majority for the future group movement ('voting behaviour'), or increasing their activity as previously described for other ungulate species (Prins, 1996; Ramseyer, Boissy, Dumont, et al., 2009; Ramseyer, Boissy, Thierry, et al., 2009; Ramseyer, Thierry, et al., 2009). We expected the initiation to be more successful (in terms of the number of followers) when the activity of the group members increases just before departure and if the chosen direction is that chosen by the majority of individuals.

The order of individuals within the progression is as important as initiation in decision making and group living. The position of individuals within a movement may be defined by a specific organization, with juveniles often located in the centre of the group (Sueur & Petit, 2008b; Sueur et al., 2010a). Many authors consider this to be a more efficient strategy for protecting the young from predators, as individuals placed at the front or at the periphery of the group are those most exposed to danger (Bumann, Krause, & Rubenstein, 1997). Predation seems to slightly constrain bison populations (Jędrzejewski, Jędrzejewska, Okarma, & Ruprecht, 1992), so we expected the order of individuals to be organized according to their different nutritional needs (Sueur, Deneubourg, Petit, Couzin, 2010), with the individuals with the highest nutritional needs (water, food, etc.) located at the front or at the back of the progression, depending on which of their needs is predominant at the time of the movement. For example, if the herd is at a waterhole, some individuals might want to move to another location in order to eat grass or a specific plant, but other individuals might still want to drink. This explains how two different classes of individuals can be found at the front and at the end of the movement, depending on their nutritional needs at the time of departure. These classes might be composed of males or pregnant females, as they seem to have different but very high nutritional needs (Sueur, Deneubourg, Petit, & Couzin, 2010).

Apart from the influence of social and individual characteristics on collective movements, it is essential to pinpoint the influence of the ecological factors on the initiation phase and its success. Indeed, coordination processes and interindividual conflicts among group members vary according to seasonal conditions, resource availability or predation risk (Pyritz et al., 2011). We therefore hypothesized that environmental factors such as temperature, snow cover presence and habitat type could influence the following of group movements.

METHODS

Ethical Note

The Reserve Biologique des Monts-d'Azur has an agreement to keep and breed European bison (certificate number: FR 00004165). This study involved the observation of animals without any handling or invasive experiments. Our study was approved by our institution (Institut Pluridisciplinaire Hubert Curien), was carried out in full accordance with its ethical guidelines and complies with European animal welfare legislation. Every effort was made to ensure the welfare of the animals and minimize disturbance by researchers present in the field.

Study Area

The study of European bison was carried out at the Reserve Biologique des Monts-d'Azur, located at the Domaine du Haut-

Thorenc (43°48'20"N, 6°50'43"W), from February to April 2013. This 700 ha nature reserve is located in the Alpes-Maritimes region of France and comprises six different habitats: meadow (characterized by a mainly herbaceous vegetation, dominated by grasses), wet meadow (grassed area flooded for part of the year), limestone grassland (composed of herbaceous perennial plants growing on a calcareous soil), pine forest (mainly composed of Scots pine, *Pinus sylvestris*), a boxwood, *Buxus sempervirens*, area and water bodies (including an artificial lake). The reserve is naturally contained by the Parc Naturel Régional du Verdon (Exalto, 2011). Although there is no recognized predator in the Reserve Biologique des Monts-d'Azur, wolf tracks have been observed twice along its boundaries (P. Longour, personal observation) and wolves have been observed in the Mercantour mountains, less than 2 h from the nature reserve where our study was carried out (Marucco, 2011).

Study Subjects

The herd of bison living in the Reserve Biologique des Monts-d'Azur at the time of our study consisted of 43 individuals, including three adult males aged 6–9 years, 13 subadult males aged 1–4 years (one of which died in March 2013), 10 adult females aged 7–13 years and eight subadult females aged 1–4 years. The herd also included nine juveniles aged approximately 1 year (three males and six females). Bison spend most of their time in subgroups of about 30 individuals (Ramos, Petit, Longour, Pasquaretta, & Sueur, 2015). They form mixed-sex groups (adult females with their young and some subadult males) and small groups of males that often formed separately from the rest of the herd (Pucek et al., 2004; Ramos et al., 2015). Bison were brought to the reserve in 2005 and 2006 after rigorous selection by the coordinator of the European Breeding Programme for European Bison. The group size and sex ratio are similar to those found in natural groups (Pucek et al., 2004). During the winter (November 2012 to April 2013), 10 racks were set up as artificial foraging areas for animals. They were located along the edge of the pine forest from east to west, and were refilled twice per week (two hay bales per rack). For the needs of the study, the rack areas were considered as a habitat type in the same way as the six other habitats described above.

Data Collection

Throughout the study period (February–April 2013), we observed the bison herd for approximately 4 h per day, from 1000 to 1200 hours and from 1600 to 1800 hours. The observer (A.R.) was approximately 20–25 m from the animals. These bison are habituated to human presence as visitors are allowed to walk in the reserve during the summer. We observed the bison at sufficient distance to avoid setting off stress behaviours (McHugh, 1958) and ensure that the observer's presence did not interfere with their natural behaviours and their welfare.

Before each observation session, the outdoor temperature (°C) was measured using the built-in thermometer of a DC360BL digital compass. The average thickness of the layer of snow on the ground (cm) was also measured. All behavioural data were collected using CyberTracker 3.0 software (CyberTracker Conservation, Bellville, SA; <http://www.cybertracker.org/>) installed on a Personal Digital Assistant Trimble Juno 3B.

To understand the collective movement process and identify potential leaders, we recorded group movements using the continuous sampling method (dependent behavioural sampling, Altmann, 1974). The initiation of movement was defined as the departure of an individual (the initiator) in a constant direction (i.e. without turning more than 45°) for at least 20 steps without stopping, with its head horizontal (i.e. without grazing). Movement

with the head in this position has been proved to be a behavioural cue showing intention to change location or to initiate movements (Bourjade, Thierry, Maumy, & Petit, 2009; Ramseyer, Boissy, Dumont, et al., 2009; Ramseyer, Boissy, Thierry, et al., 2009; Ramseyer, Thierry, et al., 2009). Moreover, foraging movements are difficult to analyse, and possible leadership or movement organization are difficult to assess. This is why we chose to focus solely on movements with a specific aim to move from one location to another.

Every individual moving in the same direction as the initiator within 15 min of its departure, taking at least 20 steps without stopping, was considered a follower. This time window was determined by the mean latency separating the joining of two direct followers. An initiation was considered to be successful when at least one bison followed the initiator. If no group member followed the movement within 15 min, the initiation was considered to have failed. This criterion was calculated using preliminary observation data, and is identical to that used in previous studies in ungulates (Bourjade et al., 2009; Ramseyer, Boissy, Dumont, et al., 2009; Ramseyer, Boissy, Thierry, et al., 2009; Ramseyer, Thierry, et al., 2009; Sueur, 2011a). Since bison were not individually recognizable, five categories of individuals were defined by age and sex: adult males, subadult males, adult females, subadult females and juveniles. The order of individuals at the time of departure was noted as follows: rank 1 was assigned to the initiator, rank 2 to the first follower, rank 3 to the second follower and so on. When two individuals joined the movement at the same time, they were assigned the same rank. The joining rank, time of departure and age–sex category were recorded for each bison. The direction in which the initiator was facing at the time of departure (i.e. the direction in which the initiator was moving) was also recorded (using eight cardinal points).

Finally, we determined the dispersion state of the herd and the number of active individuals (moving, foraging and in social interaction) every 10 min (instantaneous sampling method, Altmann, 1974). The bison were considered to be grouped when all individuals were less than 5 m from at least one other individual and dispersed when two-thirds of the individuals were more than 5 m from each other. When the distance between subgroups of individuals was over 5 m (but individuals within subgroups were not more than 5 m apart), the herd was considered to be sub-grouped. If the dispersion state did not correspond to one of these three states, the herd state was considered as Nondefined. A criterion of 3 m has been used for sheep in previous studies (Haddadi et al., 2011). The value of 5 m for bison seems to be a good dispersion criterion, as it has already been used in other ungulate species such as cattle (Ramseyer, Boissy, Thierry, et al., 2009). This value is an estimation based on European bison body length (Pucek et al., 2004).

Every 10 min, we also recorded the direction in which the majority of the herd was facing (two-thirds of individuals, using eight cardinal points). An orientation index was then calculated: its value was 1 when the majority of individuals were facing in the same direction as the initiator just before departure and 0 when the majority of individuals did not face in the same direction as the initiator. We defined the departure and arrival areas as sites in which all animals stopped moving and started a new activity such as foraging, resting, etc. When an initiation occurred, scan sampling was stopped to record data related to the group movement in progress. In this way, when a group movement occurred we could consult data from instantaneous sampling prior to the departure to obtain information about the dispersion state of the herd, its orientation and the proportion of active individuals just before departure took place.

Statistical Analysis

We considered each initiation as an independent event with no pseudoreplication issue, as each initiation is made up of different independent variables, of which individual identity is just one. This prerequisite is commonly used and accepted in the study of collective movements (Bourjade & Sueur, 2010; Bourjade et al., 2009; Ramseyer, Boissy, Dumont, et al., 2009; Ramseyer, Boissy, Thierry, et al., 2009; Sueur & Petit, 2008a).

We applied a chi-square test of homogeneity to compare the likelihood of successful initiations and the likelihood of leadership success among the different categories of age and sex. The likelihood of successful initiations was obtained by dividing the number of successful initiations per category by the total number of initiations across all categories. However, this likelihood does not reflect the probability of a category initiating according to the number of individuals per category. The likelihood of leadership success for each category was calculated by dividing the previously determined likelihood by the proportion of individuals in each age–sex category, then dividing each resulting corrected frequency by the sum of all corrected frequencies. We obtained a likelihood of leadership success ranging from 0 to 1, where 0 indicates that the age–sex categories were never leaders, while 1 indicates individuals that always led the group. The same calculations were made for failed initiations.

We applied a chi-square test to test for homogeneous aggregations between the initiator and the first follower for any age and sex association.

We then analysed the distribution of the number of followers per collective movement via survival analysis, followed by an estimation curve test. This test determines whether the group/population (in this case, the herd) is cohesive or forms subgroups when moving (Sueur, 2011a; Sueur et al., 2010b). A generalized linear model (GLM) was used to determine whether the number of followers (response variable) was influenced by one or more fixed factors (age and sex of the initiator, herd dispersion state before departure, direction in which the initiator was facing compared with that of the herd majority, proportion of active individuals before departure, characteristics of the arrival area, temperature and snow cover). We also tested the interactions between age and sex and between arrival site type and presence of snow. Indeed, although the occurrence of these interactions appeared evident, young males may not have the same effect on the number of followers as adult males, and animals are not expected to frequent habitats in the same way in the presence and absence of snow. Because the number of followers is expressed by a discrete measure, we used a GLM with Poisson distribution for errors (Bartoń, 2009; Burnham & Anderson, 2002). We tested the full model against a null model comprising only the offset term.

We studied individual latencies for joining group movements (i.e. the joining latency of a follower j is the time between the departure of follower j and the departure of the previous follower $j-1$) by performing a survival analysis and a curve estimation test. A linear distribution of the survival curve means that the probability of an individual joining the movement is dependent on time, while a power or exponential distribution means that this probability is not dependent on time but rather on the number of individuals that have already joined the movement (mimetism, Sueur et al., 2009). A power curve is also characteristic of joining in subgroups (Sueur & Deneubourg, 2011). In addition, we used a curve estimation test to analyse the distribution of mean joining latencies according to the rank of followers. A parabolic curve of this distribution confirms a mimetic phenomenon on joining movements (Sueur & Deneubourg, 2011).

Finally, we analysed the order of individuals at departure to determine whether certain age–sex categories occupy a specific position in group movement. We calculated the average order of individuals by dividing the frequency at which each age–sex category was observed for each rank by the numbers of movements in each rank. We then divided this frequency by the number of individuals in each age–sex category to obtain a proportion ranging from 0 to 1. Finally, we evaluated the homogeneity of the distributions obtained using a Kolmogorov–Smirnov test followed by a polynomial curve estimation test. The polynomial curve of degree 1 is linear, indicating a change between the beginning and end of the progression. The polynomial curve of degree 2 is a square function, meaning that the middle of the progression is different from the beginning and end of the progression. The polynomial curve of degree 3 is cubic, showing that the beginning of the progression is different from the middle of the progression, and that both are different from the end. Only the best-fitting function was retained to explain the observed distribution (based on R^2 values, which are adjusted according to the number of free parameters; Lehmann, Korstjens, & Dunbar, 2007b; Zou, Tuncali, & Silverman, 2003). All statistical analyses were conducted using R version 3.0.1 (R Foundation for Statistical Computing, 2013; <http://www.r-project.org/>), with significance level set at $\alpha = 0.05$.

RESULTS

Initiations of Movements

The frequency of successful initiations was not equally distributed across the different categories of age and sex (relative frequency: $\chi^2_4 = 62.239$, $P < 0.0001$; leadership likelihood: $\chi^2_4 = 27.294$, $P < 0.0001$; Table 1). Adult females were the most successful initiators of movements, illustrated by the highest likelihood across all categories (30%; number of successful initiations per category/total number of initiations) and the highest likelihood of leadership successes (26%; likelihood/proportion of individuals in each category). Conversely, juveniles were the least successful initiators of movements (2.9%; Table 1).

The significant differences in failed initiations between the different age–sex categories (relative frequency for failed initiations: $\chi^2_4 = 25.111$, $P < 0.0001$) were no longer significant after correcting the frequencies by the proportion of individuals in each age–sex category (likelihood of leadership for failed initiations: $\chi^2_4 = 8.667$, $P = 0.07$).

Number of Followers and Joining Process

Kolmogorov–Smirnov testing revealed a nonhomogeneous distribution of the number of followers during movements ($Z = 4.793$, $N = 125$, $P < 0.0001$). Survival analysis confirmed the previous results: the cumulative distribution followed a power function ($R^2 = 0.751$, $F_{1,38} = 108.653$, $P = 0.0005$, $y = 3.1961x^{-1.335}$,

Akaike's information criterion, $AIC_{\text{power}} < AIC_{\text{exponential}} < AIC_{\text{linear}}$). The majority of movements involved a small number of participants, while collective movements involving a large number of followers were rare (Fig. 1). No movement involved all group members. We observed both age and sex homophily (the tendency of individuals to associate and bond with similar individuals) between the initiator and the first follower, and found that the first follower often belonged to the same age and sex category as the initiator (chi-square test: age: $\chi^2_2 = 7.951$, $P = 0.019$; sex: $\chi^2_1 = 13.276$, $P < 0.0001$). However, when a juvenile initiated a movement, it was usually followed by an adult, which was generally its mother.

The characteristics of the initiator influenced the total number of followers (Table 2). The GLM showed that the number of followers was higher when the initiator was a female (Table 2, Fig. 2a). The age of the initiator affected the number of subsequent followers, with juveniles being followed more than adults (Table 2, Fig. 2b). However, testing the interaction between age and sex on the number of followers showed that the age effect was principally true of males: juveniles and subadult males had more followers than adult males, but the same phenomenon was not observed in females (Table 2). Adult males had the fewest followers.

The spatial organization of the herd before a movement seemed to influence the number of followers (Table 2). The average number of followers was higher when individuals were grouped before departure than when they were in subgroups or dispersed (Table 2, Fig. 3a) and when the initiator faced in the same direction as the majority of the herd (Table 2, Fig. 3b). The proportion of active individuals before departure did not influence the number of followers. The model showed that the characteristics of the arrival area were an important factor determining the number of followers, as shown by the higher number of followers when the initiator moved towards the two meadow categories than when it headed towards the racks (Table 2; see Study area for types of habitat). The number of followers did not seem to be influenced by the presence of snow cover (Table 2). However, the interaction between this environmental factor and the characteristics of the arrival site did appear to have an influence: when it was snowing, the number of followers was lower in movements towards the wet meadow than in movements towards the racks (Table 2). Finally, the number of followers was negatively influenced by temperature (Table 2).

As far as the joining process is concerned, the survival analysis of joining latencies showed that the distribution followed a power law rather than an exponential or a linear one ($R^2_{\text{power}} = 0.86$, $R^2_{\text{exponential}} = 0.94$, $R^2_{\text{linear}} = 0.43$; $AIC_{\text{power}} < AIC_{\text{exponential}} < AIC_{\text{linear}}$). This means that the probability of joining the movement was constant per unit of time, and that joining mainly involved subgroups of individuals (Fig. 4a; Sueur & Deneubourg, 2011). The distribution of joining latencies according to the rank of followers followed a parabolic curve ($R^2 = 0.873$, $F_{1,9} = 13.819$, $P = 0.004$, $y = 0.1793x^2 - 5.5791x + 97.799$), highlighting a mimetic joining process (Fig. 4b; Sueur & Deneubourg, 2011).

Table 1

Number of individuals, number of successful and failed initiations, likelihood of successful initiations and likelihood of leadership success per age–sex category in a herd of European bison

Category	Individual	Success	Failure	Likelihood of successful initiations	Likelihood of leadership success
Adult ♀	10	41	17	0.299	0.257
Adult ♂	3	9	4	0.066	0.188
Subadult ♀	8	6	6	0.044	0.047
Subadult ♂	13	32	17	0.234	0.154
Juvenile	9	4	1	0.029	0.028

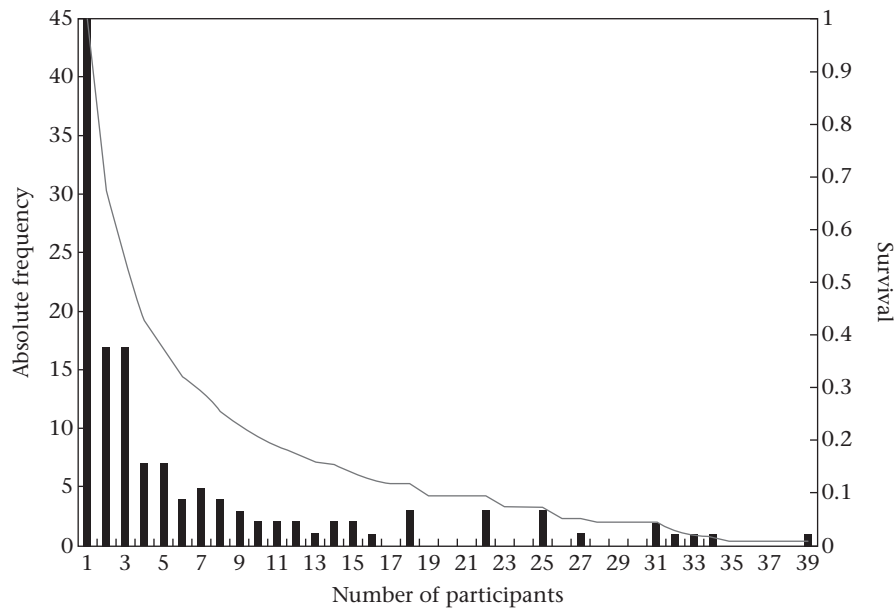


Figure 1. Distribution of movements according to the number of participants (initiator + followers) in a herd of European bison: absolute frequency (black bars) and survival analysis (grey curve).

Table 2

Result of the GLM concerning the influence of sociodemographic and environmental factors on the number of followers

	Estimate	SE	z	P
(Intercept)	0.755	0.288	2.625	<0.0001
Sex [Male>Female]	-1.313	0.194	-6.760	<0.0001
Age [Juvenile>Adult]	0.858	0.245	3.506	<0.0001
Age [Subadult>Adult]	0.150	0.179	0.841	0.400
State [Grouped>Dispersed]	1.052	0.153	6.859	<0.0001
State [Subgrouped>Dispersed]	0.725	0.155	4.671	<0.0001
Orientation index	0.937	0.103	9.131	<0.0001
Activity	-0.220	0.171	-1.283	0.199
Arrival site [Meadow>Rack]	0.952	0.165	5.781	<0.0001
Arrival site [Pine forest>Rack]	-0.771	0.523	-1.475	0.140
Arrival site [Wet meadow>Rack]	2.009	0.248	8.095	<0.0001
Temperature	-0.030	0.009	-3.329	<0.0001
Snow cover	0.047	0.199	0.235	0.814
Age [Juvenile>Adult]: Sex [Male>Female]	0.963	0.369	2.613	<0.01
Age [Subadult>Adult]: Sex [Male>Female]	0.679	0.261	2.598	<0.01
Arrival site [Meadow>Rack]: Snow cover	0.164	0.224	0.736	0.461
Arrival site [Pine forest>Rack]: Snow cover	-0.631	0.678	-0.932	0.352
Arrival site [Wet meadow>Rack]: Snow cover	-0.984	0.424	-2.319	<0.05

Significant *P* values are in bold.

Progression Order

The distribution of rank followers was statistically uniform for adult females (Kolmogorov–Smirnov test: $Z = 1.281$, $P = 0.075$) and followed a cubic function (Table 3, Fig. 5a). For adult males, the distribution of relative frequencies according to rank in progression was not uniform (Kolmogorov–Smirnov test: $Z = 5.330$, $P < 0.0001$) and also followed a cubic function (Table 3, Fig. 5b). Adult females were mainly located at the head of the progression, while adult males were usually observed at the rear. The distribution of frequencies according to rank in progression was not homogeneous for subadult individuals (Kolmogorov–Smirnov test: $Z > 3.093$, $P < 0.0001$) and the trend line did not follow any particular function (Table 3, Fig. 5c, d). Finally, the distribution of frequencies according to rank in progression was also not homogeneous for juveniles (Kolmogorov–Smirnov test: $Z = 2.306$, $P < 0.0001$) and did not follow any particular function (Table 3, Fig. 5e).

DISCUSSION

This is the first empirical study to examine the process of collective decisions during group movements in a herd of European bison. As we hypothesized, we found that adult females were more likely to initiate a collective movement than the other categories. Nevertheless, leadership was shared between all age–sex categories, meaning that all individuals have the potential to initiate a movement (Conradt & Roper, 2005; Leca et al., 2003). McHugh's study (1958) on the American bison appears to confirm these hypotheses, demonstrating that although there was no exclusive leader in the herd, females were responsible for the majority of initiations. The literature therefore seems to confirm the importance of adult females in the leadership process in ungulates (Bourjade & Sueur, 2010; Fischhoff et al., 2007; Ihl & Bowyer, 2011; Prins, 1996). The propensity of adult females to lead the group may be explained by several different factors such as their physiological needs (Sueur, Deneubourg, Petit, & Couzin, 2010), as seen in the

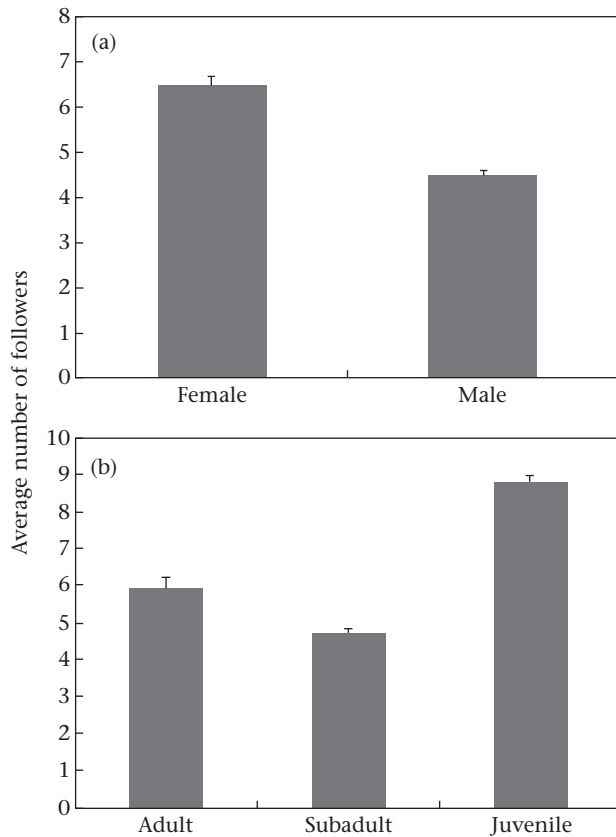


Figure 2. Average number of followers + SE in a herd of European bison according to (a) sex of the initiator (female, male) and (b) age of the initiator (adult, subadult, juvenile).

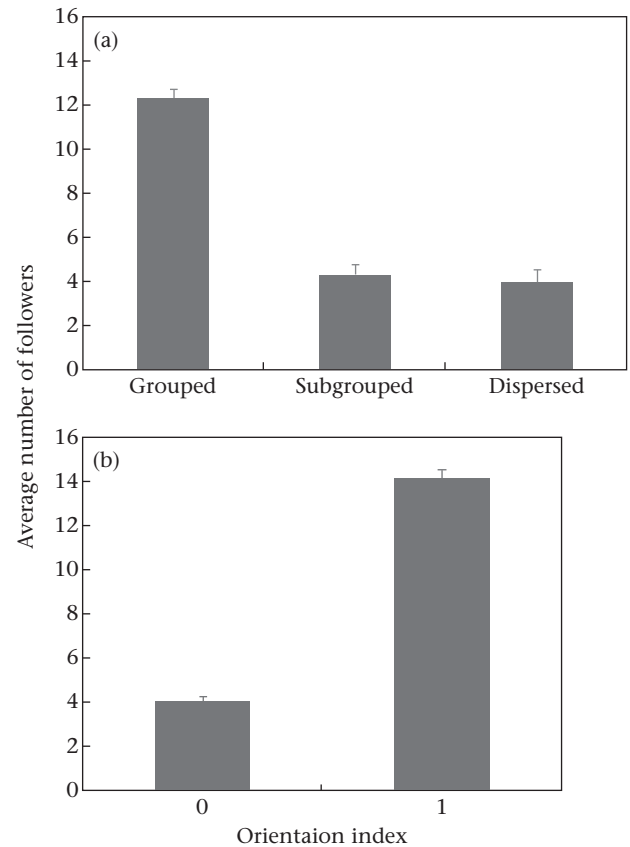


Figure 3. (a) Influence of herd dispersion before departure and (b) influence of initiator orientation compared with that of the majority of the herd (0: no particular direction; 1: same direction as the majority of the herd) on the number of followers + SE.

plains zebra, in which lactating females are often at the head of the harem (Fischhoff et al., 2007), or the fact that they are old enough to have experience of the environment, as seen in elephant matriarchs (McComb et al., 2011). Experience and personal knowledge are important factors influencing the selection of food patches in American bison (Merkle, Fortin, & Morales, 2014) and are likely to influence leadership in this genus and in many other species (Leca et al., 2003; Merkle, Sigaud, & Fortin, 2015). If a conflict of interest occurs, an individual would be more confident to leave its group for a previous patch if it associates this area with a positive experience and if the foraging patch is located in a familiar area. These individuals would therefore be more likely to be followed by others (Merkle et al., 2015). Finally, an alternative explanation for adult female leadership might be found in the personality differences between individuals of the same group. This is illustrated by Conradt, Krause, Couzin, and Roper (2009), who showed that the most socially independent individuals had a higher tendency to lead their group. Other studies in horses showed that spontaneous movements were often initiated by the most nervous mares or by the boldest individuals in a group (Berger, 1977; Briard, Dorn, & Petit, 2015).

This study showed that the majority of collective movements involved a small number of participants. Bison form subgroups when moving and never move as an entire group. This picture is coherent with the 'fission–fusion' dynamics of the species (Aureli et al., 2008). Group fission is also observed in 54% of movements in domestic horses (Bourjade & Sueur, 2010). Similarly, in cattle species, only 39% of movements concern the entire herd (Ramseyer, Boissy, Dumont, et al., 2009). Sueur et al. (2011) suggested that the probability of fission mainly depends on two factors: the variability

and the predictability of temporal and spatial resources. In bison, the low cohesion of the herd could be related to the presence of numerous small but well-provisioned patches of food, i.e. the racks, and the absence of predators, allowing small groups of individuals to meet their nutritional needs without the risk of being attacked. The influence of predation pressure on the behaviour of potential prey is illustrated by the reintroduction of wolves in Yellowstone National Park, which had a direct impact on the foraging and movement patterns of elk, *Cervus canadensis*, populations (Ripple & Beschta, 2004).

We demonstrated an age and sex homophily between the initiator and the first follower, showing sex and age segregation in this species. Segregation was also confirmed by the order of individuals during collective movements since adult females, adult males and juveniles did not seem to occupy the same progression ranks. Preferences for the same sex can, therefore, affect fission probability and subgroup structure, as observed in many sexually dimorphic ungulates (Ruckstuhl, 2007; Ruckstuhl & Kokko, 2002). This association between individuals of the same age and sex might also be explained by similar foraging selection and energetic requirements or similar predator avoidance behaviour, which would minimize the costs of synchrony (Ruckstuhl, 2007; Ruckstuhl & Neuhaus, 2000). Bison subgroups also seem to be kin related, as the first individual to follow the few movements initiated by a juvenile was generally an adult and was likely to be the initiator's mother. This probably explains why juveniles had a high number of followers. Similar findings in zebu showed that the adult progeny of cows continued to walk close to their mothers during movement (Reinhardt & Reinhardt, 1981). Even after weaning, proximity to kin

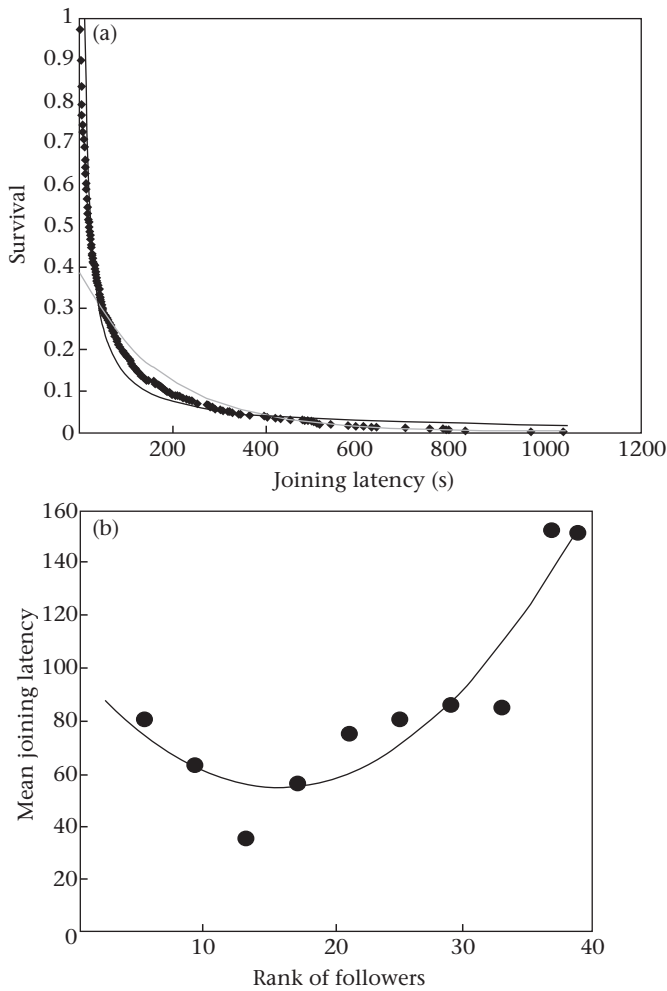


Figure 4. Distribution of departure latencies. (a) Survival analysis of joining latencies and (b) mean joining latency according to the rank of followers. The dots represent the observed data and the continuous line shows the relationship between the two variables; it follows a power function (in black, grey line is exponential) for (a) and a parabolic function for (b).

provides offspring with better protection against predators (Green, Griswold, & Rothstein, 1989), reduces aggression by congeners and improves foraging efficiency (L'heureux, Lucherini, Festa-Bianchet, & Jorgenson, 1995). Moreover, young females that remain close to their mothers have the opportunity to learn characteristics associated with group movements and thus become future leaders (Klein, 1999). However, for some ungulate species these post-weaning associations between mothers and their young are less

pronounced. This is probably because the consequent foraging competition may be detrimental to either the mother or her offspring (Green et al., 1989; L'heureux et al., 1995).

The number of followers seems to be influenced by socio-demographic and ecological variables. The sex and age of the initiator particularly influenced the number of followers. The number of followers was higher if the initiator was a female. This has also been observed in other species. Female muskoxen, *Ovibos moschatus*, are more likely to be followed by other group members than male congeners, because, according to Ihl and Bowyer (2011), they are always followed by at least their young. In our study, juveniles were followed by more individuals than adults, but this is probably because they were directly followed by their mothers, resulting in the cascade-type dynamic observed in the mimetic process.

The direction in which the initiator was facing before departure in relation to that of the herd appeared to play a role in the success of the movement: if the majority of individuals faced in the same direction as the initiator, the number of followers was higher. This has been observed in sheep and domestic cattle (Ramseyer, Boissy, Dumont, et al., 2009; Ramseyer, Boissy, Thierry, et al., 2009), in hamadryas baboons (Kummer, 1968) and in the African buffalo (Prins, 1996) and might suggest a voting process to decide where and when to go (Sueur et al., 2010b). The initiator might choose the direction proposed by the majority of individuals through pre-departure intention movements (Conradt & Roper, 2005; Sueur et al., 2010b). The dispersion of the herd also influenced the number of followers, as more individuals joined a movement if the bison were grouped before departure. In sheep and cattle, a short inter-individual distance between animals also increases the recruitment of congeners (Ramseyer, Boissy, Dumont, et al., 2009; Ramseyer, Boissy, Thierry, et al., 2009); the presence of close partners allows better communication, guaranteeing the maintenance of group coordination. This hypothesis was also proposed by Sueur et al. (2011) to explain fission–fusion dynamics. However, our results for bison show that the proportion of active individuals did not influence the number of followers, meaning that the motivation to move does not appear to be expressed by an increase in their activity before departure. This contradicts several studies showing that an increase in group activity before movement has a positive influence on the number of followers (Canada geese, Raveling, 1969; sheep, Ramseyer, Boissy, Dumont, et al., 2009; domestic cattle, Ramseyer, Boissy, Thierry, et al., 2009).

We showed that the number of followers was higher when the initiator moved towards the two meadow categories than towards the racks or the pine forest. Bison seemed to join movements towards higher quality habitats (meadow and wet meadow) more readily than those involving lower quality habitats (pine forest). Bison group movements are greater in the early spring, when individuals move into meadows where food resources become more

Table 3
Curve estimations of the distribution of individual frequency per rank in the progression for each age–sex category

Category	Function	R^2	F	P	Equation
Adult female	Linear	0.173	7.733	0.008	$-0.005x+0.311$
	Cubic	0.322	5.548	0.003	$-4E-06x^3+0.0002x^2-0.0027x+0.0345$
Adult male	Linear	0.092	3.751	0.060	$0.006x-0.053$
	Cubic	0.326	5.636	0.003	$2E-05x^3-0.0008x^2+0.0097x-0.0117$
Subadult female	Linear	0.003	0.115	0.736	$0.001x+0.136$
	Cubic	0.042	0.506	0.681	$-3E-06x^3+0.0001x^2-0.0011x+0.0169$
Subadult male	Linear	0.042	2.212	0.212	$-0.004x+0.320$
	Cubic	0.112	0.237	0.237	$1E-06x^3-5E-05x^2-0.0003x+0.0292$
Juvenile	Linear	0.008	0.312	0.580	$0.002x+0.287$
	Cubic	0.100	1.294	0.292	$-2E-06x^3+4E-05x^2+0.0012x+0.0195$

Results in bold indicate the best-fitted function explaining the distribution.

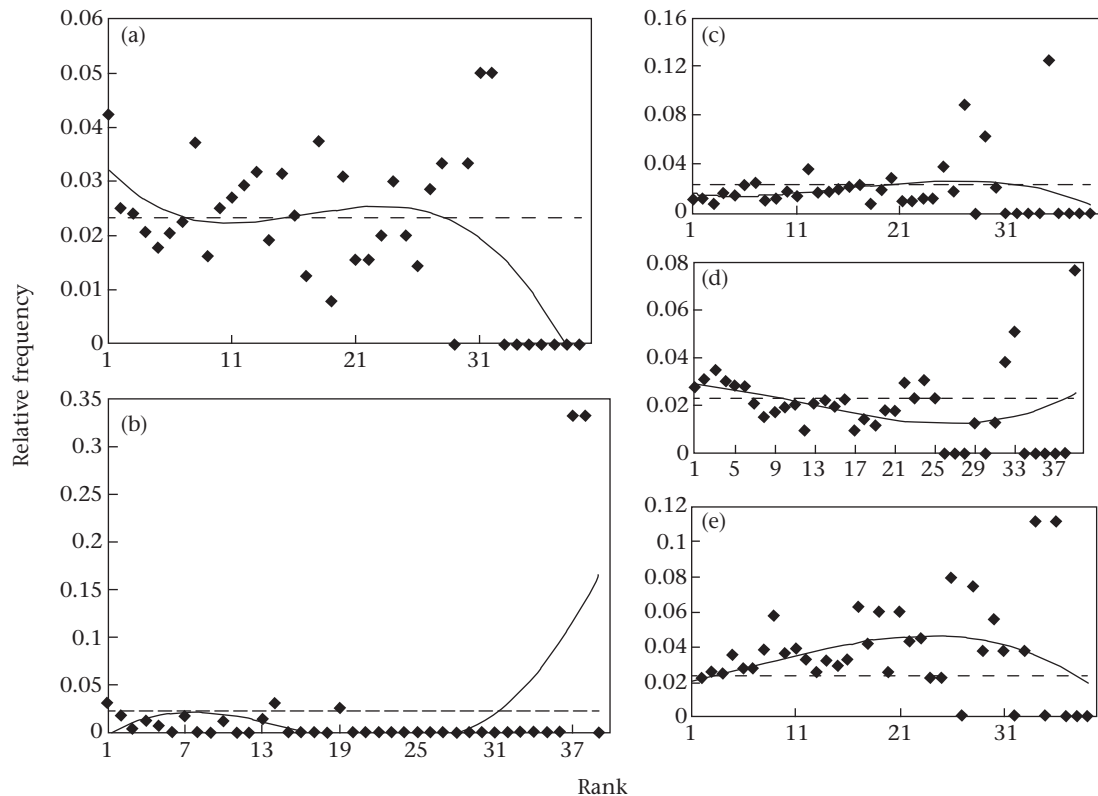


Figure 5. Likelihood of observations by age and sex category according to the rank during progression of a European bison herd for (a) adult females, (b) adult males, (c) subadult females, (d) subadult males and (e) juveniles. Lozenges represent the observed data, the continuous line shows the relationship between the two variables and the dashed line indicates the distribution of the frequencies under the hypothesis that there is no specific order during progression (uniform distribution). Uniform distribution was calculated under the hypothesis that each individual of each category has the same probability of being observed at each progression rank.

abundant and accessible (P. Longour, personal observation). In particular, open areas may be more attractive to bison because the meadows and glades provide much more food and higher quality forage than the forest herb layer (Kazmin, Arbuzova, & Zembatova, 1992; Pucek et al., 2004). Wood bison, *Bison bison athabasca*, have also been observed to prefer wet and mesic meadows during the spring and summer, because these habitats provide more available crude protein than the forest (Larter & Gates, 1991). Moreover, when resources become abundant, the decrease in competition between individuals reinforces group cohesion (Cheney, 1992). Another hypothesis could be the increased predation risk in more open habitats, which generates stronger vigilance and thus a stronger cohesion during group movements (Janson & Goldsmith, 1995).

The number of followers did not seem to be influenced by the presence of snow cover. However, during snowfall, more bison moved towards the racks than towards the wet meadow. According to McHugh (1958), bison show a distinct aversion to travelling through deep snow, which is often far more widespread in open areas than in areas protected by a vegetative cover. Moreover, the feeding supplements for bison during winter reduced their natural food-searching behaviour and thus also their movements within the meadow habitat (Caboń-Raczyńska, Krasieńska, & Krasieński, 1983). Finally, temperature negatively impacted the number of followers. A similar result has been found for the moose, *Alces alces gigas*, for which an excessively high temperature leads to a decrease in general activity (Gillingham & Klein, 1992). Like moose, bison appear to be better suited to the cold than to heat (Christopherson, Hudson, & Christophersen, 1979; Renecker & Hudson, 1986).

The power (Fig. 4a) and parabolic (Fig. 4b) distributions of joining show that the probability of joining a movement depended

on the number of individuals already moving; the joining process occurred in subgroups, according to a mimetic process (Sueur & Deneubourg, 2011). Indeed, if individuals were not influenced by their peers or if the probability of joining the movement only depended on the movement of the initiator, the distribution of latencies would follow a more linear function (Jacobs et al., 2011; Sueur & Deneubourg, 2011). In the European bison, it would be interesting to know whether the joining process is anonymous or selective (Jacobs et al., 2011; Sueur et al., 2009). This would require the ability to recognize not only individuals, but also the social and affiliative relations between them. However, sexual segregation and joining in subgroups rather suggest that this mimetism is selective, as shown in the chacma baboon (Sueur, 2011a).

Finally, we analysed the position of each age–sex category in the progression. Adult females were preferentially located at the front of the group during collective movements, while adult males were more often observed at the back. A similar organization is described in several wild ungulates (Fischhoff et al., 2007; Prins, 1996). Bumann et al. (1997) suggested that being placed first would enable an individual to be the first to access resources. This would explain why lactating females or dominant males are more often located at the front of the group in many species (Fischhoff et al., 2007; Sueur, 2011a): their nutritional needs are higher than those of their congeners. In our case, the study period (February–April) covers the gestation and lactation period of the female European bison (Pucek et al., 2004), so this nutritional hypothesis seems to be the most plausible explanation for the position of adult females in the progression. However, subadult females were not often found at the head of the progression, despite being able to bear calves and lactate during this period. The nutritional needs hypothesis cannot

therefore entirely explain the position of adult females in the group progression during collective movements. Although predation pressure was very low, their position could also be a strategy to protect juveniles from potential attacks, because taking the front position entails higher risks (Bumann et al., 1997; Sueur, 2011a). However, the higher predation pressure of front positions might be counterbalanced by the advantages of being the first to access resources. Taking up the front positions should then depend on the nutritional state of individuals and the trade-off between predation risk and food intake (Bumann et al., 1997). Finally, the greater experience and knowledge of older females (location of food resources, risk assessment, etc.) could make them better leaders, as already shown in horses, zebu, cattle and elephants (Feist & McCullough, 1976; McComb et al., 2011; Reinhardt, 1983; Reinhardt & Reinhardt, 1981).

The position of adult males in the progression could be explained by the hypothesis that they have different nutritional needs from adult females (Conradt, 1998; Mooring et al., 2005; Ruckstuhl & Kokko, 2002), and would not therefore need to be placed at the front during group movements. Males could also be placed at the rear of the group to play a rear-guard role, i.e. protect their herd against predators, as observed in zebra and cattle (Moss, 1976; Reinhardt, 1983). However, we found that juveniles are not necessarily positioned in the centre of the progression, which would confirm that predation pressure remains low in the reserve and, as a consequence, this factor only constrains bison behaviour slightly during collective movements (Jędrzejewski et al., 1992).

From a broader perspective, the results of this study provide a better understanding of the ecology and sociality of the European bison, thus promoting the reintroduction and the successful conservation of a species that is considered vulnerable by the IUCN Red List (IUCN Species Survival Commission, 2001). In the light of this evidence that some individuals have more influence in leadership, a detailed understanding of these processes would provide an ideal tool to better control the movement of social animals, hence reducing conflicts between humans and wildlife (Anderson, 2007; Butler, Corke, Peterson, & Rus, 2006; Kaplan, O'Riain, van Eeden, & King, 2011). This was illustrated in Germany, where the refusal of Haut-Sauerland district to participate in the reintroduction project resulted in the installation of a virtual fence to stop bison migrating into the area (Kleinlogel, 2009). An optical and acoustic alarm is triggered when bison cross the line, followed by an electric shock delivered to animals via a receiving collar. Similarly, a low-cost management of food resources and the installation of fences in Africa reduce spatial overlap between chacma baboons and humans (Kaplan et al., 2011). Our findings could therefore help to identify the profiles of individuals responsible for the territory outputs of groups (i.e. the leaders). By fitting these specific individuals with GPS collars and using virtual fences, it is possible to control their movements and, indirectly, those of the entire herd. Bison groups could also be controlled by placing food patches inside their territory to encourage animals to remain near food resources and therefore limit potential damage to agricultural and private lands (Caboń-Raczyńska et al., 1983). These two methods would be attractive alternatives to using conventional fences (Andrew, 1991; Bishop-Hurley et al., 2007; Quigley, Sanderson, Tiedemann, & McInnis, 1990). Understanding leadership processes and spatial use of habitat would therefore seem to be a promising tool to help reduce human–wildlife conflicts throughout the world.

Our conclusions also provide new data which could improve general knowledge about leadership mechanisms in mammals. In particular, a global understanding of collective decision making could help us understand the origin and evolution of these processes not only in mammals, but also across animal societies. Finally, studying how animal species reach common and optimal

decisions could allow us to better understand how humans organize themselves and make decisions in their own society.

Acknowledgments

We thank Baptiste Vivinus for his help during bison observations. C.S. is grateful to the Fyssen Foundation for funding support.

References

- Alexander, R. D. (1974). The evolution of social behavior. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 5, 325–383.
- Altmann, J. (1974). Observational study of behavior: sampling methods. *Behaviour*, 49, 227–267.
- Anderson, D. M. (2007). Virtual fencing—past, present and future. *Rangeland Journal*, 29, 65–78.
- Andrew, F. R. (1991). An alternative to fences. *Rangelands*, 13, 144–145.
- Aureli, F., Schaffner, C. M., Boesch, C., Bearder, S. K., Call, J., Chapman, C. A., et al. (2008). Fission-fusion dynamics. *Current Anthropology*, 49, 627–654.
- Bartoń, K. (2009). *MuMIn: Multi-model inference* (R package, version 0.12. 2) <http://r-forge.r-project.org/projects/mumin/>.
- Beauchamp, G. (2000). Individual differences in activity and exploration influence leadership in pairs of foraging zebra finches. *Behaviour*, 137, 301–314.
- Berger, J. (1977). Organizational systems and dominance in feral horses in the Grand Canyon. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 2, 131–146.
- Bishop-Hurley, G. J., Swain, D. L., Anderson, D. M., Sikka, P., Crossman, C., & Corke, P. (2007). Virtual fencing applications: implementing and testing an automated cattle control system. *Computers and Electronics in Agriculture*, 56, 14–22.
- Bourjade, M., & Sueur, C. (2010). Shared or unshared consensus for collective movement? Towards methodological concerns. *Behavioural Processes*, 84, 648–652.
- 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.
- Boyko, A. R., Gibson, R. M., & Lucas, J. R. (2004). How predation risk affects the temporal dynamics of avian leks: greater sage grouse versus golden eagles. *American Naturalist*, 163, 154–165.
- 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*. <http://dx.doi.org/10.1111/eth.12402>.
- Broly, P., & Deneubourg, J. L. (2015). Behavioural contagion explains group cohesion in a social crustacean. *PLoS Computational Biology*, 11, e1004290. <http://dx.doi.org/10.1371/journal.pcbi.1004290>.
- Bumann, D., Krause, J., & Rubenstein, D. (1997). Mortality risk of spatial positions in animal groups: the danger of being in the front. *Behaviour*, 134, 1063–1076.
- Burnham, K. P., & Anderson, D. R. (2002). *Model selection and multimodel inference: A practical information-theoretic approach* (2nd ed.). New York, NY: Springer.
- Butler, Z., Corke, P., Peterson, R., & Rus, D. (2006). From robots to animals: virtual fences for controlling cattle. *International Journal of Robotics Research*, 25, 485–508.
- Caboń-Raczyńska, K., Krasieńska, M., & Krasieński, Z. (1983). Behaviour and daily activity rhythm of European bison in winter. *Acta Theriologica*, 28, 273–299.
- Camazine, S., Deneubourg, J.-L., Franks, N., Sneyd, J., Bonabeau, E., & Theraulaz, G. (2001). *Self-organization in biological systems*. Princeton, NJ: Princeton University Press.
- Cheney, D. L. (1992). Intragroup cohesion and intergroup hostility: the relation between grooming distributions and intergroup competition among female primates. *Behavioral Ecology*, 3, 334–345.
- Christopherson, R. J., Hudson, R. J., & Christophersen, M. K. (1979). Seasonal energy expenditures and thermoregulatory responses of bison and cattle. *Canadian Journal of Animal Science*, 59, 611–617.
- Clément, R. J., Wolf, M., Snijders, L., Krause, J., & Kurvers, R. H. (2015). Information transmission via movement behaviour improves decision accuracy in human groups. *Animal Behaviour*, 105, 85–93.
- Conradt, L. (1998). Could asynchrony in activity between the sexes cause intersexual social segregation in ruminants? *Proceedings of the Royal Society of London Series B: Biological Sciences*, 265, 1359–1368.
- Conradt, L., Krause, J., Couzin, I. D., & Roper, T. J. (2009). 'Leading according to need' in self-organizing groups. *American Naturalist*, 173, 304–312.
- Conradt, L., & Roper, T. J. (2005). Consensus decision making in animals. *Trends in Ecology & Evolution*, 20, 449–456.
- Couzin, I. D., & Krause, J. (2003). Self-organization and collective behavior in vertebrates. *Advances in the Study of Behavior*, 32, 1–75.
- Danchin, É., Giraldeau, L.-A., Valone, T. J., & Wagner, R. H. (2004). Public information: from nosy neighbors to cultural evolution. *Science*, 305, 487–491.
- Dumont, B., & Boissy, A. (2000). Grazing behaviour of sheep in a situation of conflict between feeding and social motivations. *Behavioural Processes*, 49, 131–138.
- Exalto, Y. (2011). *Current status of the European bison (Bison bonasus) and future prospects in Pan-Europe*. Tilburg, The Netherlands: Large Herbivore Network.
- Feist, J. D., & McCullough, D. R. (1976). Behavior patterns and communication in feral horses. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, 41, 337–371.

- Fischhoff, I. R., Sundareshan, S. R., Cordingley, J., & Larkin, H. M. (2007). Social relationships and reproductive state influence leadership roles in movements of plains zebra, *Equus burchellii*. *Animal Behaviour*, 73, 825–831.
- Flack, A., Biro, D., Guilford, T., & Freeman, R. (2015). Modelling group navigation: transitive social structures improve navigational performance. *Journal of the Royal Society Interface*, 12, 20150213. <http://dx.doi.org/10.1098/rsif.2015.0213>.
- Gautrais, J., Michelena, P., Sibbald, A., Bon, R., & Deneubourg, J.-L. (2007). Allelomimetic synchronization in Merino sheep. *Animal Behaviour*, 74, 1443–1454.
- Gillingham, M. P., & Klein, D. R. (1992). Late-winter activity patterns of moose (*Alces alces gigas*) in western Alaska. *Canadian Journal of Zoology*, 70, 293–299.
- Green, W. C., Griswold, J. G., & Rothstein, A. (1989). Post-weaning associations among bison mothers and daughters. *Animal Behaviour*, 38, 847–858.
- Haddadi, H., King, A. J., Wills, A. P., Fay, D., Lowe, J., Morton, A. J., et al. (2011). Determining association networks in social animals: choosing spatial–temporal criteria and sampling rates. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 65, 1659–1668.
- Hoogland, J. L. (1979). Aggression, ectoparasitism, and other possible costs of prairie dog (*Sciuridae*, *Cynomys* spp.) coloniality. *Behaviour*, 69, 1–35.
- Ihl, C., & Bowyer, R. T. (2011). Leadership in mixed-sex groups of muskoxen during the snow-free season. *Journal of Mammalogy*, 92, 819–827.
- IUCN Species Survival Commission. (2001). *IUCN Red List Categories and Criteria*. Morges, Switzerland: IUCN.
- Jacobs, A., Sueur, C., Deneubourg, J. L., & Petit, O. (2011). Social network influences decision making during collective movements in brown lemurs (*Eulemur fulvus fulvus*). *International Journal of Primatology*, 32, 721–736.
- Jakob, E. M. (2004). Individual decisions and group dynamics: why pholcid spiders join and leave groups. *Animal Behavior*, 68, 9–20.
- Janson, C. H., & Goldsmith, M. L. (1995). Predicting group size in primates: foraging costs and predation risks. *Behavioral Ecology*, 6, 326–336.
- Jędrzejewski, W., Jędrzejewska, B., Okarma, H., & Ruprecht, A. L. (1992). Wolf predation and snow cover as mortality factors in the ungulate community of the Białowieża National Park, Poland. *Oecologia*, 90, 27–36.
- Kaplan, B. S., O’Riain, M. J., van Eeden, R., & King, A. J. (2011). A low-cost manipulation of food resources reduces spatial overlap between baboons (*Papio ursinus*) and humans in conflict. *International Journal of Primatology*, 32, 1397–1412.
- Kazmin, V. D., Arbuzova, M. V., & Zembatova, A. A. (1992). Travyanistaya rastitel’nost v zimnem pitanii kavkazsko-belovezhskikh zubrov na pastbishchnom hrebte Tsentralnogo Kavkaza. *Okhrana i izuchenie redkikh i izchezayushchikh vidov zhivotnykh v zapovednikakh*, 21–28.
- King, A. J., & Cowlshaw, G. (2009). Leaders, followers and group decision-making. *Communicative & Integrative Biology*, 2, 911–916.
- King, A. J., & Sueur, C. (2011). Where next? Group coordination and collective decision making by primates. *International Journal of Primatology*, 32, 1245–1267.
- King, A. J., Sueur, C., Huchard, E., & Cowlshaw, G. (2011). A rule-of-thumb based on social affiliation explains collective movements in desert baboons. *Animal Behaviour*, 82, 1337–1345.
- King, A. J., Williams, L. J., & Mettke-Hofmann, C. (2015). The effects of social conformity on Gouldian finch personality. *Animal Behaviour*, 99, 25–31.
- Klein, D. R. (1999). Comparative social learning among arctic herbivores: the caribou, muskox and arctic hare. In H. O. Box, & K. L. Gibson (Eds.), *Mammalian social learning: Comparative and ecological perspectives* (pp. 126–140). Cambridge, U.K.: Cambridge University Press.
- Kleinlogel, Y. (2009). Bison d’Europe: sa réintroduction en Europe occidentale devient réalité. *CH-FAUNE-Info, Revue d’information Suisse de la biologie de la faune*, 6, 1–3.
- Krause, J., & Ruxton, G. D. (2002). *Living in groups*. Oxford, U.K.: Oxford University Press.
- Krueger, K., Flauger, B., Farmer, K., & Hemelrijk, C. (2014). Movement initiation in groups of feral horses. *Behavioural Processes*, 103, 91–101.
- Kummer, H. (1968). *Social organization of hamadryas baboons*. Chicago, IL: University of Chicago Press.
- Kummer, H. (1971). *Primate societies: Group techniques of ecological adaptation*. Chicago, IL: Aldine-Atherton.
- Kurvers, R. H., Eijkelenkamp, B., van Oers, K., van Lith, B., van Wieren, S. E., Ydenberg, R. C., et al. (2009). Personality differences explain leadership in barnacle geese. *Animal Behaviour*, 78, 447–453.
- Larter, N. C., & Gates, C. C. (1991). Diet and habitat selection of wood bison in relation to seasonal changes in forage quantity and quality. *Canadian Journal of Zoology*, 69, 2677–2685.
- Leca, J.-B., Gunst, N., Thierry, B., & Petit, O. (2003). Distributed leadership in semifree-ranging white-faced capuchin monkeys. *Animal Behaviour*, 66, 1045–1052.
- Lehmann, J., Korstjens, A. H., & Dunbar, R. I. M. (2007a). Fission–fusion social systems as a strategy for coping with ecological constraints: a primate case. *Evolutionary Ecology*, 21, 613–634.
- Lehmann, J., Korstjens, A. H., & Dunbar, R. I. M. (2007b). Group size, grooming and social cohesion in primates. *Animal Behaviour*, 74, 1617–1629.
- L’heureux, N., Lucherini, M., Festa-Bianchet, M., & Jorgenson, J. T. (1995). Density-dependent mother-yearling association in bighorn sheep. *Animal Behaviour*, 49, 901–910.
- Macdonald, D. W. (1983). The ecology of carnivore social behaviour. *Nature*, 301, 379–384.
- Mamuneas, D., Spence, A. J., Manica, A., & King, A. J. (2014). Bolder stickleback fish make faster decisions, but they are not less accurate. *Behavioral Ecology*. <http://dx.doi.org/10.1093/beheco/aru160>.
- Marucco, F. (2011). Distribution, habitat suitability, and connectivity of wolves (*Canis lupus*) in the Alps. In *Final Report to the Econect Project, Alpine Convention, Innsbruck, Austria*.
- McComb, K., Moss, C., Durant, S. M., Baker, L., & Sayialel, S. (2001). Matriarchs as repositories of social knowledge in African elephants. *Science*, 292, 491–494.
- McComb, K., Shannon, G., Durant, S. M., Sayialel, K., Slotow, R., Poole, J., et al. (2011). Leadership in elephants: the adaptive value of age. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 278, 3270–3276.
- McHugh, T. (1958). *Social behavior of the American buffalo*. Madison, WI: University of Wisconsin.
- Merkle, J. A., Fortin, D., & Morales, J. M. (2014). A memory-based foraging tactic reveals an adaptive mechanism for restricted space use. *Ecology Letters*, 17, 924–931.
- Merkle, J. A., Sigaud, M., & Fortin, D. (2015). To follow or not? How animals in fusion–fission societies handle conflicting information during group decision-making. *Ecology Letters*, 18, 789–806.
- Mooring, M. S., Reisig, D. D., Osborne, E. R., Kanallakan, A. L., Hall, B. M., Schaad, E. W., et al. (2005). Sexual segregation in bison: a test of multiple hypotheses. *Behaviour*, 142, 897–927.
- Moss, C. (1976). *Portraits in the wild: animal behavior in east Africa* (2nd ed.). Boston, MA: Houghton Mifflin.
- Pays, O., Fortin, D., Gassani, J., & Duchesne, J. (2012). Group dynamics and landscape features constrain the exploration of herds in fusion–fission societies: the case of European roe deer. *PLoS One*, 7, e34678. <http://dx.doi.org/10.1371/journal.pone.0034678>.
- 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*. *Canadian Journal of Zoology*, 80, 1405–1412.
- Petit, O., & Bon, R. (2010). Decision-making processes: the case of collective movements. *Behavioural Processes*, 84, 635–647.
- Petit, O., Gautrais, J., Leca, J.-B., Theriault, G., & Deneubourg, J.-L. (2009). Collective decision-making in white-faced capuchin monkeys. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 276, 3495–3503.
- Pillot, M.-H., & Deneubourg, J.-L. (2010). Collective movements, initiation and stops: diversity of situations and law of parsimony. *Behavioural Processes*, 84, 657–661.
- Pillot, M.-H., Gautrais, J., Gouello, J., Michelena, P., & Bon, R. (2010). Moving together: incidental leaders and naïve followers. *Behavioural Processes*, 83, 235–241.
- Portugal, S. J., Hubel, T. Y., Fritz, J., Heese, S., Trobe, D., Voelkl, B., et al. (2014). Upwash exploitation and downwash avoidance by flap phasing in ibis formation flight. *Nature*, 505, 399–402.
- Prins, H. H. T. (1996). *Ecology and behaviour of the African buffalo: Social inequality and decision-making*. London: Chapman & Hall.
- Pucek, Z., Belousova, I. P., Krasiński, Z. A., Krasińska, M., & Olech, W. (2004). *European bison (Bison bonasus): Current state of the species and strategy for its conservation*. Strasbourg, France: Council of Europe.
- Pyriz, L. W., King, A. J., Sueur, C., & Fichtel, C. (2011). Reaching a consensus: terminology and concepts used in coordination and decision-making research. *International Journal of Primatology*, 32, 1268–1278.
- Quigley, T. M., Sanderson, H. R., Tiedemann, A. R., & McInnis, M. L. (1990). Livestock control with electrical and audio stimulation. *Rangelands*, 12, 152–155.
- Ramos, A., Petit, O., Longour, P., Pasquarotta, C., & Sueur, C. (2015). *Space use and movement patterns in a herd of European Bison (Bison bonasus)*. Submitted manuscript.
- Ramseyer, A., Boissy, A., Dumont, B., & Thierry, B. (2009). Decision making in group departures of sheep is a continuous process. *Animal Behaviour*, 78, 71–78.
- Ramseyer, A., Boissy, A., Thierry, B., & Dumont, B. (2009). Individual and social determinants of spontaneous group movements in cattle and sheep. *Animal*, 3, 1319–1326.
- Ramseyer, A., Thierry, B., Boissy, A., & Dumont, B. (2009). Decision-making processes in group departures of cattle. *Ethology*, 115, 948–957.
- Raveling, D. G. (1969). Preflight and flight behavior of Canada geese. *Auk*, 86, 1–68.
- Reinhardt, V. (1983). Movement orders and leadership in a semi-wild cattle herd. *Behaviour*, 83, 251–264.
- Reinhardt, V., & Reinhardt, A. (1981). Natural suckling performance and age of weaning in zebu cattle (*Bos indicus*). *Journal of Agricultural Science*, 96, 309–312.
- Renecker, L. A., & Hudson, R. J. (1986). Seasonal energy expenditures and thermoregulatory responses of moose. *Canadian Journal of Zoology*, 64, 322–327.
- Ripple, W. J., & Beschta, R. L. (2004). Wolves and the ecology of fear: can predation risk structure ecosystems? *BioScience*, 54, 755–766.
- Ruckstuhl, K. (2007). Sexual segregation in vertebrates: proximate and ultimate causes. *Integrative and Comparative Biology*, 47, 245–257.
- Ruckstuhl, K., & Kokko, H. (2002). Modelling sexual segregation in ungulates: effects of group size, activity budgets and synchrony. *Animal Behaviour*, 64, 909–914.
- Ruckstuhl, K., & Neuhaus, P. (2000). Sexual segregation in ungulates: a new approach. *Behaviour*, 137, 361–377.
- Schuett, W., & Dall, S. R. X. (2009). Sex differences, social context and personality in zebra finches, *Taeniopygia guttata*. *Animal Behaviour*, 77, 1041–1050.
- Stewart, K. J., & Harcourt, A. H. (1994). Gorillas’ vocalizations during rest periods: signals of impending departure? *Behaviour*, 29–40.
- Sueur, C. (2011a). Group decision-making in chacma baboons: leadership, order and communication during movement. *BMC Ecology*, 11, 26. <http://dx.doi.org/10.1186/1472-6785-11-26>.
- Sueur, C. (2012). Viability of decision-making systems in human and animal groups. *Journal of Theoretical Biology*, 306, 93–103.

- Sueur, C., & Deneubourg, J.-L. (2011). Self-organization in primates: understanding the rules underlying collective movements. *International Journal of Primatology*, *32*, 1413–1432.
- Sueur, C., Deneubourg, J.-L., & Petit, O. (2010a). From the first intention movement to the last joiner: macaques combine mimetic rules to optimize their collective decisions. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, *278*, 1697–1704.
- Sueur, C., Deneubourg, J.-L., & Petit, O. (2010b). Sequence of quorums during collective decision making in macaques. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, *64*, 1875–1885.
- Sueur, C., Deneubourg, J.-L., Petit, O., & Couzin, I. D. (2010). Differences in nutrient requirements imply a non-linear emergence of leaders in animal groups. *PLoS Computational Biology*, *6*, e1000917. <http://dx.doi.org/10.1371/journal.pcbi.1000917>.
- Sueur, C., King, A. J., Conradt, L., Kerth, G., Lusseau, D., Mettke-Hofmann, C., et al. (2011). Collective decision-making and fission–fusion dynamics: a conceptual framework. *Oikos*, *120*, 1608–1617.
- Sueur, C., MacIntosh, A. J., Jacobs, A. T., Watanabe, K., & Petit, O. (2013). Predicting leadership using nutrient requirements and dominance rank of group members. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, *67*, 457–470.
- Sueur, C., & Petit, O. (2008a). Shared or unshared consensus decision in macaques? *Behavioural Processes*, *78*, 84–92.
- Sueur, C., & Petit, O. (2008b). Organization of group members at departure is driven by social structure in Macaca. *International Journal of Primatology*, *29*, 1085–1098.
- Sueur, C., Petit, O., & Deneubourg, J.-L. (2009). Selective mimetism at departure in collective movements of *Macaca tonkeana*: an experimental and theoretical approach. *Animal Behaviour*, *78*, 1087–1095.
- Sumpter, D. J., Krause, J., James, R., Couzin, I. D., & Ward, A. J. (2008). Consensus decision making by fish. *Current Biology*, *18*, 1773–1777.
- Thompson, D., & Lendrem, D. W. (1985). Gulls and plovers: host vigilance, kleptoparasite success and a model of kleptoparasite detection. *Animal Behavior*, *33*, 1318–1324.
- Trillmich, J., Fichtel, C., & Kappeler, P. M. (2004). Coordination of group movements in wild Verreaux's Sifakas (*Propithecus verreauxi*). *Behaviour*, *141*, 1103–1120.
- Wittemyer, G., Douglas-Hamilton, I., & Getz, W. M. (2005). The socioecology of elephants: analysis of the processes creating multitiered social structures. *Animal Behaviour*, *69*, 1357–1371.
- Zou, K. H., Tuncali, K., & Silverman, S. G. (2003). Correlation and simple linear regression. *Radiology*, *227*, 617–628.

Chapitre 4

Leadership et implications pour la gestion des troupeaux

Questions

Quelles est l'influence des caractéristiques individuelles (âge, rang de dominance et centralité) et des liens de parenté sur la propension à être leader et sur l'organisation des déplacements ? Comment ces résultats peuvent-ils permettre de développer de nouvelles stratégies de gestion des troupeaux ?

Méthodes

Les déplacements du troupeau de Kraansvlak (N = 14 ; Pays-Bas) ont été analysés. Les caractéristiques de chaque individu été connues. Nous avons enregistré l'identité de l'initiateur et des suiveurs ainsi que l'ordre d'adhésion aux déplacements de chacun d'eux. Les comportements pré-départ ont également été relevés.

Résultats

Malgré un leadership distribué, les deux femelles dominantes les plus âgées ont une plus forte propension à mener et à fédérer naturellement leurs congénères (53% des initiations réussies). La capacité des jeunes femelles à être leaders repose, quant à elle, sur leur centralité sociale. Les individus adhèrent aux déplacements selon un processus mimétique sélectif, *i.e.* en formant des sous-groupes de matrignes. Étant donné la prédominance des liens de parenté, le troupeau reste très cohésif au cours des déplacements. En outre, les comportements de vote n'ont pas d'influence sur le nombre de suiveurs, mais augmentent cependant la vitesse d'adhésion des individus.

Conclusion

Cette étude confirme le rôle de leader des plus vieilles femelles qui, sans doute en raison de leur grande expérience, sont plus aptes à prendre les décisions les plus pertinentes pour leur groupe. Leurs besoins nutritionnels élevés, en particulier lorsqu'elles ont un veau à charge, pourraient également renforcer cette propension à prendre la tête des déplacements. Contrairement aux plus jeunes femelles qui ne peuvent compter que sur leur centralité sociale, les vieilles femelles sont naturellement suivies lorsqu'elles initient ; elles le sont néanmoins plus rapidement si elles empruntent la direction choisie à la majorité en amont du départ.

Ces résultats permettent d'entrevoir de nouvelles stratégies de gestion des troupeaux visant à s'affranchir de l'utilisation des clôtures conventionnelles. Le dispositif des barrières virtuelles consisterait, par exemple, à équiper les leaders d'un collier GPS muni d'un système d'alarme et de punition qui viserait à maintenir à distance, via une communication satellitaire, l'ensemble d'un groupe sur un territoire donné, tout en équipant un minimum d'individus.



How can leadership processes in European bison be used to improve the management of free-roaming herds?

Submitted in *European Journal of Wildlife Research*

Amandine Ramos¹, Lola Manizan¹, Esther Rodriguez Gonzalez², Yvonne J. M. Kemp^{2,3}, Cédric Sueur¹

¹ Université de Strasbourg, CNRS, IPHC UMR 7178, F-67000, Strasbourg, France

² PWN Waterleidingbedrijf Noord-Holland, Postbus 2113, 1990 AC, Velsbroek, The Netherlands

³ ARK Nature, Molenveldlaan 43, 6523 RJ, Nijmegen, The Netherlands

Abstract - Since several years, several wild species are experiencing a comeback in Europe, especially large herbivores. Despite the good news, the increase number of wild herbivores also potentially increases human-wildlife conflicts due to crop damages and road traffic accidents where such species have been involved in previously. In this context, studying movements of animal groups is particularly relevant for managing their use of space and ensure sufficient cohabitation with human populations. We thus studied European bison, *Bison bonasus*, a species concerned in several rewilding programs, to understand to what extent individual characteristics and social relationships are involved in the leadership process and how these factors influence the success of group movements. We observed a herd of 14 individuals in Zuid-Kennemerland National Park (The Netherlands) and analysed the initiation phase of spontaneous group movements. We showed that leadership was distributed throughout the group but the two oldest females showed higher propensity to initiate and to be followed. They seemed to have a high social power and a strong capacity to federate probably due to their dominance rank and their knowledge of the areas. The joining process was faster when animals were grouped before departure and when the initiator moved in the direction towards which the majority of individuals was oriented. Individuals joined the movement according to a selective mimetic process, based on kinship. These results, combined with virtual fence device, could be used to manage herd movements in a given territory and thus, might be an innovative tool to decrease human-wildlife conflicts.

Keywords: *Bison bonasus*, ungulates, leadership, rewilding, social relationships, virtual fences

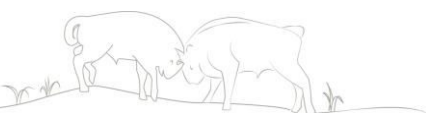


Introduction

Since several years, rewilding landscapes by reintroducing keystone indigenous wild species has become a major challenge in Europe (Navarro and Pereira 2012; Sandom et al. 2013). In fact, where urbanization and abandonment of farmlands are particularly important, new management perspectives are emerging to restore and maintain natural ecosystems while reducing human intervention (Smit et al. 2015). Rural abandonment can especially benefit large grazers which are known to be essential actors for ecosystems' dynamics (Lawton 1994; Ritchie et al. 1998). However, they can also be responsible for damages on crops, pastures and forest stands as well as road traffic accidents (Kamler et al. 2010; Putman et al. 2011). This greatly contributes to the age-old conflicts between human and megafauna, conflicts often exacerbated by the fear of the wild (Decker et al. 2010; Navarro and Pereira 2012). An increasing public awareness as well as better knowledge of animal behaviour can largely improve human-wildlife cohabitation and allow the development of reintroduction projects (Decker et al. 2010; Navarro and Pereira 2012; Sandom et al. 2013). In this context, the study of collective movements of large herbivores is particularly relevant to understand animal space use.

Collective movements are often initiated by some individuals, named leaders (Petit and Bon 2010), which have more influence on the group and which are, therefore, responsible for the use of the territory and damages associated (Ramos et al. 2015). Depending on the species, leadership can be distributed among group members or be more exclusive (Conradt and Roper 2005; Bourjade et al. 2009; Lusseau and Conradt 2009). In both cases, individual characteristics can explain the propensity to be a good leader (Petit and Bon 2010). In some species, the oldest individual, supposed to have a better knowledge of its environment, is more often observed as initiator (Berry and Bercovitch 2015; McComb et al. 2001, 2011) while for others, dominance status seems to play a key role in this process (Klingel 1968; Feist and McCullough 1976; Krueger et al. 2014). Other studies have reported that gender can influence the ability to lead a group (McHugh 1958; Ihl and Bowyer 2011; Ramos et al. 2015) as well as the differences between physiological states of individuals; the individual with the highest energy requirements leads the group more often towards areas where the necessary resources are present (Fischhoff et al. 2007).

In order to maintain cohesion and keep the benefits of group life (Krause and Ruxton 2002), it is necessary that the initiator is followed by its congeners and that these move in a



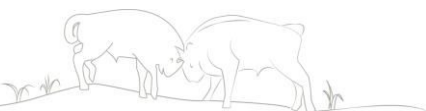
coordinated way to the new location. The joining of the others is therefore an important step and can depend not only on the leader characteristics but also on the social network (Bode et al. 2011). For example, in some ungulate species, adult females have more success than others when they initiate movement because they are at least followed by their progeny (Green et al. 1989). Moreover, females have stronger and more numerous affiliative relationships by staying all their life in a maternal group while males, more independent, evolve solitary into adulthood (Bon and Campan 1996; Ruckstuhl and Neuhaus 2000; Ihl and Bowyer 2011). The joining process seems to be driven by both the capacity of the initiator to federate but also by the nature and strength of social links between group members. This process is known under the term of selective mimetism (Sueur et al. 2009; Petit and Bon 2010).

Specific behaviours such as increased general activity, a higher number of vocalizations or even a higher excretion frequency can make the departure predictable, reflecting the motivation of individuals to change location (Stewart and Harcourt 1994; Prins 1996; Bourjade and Sueur 2010). For some species, “voting behaviours” are also essential cues for an initiator to be successfully followed by its peers (Prins 1996; Conradt and Roper 2005; Sueur et al. 2010); the success to be followed is higher if the initiator takes the direction towards which the majority of individuals is oriented before departure (Ramseyer et al. 2009a, b; Ramos et al. 2015). The leadership process therefore seems to be far from a strictly despotic process and encompasses more complex interaction rules than expected. This makes studying essential to understand how large herbivore herds take collective decisions, organize themselves and move collectively. More specifically, understanding what makes an individual a good leader could permit to control its movements, maintaining it in a given area, and thus, control the entire group to avoid damages on property lands. This could be made possible by the use of virtual fences consisting on a device coupling a radio frequency signals transmitter (emanating from a wire placed on the ground or directly from satellites) with a warning and punishment GPS system (receiver), boarded on the animal (Quigley et al. 1990; Butler et al. 2006; Anderson 2007; Jouven et al. 2010). When the fitted animal would approach the limit of the territory, the system would deliver a negative stimulus with the aim to generate a change on the animal movement direction (Quigley et al. 1990; Anderson 2007). Besides a budgetary interest to only occupy leaders to make the method effective, it could also be an ethics and welfare issue: less need to collar, often

requiring sedation, and thus less risk of injuries; all these advantages claim the need of specific leadership studies (Ramos et al. 2015). Finally, it seems to be specifically interesting in the context of rewilding and conservation management.

The European bison, *Bison bonasus*, is one of the species receiving especially high attention in rewilding proceedings (Rewilding Europe 2015). The status of the species is precarious due to the low genetic variability of lines (Pucek et al. 2004), habitat loss and fragmentation, lack of scientific knowledge and lack of an updated European conservation strategy (Pucek et al. 2004). The species therefore remains classified as vulnerable in the Red List of the International Union for Conservation of Nature (Olech 2008) and is included in Appendix III (protected fauna species) of the Bern Convention (Pucek et al. 2004). Although several E. bison reintroduction programs have emerged in recent years, very few areas are volunteers to receive this species, one of the main difficulties being the management practices of herds as well as cohabitation with human activities (Rewilding Europe 2015). In addition to the fact that large wild herbivores need extended areas and enough food resources to survive without human intervention (Distefano 2005), agricultural fields in the vicinity of their home range are often targeted during the months when natural resources are scarce. This raises questions about available suitable territories, food supplementation necessity, installation of fences to avoid depredation of crops or even the payment of compensation for farmers in case of damages (Hofman-Kamińska and Kowalczyk 2012). In this way, studies on bison movements might be of great help to decrease conflicts. To date, only one empirical study on collective movements has been carried out on a semi-wild bison herd (Ramos et al. 2015). Other studies are thus essential to refine these results, especially when carried out in different socio-environmental contexts. In this framework this new study is implemented.

The previous study of Ramos et al. (2015) has shown that leadership was distributed between group members, with a higher propensity to lead by adult females. We therefore expect to observe a distributed leadership in this new bison study group with a higher propensity to lead for adult females. We especially expect to observe the oldest female initiates more often, as for American bison, *Bison bison* (McHugh 1958), African elephant, *Loxodonta Africana* (McComb et al. 2011), and Thonicroft giraffe, *Giraffa camelopardalis thornicrofti* (Berry and Bercovitch 2015). In many bovine species, the dominance status of females is correlated with age, with older females often having a higher rank within the herd



(Rutberg 1986; Caboń-Raczyńska et al. 1987). Therefore, we expect to observe an influence of dominance on leadership behaviour, with the oldest dominant female initiating the most. The social relationships can be very strong for many ungulates (Tyler 1972; Tulloch 1978; Bode et al. 2011); we thus hypothesize that the more an individual interacts with others, the more it initiates successfully. The joining mechanism would be done through a selective mimetic process, as has been suggested before (Ramos et al. 2015).

In some ungulate species, a specific organisation during collective movements has been observed. According to previous studies, taking the first positions in the movement could be an effective strategy to protect juveniles (Bumann et al. 1997) or to have a priority access to resources, especially for individuals that have high nutritional needs such as lactating females (Fischhoff et al. 2007). Natural predation pressure is very low for E. bison (Jędrzejewski et al. 1992); we thus expect to observe a specific organisation according to nutritional needs, with the oldest and dominant females preferentially placed at the beginning of the progression, immediately followed by their calves (Ramos et al. 2015).

Specific pre-departure behaviours, such as “voting behaviours”, have been observed in the previous study of Ramos et al. (2015) and had an influence on the joining success. Similar results are expected in this new study.

Methods

Ethical Statement

This study was approved by our institutions (Institut Pluridisciplinaire Hubert Curien, ARK Nature, PWN) and was carried out in full accordance with their ethical guidelines and European animal welfare legislation.

Animals were accustomed at the observers' presence and observed at respectable distance (25-50 m), without any handling or invasive experiments. Every effort was made to ensure the welfare of the animals and minimize disturbance of the herd.

Study area

Our study was conducted in Kraansvlak area, a part of Zuid-Kennemerland National Park (3,800 ha), located in The Netherlands (52°23'16.1"N, 4°34'41.3"E). This area was 330 ha large and consisted of 6 main habitats: sand dunes (typical of this national park), grasslands, deciduous forest, pine forest, shrubbery areas and scattered water points. Kraansvlak area



was home to various animal species such as Konik horses, *Equus caballus gmelini* Ant., fallow deer, *Dama dama*, roe deer, *Capreolus capreolus*, rabbits, *Oryctolagus cuniculus*, red foxes, *Vulpes vulpes*, and many birds, reptiles and insect species. No natural predator of bison, *i.e.* grey wolf, *Canis lupus*, and brown bear, *Ursus arctos*, was present in the Kraansvlak area.

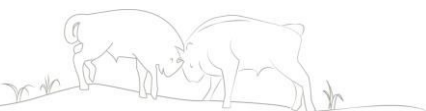
Study subjects

During the study period, the herd of E. bison consisted of 14 individuals. We have considered three different age classes: adult (> 4 years-old), subadult (1-3 years-old) and juvenile (< 1 year-old). The herd thus included eight adult females aged 4 to 15 years, two subadult females of 2 and 3 years old, two juvenile males both 10 months old and two juvenile females of 9 and 8 months old. The kin relationships between all individuals were known (Fig. 1). Unlike numerous E. bison populations living in natural reserves, the herd of Kraansvlak is not supplemented with food also not during winter. Therefore, this herd shows the most natural foraging behaviour throughout the different habitats all year round, representing a good model to study spontaneous collective movements in natural conditions (Ramos et al. 2015, 2016).

Data collection

Three weeks of preliminary observations were used by the observers to recognize each individual, particularly through the characteristics of the horns, tail, fur and hump. Throughout the data acquisition period (from 5 April 2016 to 22 June 2016), we observed the bison herd from 09:30 to 16:30, for an average of 4 hours per day depending on the climatic conditions as well as the time required to localise the group in the area. The total observation time for the entire study period is 156 hours. We observed the bison at sufficient distance (25-50 m) to avoid setting off stress behaviours and ensure that our presence did not interfere with natural behaviours and the welfare of the herd (McHugh 1958; Ramos et al. 2015, 2016).

Behavioural data was collected using CyberTracker 3.0 Software (Steventon 2013), installed on a Samsung Galaxy Tab3 Lite. Collective movements were recorded with a HDR-CX320E Sony camera recorder.



Pre-departure period

In order to highlight the existence of pre-departure behaviours, we studied group activity before collective movements, collecting several parameters every 5 min with the *instantaneous sampling method* (Altmann 1974). We especially determined the number of (1) moving individuals, (2) foraging individuals, (3) ruminating individuals, (4) standing individuals (without specific activity), (5) lying individuals (without ruminating), (6) individuals in social interaction (battles, suckling, sexual interactions or social play), (7) grooming individuals, (8) wallowing individuals and (9) individuals in vigilance (with the high head position, erected ears and attention paid to the observers, an environmental disturbance or another animal).

Every 5 min, we also recorded the direction in which the majority of the herd was facing (two-thirds of individuals, *i.e.* at least 9 individuals when the group was complete) using the eight cardinal points. When no majority was observed, the direction was considered as non-defined (Nd). An orientation index was then attributed for each situation: its value was 1 when the majority of individuals was facing the same direction as the initiator just before its departure ($\pm 45^\circ$), -1 when the majority of individuals did not face the same direction as the initiator, and 0 when there was no specific orientation of the group before departure (Nd).

We then determined the dispersion state of the herd. The bison were considered to be grouped when all individuals were less than 5 m apart and dispersed when two thirds of the individuals (at least 9 individuals when the group was complete) were more than 5 m apart. When the distance between subgroups was over 5 m (but individuals within the subgroups were less than 5 m from each other), the state was considered as “subgrouped”. If the dispersion state did not correspond to one of the three states described above, the herd dispersion was considered as non-defined (Nd). These criteria have been previously used for other ungulate species such as cattle (Ramseyer et al. 2009b) while a criterion of 3 m has been used for sheep (Haddadi et al. 2011). Taking into account the E. bison body length and previous studies on this species (Ramos et al. 2015, 2016), the value of 5 m is assumed to be a good dispersion criterion.

Social relationships

Each 5 min, the spatial proximity between individuals and the identity of the nearest neighbour for each one was recorded by the *instantaneous sampling method* (Altmann 1974). An individual was considered close to another when it was less than 3 m from it.



When it was not possible for the observers to distinguish only one nearest neighbour (focal individual placed at the same distance of several individuals), the identities of these different neighbours were recorded.

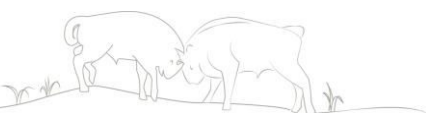
All uni-directional agonistic interactions were also recorded using the *continuous sampling method* (Altmann 1974). For each interaction, the identity of the transmitter and the receiver were noted.

Collective movements

We recorded the initiation phase of spontaneous collective movements with the *continuous sampling method* (Altmann 1974) by triggering the camera as soon as an individual moved away from the herd. The initiation of a movement was defined as the departure of the first individual (*i.e.* the initiator) out of the group diameter, for at least 20 steps in a constant direction ($\pm 45^\circ$), with its head raised up (Ramos et al. 2015). This head position has been described to be a good cue of individual motivation to change location (Ramseyer et al. 2009a; Bourjade et al. 2009; Ramos et al. 2015). Foraging movements were thus not taken into account in this study, as the identification of initiators and joining process are difficult to assess in this mass-action type of travel (McHugh 1958; Ramos et al. 2015).

Any individual moving in the same direction as the initiator within 15 min after its departure, making at least 20 steps out of the group with the head raised, was considered as a follower. This time criterion is used for several ungulate species (Ramseyer et al. 2009a, b; Bourjade et al. 2009) and was also used for bison in a previous study of Ramos et al. (2015). It corresponds to the maximum average time required for all members of an E. bison herd to shift from one form of activity to another (Kraśińska and Kraśiński 2013). An initiation was finally considered to be a success when the initiator was followed by at least one congener. If no bison followed the movement within the 15 min time window, the initiation was considered as a failure.

Video recordings were then analysed to note for each collective movement (1) the initiator identity, (2) its departure time and (3) its direction (using the eight cardinal points). When the following process began, we noted (1) the identity of each follower as well as (2) their joining rank. Rank 1 was assigned to the initiator, rank 2 was assigned to the first follower, rank 3 to the second follower and so on. We also noted (3) the departure time of



each follower. This allowed us to calculate the inter-rank departure latency, being the time interval between the departure of the follower f and of the previous individual $f-1$.

Statistical analyses

Individual characteristics and social network

Agonistic interactions given and received for each pair of individuals were carried over an asymmetrical matrix to calculate dominance scores of individuals. This dominance matrix was then analyzed using SocProg 2.7 Software (Whitehead 2009) to measure the linearity of the hierarchy ($h' = 0.949$, $P < 0.0001$, 10,000 permutations; (de Vries 1995)) and to obtain a dominance index for each animal, the Modified David's Score (MDS). Considered as one of the best dominance indexes, it usually takes high positive values for dominant animals and large negative values for subordinates (Gammell et al. 2003). From these MDS, a dominance score, ranging from 1 to 14, was attributed to each bison (Fig. 1), the rank 1 being assigned to the most dominant individual while 14 to the least dominant one (de Vries 2006).

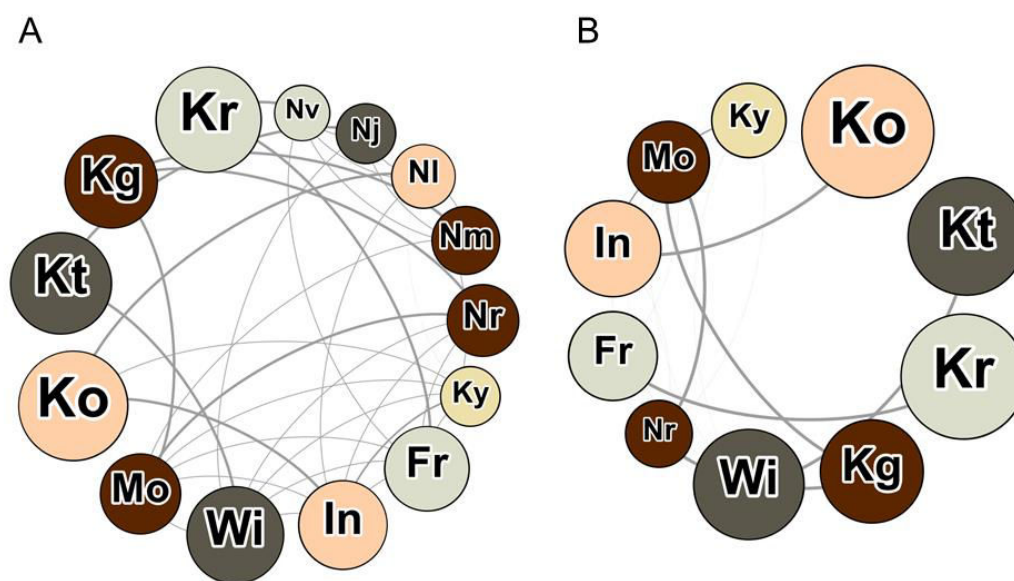


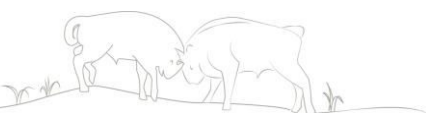
Fig. 1. Representation of A) Group social network and B) Adult social network of European bison in Kraansvlak area, The Netherlands, from April to June 2016. Mothers and their young are represented with the same color. Grey lines represent kin relationship between individuals, the thickness depending of the degree of kinship. The size of the nodes represents the dominance rank; the more an individual is dominant the higher is the size of the node. Individuals are arranged in clockwise direction in ascending order of age for A) and eigenvector centrality for B).

To determine the eigenvector centrality of individuals, data of spatial proximity were carried over a symmetrical matrix (accounting the number of times an individual has been in proximity of a congener, for each pair of individuals) and an asymmetrical matrix was created with “nearest-neighbour” data before using SocProg 2.7 Software (Whitehead 2009) to analyse both of them. Inter-individual distances directly reflect the affinities existing between group members (McDonnell 2003; Della-Rossa et al. 2013). Spatial proximity and “nearest-neighbour” matrices were highly correlated (Mantel Z-test: $r = 0.743$, $P(\text{perm}) < 0.0001$). The “nearest-neighbour” matrix avoiding the concept of the “gambit of the group” (Farine and Whitehead 2015), we thus chose to use the “nearest-neighbour” matrix to calculate the eigenvector centrality for each individual. This measure is calculated according to the number and the strength of the relations an individual has with its congeners, while also taking into account the association degree individuals to which it is connected have (Wasserman and Faust 1994). Eigenvector centrality thus measures the connectivity of an individual within the social network; the individual with the highest eigenvector centrality is the most central individual in the herd. In order to better understand how group members interact, we have considered two social networks (Fig. 1): the one of the whole group (*i.e.* group social network, $N = 14$) and the one without juveniles (*i.e.* adult social network, $N = 10$). Indeed, while juveniles interact and play a lot with the others, their eigenvector centrality is often very high and relations between other individuals are therefore diluted (Sueur and Petit 2008a; Vander Wal et al. 2016). Each subadult and adult female has thus two eigenvector centralities, depending on the social network considered. For the purposes of our study, the group social network (and eigenvector centrality indexes associated) was used only for initiation phase and progression order analyses. All other analyses were conducted with the centrality indexes based on adult social network.

Finally, the kinship coefficient between each group member was calculated, knowing that an individual shares 50% of its genetic heritage with each of its two parents and 25% with an individual which has one common parent with it. A symmetrical matrix of kinship was then created.

Initiation phase of collective movements and joining process

Each initiation was considered as an independent event with no pseudo replication issue, as each one is made up of different independent variables. This assumption is commonly



used and accepted in collective movements studies (Sueur and Petit 2008b; Bourjade et al. 2009).

We first analyzed the distribution of the total number of initiations (successes and failures) between group members by comparing, using a Two-sample Kolmogorov-Smirnov test, the observed distribution with a theoretical distribution for which all individuals would initiate at the same frequency. We then conducted the same analysis on successful initiations and failed initiations apart. In addition, to know if the number of successes and failures are related to the total number of initiations, we realized two linear regressions, validated by testing the normality of residuals with Shapiro-Wilk normality tests.

Moreover, we were interested to determine whether the number of initiations per individual and per day was influenced by age, dominance and eigenvector centrality taking into account the group social network and then the adult social network. We performed two Generalized Linear Mixed Models (GLMMs), using a Poisson distribution for errors after testing for overdispersion of data (Burnham and Anderson 2004; Bartoń 2016). To avoid multicollinearity of explicative variables, we used the Variance Inflation Factor (VIF) test to calculate a VIF index for each one. With the maximum value of VIF set at 4 (Craney and Surlles 2002), we removed variables of our full models for which the VIF value was too high. The day of observation and the identity of the initiator were tested as two random factors. Analyses of Variance (ANOVAs) with Chi-square tests were then conducted to select the best models (Table 1).

In the remainder of the study, all GLMMs were performed according to the same procedure as before. Random factors such as the identity of initiator, as well as the day of observation or the collective movements for a given day (numerated from 1 to n for the d day), were tested depending on their relevance in models. Moreover, each model was tested against a null model using an ANOVA with Chi-square test before being validated.

A GLMM was performed to analyze the effect of age, dominance and eigenvector centrality on the number of followers, taking into account the number of potential followers present at the time of observation (Table 1).

We then performed a second GLMM to analyze the influence of these characteristics on the joining duration (only successes), which corresponds to the time (in seconds) elapsed between the initiator departure and the departure of the last follower. We corrected this variable by taking into account the number of followers in our model (Table 1).

To know if pre-departure period influenced both following success and joining duration, we used the activity scans of 5 min maximum prior to the collective movements, extracting group orientation index, group dispersion state and proportion of active individuals (number of active individuals/number of observed individuals in each scan). We considered as active individuals all individuals moving, foraging, grooming, wallowing, interacting socially, and being vigilant. We then conducted two GLMMs to study the influence of these three group parameters on the number of followers and the joining duration, successively corrected by the number of potential followers present and the number of followers (Table 1).

We studied individual latencies for joining collective movements (*i.e.* the joining latency of a follower f is the time between the departure of follower f and the departure of the previous follower $f-1$) with a survival analysis and a curve estimation test (Ramos et al. 2015). The probability of an individual joining the movement would be dependent on time if the distribution of the survival curve is linear. A power or exponential distribution would suggest a mimetic joining process, the probability of an individual joining the movement being not dependent on time but rather on the number of individuals that have already joined the movement (Sueur et al. 2009; Sueur and Deneubourg 2011). We then performed linear regressions, validated by testing the normality of residuals with Shapiro-Wilk normality tests, between the observed distribution of mean joining latencies according to the joining rank of followers and then according to the distribution we would have obtained for a linear, cubic and parabolic function. Finally, the best-fitting function was retained on the basis of R^2 , adjusted according to the number of free parameters (Ramos et al. 2015). A parabolic curve would confirm a mimetic phenomenon while a linear distribution would mean that the individuals do not join the movement depending on the number of congeners already left (Sueur and Deneubourg 2011).

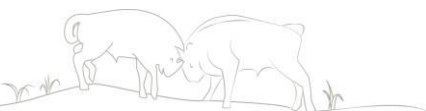


Table 1. Best Generalized Linear Mixed Models (GLMMs) with their Akaike's information criterion (AIC) and Deviance (Dev) used to explain first the influence of age (Age) and eigenvector centrality (Cent), and secondly the influence of group dispersion state (Grp_state) and orientation index (Orient_index), on the number of initiations per day (Nb_init), the number of followers (Nb_follow), the joining duration (Join_dur) and the joining rank during collective movements (Rank) of European bison in Kraansvlak area, The Netherlands, from April to June 2016. When it was relevant, group social network or adult social network were used with their corresponding eigenvector centralities. The number of total initiations (Nb_tot), the number of followers (Nb_follow), the number of potential followers (Nb_follow_pot) and the number of participants (*i.e.* Nb_follow + initiator, Nb_part) were taken into account to adjust models. The identity of initiator (Init), the collective movements for a given day (Jour/Mov) and the identity of individuals (Ind) were tested as random factors.

Variable	Social network	Fixed factor	Random factor	AIC best model	AIC null model	Dev best model	Dev null model	Best model
Nb_init	Group	Age Cent	Init	518.7	534.1	508.7	530.1	Nb_init ~ offset(log(Nb_tot)) + Age + Cent + Age*Cent + (1 Init)
	Adult	Age Cent	Init	476.5	483.6	466.5	479.6	Nb_init ~ offset(log(Nb_tot)) + Age + Cent + Age*Cent + (1 Init)
Nb_follow	Adult	Age Cent	Jour/Mov	868.7	879.6	856.7	873.6	Nb_follow ~ offset(log(Nb_follow_pot))+ Age + Cent+ Age*Cent+ (1 Jour/Mov)
	-	Orient_index	Init Jour/Mov	488.6	489.8	476.6	481.8	Nb_follow ~ offset(log(Nb_follow_pot))+ Orient_index + (1 Jour/Mov) + (1 Init)
Join_dur	Adult	Age	Jour/Mov	1594.0	1592.6	1586.0	1586.6	Join_dur ~ offset(log(Nb_follow))+ Age + (1 Jour/Mov)
	-	Orient_index Group_state	Jour/Mov	845.5	858.0	833.5	852.0	Join_dur ~ offset(log(Nb_follow))+ 1+ Orient_index + Group_state + (1 Jour/Mov)
Rank	Adult	Age	Ind	6798.0	6802.6	6792.0	6798.6	Rank ~ offset(log(Nb_part)) + Age + (1 Ind)

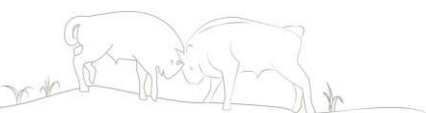
A cluster analysis of “follower-followed” matrix was realized with Socprog 2.7 Software. This analysis determines a threshold beyond which individuals are considered to belong to the same cluster. The results are considered to be close to reality when the calculated cophenetic correlation coefficient (ranged from 0 to 1) is close to a value of 0.80 (Fry 1993).

Furthermore, using Socprog 2.7 Software, we applied a Multiple Regression Quadratic Assignment Procedure (MRQAP) between the “follower-followed” matrix and the “nearest-neighbour” matrix first (controlled for the kinship matrix), and then between the “follower-followed” matrix and the kinship matrix (controlled for the “nearest-neighbour” matrix), to determine whether the mimetic process is selective or not. We also tested the correlation between the “follower-followed” matrix and those of dominance rank differences and age differences using a Mantel Z-test. These two previous tests were conducted performing 10,000 permutations to obtain more accurate and stable P-values (de Vries 1993). Using a Two-sample Kolmogorov-Smirnov test, group cohesion was also analyzed studying the distribution of frequencies for the following success percentages.

Progression order at departure, to determine whether individual characteristics influence movements' organization, was analyzed. With the rank occupied in the progression as response variable, we performed a GLMM on all successful collective movements, taking into account the number of participants for each movement in our model (Table 1).

We finally studied the place of each individual in the progression by first dividing, for each rank, the absolute frequency at which an individual was observed at each rank by the total number of observations per rank. We then compared, using a Chi-square test, the distribution of these observed frequencies with a theoretical uniform distribution (same probability to be observed at each rank). When the test was significant, we performed linear regressions, validated by testing the normality of residuals with Shapiro-Wilk normality tests, between the observed distribution of ranks and theoretical distribution of linear, cubic and parabolic functions. When the normality was not verified, we conducted Spearman's rank correlation tests. Finally, only the best-fitting function was retained to explain the observed distribution of joining ranks for each individual (Zou et al. 2003; Sueur 2011).

Apart from Socprog 2.7 Software used for social data analyses, all statistical analyses were conducted using RStudio 1.0.44 Software (RStudio Team 2016) with a significant level α set at 0.05. Packages `udsm`, `lme4` and `blmeco` were used for VIFs calculations and GLMMs statistics.



Results

Initiation of collective movements

Initiations distribution

The total number of initiations ($N = 134$) are distributed among adult and subadult females (from 0.01% to 25%), each one having initiated at least once while juveniles never initiated movement (Fig. 2). This distribution is thus not equal between group members (Two-sample Kolmogorov-Smirnov test: $D = 0.643$, $P = 0.006$).

The successful initiations ($N = 113$) are not equally distributed between individuals (Two-sample Kolmogorov-Smirnov test: $D = 0.643$, $P = 0.006$). Individuals named *Kt* and *Kr* are the most successful initiators with 27% and 26% of total successful initiations (Fig. 2). The distribution of failed initiations ($N = 21$) is also not equal between animals meaning that some individuals fail more than others (Two-sample Kolmogorov-Smirnov test: $D = 0.571$, $P = 0.021$). The failures of an individual seem not to be explicated by a greater number of total initiations; animals which initiate the most do not necessarily fail the most (Linear regression: Estimate = 0.062 ± 0.029 , $t = 2.090$, $P = 0.070$). However, the number of successes seems to be positively correlated with the total number of initiations: the more an individual initiates with success, the more it is inclined to initiate the next times (Linear regression: Estimate = 0.938 ± 0.030 , $t = 31.512$, $P < 0.001$).

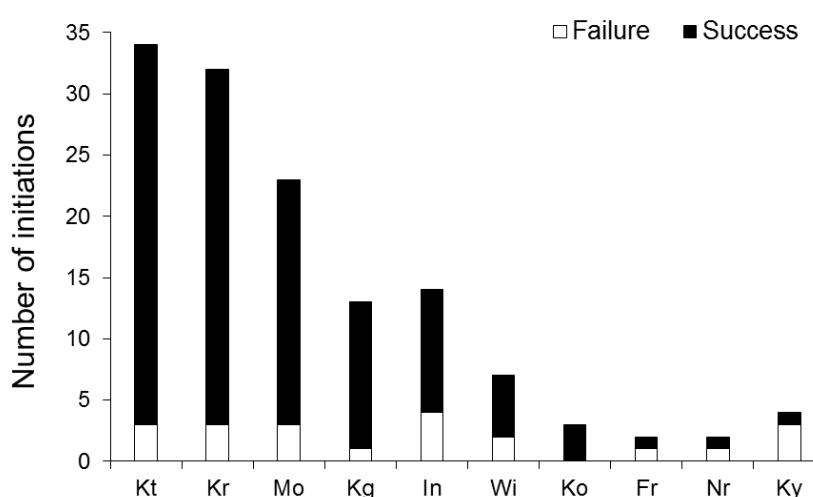


Fig. 2. Number of initiations for individuals which initiated at least once in European bison group of Kraansvlak areas, The Netherlands, from April to June 2016. Black bars represent the number of successful initiations and white bars the number of failed initiations.

Influence of individual characteristics on initiation frequencies

The total number of initiations per day seems to be related with some individual characteristics. The older an individual is, the more it initiates (Glm: Estimate = 1.231 ± 0.256 , $z = 4.802$, $P < 0.001$; Table 1). Because age and dominance are highly correlated (Pearson’s correlation test: $r = -0.893$, $P(\text{perm}) < 0.001$), the more dominant an individual is, the more it initiates. Moreover, the less central an individual is, the greater is the number of initiations (Glm: Estimate = -0.413 ± 0.198 , $z = 2.084$, $P = 0.037$; Table 1). Nevertheless, this last result is due to the presence of juveniles in the analyses, individuals which never initiated and which are the most central due to their playing behaviours. Without juveniles in the analyses, again older individuals initiate significantly more (Glm: Estimate = 1.539 ± 0.396 , $z = 3.885$, $P < 0.001$; Table 1) and, to a lesser extent, the most central individuals, whatever their age (Glm: Estimate = 0.771 ± 0.326 , $z = 2.363$, $P = 0.018$; Table 1).

Influence of individual characteristics on initiation success

The following success seems to be positively influenced by the interaction between age and centrality (Glm: Estimate = 0.472 ± 0.223 , $z = 2.119$, $P = 0.034$; Table 1). For a given age, the following success is higher for the most central individual. However, this is observed only for subadult and young adult females, the high centrality being not an essential success factor for the oldest females (Fig. 3).

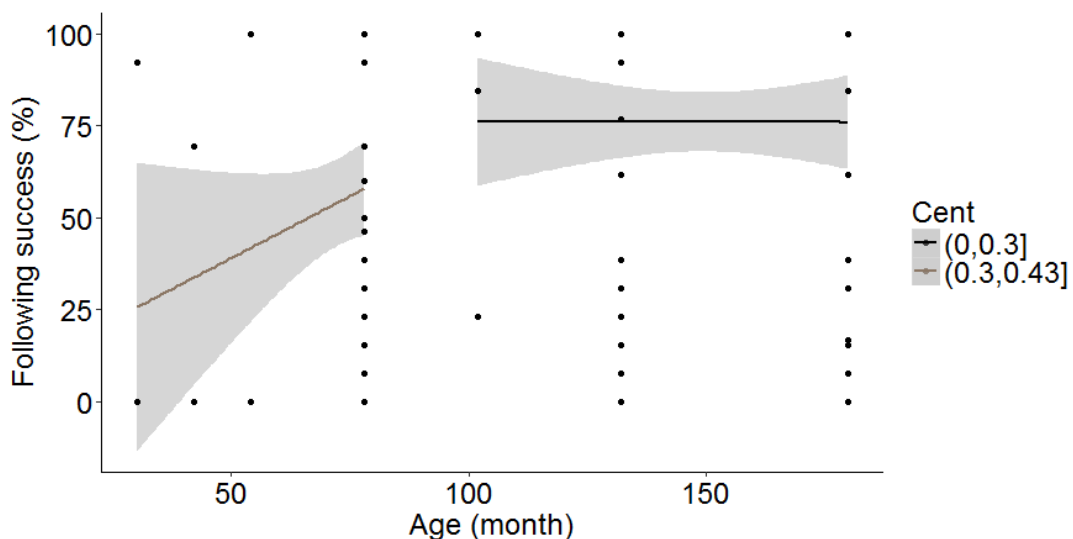


Fig. 3. Following success (%) of collective movements according to both age (month) and eigenvector centrality (Cent, solid lines) of initiator in European bison of Kraansvlak area, The Netherlands, from April to June 2016. Black dots represent the observed data and shaded regions the 95% confidence interval around the mean (*i.e.* standard error, SE).

However, age of initiator, and indirectly its dominance rank, seems not to influence the joining duration to collective movements (Glm: Estimate = -0.076 ± 0.099 , $z = -0.767$, $P = 0.443$; Table 1).

Influence of pre-departure period on initiation success

The proportion of active individuals 5 min before departure as well as group dispersion state and group orientation index do not explain the following success (Table 1). However, two of these parameters influence the joining duration to collective movements. The joining duration is significantly shorter when individuals are grouped than when they are subgrouped (Glm: Estimate = -0.654 ± 0.248 , $z = -2.636$, $P < 0.01$; Table 1), while bison were never observed dispersed during the study period. In the same way, joining duration is significantly shorter when the initiator moves in the direction towards which the majority of individuals was oriented before the departure compared to when there is no voting process (Glm: Estimate = -1.012 ± 0.305 , $z = -3.316$, $P < 0.001$; Table 1).

Joining Process and Group Cohesion

Joining process and social relationships

The data distribution of joining latencies after a survival analysis follows an exponential function more than a power or linear one ($R^2_{\text{exp}} = 0.918$, $R^2_{\text{pow}} = 0.859$, $R^2_{\text{lin}} = 0.384$; $\text{AIC}_{\text{exp}} < \text{AIC}_{\text{pow}} < \text{AIC}_{\text{lin}}$). The probability to join the movement thus not depends on the time but on the number of followers that have already joined the movement (Fig. 4A). This is the signature of a mimetic process, with no subgrouping process in the adhesion probably due to the small group size. This mimetic process is confirmed by a parabolic distribution of mean joining latencies depending on the joining rank ($R^2 = 0.513$, $y = 1.1523x^2 - 19.271x + 108.43$, $P = 0.004$; Fig. 4B).



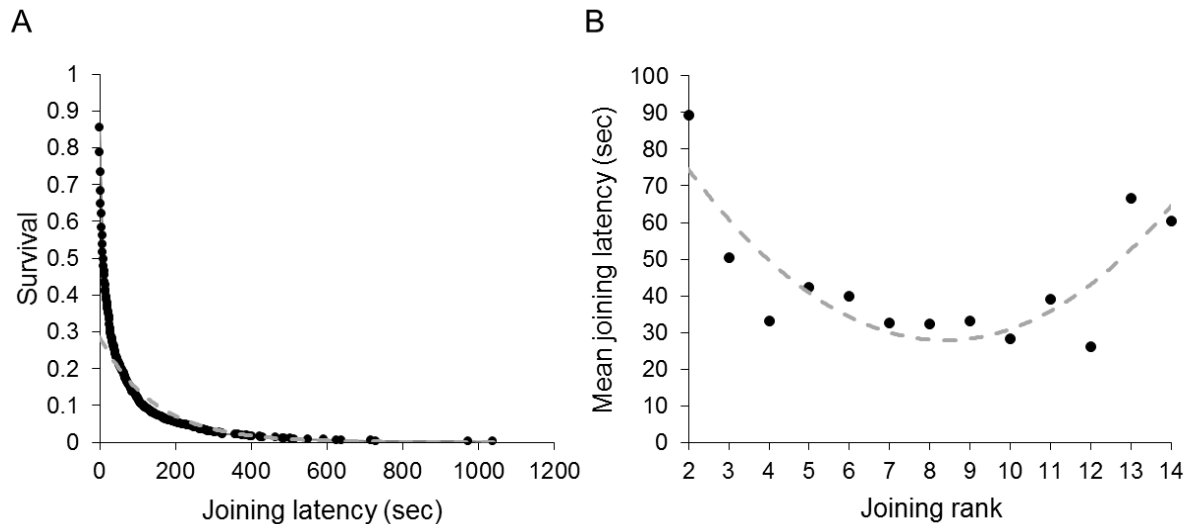


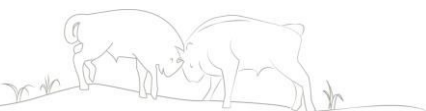
Fig. 4. Distribution of joining latencies of European bison in Kraansvlak area, The Netherlands, from April to June 2016. A) Survival analysis of joining latencies and B) mean joining latency according to the joining rank. The dots represent the observed data and the dashed grey line shows the relationship between the two variables; it follows an exponential function for A) and a parabolic function for B).

The cohesion of the group is very high, the majority of collective movements (55%) being followed by all the individuals present at the time of departure, while 16% are not followed at all. In particular, it would appear to be a phenomenon of « all or nothing » (Two-sample Kolmogorov-Smirnov test: $D = 0.875$, $P < 0.001$).

The cluster analysis of “follower-followed” matrix highlights specific associations during the joining process since different clusters can be observed with a cophenetic coefficient of 0.830. The “follower-followed” matrix is also positively correlated with the “nearest-neighbour” matrix (MRQAP test: $r = 0.609$, $P(\text{perm}) < 0.001$) and the kinship matrix (MRQAP test: $r = 0.349$, $P(\text{perm}) < 0.001$), these latest being controlled by the other one in both cases. Therefore, mothers and their young move together while the other individuals formed a single group of close relatives and affiliative partners. However, the “follower-followed” matrix is not correlated with the matrices of age differences and dominance rank differences (Mantel Z-test: $r < -0.042$, $P(\text{perm}) > 0.303$).

Individuals' rank in the progression

The rank occupied in the progression seems to be influenced by age of group members (Glm: Estimate = -0.113 ± 0.039 , $z = -2.908$, $P = 0.003$; Table 1): older individuals are



preferentially placed at the front of progression. Looking at individual level, eight bison out of fourteen indeed occupy particular places during the joining process (Chi-squared test: $\chi^2 > 23.042$, $df = 13$, $P < 0.041$). The previous results are especially confirmed by the distributions of ranks' frequencies for two of the oldest females, *Kt* and *Kr*, which follow cubic functions (Table 2). The two oldest bison are observed more often at the beginning of collective movements, either as initiators or first followers (Fig. 5A).

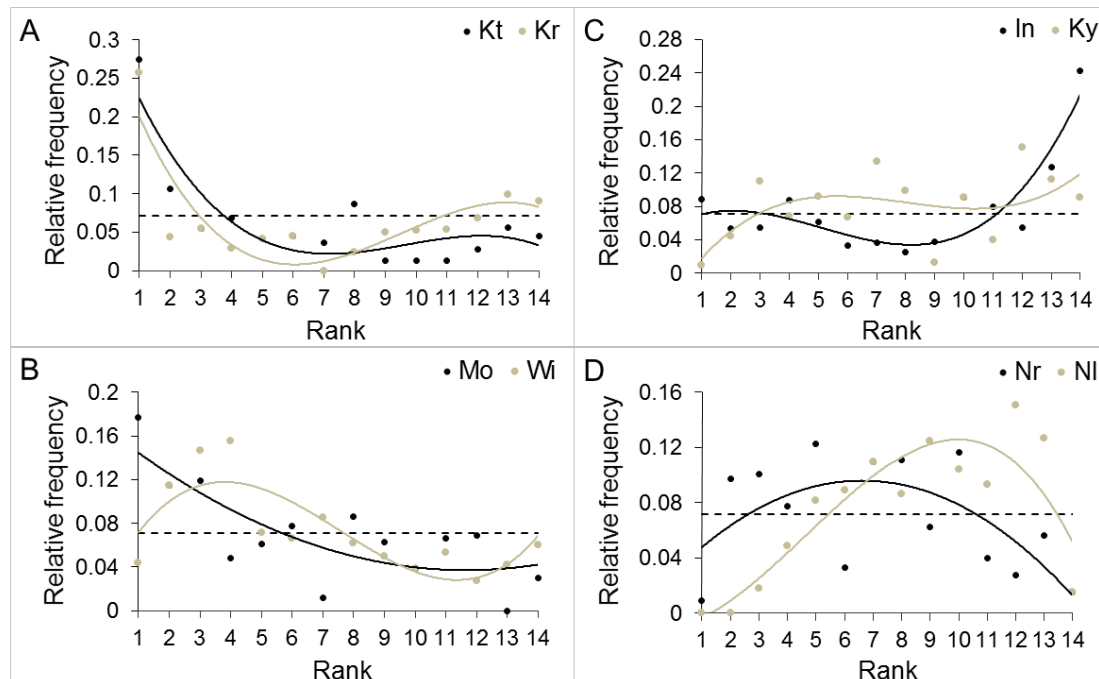


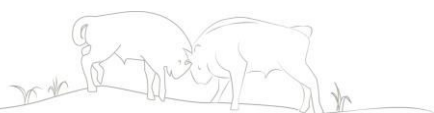
Fig. 5. Distribution of relative frequency according to the rank in the progression for European bison of Kraansvlak area, The Netherlands, which occupy particular positions from April to June 2016. Dots represent the observed data and are of different colors representing a specific individual. The continuous lines show the relationships between the two variables and the dashed lines indicate the distribution of the frequencies under the hypothesis that each individual has the same probability of being observed at each rank. Note that in each graph two different individuals are shown.

However, the first places are also often occupied by two younger females, *Wi* and *Mo* (Fig. 5B), for which the distributions of ranks' frequencies follow respectively a cubic and a parabolic function (Table 2). The last places are occupied preferentially by two other young females, *In* and *Ky* (Fig. 5C), the distribution of ranks for these two individuals following a cubic function (Table 2). The distribution of ranks' frequencies for *Nr*, one of the subadult females, describes an inverse parabolic function (Table 2); it occupies intermediate ranks

during group movements (Fig. 5D). Intermediate ranks are also occupied by *NI*, the only juvenile occupying particular ranks in the progression (Fig. 5D), for which the distribution follows a cubic function (Table 2).

Table 2. Results of linear regressions and Spearman's rank correlation tests between the observed distribution of ranks frequencies in the progression, from April to June 2016, for European bison in Kraansvlak area, The Netherlands, and the distribution obtained for a linear, cubic and parabolic function. Only individuals which occupy particular positions are shown. Results in bold indicate the best-fitted function explaining the observed distribution.

Individual	Function	R^2 or ρ	P	Equation
<i>Kt</i>	Linear	0.534	0.052	$y = -0.0095x + 0.1344$
	Parabolic	0.646	< 0.001	$y = 0.0025x^2 - 0.0471x + 0.2345$
	Cubic	0.7206	< 0.001	$y = -0.0004x^3 + 0.0112x^2 - 0.101x + 0.3133$
<i>Kr</i>	Linear	-0.301	0.295	$y = -0.0026x + 0.0841$
	Parabolic	0.5196	0.002	$y = 0.0029x^2 - 0.0466x + 0.2017$
	Cubic	0.673	< 0.001	$y = -0.0005x^3 + 0.0139x^2 - 0.1146x + 0.3009$
<i>Wi</i>	Linear	0.315	0.021	$y = -0.0057x + 0.1159$
	Parabolic	0.317	0.021	$y = -0.0001x^2 - 0.0042x + 0.1117$
	Cubic	0.605	< 0.001	$y = 0.0004x^3 - 0.0094x^2 + 0.0537x + 0.0272$
<i>Mo</i>	Linear	0.471	0.004	$y = -0.0079x + 0.128$
	Parabolic	0.572	0.001	$y = 0.0009x^2 - 0.022x + 0.1657$
	Cubic	0.319	0.021	$y = -0.0003x^3 + 0.0084x^2 - 0.0683x + 0.2332$
<i>In</i>	Linear	0.167	0.081	$y = 0.0025x^2 - 0.0317x + 0.1303$
	Parabolic	0.678	< 0.001	$y = 0.0064x + 0.0287$
	Cubic	0.737	< 0.001	$y = 0.0004x^3 - 0.0055x^2 + 0.018x + 0.0578$
<i>Ky</i>	Linear	0.079	0.172	$y = 0.0039x + 0.0506$
	Parabolic	0.103	0.140	$y = -0.0004x^2 + 0.0104x + 0.0333$
	Cubic	0.227	0.049	$y = 0.0003x^3 - 0.007x^2 + 0.0514x - 0.0266$
<i>Nr</i>	Linear	0.003	0.329	$y = -0.0027x + 0.0903$
	Parabolic	0.352	0.015	$y = -0.0015x^2 + 0.0202x + 0.0292$
	Cubic	0.324	0.020	$y = 0.0001x^3 - 0.0044x^2 + 0.0383x + 0.0028$
<i>NI</i>	Linear	0.642	0.013	$y = 0.0072x + 0.0206$
	Parabolic	0.688	< 0.001	$y = -0.002x^2 + 0.0367x - 0.0578$
	Cubic	0.818	< 0.001	$y = -0.0002x^3 + 0.0033x^2 + 0.0042x - 0.0105$



Discussion

Leadership and initiator profile

As in the study of Ramos et al. (2015), we showed that leadership was distributed between group members, each individual having initiated at least once, except juveniles which never initiated. This pattern seems to be common to various ungulate species such as American bison (McHugh 1958), zebu, *Bos indicus* (Reinhardt 1983), domestic cattle (Ramseyer et al. 2009c; Della-Rossa et al. 2013) and mountain zebra, *Equus zebra* (Klingel 1968). Successful initiations and failures apart were not equally distributed, meaning that some individuals fail and succeed more than others. Successful initiations being correlated with total number of initiations, the more an individual initiates with success, the more it continues to initiate the next times. This might underlie an amplification process of leadership where success conducts to a higher probability of leadership.

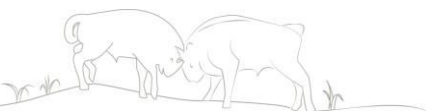
Two of the oldest dominant females, *Kt* and *Kr*, were those which initiate the most being followed (53% of the successful initiations). This observation has been confirmed by the result showing that the older an individual is, the more it initiates collective movements. Age thus seems to be the factor which influences the most the propensity to be a good leader with the oldest females of the group sharing this key role during collective movements. The most frequent observation in the literature of large herbivores also concerns old females, more specifically the oldest one, as for Thornicroft's giraffe for which this individual leads the group in 79% of cases (Berry and Bercovitch 2015) and for African elephant, for which the matriarch always takes the head of the group (McComb et al. 2001, 2011). Oldest individuals are known to have a greater knowledge and experience of the environment giving them the capacity to evaluate risks and take ecological relevant decisions for their group (Wittemyer et al. 2005; McComb et al. 2011; Merkle et al. 2015). In this study, the oldest females which led the most were also those which were in the Kraansvlak area for the longest time. Therefore, these females would have a better knowledge of the distribution and abundance of resources and would thus be more likely to initiate successful movements than other individuals, being less experienced.

Another hypothesis to explain oldest females' leadership would be linking to nutritional needs; individuals which have the highest energy requirements lead the group more often towards areas where the resources they need are present (Sueur et al. 2012). More particularly, according to Krasińska and Krasiński (2013), nutritional needs increase with age

of individuals. They are also higher for females which have a calf, as *Kt* and *Kr* did during the study, especially for milk production and calf survival (Fischhoff et al. 2007). Finally, an alternative explanation for our results might be the inter-individual differences in temperament. This intrinsic parameter could especially explain why *Kg*, which has the same age than *Kt* and also a calf, not showed strong leadership behaviour. For instance, studies in horses, sheep and even fishes and birds have shown that spontaneous group movements were often led by the most nervous individuals or by the boldest ones (Harcourt et al. 2009; Kurvers et al. 2009; Michelena et al. 2010; Briard et al. 2015). Moreover, the less anxious and more explorative individuals are often less gregarious (Sibbald et al. 2009), meaning that their capacity to initiate group movements could depend on their higher tolerance to move away from their congeners and to be more independent (Briard et al. 2015). However, we also showed that without taking into account juveniles in the social network, and apart from the age effect, the more central individuals were those which initiated the most. This means that, regardless of their age, females which have numerous social relationships may have more weight in group decisions and thus a greater probability to initiate being followed compared to females which have a less developed network of relationships.

Initiation success and joining process

Initiation success is measured according to the following success and the joining duration process, *i.e.* the total duration of movements. We first showed that the following success of oldest dominant females was not influenced by their centrality but that the most central individuals among subadult and young adult females have higher following success compared to the less central ones. Initiator characteristics had, however, no influence on the total duration of movements. The propensity of oldest females to be naturally followed whatever their centrality could be explained mainly by their high experience and knowledge of the territory, as well as their dominance status which would have some weight in their ability to federate. By their age, they thus have an important decision-making power and pertinent information for their group. However, when subadult or young adult females initiate, their credibility as leaders is based only on the strength and the number of their social relationships; the more their social network is developed, the more their chance to be followed increases. Despite these results, and whatever the initiator identity, bison remain very cohesive with 55% of collective movements which were followed by all individuals



present at the time of departure against 16% which were not followed at all. Thus, social relationships as well as the size of the herd, both involving high group cohesion, could also explain the joining phenomenon of “all or nothing” we observed. Moreover, bison being not supplementary fed by humans have to seek for food resources throughout the year; being cohesive allows them to exchange information and would confer a better protection against potential predators, prey instinct remaining high in this wild species which shares a long common natural story with wolf and bear (Kluever et al. 2008; Klich and Perzanowski 2012). These hypotheses are supported by the literature showing that the probability of group fission would increase with group size and would depend on the predictability and variability of food resources (Sueur 2011; Pays et al. 2012).

Apart from initiator characteristics, behaviours of group members before departure can also have an influence on movement success. We showed that the dispersion state of the herd before departure had an effect on the joining duration. It was shorter when bison were grouped compared to when they were in subgroups before departure, similar to E. bison of the study of Ramos et al. (2015). The proximity of individuals would allow a better communication between them, guaranteeing the maintenance of group coordination through an effective recruitment of congeners (Ramseyer et al. 2009a, c; Sueur et al. 2011). For instance, in horses, the more active the herding behaviour of the stallion before departure is, the shorter will be the joining process. This way, the prevention of large spatial dispersion by gathering mares would allow the stallion to resolve motivational conflicts (Bourjade et al. 2009).

Orientation of the individuals before departure and the initiator decision to move or not towards this direction also seem to have an influence on group movement success, especially on joining duration; it was shorter when the initiator took the direction where the majority was facing before the departure. The initiator, by taking into account the choice of its congeners, could avoid a conflict of interest with its group which would slow down the joining process. For instance, in Przewalski's horses, the presence of voting behaviours in different directions slows down the subsequent joining processes indicating conflict of interest difficult to resolve (Bourjade et al. 2009; Bourjade and Sueur 2010).

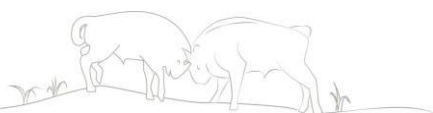
Nevertheless, the influence of voting behaviours on joining duration was not highlighted for the following success. This result contrasts with those obtained by Ramos et al. (2015) describing that the number of followers was higher if the majority of individuals faced in the



same direction as the one taken by the initiator at departure. Our result could be explained by several factors such as the group size, smaller than this of the Haut-Thorenc bison group (Ramos et al. 2015), the high cohesiveness and the strong social relationships between individuals. Therefore, and because of the social power of the two oldest females, it seems to be not necessary for bison to show these voting behaviours, or a small number of these behaviours could be enough to reach a consensus.

We finally showed that the proportion of active individuals before departure did not explain the initiation success, neither the following success or joining duration. This confirms results previously obtained on E. bison (Ramos et al. 2015) but remains contradictory with literature on other gregarious species. Indeed, studies on Canada geese, *Branta canadensis*, sheep and domestic cattle have shown that an increase in group activity before departure had a positive effect on the numbers of followers (Raveling 1969; Ramseyer et al. 2009a, b). It is possible that bison do not express their motivation to move by increasing their general activity before departure, but more thanks to their intention movements (voting behaviours) or by increasing their urination and defecation frequency (AR, personal observation) as described by Prins (1996) in African buffalo.

We showed with the survival analysis that the distribution of joining latencies followed an exponential function and that the distribution of the mean joining latencies according to the rank in the progression followed a parabolic curve. This means that the probability to join the movement does not depend on time, but rather on the number of congeners already moving (Ramos et al. 2015). The joining behaviour of individuals thus corresponds to a joining mimetic process (Jacobs et al. 2011; Sueur and Deneubourg 2011). This process appeared to be influenced by social relationships, preferential associations during the joining process have been highlighted. More specifically, individuals followed each other first according to kinship, the mother-calf pairs being clearly observed with cluster analysis, and then according to affiliative links between individuals. As it was suggested by Ramos et al. (2015), the joining mimetic process in E. bison thus seems to be selective (Jacobs et al. 2011; Sueur 2011). Similar results were described for domestic cattle and horses (Della-Rossa et al. 2013; Briard et al. 2015) as well as hippopotamus, *Hippopotamus amphibious*, for which females associate more with kin and most familiar congeners when they raft (Blowers et al. 2009).



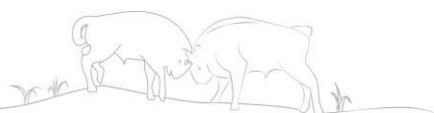
Affinities may be driven by similarities between individuals, *e.g.* following a congener on the basis of a similar dominance rank or an age class (Le Pendu et al. 1995; Villaret and Bon 1998). For instance, associations with individuals having a similar dominance rank may be explained by the intensity of agonistic behaviours, which often are numerous between individuals of highly different ranks, inciting subordinates to avoid dominants as preferred partners (Briard et al. 2015). Moreover, similar social tendencies and behavioural compatibility would favour the grouping of individuals of the same age (Bon and Campan 1996). Contrary to the literature, we did not find correlation between follow-up preferences and dominance rank, neither between follow-up preferences and age. This result could be due to the predominance of kinship in joining process, related individuals following each other whatever their dominance rank or age.

Finally, we highlighted a specific organization during movements according to age with oldest dominant individuals being preferentially the first to start and join movements. Looking at individual level, eight of the fourteen bison occupied specific ranks in the progression with the two most successful leaders and oldest individuals, *Kt* and *Kr*, holding the first places. First places were also often occupied by two other females, *Wi* and *Mo*, which although younger than *Kt* and *Kr*, belong also to the 5 oldest females of the herd. The last ranks were occupied by *In* and *Ky*, which were among the less central individuals in the group, often observed more separated from the others during resting and foraging events (AR and LM, personal observation). Moreover, these two females together interacted a lot in the adult social network. It is thus not surprising to observe them together at the rear of the progression. Lastly, intermediate positions were occupied by one subadult female, *Nr*, and one of the juveniles, *Nl*. The stable ranks of some individuals in the progression have also been observed in zebu, cattle and horses, even though, contrary to our study, no direct correlation could be demonstrated with age (Wells and von Goldschmidt-Rothschild 1979; Kondo et al. 1980; Reinhardt 1983). Therefore, for our results and as previously explained for initiation propensity of oldest females, being placed at the beginning of the progression during a collective movement can be due to several factors such as greater knowledge and experience of these mature individuals (Reinhardt 1983; McComb et al. 2001), an effective strategy to protect the young against danger coming from the front, or an easier access to resources (Bumann et al. 1997; Sueur 2011). Apart from *Nl*, juveniles had no particular rank meaning that they were not systematically placed just behind their mother during the

joining process. This may be due to the age of juveniles which become increasingly independent from their mother at the end of the weaning period, without, however, disrupting the preferential link they have together (Wells and von Goldschmidt-Rothschild 1979; Green 1992). Potentially due to the absence of predators in the Kraansvlak area, juveniles were also not particularly placed in intermediate joining ranks, except for *NI*, which are considered as the most secured positions during group movements (Bumann et al. 1997). However, taking into account movements involving all group members, they never occupied the first rank, and they have been observed only in 21.2% and 27.3% of cases successively at the second and the last joining rank, meaning that they were often surrounded by older individuals probably due to the protection instinct of adults. Therefore, as we expected, the knowledge and experience of oldest individuals, coupled with the nutritional needs hypothesis seem to be the most important factors explaining the specific organization of bison during collective movements (Ramos et al. 2015). It would however be interesting to understand in which context leading females do or do not take the lead of the group for a given collective movement, for example studying the destination areas, their nutritional quality or even the influence of seasonality.

Conclusion

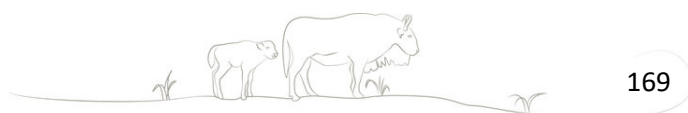
The most important finding of this study is that several old females (particularly two), and not only the oldest as we can usually read in literature (Krysiak 1963; Caboń-Raczyńska et al. 1987; Krasińska and Krasiński 2013), have a primordial role in the leadership process, initiating collective movements in most cases and being followed successfully by their peers. They seem to have a high social power and a strong capacity to federate, probably due to their dominance rank and their experience and knowledge of risks and environment. Being lactating, the weight of their decisions could be even higher, because they need to meet not only their own needs but also those of their calves. Thus, the main innovation of this study is to identify the profile of a good leader in a wild ungulate species, separating the social influences to the intrinsic characteristics of animals, in the prospect of using these results for rewilding proceedings and herd management. Indeed, virtual fences methods could be a promising tool to control herd movements and avoid the use of conventional fences. Because it is not conceivable to equip each individual especially for economic reasons and animal welfare, identify leaders and fit them with a GPS device to control the entire group



movements (Anderson 2007; Jouven et al. 2010), could enable the reintroduction of large herbivores and reduce conflicts between human and wildlife (Jachowski et al. 2014; Ramos et al. 2015). If such a tool is applied to manage bison populations, oldest females, in reproductive age, would be good candidates. Conflicts between human and bison are especially reported in Poland. This country, in addition to have one of the largest wild bison population, has intensified its agriculture after its EU accession in 2004 (Hofman-Kamińska and Kowalczyk 2012). Because of the natural tendency of bison to disperse, especially during winter, nearly 70% of the bison populations initially introduced into forest habitats extended their distribution range to areas around, often cultivated lands (Kerley et al. 2012; Krasińska and Krasiński 2013). Therefore, in Northeastern regions for example, the amount of compensations paid to farmers for crop damages was over 90,000 € in 2010 (Hofman-Kamińska and Kowalczyk 2012). However, in Belarus, Russia and Ukraine, compensation is not offered to farmers resulting in low acceptance of bison in these countries, which can be deleterious for the species conservation efforts (Hofman-Kamińska and Kowalczyk 2012). Conventional solutions exist to contain animals such as electric fences, supplementary food patches during winter, or creation of a buffer zone around forested areas, but their environmental impacts and constraints remain too difficult to manage on the long term (Hofman-Kamińska and Kowalczyk 2012). Virtual fences thus may open new perspectives. However, the number of individuals that need to be equipped within a herd to manage it efficiently seems to be group size and group composition dependent. It is therefore highly recommended to conduct further studies on ungulates collective movements but also on virtual fences devices and its application for wild herbivore species, which could be especially interesting in more human dominated areas.

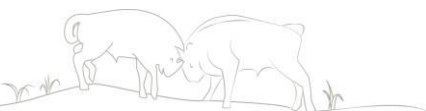
Acknowledgements

We would like to warmly thank all the teams of Zuid-Kennemerland National Park, PWN, ARK Nature and all partners of the Kraansvlak Bison Project for their valuable help during data collection and their presence during the various stages of our study. We are grateful to Emilio.R. Rojas (Wildstats) and Palmyre.H. Boucherie for their help for statistical analyses and their scientific contributions, always enriching. We also thank Alexandre. Naud, M-A.Forin-Wiart and Joffrey. Jouma'a for their fruitful advices regarding GLMM analysis.



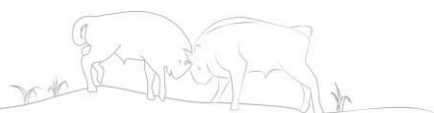
References

- Altmann J (1974) Observational study of behavior: Sampling methods. *Behaviour* 49:227–266. doi: 10.1163/156853974X00534
- Anderson DM (2007) Virtual fencing – past, present and future. *Rangel J* 29:65–78.
- Bartoń K (2016) MuMIn: Multi-Model Inference.
- Berry PSM, Bercovitch FB (2015) Leadership of herd progressions in the Thornicroft's giraffe of Zambia. *Afr J Ecol* 53:175–182. doi: 10.1111/aje.12173
- Blowers TE, Waterman JM, Kuhar CW, Bettinger TL (2009) Social behaviors within a group of captive female *Hippopotamus amphibius*. *J Ethol* 28:287–294. doi: 10.1007/s10164-009-0184-6
- Bode NWF, Wood AJ, Franks DW (2011) The impact of social networks on animal collective motion. *Anim Behav* 82:29–38. doi: 10.1016/j.anbehav.2011.04.011
- Bon R, Campan R (1996) Unexplained sexual segregation in polygamous ungulates: a defense of an ontogenetic approach. *Behav Processes* 38:131–154. doi: 10.1016/S0376-6357(96)00029-0
- Bourjade M, Sueur C (2010) Shared or unshared consensus for collective movement? Towards methodological concerns. *Behav Processes* 84:648–652. doi: 10.1016/j.beproc.2010.02.027
- 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. doi: 10.1111/j.1439-0310.2009.01614.x
- 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* 121:888–902. doi: 10.1111/eth.12402
- Bumann D, Krause J, Rubenstein D (1997) Mortality risk of spatial positions in animal groups: The danger of being in the front. *Behaviour* 134:1063–1076. doi: 10.1163/156853997X00403
- Burnham KP, Anderson DR (eds) (2004) *Model selection and multimodel inference*. Springer New York, New York, NY
- Butler Z, Corke P, Peterson R, Rus D (2006) From robots to animals: virtual fences for controlling cattle. *Int J Robot Res* 25:485–508. doi: 10.1177/0278364906065375



- Caboń-Raczyńska K, Krasińska M, Krasiński ZA, Wójcik JM (1987) Bisoniana XCVII. Rhythm of daily activity and behavior of European bison in the Białowieża Forest in the period without snow cover. *Acta Theriol (Warsz)* 32:335–372.
- Conradt L, Roper TJ (2005) Consensus decision making in animals. *Trends Ecol Evol* 20:449–456. doi: 10.1016/j.tree.2005.05.008
- Craney TA, Surles JG (2002) Model-dependent variance inflation factor cutoff values. *Qual Eng* 14:391–403. doi: 10.1081/QEN-120001878
- de Vries H (1995) An improved test of linearity in dominance hierarchies containing unknown or tied relationships. *Anim Behav* 50:1375–1389. doi: 10.1016/0003-3472(95)80053-0
- de Vries H (2006) Measuring and testing the steepness of dominance hierarchies. *Anim Behav* 71:585–592. doi: 10.1016/j.anbehav.2005.05.015
- de Vries H (1993) The rowwise correlation between two proximity matrices and the partial rowwise correlation. *Psychometrika* 58:53–69. doi: 10.1007/BF02294470
- Decker SE, Bath AJ, Simms A, et al (2010) The return of the king or bringing snails to the garden? The human dimensions of a proposed restoration of European Bison (*Bison bonasus*) in Germany. *Restor Ecol* 18:41–51. doi: 10.1111/j.1526-100X.2008.00467.x
- Della-Rossa L, Chadœuf J, Boissy A, Dumont B (2013) Leaders of spontaneous group movements influence whole-group social organization: an experimental study on grazing heifers. *Behaviour* 150:153–173. doi: 10.1163/1568539X-00003043
- Distefano E (2005) Human-Wildlife conflict worldwide: collection of case studies, analysis of management strategies and good practices. SARD Initiat Rep FAO Rome. doi: 10.1111/j.1526-100X.2008.00467.x
- Farine DR, Whitehead H (2015) Constructing, conducting and interpreting animal social network analysis. *J Anim Ecol* 84:1144–1163. doi: 10.1111/1365-2656.12418
- Feist JD, McCullough DR (1976) Behavior patterns and communication in feral horses. *Z Für Tierpsychol* 41:337–371. doi: 10.1111/j.1439-0310.1976.tb00947.x
- Fischhoff IR, Sundaresan SR, Cordingley J, et al (2007) Social relationships and reproductive rate influence leadership roles in movements of plains zebra, *Equus burchellii*. *Anim Behav* 73:825–831. doi: 10.1016/j.anbehav.2006.10.012
- Fry JC (1993) Biological data analysis: A practical approach. Oxford University Press, Inc., New York, NY, USA

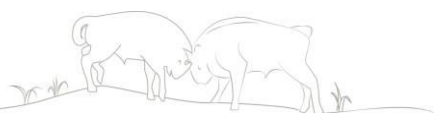
- Gammell MP, Vries H de, Jennings DJ, et al (2003) David's score: a more appropriate dominance ranking method than Clutton-Brock et al.'s index. *Anim Behav* 66:601–605.
- Green WCH (1992) The development of independence in bison: pre-weaning spatial relations between mothers and calves. *Anim Behav* 43:759–773. doi: 10.1016/S0003-3472(05)80199-X
- Green WCH, Griswold JG, Rothstein A (1989) Post-weaning associations among bison mothers and daughters. *Anim Behav* 38:847–858. doi: 10.1016/S0003-3472(89)80116-2
- Haddadi H, King AJ, Wills AP, et al (2011) Determining association networks in social animals: choosing spatial–temporal criteria and sampling rates. *Behav Ecol Sociobiol* 65:1659–1668. doi: 10.1007/s00265-011-1193-3
- Harcourt JL, Ang TZ, Sweetman G, et al (2009) Social feedback and the emergence of leaders and followers. *Curr Biol* 19:248–252. doi: 10.1016/j.cub.2008.12.051
- Hofman-Kamińska E, Kowalczyk R (2012) Farm crops depredation by European bison (*Bison bonasus*) in the vicinity of forest habitats in Northeastern Poland. *Environ Manage* 50:530–541. doi: 10.1007/s00267-012-9913-7
- Ihl C, Bowyer RT (2011) Leadership in mixed-sex groups of muskoxen during the snow-free season. *J Mammal* 92:819–827. doi: 10.1644/10-MAMM-A-109.1
- Jachowski DS, Slotow R, Millspaugh JJ (2014) Good virtual fences make good neighbors: opportunities for conservation. *Anim Conserv* 17:187–196. doi: 10.1111/acv.12082
- Jacobs A, Sueur C, Deneubourg JL, Petit O (2011) Social network influences decision making during collective movements in brown lemurs (*Eulemur fulvus fulvus*). *Int J Primatol* 32:721–736. doi: 10.1007/s10764-011-9497-8
- Jędrzejewski W, Jędrzejewska B, Okarma H, Ruprecht AL (1992) Wolf predation and snow cover as mortality factors in the ungulate community of the Białowieża National Park, Poland. *Oecologia* 90:27–36. doi: 10.1007/BF00317805
- Jouven M, Ickowiczi A, Leroy H, Lapeyronie P (2010) Les clôtures virtuelles: un outil pour gérer le pâturage en élevage ovin allaitant? *Rencontres Autour Rech Sur Rumin* 53–56.



- Kamler J, Homolka M, Barančková M, Krojerová-Prokešová J (2010) Reduction of herbivore density as a tool for reduction of herbivore browsing on palatable tree species. *Eur J For Res* 129:155–162. doi: 10.1007/s10342-009-0309-z
- Kerley GIH, Kowalczyk R, Cromsigt J (2012) Conservation implications of the refugee species concept and the European bison: king of the forest or refugee in a marginal habitat? *Ecography* 35:519–529. doi: 10.1111/j.1600-0587.2011.07146.x
- Klich D, Perzanowski K (2012) A chance for the restoration of wisents to Northern Caucasus. *Eur Bison Conserv Newsl* 5:57–66.
- Klingel H (1968) Soziale Organisation und Verhaltensweisen von Hartmann-und Bergzebras (*Equus zebra hartmannae* und *E. z. zebra*). *Z Für Tierpsychol* 25:76–88. doi: 10.1111/j.1439-0310.1968.tb00004.x
- Kluever BM, Breck SW, Howery LD, et al (2008) Vigilance in cattle: the influence of predation, social interactions, and environmental factors. *Rangel Ecol Manag* 61:321–328. doi: 10.2111/07-087.1
- Kondo S, Terashima H, Nishino S (1980) Leader-follower relationship in steer calves and lactating dairy cows.
- Kraśnińska M, Kraśniński ZA (2013) *European Bison: The Nature Monograph*. Springer Science & Business Media
- Krause J, Ruxton GD (2002) *Living in groups*. OUP Oxford
- Krueger K, Flauger B, Farmer K, Hemelrijk C (2014) Movement initiation in groups of feral horses. *Behav Processes* 103:91–101. doi: 10.1016/j.beproc.2013.10.007
- Krysiak K (1963) News of the European bison in Poland. *Oryx* 7:94–96. doi: 10.1017/S0030605300002453
- Kurvers RHJM, Eijkelenkamp B, van Oers K, et al (2009) Personality differences explain leadership in barnacle geese. *Anim Behav* 78:447–453. doi: 10.1016/j.anbehav.2009.06.002
- Lawton JH (1994) What do species do in ecosystems? *Oikos* 71:367–374. doi: 10.2307/3545824
- Le Pendu Y, Briedermann L, Gerard JF, Maublanc ML (1995) Inter-individual associations and social structure of a mouflon population (*Ovis orientalis musimon*). *Behav Processes* 34:67–80. doi: 10.1016/0376-6357(94)00055-L

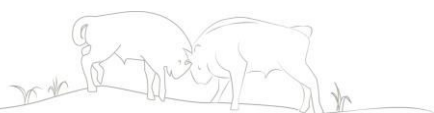


- Lusseau D, Conradt L (2009) The emergence of unshared consensus decisions in bottlenose dolphins. *Behav Ecol Sociobiol* 63:1067–1077. doi: 10.1007/s00265-009-0740-7
- McComb K, Moss C, Durant SM, et al (2001) Matriarchs as repositories of social knowledge in African elephants. *Science* 292:491–494. doi: 10.1126/science.1057895
- McComb K, Shannon G, Durant SM, et al (2011) Leadership in elephants: the adaptive value of age. *Proc R Soc Lond B Biol Sci* rspb20110168. doi: 10.1098/rspb.2011.0168
- McDonnell S (2003) Practical field guide to horse behavior: the equid ethogram. Lexington
- McHugh T (1958) Social behavior of the American buffalo (*Bison bison bison*). *Zoologica* 43:1–40.
- Merkle JA, Sigaud M, Fortin D (2015) To follow or not? How animals in fusion–fission societies handle conflicting information during group decision-making. *Ecol Lett* 18:799–806. doi: 10.1111/ele.12457
- Michelena P, Jeanson R, Deneubourg J-L, Sibbald AM (2010) Personality and collective decision-making in foraging herbivores. *Proc R Soc Lond B Biol Sci* 277:1093–1099. doi: 10.1098/rspb.2009.1926
- Navarro LM, Pereira HM (2012) Rewilding abandoned landscapes in Europe. *Ecosystems* 15:900–912. doi: 10.1007/s10021-012-9558-7
- Olech W (2008) *Bison bonasus*. In: IUCN Red List Threat. Species. <http://www.iucnredlist.org/details/2814/0>. Accessed 3 Jan 2017
- Pays O, Fortin D, Gassani J, Duchesne J (2012) Group dynamics and landscape features constrain the exploration of herds in fusion-fission societies: the case of European roe deer. *PLoS ONE* 7:e34678. doi: 10.1371/journal.pone.0034678
- Petit O, Bon R (2010) Decision-making processes: The case of collective movements. *Behav Processes* 84:635–647. doi: 10.1016/j.beproc.2010.04.009
- Prins H (1996) Ecology and behaviour of the African buffalo: social inequality and decision making. Springer Science & Business Media
- Pucek Z, Belousova I, Krasinska M, et al (2004) Status survey and conservation action plan: European bison.
- Putman R, Apollonio M, Andersen R (2011) Ungulate management in Europe: Problems and practices. Cambridge University Press
- Quigley TM, Sanderson HR, Tiedemann AR, McInnis ML (1990) Livestock control with electrical and audio stimulation. *Rangelands* 12:152–155.



- Ramos A, Petit O, Longour P, et al (2015) Collective decision making during group movements in European bison, *Bison bonasus*. *Anim Behav* 109:149–160. doi: 10.1016/j.anbehav.2015.08.016
- Ramos A, Petit O, Longour P, et al (2016) Space Use and movement patterns in a semi-free-ranging herd of European bison (*Bison bonasus*). *PLOS ONE* 11:e0147404. doi: 10.1371/journal.pone.0147404
- 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. doi: 10.1016/j.anbehav.2009.03.017
- Ramseyer A, Boissy A, Thierry B, Dumont B (2009b) Individual and social determinants of spontaneous group movements in cattle and sheep. *Anim Int J Anim Biosci* 3:1319–1326. doi: 10.1017/S1751731109004790
- Ramseyer A, Thierry B, Boissy A, Dumont B (2009c) Decision-making processes in group departures of cattle. *Ethology* 115:948–957. doi: 10.1111/j.1439-0310.2009.01686.x
- Raveling DG (1969) Preflight and flight behavior of Canada geese. *The Auk* 86:671–681.
- Reinhardt V (1983) Movement orders and leadership in a semi-wild cattle herd. *Behaviour* 83:251–264. doi: 10.1163/156853983X00183
- Rewilding Europe (2015) Rewilding Europe – Making Europe a wilder place. <https://www.rewildingeurope.com/>. Accessed 3 Jan 2017
- Ritchie ME, Tilman D, Knops JM (1998) Herbivore effects on plant and nitrogen dynamics in oak savanna. *Ecology* 79:165–177.
- RStudio Team (2016) RStudio: Integrated Development Environment for R. RStudio, Inc., Boston, MA
- Ruckstuhl KE, Neuhaus P (2000) Sexual segregation in ungulates: a new approach. *Behaviour* 137:361–377. doi: 10.1163/156853900502123
- Rutberg AT (1986) Dominance and its fitness consequences in American bison cows. *Behaviour* 96:62–91. doi: 10.1163/156853986X00225
- Sandom CJ, Hughes J, Macdonald DW (2013) Rewilding the Scottish highlands: do wild boar, *Sus scrofa*, use a suitable foraging strategy to be effective ecosystem engineers? *Restor Ecol* 21:336–343. doi: 10.1111/j.1526-100X.2012.00903.x

- Sibbald AM, Erhard HW, McLeod JE, Hooper RJ (2009) Individual personality and the spatial distribution of groups of grazing animals: An example with sheep. *Behav Processes* 82:319–326. doi: 10.1016/j.beproc.2009.07.011
- Smit C, Ruifrok JL, van Klink R, Olff H (2015) Rewilding with large herbivores: The importance of grazing refuges for sapling establishment and wood-pasture formation. *Biol Conserv* 182:134–142. doi: 10.1016/j.biocon.2014.11.047
- Steventon J (2013) CyberTracker. CyberTracker Conservation, Bellville, SA
- Stewart KJ, Harcourt AH (1994) Gorillas' vocalizations during rest periods: signals of impending departure? *Behaviour* 130:29–40. doi: 10.1163/156853994X00127
- Sueur C (2011) Group decision-making in chacma baboons: leadership, order and communication during movement. *BMC Ecol* 11:26. doi: 10.1186/1472-6785-11-26
- Sueur C, Deneubourg J-L (2011) Self-Organization in Primates: Understanding the Rules Underlying Collective Movements. *Int J Primatol* 32:1413–1432. doi: 10.1007/s10764-011-9520-0
- Sueur C, Deneubourg J-L, Petit O (2010) Sequence of quorums during collective decision making in macaques. *Behav Ecol Sociobiol* 64:1875–1885. doi: 10.1007/s00265-010-0999-8
- Sueur C, King AJ, Conradt L, et al (2011) Collective decision-making and fission–fusion dynamics: a conceptual framework. *Oikos* 120:1608–1617. doi: 10.1111/j.1600-0706.2011.19685.x
- Sueur C, MacIntosh AJJ, Jacobs AT, et al (2012) Predicting leadership using nutrient requirements and dominance rank of group members. *Behav Ecol Sociobiol* 67:457–470. doi: 10.1007/s00265-012-1466-5
- Sueur C, Petit O (2008a) Shared or unshared consensus decision in macaques? *Behav Processes* 78:84–92. doi: 10.1016/j.beproc.2008.01.004
- Sueur C, Petit O (2008b) Organization of group members at departure is driven by social structure in Macaca. *Int J Primatol* 29:1085–1098. doi: 10.1007/s10764-008-9262-9
- 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. doi: 10.1016/j.anbehav.2009.07.029
- Tulloch DG (1978) The water buffalo, *Bubalus bubalis*, in Australia: grouping and home range. *Aust Wildl Res* 5:327–354.

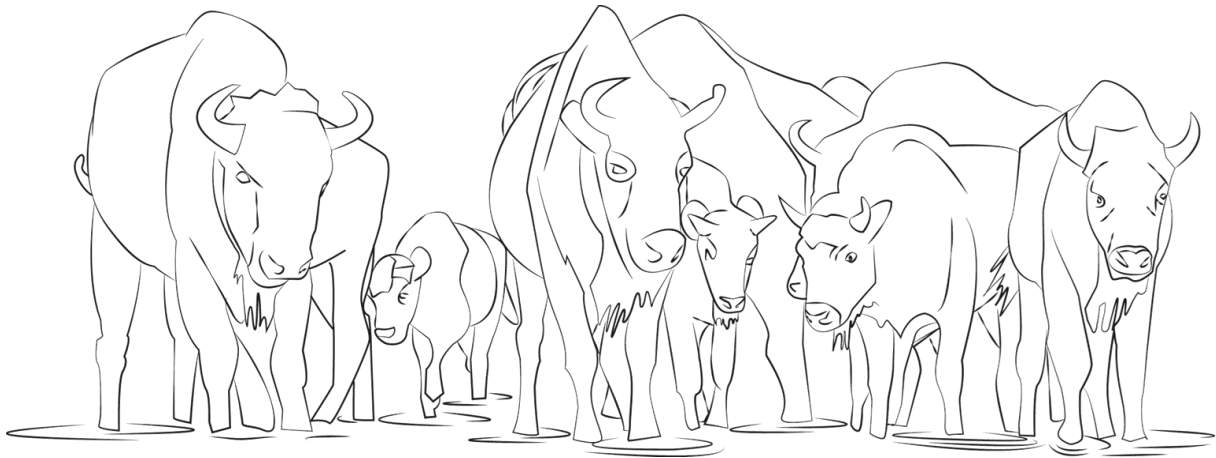


- Tyler SJ (1972) The behaviour and social organization of the new forest ponies. *Anim Behav Monogr* 5:87–196. doi: 10.1016/0003-3472(72)90003-6
- Vander Wal E, Gagné-Delorme A, Festa-Bianchet M, Pelletier F (2016) Dyadic associations and individual sociality in bighorn ewes. *Behav Ecol* 27:560–566. doi: 10.1093/beheco/arv193
- Villaret J-C, Bon R (1998) Sociality and relationships in Alpine ibex (*Capra ibex*). *Rev Ecol* 53:153–170.
- Wasserman S, Faust K (1994) *Social network analysis: methods and applications*. Cambridge University Press
- Wells SM, von Goldschmidt-Rothschild B (1979) Social behaviour and relationships in a herd of Camargue horses. *Z Für Tierpsychol* 49:363–380. doi: 10.1111/j.1439-0310.1979.tb00299.x
- Whitehead H (2009) SOCPROG programs: analysing animal social structures. *Behav Ecol Sociobiol* 63:765–778. doi: 10.1007/s00265-008-0697-y
- Wittemyer G, Douglas-Hamilton I, Getz WM (2005) The socioecology of elephants: analysis of the processes creating multitiered social structures. *Anim Behav* 69:1357–1371. doi: 10.1016/j.anbehav.2004.08.018
- Zou KH, Tuncali K, Silverman SG (2003) Correlation and simple linear regression. *Radiology* 227:617–628. doi: 10.1148/radiol.2273011499

Discussion Générale



PARTIE 1
Organisation de groupe et structure du réseau social



© Jérémy RAMOS

1.1. Résultats et discussion

Malgré l'augmentation du nombre de programmes de réintroduction du bison d'Europe dans nos écosystèmes européens, la littérature fait état d'un manque de connaissances scientifiques générales à son égard, en particulier en ce qui concerne son écologie et sa vie sociale (Pucek et al., 2004). Certes, ce grand herbivore est décrit depuis les années 1800 comme étant une espèce sociale, mais aucune étude n'a depuis été menée pour mieux comprendre la formation des groupes et les mécanismes sociaux sous-jacents. En effet, les connaissances accumulées aujourd'hui sont en grande majorité le fruit d'observations opportunistes et se limitent bien souvent à de simples descriptions de la composition des groupes. Il en est de même des travaux concernant son plus proche cousin, le bison d'Amérique (McHugh, 1958). C'est dans ce contexte qu'une première étude a été menée sur le troupeau de Kraansvlak (**Chapitre 1**). L'objectif était de comprendre la structure du réseau social chez le bison européen et l'influence des relations interindividuelles, *i.e.* des liens de parenté et d'affiliation, sur la cohésion et la stabilité du troupeau. Le troupeau de Kraansvlak, de par sa taille (N = 14), s'est avéré être un bon candidat pour reconnaître individuellement ses membres, condition *sine qua non* à l'utilisation de la méthode d'analyse des réseaux sociaux choisie pour mener à bien cette étude.

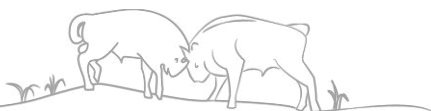
1.1.1. Taille et composition du groupe

Tout d'abord, le troupeau de Kraansvlak était constitué de femelles adultes (N = 8, 57%), de leurs veaux (N = 4, 29%), et de femelles subadultes (N = 2, 14%). Même si l'absence de



mâles subadultes et adultes est à noter dans ce troupeau, cette composition reste très proche de celle décrite dans la littérature pour les groupes mixtes, qui, rappelons-le, constitue l'unité structurale de base chez cette l'espèce (Kraśńska and Kraśński, 2013, 1995; Kraśński, 1967; Pucek et al., 2004). En effet, la présence des taureaux, lorsque constatée, n'est souvent que temporaire, ces derniers ayant pour habitude de former des groupes de mâles périphériques, *i.e.* les « bachelor groups », ou d'évoluer en solitaire (Kraśńska and Kraśński, 1995; Kraśński et al., 1994). Ce n'est qu'en période de rut que les mâles adultes rejoignent les groupes mixtes, groupes dans lesquels ils représentent en moyenne 14% des individus en cette période (Kraśńska and Kraśński, 2013, 1995). De plus, rares sont les groupes mixtes comportant plusieurs mâles adultes. À titre d'exemple, 61% des groupes qui ont pu être observés possédaient un seul taureau, contre 27% qui en comptaient deux ; dans de rares cas, 3 à 6 taureaux étaient présents (12% des groupes), mais ces animaux étaient majoritairement de jeunes adultes, *i.e.* âgés de 4 à 6 ans (Kraśńska and Kraśński, 2013; Kraśński, 1978).

Concernant taille du troupeau de Kraansvlak, cette dernière était également très proche de celle observée généralement en milieu naturel. Plusieurs auteurs estiment en effet que la taille optimale d'un groupe chez le bison d'Europe avoisine les 15-20 individus (65-85% des groupes observés) (Balčiauskas, 1999; Kraśńska et al., 1987; Kraśński, 1978; Kraśński et al., 1994; Pucek et al., 2004). Dans notre cas, nous avons également calculé la taille typique d'un groupe (TGS) à partir des observations effectuées sur le troupeau des Monts-d'Azur (**Chapitre 3**) ; cette dernière était d'environ 28 individus (pour un troupeau de 43 individus), la supplémentation favorisant certainement le comportement grégaire des animaux. De plus grands groupes encore ont été anecdotiquement rapportés, mais ont été surtout observés dans des habitats plus ouverts qu'à l'accoutumé, de type plaines, prairies déboisées ou clairières (Pucek et al., 2004). Ces dernières observations confirmeraient celles effectuées sur d'autres espèces d'herbivores et ayant montré que la taille d'un groupe serait très fortement corrélée au niveau d'ouverture du milieu occupé par ce dernier (Gerard et al., 1997; Gerard and Loisel, 1995). En outre, selon Pays et ses collaborateurs (2007), dans un milieu de type plaine, les individus appartenant à différents sous-groupes se percevaient plus facilement et auraient, du fait de leur instinct grégaire, tendance à s'attirer mutuellement pour former un plus grand groupe. En particulier, une grande taille de groupe en milieu ouvert permettrait une meilleure détection des prédateurs, *i.e.* phénomène de



vigilance collective, et une probabilité plus élevée d'échapper à une attaque via l'effet de dilution et de confusion (Krause and Ruxton, 2002; Quenette, 1990; Sansom et al., 2008). En revanche, dans un milieu fermé, être nombreux serait moins avantageux et pourrait même être coûteux pour les individus en termes d'accès à la ressource alimentaire, moins abondante dans un milieu forestier que dans une portion de prairie de superficie similaire (Pucek et al., 2004).

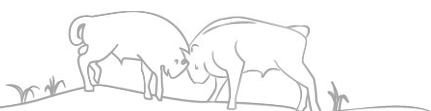
1.1.2. Organisation sociale et caractéristiques du réseau

Hormis l'existence de quelques études descriptives sur la composition et l'organisation de groupe chez le bison d'Europe, une étude plus poussée sur la structure du réseau social n'avait, en revanche, jamais été réalisée auparavant. En effet, outre l'explosion récente de l'utilisation de l'analyse des réseaux sociaux dans l'étude du comportement animal (Rose and Croft, 2015; Sueur and Pelé, 2015; Wey et al., 2008), l'application de celle-ci dans ce travail de thèse apporte de nouvelles informations quant aux comportements et à l'organisation de groupe chez cette espèce. Ainsi, le calcul de la densité du réseau du troupeau de Kraansvlak a montré que celui-ci était très cohésif, *i.e.* les individus évoluaient tous ensemble dans la très grande majorité des cas. Néanmoins, au sein de ce troupeau, des sous-groupes d'individus ont été mis en évidence ; en particulier, six clusters ont été identifiés. Ces derniers étaient majoritairement formés par les mères et leurs veaux, certaines de ces associations incluant également les veaux des générations précédentes, pour l'heure devenus subadultes ou adultes. L'hypothèse de la formation de sous-groupes de matriline s'est confirmée par l'obtention d'une corrélation positive et significative entre la matrice d'association et celle des liens matrilineaires. Ces premiers résultats ont donc permis de montrer que les bisons, malgré la dynamique de fission-fusion largement décrite chez l'espèce (Bunevich et al., 1999; Krasińska and Krasiński, 2013; Krasiński, 1978; Pucek et al., 2004), pouvaient rester très cohésifs, tout en formant des associations préférentielles avec certains membres du groupe, *i.e.* ceux qui leur sont le plus apparentés. Cette organisation à « deux niveaux » a été rapportée chez plusieurs autres espèces d'ongulés (Carpenter, 2010). Chez l'éléphant d'Afrique par exemple, lorsque les individus sont regroupés, ces derniers s'associent préférentiellement avec leurs plus proches parents ; ces associations perdurent à la fission du troupeau avec la formation de sous-groupes de matriline (Archie et al., 2006; Archie and Chiyo, 2012). Chez les vaches, les individus

forment également des troupes relativement instables dont la taille et la composition varient en fonction des événements de fission et de fusion des sous-groupes les constituants. En revanche, la composition même de ces sous-groupes reste stable puisque caractérisée par l'association d'individus apparentés et/ou affiliés (Lazo, 1994, 1992). Ce mode d'organisation est, de loin, sans doute le plus avantageux : il permet en effet de bénéficier des avantages de la vie de groupe tout en s'affranchissant, lorsque les conditions environnementales ou sociales l'exigent, de ses inconvénients (Kerth, 2010; Lehmann et al., 2007). Dans un milieu où la distribution de la ressource est hétérogène et où le risque de prédation est sujet à variation, cette flexibilité sociale permet notamment aux individus de limiter la compétition interindividuelle en se séparant, tout en conservant les bénéfices de la socialité par la formation de sous-groupes d'apparentés (Archie et al., 2006; Cameron et al., 2009; Emlen, 1995). De plus, rester associés à ses plus proches parents permettrait une meilleure recherche alimentaire et augmenterait la fitness individuelle via la coopération dans le soin et la défense des petits, comportements décrits comme étant plus développés entre individus apparentés (Hamilton, 1964; Pope, 2000; Pusenius et al., 1998).

La forte cohésion du troupeau de Kraansvlak pourrait aussi s'expliquer par son petit effectif, la littérature rapportant que la fission d'un groupe est d'autant plus probable que la densité d'individus est importante (Gerard et al., 2002; Pépin and Gerard, 2008; Sueur et al., 2011c). En ce sens, les observations réalisées dans le cadre de cette thèse sur le troupeau des Monts-d'Azur confirment l'influence de la taille du groupe sur l'occurrence des événements de fission, le troupeau de 43 individus ayant rarement été observé au complet au cours de la période d'étude, contrairement à celui de Kraansvlak.

À l'inverse de ce qui est décrit chez beaucoup d'espèces herbivores, l'homophilie selon l'âge ou le rang de dominance n'a pas été rapportée dans le troupeau de Kraansvlak. En effet, chez les ongulés, les individus tendent à s'associer avec des partenaires d'âge ou de rang proches (Fu et al., 2012) : cela permet d'interagir avec des congénères de force et de comportements similaires (Appleby, 1983; Briard et al., 2015) et de se sociabiliser graduellement (Rothstein and Griswold, 1991; Thompson, 1996; Vitale et al., 1986). Chez le mouflon méditerranéen par exemple, *Ovis gmelini*, l'agneau rencontre des difficultés à interagir avec sa mère lors des phases de fourragement des adultes ; celui-ci, rejeté par les subadultes et les autres adultes, s'associe donc avec d'autres agneaux qui, comme lui, sont écartés par les individus plus matures. L'agneau bénéficie ainsi d'interactions sociales de son



niveau, *i.e.* moins agressives que celles qu'il entretient avec les autres membres de son groupe (Gerard et al., 1997). Chez les chevaux, les interactions agonistiques sont plus nombreuses entre un individu dominant et un subordonné ; cela pousse les individus à s'associer préférentiellement avec des congénères de rang similaire pour éviter les agressions (Ellard and Crowell-Davis, 1989; Kimura, 1998; Wells and von Goldschmidt-Rothschild, 1979). Plus généralement, l'homophilie permettrait aux individus d'augmenter leur fitness car ils agiraient ensemble plus efficacement, *i.e.* en synergie (Fu et al., 2012).

L'absence de telles associations entre les membres du troupeau de Kraansvlak peut aisément s'expliquer par l'importance des relations de parenté dans la structure sociale de ce groupe : les individus s'associent spatialement avec leurs plus proches parents, indépendamment de leur âge ou de leur rang de dominance. En revanche, une homophilie d'âge et de sexe a été mise en évidence au cours des déplacements entre l'initiateur et le premier suiveur dans le troupeau des Monts-d'Azur (**Chapitre 3**), sans toutefois que les liens de parenté ne soient écartés ; en effet, mères et jeunes avaient là aussi tendance à se suivre de près, confirmant, s'il en est, que la parenté structure la dynamique sociale de groupe chez le bison d'Europe.

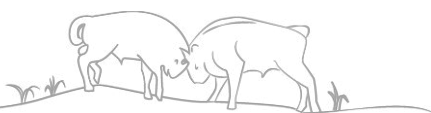
Ces premiers résultats montrent que la vie sociale des bisons s'organise majoritairement autour des liens de parenté, les sous-groupes de matrilineaux semblant être le premier niveau d'organisation. Les bisons seraient donc capables de reconnaître individuellement leurs congénères et les liens sociaux existants entre eux, comme cela a déjà été démontré chez beaucoup d'autres espèces d'ongulés [bovins (Barfield et al., 1994) ; camélidés (Schulte and Klingel, 1991) ; caprinés (Cassinello and Calabuig, 2008; Ceacero et al., 2007) ; cervidés (Ceacero et al., 2007) ; éléphantidés (Schulte, 2000) ; équidés (Feist and McCullough, 1976) ; ovidés (Ligout et al., 2004)].

L'analyse du réseau social du troupeau de Kraansvlak a montré qu'il n'y avait pas d'individu « hyper » central dans le groupe, *i.e.* d'individu ayant une importance structurale pour le groupe (Freeman, 1978; Wey et al., 2008). Cependant, en raison de la grande expérience des vieilles femelles (Berry and Bercovitch, 2015; Carter et al., 2013; McComb et al., 2001; Reinhardt, 1983), nous nous attendions à obtenir un réseau centralisé biaisé en faveur des plus vieux individus. En effet, chez d'autres ongulés, les vieilles femelles, de par leur expérience et leurs connaissances de l'environnement, sont souvent des individus clés dans l'organisation sociale du groupe et dans la cohésion de ce dernier (Archie and Chiyo,

2012; McComb et al., 2001). De plus, d'après la littérature, les réseaux sociaux centralisés seraient surtout observés pour des groupes d'animaux bien plus grands que le nôtre, pour lesquels la présence d'individus centraux et expérimentés serait essentielle pour réunir et partager l'information (James et al., 2009). En s'appuyant sur de tels individus, le groupe augmenterait ainsi l'efficacité de ses prises de décision, en particulier dans des milieux où la distribution de la ressource est hétérogène (Sueur et al., 2013). Chez les éléphants par exemple, les points d'eau viennent rapidement à manquer en période de grande sécheresse. La matriarche est alors la seule ayant les connaissances nécessaires pour conduire son groupe vers les derniers points d'eau, sites dont la localisation est souvent inconnue des autres individus (Foley et al., 2008; Foley, 2003; Moss, 1988). Elle est alors la garante de la survie de ses congénères. À Kraansvlak, l'eau est disponible tout au long de l'année, grâce au grand lac présent à l'Est et aux multiples zones marécageuses. De plus, le bison étant herbivore, la ressource alimentaire est plus facilement accessible que chez des espèces frugivores ou carnivores pour lesquelles la ressource est plus éparsée et aléatoire. La présence d'individus très centraux dans le groupe ne serait donc pas indispensable à la survie de ses membres.

L'absence d'individu « hyper » central pourrait également s'expliquer par la prédominance des relations de parenté dans le troupeau, qui connectent de façon importante et homogène l'ensemble des individus entre eux.

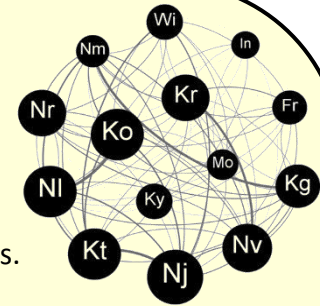
Ainsi, le fait d'être plus âgé ne semble pas faire d'un bison un individu plus important qu'un autre dans l'organisation de son groupe, tout du moins dans notre étude. Ceci a été confirmé par l'absence de corrélation entre la centralité et l'âge. La centralité ne semble pas non plus être liée au rang de dominance de l'individu, contrairement à ce qui a pu être observé chez d'autres espèces. En effet, il a été montré, chez les vaches notamment, que les individus subordonnés toilettaient plus fréquemment les individus dominants qui, de fait, avaient un indice de centralité plus élevé en raison de cette forte attractivité (Carpenter, 2010; Reinhardt et al., 1986). L'absence de corrélation notable entre la centralité, l'âge et la dominance est sans doute due au comportement très social et grégaire des petits (Carpenter, 2010; Carter et al., 2013; Vander Wal et al., 2016) qui modifient, de façon passive et active, les relations interindividuelles dans le groupe. En effet, en étant allaités tout en jouant et en se sociabilisant avec les autres individus, les juvéniles influencent indirectement les interactions que leurs mères entretiennent avec les autres membres du



troupeau (Keeling, 2001; Rothstein and Griswold, 1991; Vitale et al., 1986). Ces interactions indirectes sont par exemple observées chez certains primates chez lesquels les femelles du groupe épouillent plus fréquemment les femelles allaitantes dans le but d'avoir un accès privilégié aux petits (Gumert, 2007; Tiddi et al., 2010). Chez le bison d'Europe, la centralité des femelles allaitantes était ainsi significativement plus élevée que celle des femelles sans petits, mais redevenait plus faible en retirant les juvéniles de l'analyse, conformément aux résultats obtenus dans la littérature. En effet, en raison de la relation quasi exclusive des femelles et de leurs veaux, tout du moins dans les premiers stades de l'allaitement, les femelles allaitantes sont généralement décrites comme étant peu sociables avec les autres individus (Bertrand et al., 1996; Estep et al., 1993; Lawrence and Wood-Gush, 1988; Poindron et al., 1994); le comportement social croissant de leurs jeunes tend alors à modifier leur propre pattern d'associations (Finger et al., 2014).

La centralité des individus du groupe ayant été calculée sur la base de leur position spatiale, *i.e.* via la matrice du plus proche voisin, être central peut aussi signifier, selon le nombre d'individus présents dans le groupe, être connecté spatialement à des individus eux même très connectés, et se trouver donc, par définition, au centre du groupe. Ainsi, même si la centralité n'est pas corrélée à l'âge, les juvéniles ayant des indices classés parmi les plus élevés évolueraient préférentiellement au centre du groupe. Cette organisation pourrait être une stratégie de protection des jeunes, les individus adultes placés à la périphérie étant plus exposés au risque de prédation (Burger and Gochfeld, 1994; Hamilton, 1971; Hunter and Skinner, 1998). C'est le cas par exemple chez les isards où les chevreaux en bas âge (< 5 mois) occupent dans 96% des cas la partie centrale du groupe tandis que les adultes, et davantage les mâles que les femelles (90% contre 69%), se placent préférentiellement à la périphérie (Gerard et al., 1997, 1993). Malgré le fait que les bisons de Kraansvlak ne soient pas directement exposés à la prédation, l'instinct de proie de cette espèce reste très prononcé du fait du long passé commun qu'elle partage avec son principal prédateur, le loup (Klich and Perzanowski, 2012; Kluever et al., 2008); elle garderait donc une organisation proche de ses homologues sauvages.

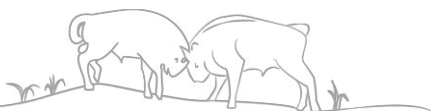
Box 1 : principaux résultats du Chapitre 1



- Groupe très cohésif ayant pour plus petit niveau d'organisation les sous-groupes de matriline.
- Associations préférentielles avec les plus proches parents.
- Réseau social décentralisé : il n'y a pas d'individu « hyper » central dans le troupeau.
- Centralité individuelle non corrélée à l'âge ni au rang de dominance.
- Centralité individuelle corrélée à la présence d'un veau : les femelles allaitantes sont plus centrales que les femelles non allaitantes. Ce résultat est lié au comportement des veaux en phase de sociabilisation qui modifient indirectement, de par leurs interactions, le pattern d'associations de leurs mères avec les autres membres du groupe. Sans prendre en compte les juvéniles dans les analyses, ces mêmes femelles deviennent effectivement les moins centrales du troupeau.
- Femelles adultes occupant les positions périphériques dans le troupeau tandis que les juvéniles évoluent préférentiellement au centre : stratégie de protection contre les prédateurs ?

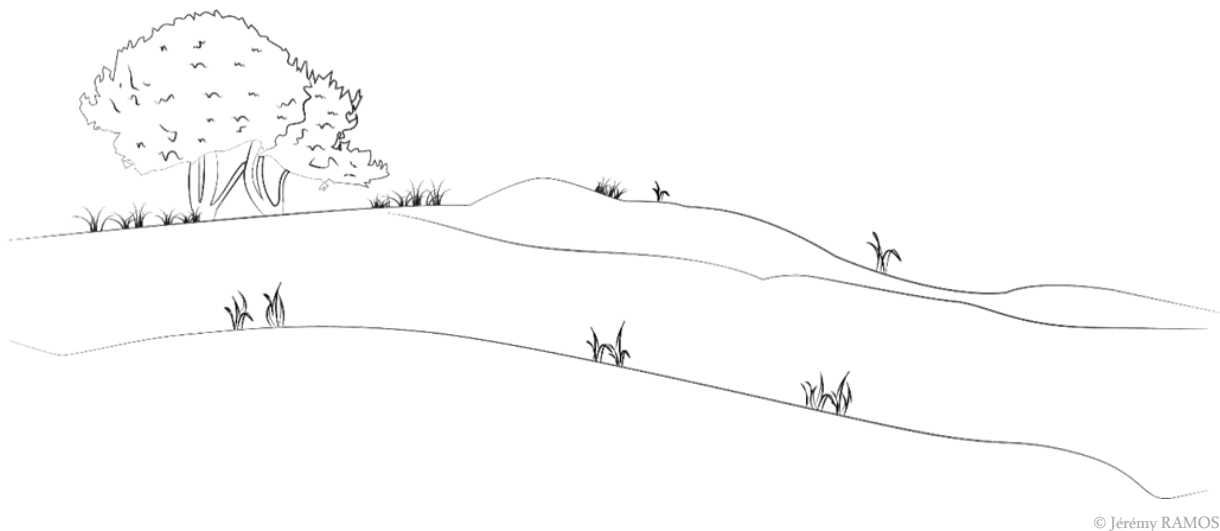
1.2. Limites de l'étude

Cette étude est la première à s'être intéressée, via la méthode d'analyse des réseaux sociaux, à la structure du réseau d'un groupe de bison d'Europe. Hormis les informations essentielles que ce genre d'analyse peut apporter quant aux comportements et aux besoins sociaux de l'espèce, il est évident que les résultats obtenus ne peuvent, pour l'heure, être généralisés à l'ensemble des troupeaux, nécessitant ainsi la planification d'autres études sur des groupes sociaux de taille et de compositions différentes. En effet, les observations ayant menées à ces premières conclusions n'ont été réalisées que sur un groupe de bisons, qui, malgré sa condition de semi-liberté et l'absence d'intervention humaine notable (e.g. supplémentation), reste géré artificiellement via des transferts d'individus. En particulier, il aurait été intéressant de mener cette même étude sur le troupeau des Monts-d'Azur afin de pouvoir comparer les deux troupeaux et comprendre l'influence éventuelle de la taille du groupe ou des conditions environnementales sur les patterns d'associations des individus.



Ceci étant, la reconnaissance des individus sur de simples bases morphologiques est possible lorsque l'effectif du groupe est faible, *e.g.* troupeau de Kraansvlak, mais reste difficilement réalisable, dans le cadre d'un travail de thèse, sur un troupeau comptant plus de 40 têtes. La solution serait de marquer les animaux à l'aide de boucles colorées placées au niveau des oreilles ou en appliquant un marquage temporaire sur leur robe (Day et al., 1980; Stonehouse, 1978). Néanmoins, cela nécessite des moyens, humains comme financiers, non négligeables et une prise de risques pour les bisons qu'il faut isoler du groupe et anesthésier le temps de l'intervention. Ces difficultés de protocoles sont également très problématiques pour envisager de conduire des études similaires sur des populations totalement sauvages. Les conditions de semi-liberté des bisons étudiés ici nous ont donc permis de mener à bien ces premiers travaux et d'avoir accès à des informations essentielles comme aux liens de parenté reliant les individus, autrement plus difficiles à connaître pour des groupes totalement sauvages.

PARTIE 2 Occupation et utilisation de l'habitat

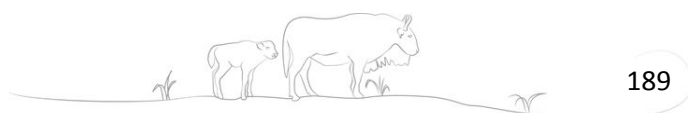


© Jérémy RAMOS

2.1. Résultats et discussion

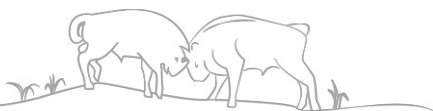
2.1.1. Occupation de l'habitat

Afin de garantir les meilleures chances de survie aux populations de bisons réintroduites dans nos réserves européennes, des connaissances précises quant à leur écologie sont primordiales. En outre, connaître les habitats favorables à une espèce permet d'augmenter



les chances que cette dernière subvienne à ses besoins de façon autonome, tout en évitant les conflits, émanant souvent d'une situation inadaptée, avec les populations humaines locales (Hofman-Kamińska and Kowalczyk, 2012; Kerley et al., 2012). Or, malgré l'augmentation du nombre de programmes de réintroduction concernant le bison d'Europe (Rewilding Europe, 2015), la majorité des études ont été menées sur des populations évoluant dans la forêt primaire de Białowieża, dans les régions de l'Est de l'Europe ou dans les Carpates (Balčiauskas, 1999; Kozlo, 2011; Mysterud et al., 2007; Parnikoza et al., 2009; Shakun, 2012). Pour espérer pouvoir réintroduire de nouveaux groupes sur de nouveaux territoires, des études sur d'autres populations de bisons, évoluant plus au sud, sont nécessaires ; il s'agit ici d'accumuler des informations permettant, à terme, de sélectionner les habitats les plus favorables au retour de ce grand herbivore (Pucek et al., 2004).

C'est dans ce contexte que nous avons voulu étudier l'utilisation de l'habitat des bisons de la Réserve Biologique des Monts-d'Azur. Les résultats de cette seconde étude (**Chapitre 2**) ont montré que les bisons fréquentaient préférentiellement la lisière de la forêt de pins et les portions de prairies avoisinantes. Ce pattern était dû en grande partie à la supplémentation en foin par l'Homme qui maintenait les animaux à proximité des râteliers (placés à la lisière de la forêt et cela en plusieurs points de la réserve). Lorsque le foin venait à manquer dans les râteliers, les animaux étaient observés préférentiellement dans la prairie. Cela est contradictoire avec la littérature qui décrit le bison d'Europe, contrairement à son cousin des plaines d'Amérique, comme une espèce forestière évoluant principalement dans les forêts mixtes de feuillus et de pins (Hofman-Kamińska and Kowalczyk, 2012; Kuemmerle et al., 2011). Ainsi, en dehors du fait que le pattern d'occupation de l'habitat observé durant cette étude puisse avoir été obtenu par la présence artificielle de patches additionnels en nourriture, le fait que les bisons aient visité préférentiellement la prairie en dehors des phases de fourragement aux râteliers révélerait le caractère « refuge » de la forêt pour l'espèce. En effet, de récentes études tendent à montrer que le bison d'Europe vivait autrefois dans des habitats plus ouverts et que son statut actuel d'espèce forestière serait le résultat d'une adaptation aux changements environnementaux et à la pression humaine (Kalis et al., 2003; Kerley et al., 2012; Mendoza and Palmqvist, 2008). En mesurant l'abondance en isotopes stables du carbone ($\delta^{13}\text{C}$) et de l'azote ($\delta^{15}\text{N}$) [composés reflétant le régime alimentaire et le pattern d'utilisation de l'habitat d'une espèce donnée (DeNiro and Epstein, 1981, 1978)] dans des restes de bisons et ceux d'autres herbivores datés de



l'Holocène, Bocherens et ses collaborateurs (2015) ont en effet montré que le bison avait un régime alimentaire intermédiaire à celui de l'auroch (herbivore stricte aujourd'hui disparu) et de l'original (régime à base de feuillages et d'espèces végétales riches en lignine). Ils ont également montré que l'abondance en $\delta^{13}\text{C}$ des plantes qu'il consommait était plus élevée comparativement à nos bisons contemporains. En sachant que les plantes poussant sous un couvert forestier dense présentent une quantité moindre de $\delta^{13}\text{C}$ que des plantes se développant dans un milieu plus ouvert (Bonafini et al., 2013; van der Merwe and Medina, 1991), ces résultats suggèrent effectivement que le bison d'Europe fréquentait des habitats ouverts de type toundra après la dernière glaciation (Bocherens et al., 2015). Des conclusions similaires ont été obtenues par des travaux menés sur les caractéristiques crâniennes et dentaires de l'animal. Mendoza et Palmqvist (2008) ont notamment montré que la morphologie du museau du bison d'Europe présentait la forme commune typique des espèces d'ongulés fourrageant dans des prairies ouvertes. Ainsi, le bison européen serait un herbivore qui privilégiait autrefois les espaces ouverts avant de se réfugier dans les forêts qui constitueraient aujourd'hui pour lui un habitat sub-optimal (Bocherens et al., 2015; Kerley et al., 2012). Le comportement néonatal de l'espèce soutiendrait cette hypothèse. En effet, quelques heures seulement après sa naissance, le veau suit sa mère et le troupeau, contrairement à ce qui est décrit chez les ongulés forestiers où le petit reste caché plusieurs jours dans les sous-bois. Ce comportement, présent chez le bison des plaines d'Amérique, est caractéristique des espèces vivant dans des habitats ouverts (Lent, 1974). Plusieurs études confirment également que le bison d'Europe fréquente préférentiellement les habitats ouverts lorsqu'il en a la possibilité (Daleszczyk et al., 2007; Kowalczyk, 2010; Krasíńska et al., 1987), ce qui peut, par ailleurs, entraîner des problèmes de cohabitation, en particulier lorsque les bisons investissent des parcelles cultivables pour se nourrir (Hofman-Kamińska and Kowalczyk, 2012; Kerley et al., 2012; Krasíńska and Krasíński, 2013). Le fait d'être supplémentés en foin pourrait, du reste, expliquer le pattern de mouvements observé chez les bisons des Monts-d'Azur.

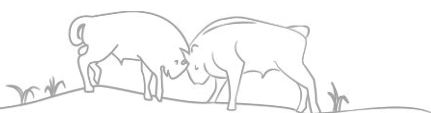
2.1.2. Pattern de mouvements et utilisation de l'habitat

Nous avons montré que les bisons se déplaçaient selon un pattern de type « Lévy Walk ». Ce dernier désigne une classe spécifique de déplacements dans laquelle les mouvements (step lengths) et les périodes stationnaires (waiting times) ne sont pas constants (Edwards,



2008; Sueur et al., 2011a; Viswanathan et al., 1996). Cela donne lieu à des déplacements caractérisés par un nombre élevé de petits mouvements, entrecoupés par des mouvements effectués sur de plus grandes distances (de Jager et al., 2011; Focardi et al., 2009; Humphries et al., 2010). Ce résultat correspondrait effectivement aux petits mouvements que les bisons opéraient autour des râteliers et aux plus grands mouvements qui leur permettaient d'accéder aux râteliers placés à l'autre extrémité de la réserve. Des observations similaires ont en ce sens été rapportées par Ramos-Fernández et ses collaborateurs (2004) chez le singe araignée, *Ateles geoffroyi* : les individus réalisent des mouvements sur de longues distances pour se rendre d'un patch alimentaire à un autre, tandis que de plus petits mouvements sont relevés lorsque les animaux fourragent au sein même d'un patch. Selon la littérature, le « Lévy Walk » serait une stratégie de recherche alimentaire optimale dans un environnement hétérogène, caractérisé par la présence éparse de patches de nourriture de faible densité, comme c'est le cas des râteliers aux Monts-d'Azur. Cette stratégie augmenterait le taux de rencontre avec la ressource d'intérêt (Bartumeus et al., 2002; Humphries et al., 2010; Viswanathan et al., 1996). Elle permettrait également aux animaux de visiter davantage de nouveaux sites alimentaires et diminuerait la compétition intraspécifique (Bartumeus, 2009; Focardi et al., 2009; Sims et al., 2008; Viswanathan et al., 2000). Ceci semble se confirmer au regard de l'état de dispersion, observé tout au long de la période d'étude, du troupeau des Monts-d'Azur : les animaux formaient généralement des sous-groupes de taille et de composition différentes, dispersés autour des différents râteliers, limitant ainsi la concentration d'individus autour d'un même patch de nourriture et donc, indirectement, la compétition. C'est sans doute pour tous ces avantages que le pattern de mouvements « Lévy Walk » est largement observé dans la nature (Benhamou, 2007; de Jager et al., 2011).

La distribution des râteliers dans la Réserve Biologique des Monts-d'Azur semble donc être responsable du pattern de mouvements observé chez les bisons. L'analyse de la distribution des données collectées concernant les « turning angles », *i.e.* les angles formés entre deux mouvements successifs, viendrait confirmer cette hypothèse. En effet les bisons effectuaient des déplacements linéaires avec de nombreux demi-tours, caractéristiques de la disposition, elle-même linéaire et dispersée, des râteliers.

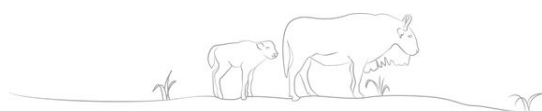


Box 2 : principaux résultats du Chapitre 2

- Les bisons fréquentent préférentiellement la lisière de la forêt et les portions de prairie avoisinantes.
- Impact de la supplémentation en foin par l'Homme : les animaux restent à proximité de la ressource, *i.e.* des râteliers.
- À l'arrêt de la supplémentation : les bisons sont observés préférentiellement dans la prairie alors même que la littérature décrit l'animal comme une espèce principalement forestière. Le bison d'Europe, une espèce « réfugiée » ?
- Pattern de mouvements de type « Lévy Walk » : les bisons fourragent autour des râteliers en opérant de petits mouvements, ces derniers étant entrecoupés de mouvements plus longs lorsqu'ils se déplacent d'une extrémité à l'autre de la réserve. Ce comportement donne lieu à des déplacements linéaires, caractérisés par de nombreux demi-tours, et serait une stratégie efficace de recherche alimentaire dans un environnement

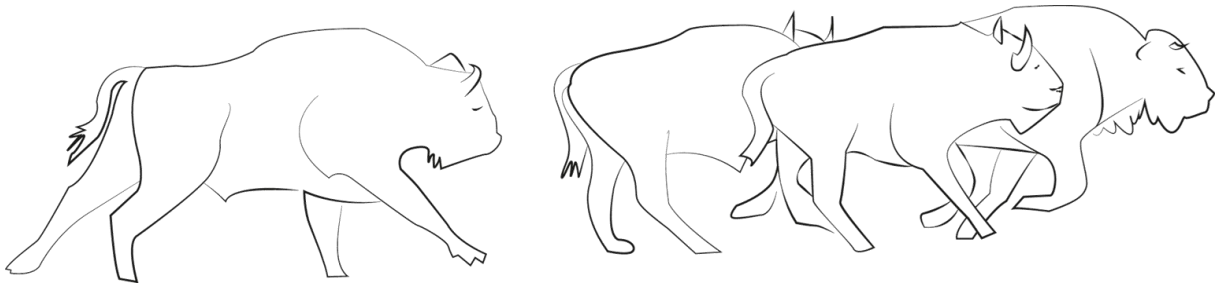
**2.2. Limites de l'étude**

Malgré les informations essentielles que cette étude apporte sur l'utilisation de l'espace et de l'habitat du bison d'Europe, il serait nécessaire de confronter les résultats obtenus avec ceux de troupeaux différents, évoluant dans des conditions environnementales et avec des méthodes de gestion différents. En effet, hormis le fait que notre étude n'ait été conduite qu'en grande majorité l'hiver, la supplémentation en foin des animaux a, sans aucun doute, modifié considérablement les patterns de déplacements et le comportement naturel des bisons (Caboń-Raczyńska et al., 1983). En étant nourris par l'Homme, les individus se déplacent effectivement moins souvent et moins loin, et utilisent donc différemment leur environnement comparativement à des animaux évoluant à l'état sauvage (Corcoran et al., 2013; Krasieńska et al., 2000; Sahlsten et al., 2010). De plus, les heures d'observation (10:00 – 12:00 et 16:00 – 18:00), limitées à 4h par jour en moyenne, peuvent être insuffisantes pour conclure de la représentativité et du caractère généralisable des données à l'ensemble de l'espèce. Le troupeau de Kraansvlak ayant été observé sur une tranche horaire plus large (09:30 – 16:30) et n'étant pas supplémente par l'Homme, des



analyses similaires à celles effectuées sur le troupeau des Monts-d'Azur sont en cours ; cela permettra d'apporter des conclusions plus fines quant aux patterns de mouvements et à l'utilisation de l'habitat du bison d'Europe, ainsi qu'à l'impact que peut avoir une supplémentation sur les schémas comportementaux observés.

PARTIE 3 Déplacements de groupe et leadership



© Jérémy RAMOS

3.1. Résultats et discussion

3.1.1. Initiation des déplacements et leadership

L'analyse des déplacements collectifs des deux troupeaux de bisons étudiés a montré qu'il n'y avait pas de leadership exclusif, *i.e.* d'individu spécifique décidant de tout et pour l'ensemble de ses congénères. En particulier, le leadership était distribué entre les membres du groupe, ces derniers pouvant exprimer leur motivation à partir avant le départ (comportements de « vote ») et pouvant partager la place d'initiateur d'un déplacement à l'autre. Ce processus de prise de décision semble commun à bon nombre d'espèces d'ongulés comme le bison d'Amérique (McHugh, 1958), le zébu (Reinhardt, 1983), le buffle Africain (Prins, 1996), la vache domestique (Della-Rossa et al., 2013; Ramseyer et al., 2009c) ou encore plusieurs espèces d'équidés (Bourjade et al., 2009; Klingel, 1968).

Néanmoins, malgré un partage de la décision, certains individus semblaient être de bien meilleurs leaders que d'autres. Les observations réalisées à la Réserve des Monts-d'Azur (**Chapitre 3**) nous avaient déjà permis de constater que les femelles adultes avaient une plus forte propension à initier les déplacements collectifs comparativement aux autres catégories d'âge et de sexe ; leur capacité à fédérer les membres de leur groupe était également plus importante. Du fait de l'impossibilité de reconnaître individuellement chaque animal, aucune

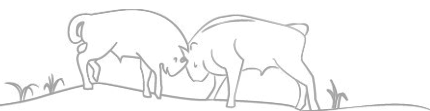


donnée quant à l'identité d'éventuels leaders récurrents n'avait cependant pu être apportée pour ce troupeau. Or, d'après les quelques observations présentes dans la littérature, les groupes de bisons seraient majoritairement menés par les plus vieilles femelles, qui s'avèreraient également être les individus les plus dominants (Caboń-Raczyńska et al., 1987; Krasieńska and Krasieński, 2013; McHugh, 1958; Rutberg, 1986). L'étude réalisée sur le troupeau de Kraansvlak (**Chapitre 4**) est venue confirmer l'importance des plus vieilles femelles dans le déclenchement et le suivi des déplacements de groupe. En effet, deux d'entre elles (*Kt* et *Kr*, 11 et 15 ans), également classées parmi les individus les plus dominants, ont initié 53% des déplacements enregistrés pendant notre période d'étude, tout en étant suivies avec succès. En accord avec la littérature, il s'avère donc que le facteur clé dans la capacité d'un individu à mener un groupe soit l'âge et l'expérience y étant associée (Berry and Bercovitch, 2015; McComb et al., 2001). En effet, les individus matures ont une connaissance accrue de leur environnement ; ils sont donc aptes à prendre les décisions les plus pertinentes pour leur groupe et à répondre au mieux aux besoins de ses membres (Brent et al., 2015; McComb et al., 2011, 2001; Tokuyama and Furuichi, 2017; Wittemyer et al., 2005). En plus d'être les individus les plus âgés, les deux principaux leaders de Kraansvlak font également partie des bisons ayant été réintroduits les premiers sur ce site, ce qui vient supporter l'hypothèse de l'expérience et des grandes connaissances de l'environnement comme caractéristiques essentielles d'un bon chef de file (Balčiauskas, 1999).

Une autre hypothèse pour expliquer le fait que les plus vieilles femelles semblent être de meilleurs leaders que les autres est l'hypothèse des besoins nutritionnels. En effet, plusieurs études avancent que les membres d'un groupe ayant les plus gros besoins initient préférentiellement les déplacements vers les sites où la ressource convoitée est présente (Rands et al., 2008, 2003; Sueur et al., 2012). Cet accès à la ressource est particulièrement important pour les femelles en période de lactation, la production de lait nécessitant beaucoup d'eau et de nourriture pour compenser les coûts énergétiques élevés de cette activité (Fischhoff et al., 2007; Hamel and Côté, 2008; Marquez, 1988). À titre d'exemple, Arman et ses collaborateurs (1974) ont rapporté que, lors de la phase précoce de l'allaitement, les biches doubaient leur prise alimentaire par rapport aux femelles n'ayant pas de faon. Les deux principaux leaders de Kraansvlak avaient justement la charge d'un veau pendant notre période d'étude, ce qui confirmerait l'influence des besoins

nutritionnels et du statut reproducteur sur la propension à être leader dans un groupe. Franklin et Lieb (1979) ont par ailleurs montré chez le wapiti de Roosevelt, *Cervus canadensis roosevelti*, que seules les femelles ayant un veau avaient une forte tendance à mener leur groupe. Le même constat a été fait par Darling (1937) chez le cerf élaphe, espèce pour laquelle la plus vieille femelle occupait la place de leader à la condition qu'elle ait à sa charge un petit. Dès lors, lorsque cette dernière ne se reproduisait plus, elle cessait de mener son groupe (Darling, 1937). Au vu de ces observations, il est légitime de se demander si le fait qu'un individu s'éloigne de son groupe pour répondre à ses besoins nutritionnels fait nécessairement de lui un leader au sens strict du terme, *i.e.* avec une volonté de mener ses congénères. Un modèle de prise de décision uniquement basé sur les besoins nutritionnels des individus a été testé en ce sens (Sueur, 2012). Il a été montré que ce système de décision était viable dans la mesure où chaque individu pouvait, sur la base de ses propres besoins, mener le groupe à un instant T, et accepter qu'un congénère devienne lui-même leader à un instant T+1. « Leading according to needs » serait donc une règle acceptée par les membres d'un groupe leur permettant de déléguer, à certains moments, la charge de la décision à l'individu le plus motivé sur le plan nutritionnel, tout en conservant la coordination et la cohésion sociale en acceptant de le suivre (Conradt et al., 2009; Sueur, 2012).

Nous avons montré que l'âge et le statut physiologique étaient deux facteurs clés dans la propension à être leader chez le bison d'Europe. Néanmoins, il semblerait que d'autres paramètres soient en jeu. En effet, l'une des femelles du troupeau de Kraansvlak, nommée *Kg*, avait le même âge que *Kt*, l'un des leaders préférentiels, et également un veau à allaiter, sans pour autant exprimer un comportement notable de leader de groupe. Être chef de file pourrait donc aussi être une question de tempérament, les individus les plus audacieux ayant, d'après la littérature, une propension plus importante à initier les déplacements collectifs par rapport aux autres (Briard et al., 2015; Kurvers et al., 2009; Michelena et al., 2010; Sibbald et al., 2009). L'initiation d'un déplacement est un comportement risqué, puisqu'il nécessite de se détacher et de s'éloigner de son groupe avec, de fait, un risque plus élevé d'être pris pour cible par un prédateur. Compte-tenu de la définition du trait de tempérament qu'est l'audace (Réale et al., 2007), il est alors sensé de penser que les individus les plus audacieux occupent préférentiellement cette fonction de leader. Le fait de devoir s'éloigner de son groupe pour initier un départ reflèterait également le caractère plutôt indépendant de l'initiateur, la motivation d'un individu à vouloir se



déplacer rentrant souvent en conflit avec le besoin de rester avec ses congénères (Conradt et al., 2009; Dumont and Boissy, 2000). Dans le troupeau de Kraansvlak, à défaut d'avoir pour rôle celui de leader de groupe, *Kg* semblait occuper la place de « gardienne » (« *guard cow* », Altmann, 1951) : elle s'attelait notamment à maintenir une distance suffisante entre le troupeau et les observateurs en effectuant quelques pas vers eux pour les faire reculer le cas échéant (observation personnelle). Ce rôle de vigilance et de protection de certaines femelles a également été décrit chez d'autres ongulés (Darling, 1937; Franklin and Lieb, 1979; Marquez, 1988).

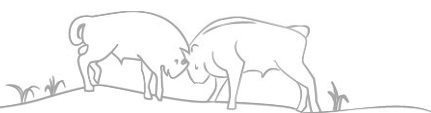
Par la suite, pour être un bon leader, l'initiation d'un déplacement par un individu ne suffit pas ; ce dernier doit en effet être suivi par une partie ou l'ensemble de son groupe. Ainsi, l'étude menée à la Réserve des Monts-d'Azur nous a permis de montrer que les femelles avaient plus de succès que les mâles lorsqu'elles initiaient un déplacement (**Chapitre 3**). Comme pour de nombreuses espèces d'ongulés, les femelles, de par leur caractère phylopatrique, ont un réseau social plus développé que celui des mâles qui dispersent assez rapidement une fois adultes (Bon and Campan, 1996; Ihl and Bowyer, 2011; Ruckstuhl and Neuhaus, 2000). De ce fait, lorsqu'elles initient un déplacement, elles sont suivies par un nombre plus important de congénères (Green et al., 1989).

Au sein même des femelles, l'âge et la centralité sociale semblaient impacter le succès du suivi après initiation. Les observations réalisées sur le troupeau de Kraansvlak (**Chapitre 4**) ont notamment montré qu'une femelle ayant une centralité élevée avait plus de succès lorsqu'elle initiait un départ par rapport à une femelle caractérisée par une faible centralité. L'influence de la centralité sur le succès du suivi n'a cependant été montrée que pour les jeunes femelles. Dès lors, lorsque les vieilles femelles déclenchaient le départ, ces dernières étaient naturellement suivies par leurs congénères, indépendamment de leur centralité. De par leur maturité, leur expérience et leur rang de dominance, ces individus ont un pouvoir social important et un poids non négligeable dans la prise de décision, d'autant plus si elles ont un petit à leur charge. En revanche, lorsque la place d'initiateur était occupée par de jeunes femelles, la probabilité de ces individus d'être suivis semblait en grande partie reposer sur leur centralité sociale : plus leur réseau social était développé, plus elles augmentaient leur chance d'être suivies en cas d'initiation.

Être suivi ou non par ses congénères ne dépend pas uniquement des caractéristiques individuelles ; la prise en compte du comportement des autres membres du groupe et des

conditions environnementales au moment du départ sont autant de paramètres qui influencent la réussite d'un déplacement collectif. Nous avons notamment montré, chez les deux troupes étudiées, que l'état de dispersion des animaux avant le départ impactait le processus de suivi, que ce soit en termes de nombre de suiveurs qu'en termes de durée d'adhésion. Lorsque les individus étaient groupés avant le départ, le nombre de suiveurs était plus important et le processus d'adhésion était plus rapide. Plusieurs études ont montré que la faible distance entre les individus favorisait l'échange d'informations et le recrutement des congénères (Ramseyer et al., 2009c, 2009a; Sueur et al., 2011c). Chez les équidés par exemple, le mâle regroupe généralement ses femelles avant un départ, *i.e.* comportement de *herding* (Feist and McCullough, 1976; Krueger et al., 2014). Via ce rassemblement, il éviterait les conflits d'intérêts qui pourraient entraver le bon déroulement du déplacement à venir (Bourjade et al., 2009).

Le succès d'un déplacement dépend également de la capacité de l'initiateur à tenir compte, avant d'acter sa décision, de la motivation à se déplacer de ses congénères. Nous avons montré que l'orientation des membres du groupe avant un départ était déterminante dans le succès d'un déplacement. Lorsque l'initiateur déclenchait un départ dans la direction choisie par la majorité (2/3 des individus), ce dernier était plus rapidement suivi et/ou suivi par un nombre plus élevé de congénères (selon le troupeau considéré). Comme rapporté par Kummer chez les babouins *Hamadryas* (1968), ou par Prins chez le buffle Africain (1996), il semblerait donc que les bisons d'Europe participent à la prise de décision de leur groupe en amont du départ, en exprimant leur motivation via des comportements de « vote ». L'absence d'influence des comportements de « vote » sur le nombre de suiveurs constaté pour le troupeau de Kraansvlak peut s'expliquer de différentes façons. En premier lieu, ce troupeau était composé de trois fois moins d'individus que celui des Monts-d'Azur (14 versus 43) et ne comportait principalement que des femelles et leur progéniture. Les individus étaient, de fait, liés par des liens matrilinéaires et affiliatifs forts. La probabilité de fission d'un groupe augmentant avec la taille de ce dernier (Gerard et al., 2002; Pépin and Gerard, 2008), ces caractéristiques ont fait que la cohésion sociale du troupeau de Kraansvlak était sans doute plus forte que celle du troupeau des Monts-d'Azur (comme en témoigne le phénomène du « tout ou rien » relevé à Kraansvlak dans le processus d'adhésion), et ne nécessitait donc pas de « vote » de la part des individus pour être maintenue. Néanmoins, la prise en compte du choix de la majorité par l'initiateur permettait



à ce dernier d'être plus rapidement suivi (**Chapitre 4**). Au vu de ces résultats, la question du niveau d'intentionnalité des individus dans la prise en compte du choix de leurs congénères pour acter une décision collective se pose alors. En d'autres termes, de tels comportements sont-ils le fruit d'un processus purement intentionnel ou relèvent-ils plutôt d'un processus d'auto-organisation ? En réalité, les deux processus pourraient coexister chez le bison d'Europe comme c'est le cas chez d'autres espèces (Conradt and Roper, 2005; Ramseyer et al., 2009a; Stueckle and Zinner, 2008). Dans le troupeau de Kraansvlak par exemple, lorsque l'initiateur partait dans une direction qui n'avait pas été votée par la majorité et n'était pas rapidement suivi, il avait tendance à faire de nombreuses pauses voire à faire demi-tour, ce qui illustre bien ici l'intentionnalité de recruter des suiveurs (Petit and Bon, 2010; Ramseyer et al., 2009a). Bien que l'intentionnalité du « vote » soit également communément admise dans la littérature (Kummer, 1968; Prins, 1996; Sueur et al., 2010), un tel comportement pourrait tout aussi bien résulter d'un mécanisme d'auto-organisation, les individus pouvant s'orienter, par simple mimétisme, vers la direction où il y aurait le plus de monde. Les processus auto-organisés pourraient également s'opérer au moment de l'adhésion, les individus adhérant aux déplacements selon un phénomène d'amplification (voir section 3.1.2).

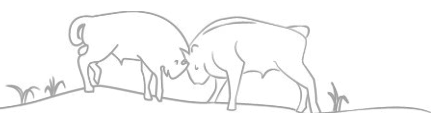
Comme évoquées précédemment, les conditions environnementales peuvent également être déterminantes dans le succès d'un déplacement collectif. Plusieurs facteurs ont été analysés en ce sens lors de l'observation du troupeau des Monts-d'Azur (**Chapitre 3**). Nous avons tout d'abord montré que, selon la saison (présence *versus* absence de neige), le nombre de suiveurs était plus ou moins important en fonction de l'habitat de destination. Ainsi, en présence de neige, le nombre de suiveurs était plus élevé lorsque l'initiateur se dirigeait vers les râteliers comparativement à un déplacement initié vers un milieu prairial. À l'inverse, à la venue du printemps, le succès du suivi était plus marqué lorsque le troupeau s'ébranlait vers la prairie et la prairie humide. Au vu de ces résultats, il semblerait que les individus soient plus enclins à suivre l'initiateur lorsque la destination du déplacement correspond à un habitat de meilleure qualité nutritionnelle que le précédent (Larter and Gates, 1991; Merkle et al., 2015). En effet, les râteliers, en étant remplis de foin l'hiver, offrent une nourriture facilement accessible et abondante comparativement aux écorces ou aux racines, parfois ensevelies sous plusieurs dizaines de centimètres de neige, dont se nourrissent majoritairement les bisons à cette période (Balčiauskas, 1999; Krasíńska and

Krasiński, 2013). À l'arrivée de la belle saison, la croissance des jeunes pousses, très appétentes pour les animaux, et le renouveau végétal rendent la prairie très attractive pour les bisons qui se nourrissent principalement de plantes herbacées durant cette saison (Daleszczyk et al., 2007; Pucek et al., 2004).

Enfin, nos résultats ont mis en évidence qu'une température positive importante impactait négativement le nombre de suiveurs : les bisons étaient moins actifs et, de fait, avaient tendance à être moins motivés pour adhérer à un déplacement comparativement aux journées affichant des températures plus basses. Sans toutefois avoir mesuré un seuil de température au-delà duquel les animaux limitaient considérablement leur activité, il nous est néanmoins possible de constater que les bisons d'Europe semblent être plus adaptés aux basses températures qu'à des températures estivales (Krasińska and Krasiński, 2013). Une étude menée chez le bison d'Amérique a obtenu les mêmes conclusions. Les auteurs ont notamment montré que les individus étaient capables de résister à des températures avoisinant les - 30°C et cela dès l'âge de 6 mois (Christopherson et al., 1979). Ce pattern semble commun à d'autres grands ongulés qui, comme les bisons, vivent dans des régions caractérisées par des hivers rudes (Gillingham and Klein, 1992; Renecker and Hudson, 1986).

3.1.2. Adhésion et cohésion de groupe

Suite au départ de l'initiateur, nous avons étudié le processus d'adhésion des autres membres du groupe. Les observations effectuées à la Réserve Biologique des Monts-d'Azur ont montré que la probabilité d'un individu à adhérer à un déplacement dépendait non pas du temps écoulé depuis le départ de l'initiateur, mais du nombre d'individus ayant déjà adhéré au mouvement (**Chapitre 3**). En d'autres termes, les individus rejoignaient le mouvement selon un processus mimétique d'adhésion (Sueur and Deneubourg, 2011). Les données obtenues sur le troupeau ne nous avaient cependant pas permis de conclure quant au caractère sélectif ou non de ce processus, *i.e.* qui tient compte de l'identité des individus déjà partis (Jacobs et al., 2011; Sueur et al., 2009). Néanmoins, les animaux adhérant par « vagues », *i.e.* en formant des sous-groupes d'individus, l'hypothèse d'un processus mimétique sélectif avait été posée. Nous avons pu la confirmer avec les observations réalisées sur le troupeau de Kraansvlak (**Chapitre 4**) puisque des associations préférentielles au moment du processus de suivi ont été statistiquement mises en évidence. En premier lieu, les individus se suivaient en fonction du degré de parenté qu'ils avaient entre eux, puis



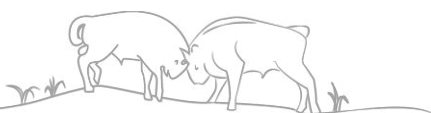
en fonction des relations affiliatives tissées avec certains membres du groupe. En d'autres termes, un individu avait plus de probabilité d'adhérer au déplacement si l'un de ses plus proches parents et/ou de ses partenaires préférentiels était déjà en mouvement. Les sous-groupes formés lors du processus d'adhésion aux Monts-d'Azur, au vu des résultats obtenus dans le **Chapitre 1** à Kraansvlak, correspondaient donc probablement à des sous-groupes de matriline. Des résultats similaires ont été décrits chez d'autres espèces d'ongulés (Berry and Bercovitch, 2015; Briard et al., 2015; Della-Rossa et al., 2013; Reinhardt and Reinhardt, 1981). En revanche, contrairement à ce qui est souvent rapporté dans la littérature (Bon and Campan, 1996; Briard et al., 2015; Le Pendu et al., 1995; Villaret and Bon, 1998), les affinités à l'origine du comportement de suivi des membres de Kraansvlak n'étaient pas basées sur des similarités d'âge, de rang de dominance ou de centralité, *i.e.* homophilies, certainement en raison de la prédominance des liens de parenté dans ce troupeau. Ceci étant, cela ne signifie pas que l'homophilie soit totalement absente dans l'organisation sociale et les processus de déplacements collectifs chez le bison d'Europe, en particulier dans les plus grands groupes, comme celui des Monts-d'Azur.

3.1.3. Organisation dans la progression

L'organisation au cours de la progression a été analysée dans les deux troupeaux de bisons (**Chapitres 3 et 4**). Les femelles adultes occupent, sans doute en raison de leur statut d'initiateurs préférentiels, les premières places, à savoir les places en avant de la file. Grâce aux données individuelles du troupeau de Kraansvlak, nous savons que les plus vieilles femelles, *Kt* et *Kr*, prenaient majoritairement la tête du troupeau. Selon Bumann et ses collaborateurs (1997), être placé à l'avant de la progression garantirait un meilleur accès à la ressource alimentaire. En période de lactation, cet accès est d'autant plus important pour garantir la survie des veaux (Fischhoff et al., 2007). Néanmoins, dans le troupeau des Monts-d'Azur, les femelles subadultes, ayant également pour certaines un veau, n'ont pas été observées fréquemment à l'avant de la progression ; cela suggère que l'hypothèse seule des besoins nutritionnels ne peut être retenue pour expliquer le pattern observé. Une autre explication serait celle ayant trait à la protection des jeunes contre les risques de prédation, les premières places étant les plus exposées (Bumann et al., 1997; Marquez, 1988; Sueur, 2011). En revanche, que ce soit dans le troupeau de Kraansvlak ou dans celui des Monts-d'Azur, et probablement en raison de l'absence de prédateurs, les juvéniles n'étaient pas

préférentiellement observés au centre de la progression, pourtant considérée comme la place la plus sûre dans un groupe (Bumann et al., 1997). Malgré l'instinct de proie du bison, la pression de prédation semble ne contraindre que faiblement l'organisation des individus lors des déplacements (Jedrzejewska et al., 1997; Klich and Perzanowski, 2012). À la lumière de nos résultats, il semblerait donc que la maturité et la grande expérience des individus les plus âgés soient la caractéristique principale pour occuper les premières places lors d'un déplacement de groupe chez le bison d'Europe (McComb et al., 2011; Reinhardt, 1983), bien que celle-ci puisse, en réalité, être modulée par le statut nutritionnel et reproducteur de l'individu, sa personnalité ou encore les conditions environnementales (voir section [3.1.1](#)).

Les dernières places de la progression étaient occupées préférentiellement par les mâles adultes dans le troupeau des Monts-d'Azur, et par deux femelles, *Ky* et *In*, dans celui de Kraansvlak. La première hypothèse qui avait été avancée était que les mâles adultes, probablement en raison de la différence les opposant aux femelles adultes en termes de besoins nutritionnels, ne nécessitaient pas un accès prioritaire à la ressource, et ne se plaçaient donc pas, pour cette raison, dans les premiers rangs de la progression (Conradt, 1998; Mooring et al., 2005; Ruckstuhl and Kokko, 2002). La seconde hypothèse se basait sur les observations réalisées chez d'autres ongulés, en particulier les équidés, pour lesquels les mâles occupaient l'arrière du groupe pour rassembler leurs congénères et assurer un rôle de protection en fermant la marche (Feist and McCullough, 1976; Klingel, 1968; Reinhardt, 1983; Tyler, 1972). Malgré le fait que le troupeau de Kraansvlak ne contienne aucun mâle adulte pour effectuer une comparaison directe avec le troupeau des Monts-d'Azur, les résultats obtenus pour ce troupeau permettent d'avancer une nouvelle hypothèse afin d'expliquer cette position « d'arrière-garde » de certains individus. En effet, *Ky* et *In* ont souvent été observées légèrement à l'écart de leurs congénères pendant les périodes de fourragement et de repos (observation personnelle) et étaient, de fait, les femelles les moins centrales de leur troupeau. De même, les mâles sont décrits comme étant plus indépendants, avec un réseau social moins développé que celui des femelles qui restent généralement, tout du moins à l'état naturel, toute leur vie dans leur groupe natal (Bon and Campan, 1996; Franklin and Lieb, 1979; Ihl and Bowyer, 2011; Ruckstuhl and Neuhaus, 2000). Il semblerait donc que les dernières places soient préférentiellement occupées par les individus les moins connectés aux autres membres de leur groupe, *i.e.* les plus indépendants socialement.



Pour résumer, le mécanisme de prise de décision au cours des déplacements collectifs chez le bison d'Europe semble être optimal puisqu'il tiendrait compte à la fois de son écologie, mais aussi de son système social. En effet, les connaissances accrues de l'environnement et les besoins nutritionnels des individus (déterminants écologiques) semblent déterminer leur propension à initier un déplacement, tandis que les processus de « vote » et les liens sociaux permettraient de rendre la décision plus efficace pour l'ensemble du groupe.

Box 3 : principaux résultats des Chapitres 3 et 4

- Les femelles adultes initient préférentiellement les déplacements de groupe comparativement aux autres catégories d'âge et de sexe.
- Les plus vieilles femelles, qui font aussi parties des individus les plus dominants, sont de meilleurs leaders que les autres, d'autant plus si elles ont un veau. Cela pourrait s'expliquer à la fois par leurs besoins nutritionnels, plus élevés comparativement à ceux des autres, mais aussi et surtout par leur expérience et leurs connaissances de l'environnement qui les amènent à prendre les décisions les plus pertinentes pour leur groupe.
- Le succès d'un déplacement est plus élevé si les individus se regroupent avant le départ et si l'initiateur prend en compte l'avis de la majorité (*i.e.* comportements de « vote »). Il dépend aussi des conditions environnementales telles que la qualité nutritionnelle de l'habitat de destination ou encore la température.
- L'adhésion des autres membres du groupe se caractérise par un processus mimétique sélectif : les individus adhèrent au déplacement en fonction du nombre et de l'identité des individus déjà en mouvement. En particulier, les individus ont tendance à suivre leurs plus proches parents et forment ainsi des sous-groupes de matrignes adhérant par « vagues » aux déplacements.
- Les bisons présentent une organisation particulière au cours de la progression. Du fait de leur statut de leaders préférentiels, les femelles adultes les plus âgées sont placées à l'avant du groupe, tandis que les individus les plus indépendants socialement ferment la marche (*e.g.* les mâles adultes lorsque présents). Les petits seraient donc encadrés par les adultes et seraient ainsi moins vulnérables à la prédation.



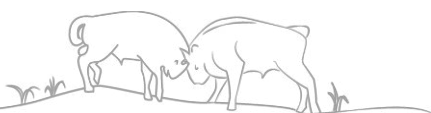
3.2. Limites des études

La première limite qui peut être soulevée dans ces deux études est celle, déjà évoquée précédemment, des méthodes de gestions employées par la Réserve Biologique des Monts-d'Azur. En effet, en ayant été supplémentés en foin lors de nos observations, les déplacements de groupe des animaux s'en sont certainement trouvés limités, voire modifiés (Caboń-Raczyńska et al., 1983). Pour pallier à ce biais, il aurait fallu prolonger l'étude jusqu'à la saison estivale afin d'obtenir des comportements de recherche alimentaire, et donc des déplacements collectifs, plus naturels. Cela aurait également permis d'étudier précisément l'influence de la supplémentation sur les déplacements de groupe et les décisions collectives. Cependant, les contraintes inhérentes au fonctionnement du site ne nous ont pas permis de prolonger les observations. La réserve reçoit en effet beaucoup de visiteurs à l'arrivée de la belle saison, avec potentiellement des dérangements et, de fait, des modifications comportementales au niveau du troupeau. De plus, 3 mâles subadultes avaient été choisis pour être transférés à Kraansvlak en Mai 2013. Ce transfert, en plus de la logistique requise et du dérangement généré pour la préparation et la capture des animaux, aurait modifié la structure et l'organisation du troupeau et certainement les interactions entre les individus.

Une autre limite avancée à l'étude relative au troupeau des Monts-d'Azur est la période de la journée choisie pour observer les animaux. En effet, l'observation du troupeau s'est effectuée de 10:00 à 12:00 et de 16:00-18:00. Selon Caboń-Raczyńska et ses collaborateurs (1987), les bisons se déplaceraient majoritairement en journée entre 06:30-10:00 et 14:30-15:30 ; la période choisie n'était donc pas optimale pour observer les déplacements de groupe. Cependant, les horaires d'observations ont été choisis afin d'éviter au maximum la prise de données en période de nourrissage (généralement réalisée en début d'après-midi), les travaux d'entretien de la réserve et les conditions environnementales défavorables, *i.e.* en termes de luminosité et de visibilité.

Ces limites de protocole ont toutefois été prises en compte par la suite lors des observations du troupeau de Kraansvlak. En plus de l'absence de supplémentation, la prise de données s'est en effet effectuée sur une période plus large qui tenait compte, de façon plus assidue, du cycle d'activité journalier du bison (09:30-16:30).

Il est toutefois important de noter que, malgré des méthodes de gestion et des horaires d'observations différentes entre les deux sites, des résultats similaires ont été mis en



évidence pour les deux troupes quant à l'organisation et aux mécanismes de prise de décision lors des déplacements collectifs.

La majorité des études concernant les déplacements de groupe considère que le leader est celui qui initie un déplacement et qui mène son groupe en étant placé à l'avant de la progression (Krause et al., 2000; Lamprecht, 1992; Petit and Bon, 2010; Pyritz et al., 2011). Or, nous pouvons nous demander si le fait de partir en premier et d'être suivi par ses congères implique nécessairement d'être le leader de son groupe (Pyritz et al., 2011). Une observation personnelle effectuée à la Réserve des Monts-d'Azur est à l'origine de ce questionnement :

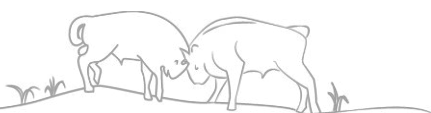
« Le troupeau de bisons, fort de ces 40 têtes, ruminait paisiblement dans la plaine du Haut-Thorenc. Les animaux étaient là depuis des heures, sous un soleil de plomb, à chasser, par des mouvements brusques de têtes, les nombreux insectes s'agglutinant autour de leurs naseaux. La plus vieille femelle, identifiable parmi tous du fait de ses longues cornes ternies par le temps, se leva alors et balaya rapidement du regard la foule qui l'entourait. Un son grave, à peine perceptible, fut émis ; telle une onde de choc, tous les bisons se mirent alors debout et le groupe s'ébranla vers une destination, à ce moment-là encore inconnue. De façon surprenante, alors que la vieille femelle semblait avoir provoqué le changement d'activité de ses congères par une communication qui m'échappe encore, cette dernière resta immobile et attendit que l'ensemble des individus aient adhéré au déplacement. Elle ne se mit en mouvement qu'à la fin, en fermant la marche, comme pour s'assurer qu'aucun individu ne soit resté à la traine. » (Amandine RAMOS, 2013)

Si la subjectivité d'un tel récit peut être discutée, cette observation naturaliste, la seule relevée au cours de nos observations, n'en est pas moins intéressante pour mettre en exergue, dans une volonté critique et constructive, les choix arbitraires et pas nécessairement représentatifs, des critères utilisés dans les études relatives au processus du leadership. En effet, il semble évident dans ce cas précis que la vieille femelle, via l'émission d'un signal, aurait initié un déplacement sans pour autant en prendre la tête.

Des études menées sur d'autres espèces d'ongulés ont montré l'existence d'une communication par infra-sons, *i.e.* sons basses fréquences (< 20 Hz) inaudibles pour l'homme (Pye et al., 1998), facilitant la coordination spatiale entre les individus. C'est le cas par

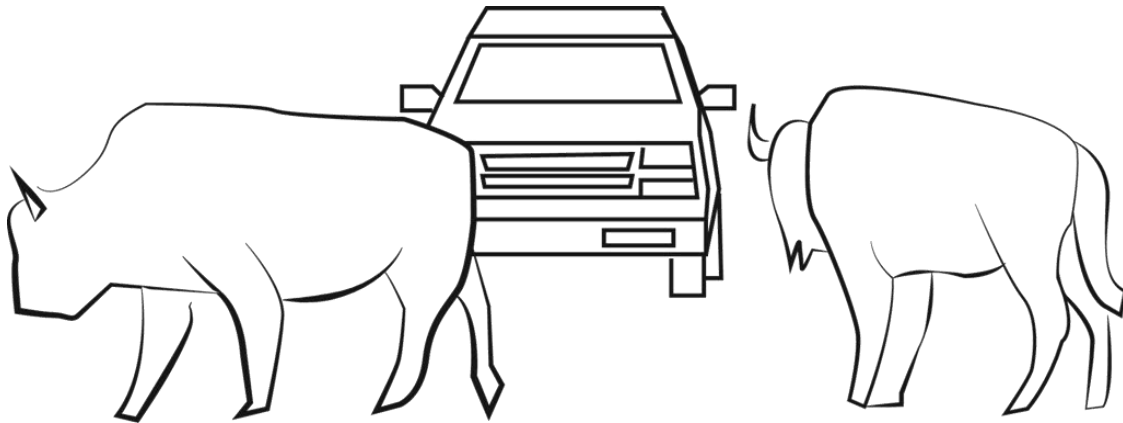
exemple chez les éléphants pour lesquels plusieurs observateurs rapportent avoir, à plusieurs reprises, assisté à des mouvements soudains et coordonnés de larges groupes d'individus, alors qu'aucun signal n'avait pu être perçu en amont (Payne et al., 1986). Plusieurs études ont, par la suite, confirmé l'existence d'infra-sons chez ces grands pachydermes destinés, entre autre, à maintenir la cohésion entre les groupes familiaux lors des déplacements (Ben-Ari, 1999; McComb et al., 2003; Poole et al., 1988). L'utilisation d'infra-sons pour communiquer a également été rapportée chez les girafes (Bercovitch and Deacon, 2015; Dagg, 2014; Von Muggenthaler et al., 1999). Ainsi, même si aucune étude n'a fait état de l'utilisation d'infra-sons chez les bisons, ou plus largement chez les bovins, l'existence même d'une telle communication entre les membres d'un groupe pourrait remettre en question les résultats des nombreuses études portant sur le leadership dans les groupes sociaux et affirmant qu'initiateur et leader ne sont qu'un seul et même individu. Cette communication infra-sons serait peut-être la clé pour comprendre le déplacement surprenant observé en 2013 aux Monts-d'Azur. Il serait donc intéressant de mener des études sur l'éventuelle émission d'infra-sons chez les bovins, afin de pouvoir conclure ou non sur l'existence d'un tel mode de communication et de son influence potentielle sur le phénomène du leadership.

Enfin, une dernière remarque pouvant être faite sur nos deux études serait celle relative aux caractéristiques intrinsèques faisant d'un individu un bon chef de file. Nous avons montré que l'expérience et les connaissances des vieilles femelles, couplées à leurs besoins nutritionnels élevés (notamment en période de lactation) étaient les facteurs les plus déterminants du leadership. Il serait cependant intéressant de comprendre dans quelle mesure le statut reproducteur et l'état nutritionnel d'un individu, deux états réversibles et fluctuants dans le temps, impactent la probabilité pour une femelle âgée de mener ou non son groupe (voir **Annexe 1**). D'autres études sur des troupeaux de taille et de composition différentes sont donc nécessaires avant d'entrevoir un pattern de leadership généralisable à l'espèce.



Partie 4

Applications à la gestion des troupeaux



© Jérémy RAMOS

Cette dernière partie a pour but de donner quelques pistes sur les applications potentielles que nos résultats permettent d'entrevoir, en particulier dans la gestion des troupeaux de bisons d'Europe après réintroduction, et à plus large échelle, dans celle des troupeaux d'ongulés, sauvages comme domestiques. Elle a également pour objectif de mettre en exergue les limites des méthodes de gestion actuelles, afin de réfléchir à l'amélioration et à la mise en place de stratégies plus innovantes.

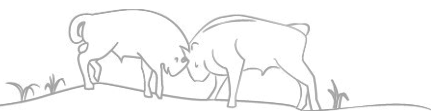
4.1. Prise en compte du réseau social

Nous avons montré que les bisons du troupeau de Kraansvlak s'organisaient en sous-groupes de matriline, ces derniers pouvant s'assembler ou se séparer en fonction des événements de fusion et de fission (**Chapitre 1**). Les individus constituent ainsi des associations préférentielles avec leurs plus proches parents (Kraśiński, 1978; Seton, 1929; Soper, 1941; Wróblewski, 1927). Lors des transferts et des échanges d'animaux entre les réserves, un manque de considération générale quant à la structure des réseaux sociaux est cependant remarqué. En effet, ces échanges sont surtout planifiés avec pour objectif premier d'assurer un brassage génétique à l'espèce. Ce dernier est connu pour être la menace principale en ce qui concerne le bison d'Europe (Kraśińska and Kraśiński, 2013; Pucek et al., 2004). Or, de nombreuses études ont montré l'importance de la prise en compte du réseau social pour la santé des animaux, leur bien-être et la fitness individuelle (Archie and Chiyo, 2012; Formica et al., 2012; Kurvers et al., 2014; Silk et al., 2003). En outre, retirer un individu sans en connaître le rôle dans la stabilité du groupe peut non seulement

engendrer du stress dans le troupeau, mais également modifier de façon importante les interactions entre les membres restants, *e.g.* en augmentant le taux d'agressions (Sueur and Pelé, 2015). Prendre en compte les besoins sociaux de l'espèce serait donc, *in fine*, bénéfique aux efforts de conservation et devrait, de fait, être plus systématique. C'est pourquoi il serait indispensable de planifier de nouvelles études sur la structure du réseau social chez le bison d'Europe, afin de pouvoir prévoir, dans le cadre de futurs transferts, quel(s) individu(s) pourrai(en)t être retiré(s) d'un groupe donné sans pour autant en perturber le fonctionnement. Au vu des résultats obtenus pour le troupeau de Kraansvlak, il serait préférable de ne pas toucher aux sous-groupes de matriline (Archie et al., 2006; Archie and Chiyo, 2012) et de sélectionner, pour un éventuel départ, les individus les plus indépendants socialement, comme les deux femelles *Ky* et *In*. Une autre possibilité serait de cibler, une fois sevrés, les deux jeunes mâles du troupeau (*Nl* et *Nm*) ce qui permettrait non seulement de mimer le comportement naturel de dispersion des mâles (Pucek et al., 2004), mais aussi d'éviter les risques de consanguinité une fois l'âge de la maturité sexuelle atteint (3 ans en moyenne). Pour l'heure, pour assurer le brassage génétique à Kraansvlak, deux nouveaux mâles (de 2 et 3 ans), issus de la Réserve Biologique des Monts-d'Azur, sont arrivés dans le troupeau de Kraansvlak à la fin de notre période d'étude (fin Juin 2016) ; 6 petits y sont nés au printemps 2017, preuve de la bonne acclimatation des nouveaux venus.

4.2. Sélection des habitats favorables

Le bison d'Europe est décrit comme une espèce principalement forestière. De fait, nombreux sont les programmes de réintroduction ne ciblant, pour habitat d'accueil, que les forêts de pins et de feuillus. Or, non seulement ce type de milieu est de moins en moins disponible, l'urbanisation et l'agriculture croissantes grignotant chaque jour davantage les portions de forêts restantes, mais celui-ci semble également être, au vu de nos résultats et de la littérature, un habitat suboptimal pour l'espèce (Bocherens et al., 2015; Kerley et al., 2012). Réintroduire une espèce dans un habitat non adapté à ses besoins biologiques peut avoir des effets néfastes, en particulier sur sa fitness, et mettre à mal sa survie sur le long terme (Armstrong and Seddon, 2008; Bocherens et al., 2015; Caughley, 1994). Pourtant, le bison d'Europe continu à être considéré comme un animal emblématique des forêts de l'Est de l'Europe (Samojlik, 2005), orientant par conséquent les efforts de conservation en ce sens (Decker et al., 2010; Kerley et al., 2012; Krasińska and Krasiński, 2013). Or, preuve de



l'adaptation forcée de l'espèce aux milieux forestiers, les populations de bisons restent artificiellement confinées en forêt via la mise en place de patches additionnels de nourriture. Pour combler leurs besoins naturels, il arrive également que les animaux sortent des limites de leur territoire pour fourrager sur les terrains cultivés ; ils sont alors systématiquement reconduits en forêt voire abattus (Kraśńska and Kraśński, 2013; Samojlik, 2005). Reconnaître le caractère « refuge » de la forêt pour le bison d'Europe éviterait ainsi ce type de situation et permettrait de réfléchir à des solutions de conservation plus adaptées et plus efficaces pour l'espèce. L'une d'entre elles consisterait à réintroduire l'herbivore dans des régions aux terrains autrefois cultivés, mais aujourd'hui laissés à l'abandon. De tels terrains ont été dénombrés en Europe de l'Est notamment dans les Carpates, en Pologne, en Russie, ou encore à la frontière entre la Biélorussie et l'Ukraine. De par leur faible densité de populations humaines et le type d'habitats qui les caractérisent, ils représentent des aires d'accueil potentielles et favorables au retour du bison d'Europe (Kraśńska and Kraśński, 2013; Kuemmerle et al., 2011). Ainsi, le dépeuplement grandissant des zones rurales observé en Europe, que ce soit dans les zones agricoles comme dans les zones forestières, pourrait se transformer en opportunités pour les grands herbivores : les espèces sauvages nouvellement réintroduites y évolueraient de façon autonome, puisque relâchées dans des habitats plus en accord avec leurs besoins biologiques, et entretiendraient par la même occasion ces milieux aux écosystèmes fragilisés par les activités anthropiques passées (Lawton, 1994; Smit et al., 2015). La grande faune pourrait, dans ce contexte, bénéficier d'une plus grande tolérance via l'échange de services implicite avec l'Homme, *i.e.* en restaurant et en maintenant les habitats naturels.

À l'avenir, la prise en compte du caractère d'habitat « refuge » qu'est la forêt pour le bison d'Europe devrait permettre de cibler des habitats adaptés, *i.e.* caractérisés par des patches de forêt mixte entrecoupés de prairies ouvertes à dominante herbacées. Les zones rurales à faible densité de populations humaines pourraient, de même, être prioritairement ciblées.

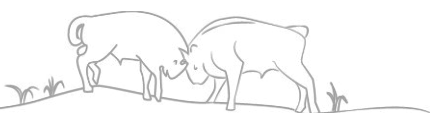
4.3. Partage du territoire et gestion des troupeaux

Les bisons effectuaient autrefois de grandes migrations saisonnières à la recherche de nouveaux pâturages. Aujourd'hui, la fragmentation de l'habitat et les réserves clôturées dans lesquelles ils sont majoritairement maintenus ne permettent plus d'observer ce phénomène (Kraśńska and Kraśński, 2013). Cependant, dans certaines régions de l'Est de

l'Europe, quelques populations de bisons demeurent encore libres et peuvent être responsables de dommages sur les parcelles agricoles en se déplaçant à l'extérieur des aires sur lesquelles elles sont tolérées (Hofman-Kamińska and Kowalczyk, 2012). Pour limiter cela, plusieurs méthodes existent, chacune présentant des avantages et des inconvénients qu'il est important de discuter.

Hormis la sélection d'un habitat plus favorable (voir section [4.2](#)), l'un des moyens qui pourrait être utilisé pour éviter que les animaux ne sortent des limites de leur territoire serait de mettre à leur disposition, de façon plus systématique, des patches de nourritures supplémentaires en forêt. Non seulement ces derniers permettent de compenser la perte d'habitats et de limiter la mortalité, en particulier pendant les hivers les plus rudes (Baker and Hobbs, 1985; Ozoga and Verme, 1982), mais ils permettent également de prévenir la dispersion des animaux (Corcoran et al., 2013; Luccarini et al., 2006). En effet, comme nous l'avons montré pour le troupeau des Monts-d'Azur (**Chapitre 2**), la supplémentation en nourriture affecte les comportements naturels, en particuliers ceux liés à la recherche de nourriture (Caboń-Raczyńska et al., 1987, 1983; Krasieńska et al., 2000). Les animaux, en restant à proximité de cette ressource, seraient moins tentés d'investir les champs cultivés avoisinants pour subvenir à leurs besoins. Cette méthode, déjà expérimentée chez le bison d'Europe (Hofman-Kamińska and Kowalczyk, 2012) et utilisée chez d'autres espèces (Fersterer et al., 2001; Kaplan et al., 2011; Sahlsten et al., 2010) semble être relativement efficace. Néanmoins, malgré ses avantages, elle peut également poser de nombreux problèmes sanitaires et environnementaux (Newsome and Rodger, 2008).

Tout d'abord, en modifiant la dispersion spatiale naturelle des animaux, la supplémentation en nourriture augmente la densité d'individus à un niveau local (Corcoran et al., 2013; Monaghan and Metcalfe, 1985; Sullivan, 1990). Cette forte concentration d'individus augmente le risque de transmission de pathogènes et de maladies, altère la condition corporelle et physiologique des animaux et modifie leurs patterns naturels d'activité et de reproduction (Corcoran et al., 2013; Kerley et al., 2012; Radwan et al., 2010). Un autre aspect négatif de la supplémentation est celui ayant trait à l'impact des individus sur l'écosystème : les herbivores, en s'agrégeant à proximité des râteliers, peuvent considérablement modifier, via le surpâturage et le piétinement, la communauté végétale des aires attenantes (Corcoran et al., 2013; Luccarini et al., 2006; Newsome and Rodger, 2008).



À elle seule, cette méthode de gestion ne semble donc pas représenter une solution viable sur le long terme. En revanche, elle pourrait être envisagée sous certaines conditions, *e.g.* en complément d'une autre méthode de gestion, en mettant en place un suivi régulier des populations animales (suivi sanitaire, comportemental...) destiné à prévenir les risques non seulement pour la faune mais aussi pour l'Homme, ou encore en implémentant des études d'impacts sur l'environnement pour ajuster son utilisation.

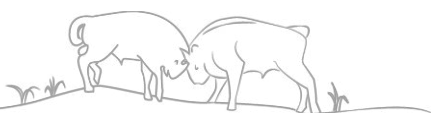
Nos résultats sur le leadership (**Chapitre 3 et 4**) ont également permis d'entrevoir une autre méthode de gestion, plus innovante que la précédente : la méthode des barrières virtuelles. En effet, en équipant les leaders de groupe d'un collier GPS récepteur, cette méthode permettrait de contenir les bisons sur une aire donnée, sans pour autant en délimiter physiquement les contours, ce qui éviterait les coûts économiques élevés y étant associés et l'impact négatif sur le flux génétique des autres populations animales (Anderson, 2001; Fay et al., 1989; Jouven et al., 2010; Tiedemann et al., 1999). L'intérêt ici serait de pouvoir contrôler un groupe en équipant un minimum d'individus et de pouvoir, à terme, s'affranchir définitivement des clôtures physiques (Bishop-Hurley et al., 2007; Butler et al., 2006; VerCauteren et al., 2006). L'étude du leadership est donc essentielle ici pour définir le profil type d'un bon leader dans un groupe donné.

D'après nos observations, les plus vieilles femelles d'un troupeau, en particulier celles ayant un veau à leur charge, seraient de bonnes candidates pour la mise en place de ces colliers GPS. Elles ont en effet un pouvoir social important et une forte capacité à fédérer leurs congénères. En prévenant leurs sorties de territoire, l'ensemble du groupe pourrait ainsi être, de façon indirecte, maintenu dans la zone leur étant dédiée. Cependant, malgré les nouvelles perspectives de gestion que ce genre d'installation laisse entrevoir, de nombreuses questions quant à la mise en place et à l'utilisation d'un tel dispositif demeurent parmi lesquelles (1) combien d'individus faudrait-il équiper dans un groupe pour rendre le système efficace ? (2) quels sont les dangers, pour le veau et pour la mère, que comporterait l'équipement des femelles allaitantes et, sachant cela, (3) à quel moment de l'année faudrait-il équiper ces individus pour les limiter ? De plus (4) à quelle fréquence faudrait-il rééquiper les femelles sachant qu'elles ne donnent pas nécessairement naissance à un veau chaque année ? (5) le système des clôtures virtuelles, combiné au phénomène du leadership, est-il véritablement adapté pour une espèce à dynamique fission-fusion comme le bison

d'Europe ? et (6) cette méthode de gestion est-elle seulement envisageable en milieu sauvage ?

Alors que le système des barrières virtuelles avait, pour l'heure, été majoritairement testé sur des espèces d'élevage (Bishop-Hurley et al., 2007; Brunberg et al., 2015; Fay et al., 1989; Jouven et al., 2012), un projet pilote a pourtant vu le jour en Allemagne en 2009 pour appliquer, et ce pour la première fois, un tel dispositif à la gestion d'un troupeau de bisons d'Europe (Kleinlogel, 2009). Ce projet novateur a démarré suite à la mise à disposition, par le Prince Richard de Sayn-Wittgenstein-Berleburg, d'une portion de 4 300 ha de forêt privée, située dans le Sud-Est de la Rhénanie du Nord, auxquels ce sont rajoutés d'autres zones forestières pour former une surface totale potentielle d'environ 20 000 ha. La zone ainsi définie était délimitée au Sud par une clôture à gibier préexistante, et devait être équipée au Nord d'un système de clôtures virtuelles destiné à prévenir la migration des bisons vers l'arrondissement du Haut-Sauerland, ce dernier étant opposé au projet de réintroduction. En revanche, le territoire n'était délimité ni à l'Est ni à l'Ouest.

Des recherches et des observations comportementales ont été effectuées pendant 3 ans, afin de pouvoir mesurer l'efficacité du système de barrières virtuelles et la faisabilité d'un tel mode de gestion (Rewilding Europe, 2014). Le dispositif testé était constitué de boucles d'induction enterrées dans le sol (émetteur) et de colliers récepteurs embarqués sur les animaux (von Mirko and Lindner, 2008). Les colliers délivraient un signal d'alarme acoustique lorsque les animaux s'aventuraient dans la zone d'avertissement, puis un choc électrique lorsque ces derniers s'avançaient dans la zone de « punition ». Les observations ont démontré que pour être imperméable, la limite virtuelle du territoire devait être notifiée aux bisons à l'aide de repères visibles de loin (ici, ruban de chantier) pour que les animaux puissent associer le signal d'alarme et la zone à éviter (von Mirko and Lindner, 2008). En effet, en retirant ces repères, les bisons avaient tendance à traverser et à sortir de l'aire autorisée et ce malgré le signal d'alarme émis en première intention. De plus, pour que le choc électrique soit ressenti par les animaux, ces derniers devaient impérativement être rasés au niveau du cou afin que la peau soit en contact direct avec le collier (von Mirko and Lindner, 2008). La question de la fréquence à laquelle l'opération devait être effectuée pour assurer le fonctionnement du dispositif dans le temps avait donc été soulevée. Le système avait alors été repensé pour éviter ce genre de problème. Celui-ci consistait en des structures coniques traversant la laine du bison jusqu'à la peau pour transmettre les



impulsions électriques. Enfin, un conditionnement au système d'environ une semaine avait été nécessaire pour que les animaux associent la limite du territoire aux signaux d'avertissement et de punition émis par les colliers. En effet, dépassé ce laps de temps, les bisons restaient à distance de la clôture virtuelle, réaction attendue et similaire à celle observée face à une clôture électrique classique (von Mirko and Lindner, 2008). Malgré ces résultats très encourageants, le caractère préliminaire de l'étude, les exigences techniques du dispositif, l'acceptation de la population locale et l'aspect sécuritaire d'un tel mode de gestion n'ont pas permis aux barrières virtuelles de s'imposer dans cette région. En effet, en plus du problème lié à la repousse de la toison laineuse au niveau du cou de l'animal, des problèmes quant à la durée de vie des balises GPS (batterie, précision de localisation, dégradation...) et ceux ayant trait aux blessures potentielles sur les animaux rendaient la méthode difficilement applicable à ce stade des connaissances.

Néanmoins, le projet a malgré tout abouti au relâché de huit individus en Avril 2013, ces derniers constituant la première population libre de bisons européens réintroduite dans l'Est de l'Europe (Rewilding Europe, 2014). Pour éviter que les animaux ne sortent des limites de leur territoire, ils sont aujourd'hui maintenus à proximité d'une zone d'acclimatation de 90 ha via le dépôt régulier de fourrage l'hiver. Un suivi assidu a également été mis en place via l'équipement de trois individus de colliers GPS permettant de localiser le groupe en permanence. Cependant, la cohabitation avec les populations humaines locales reste fragile, les bisons partageant le territoire avec des activités de loisirs, les activités agricoles et l'exploitation forestière, ce qui engendre encore des conflits. Cela donne corps à la nécessité de mener d'autres études pilotes de ce type afin d'améliorer les méthodes de gestions actuelles et réfléchir à l'application concrète de méthodes plus innovantes et efficaces.

Conclusion Générale

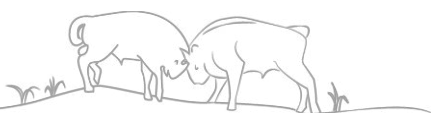
Les apports de cette thèse sont multiples, puisque les résultats obtenus peuvent non seulement améliorer les connaissances fondamentales sur l'écologie générale et la vie sociale du bison d'Europe, mais ouvrent également de nouvelles pistes pour mettre en place des méthodes de gestion plus efficaces sur le long terme. En particulier, tenir compte des liens sociaux unissant les membres d'un groupe lors de transferts semble primordial au bien-être des animaux et influencerait également positivement leur fitness, ce dernier aspect étant non négligeable pour une espèce à effectif réduit. D'autre part, le choix de l'habitat

d'accueil semble essentiel à la réussite de toute réintroduction et limiterait également considérablement les conflits avec l'Homme. L'abandon croissant des zones rurales, en particulier en Europe de l'Est, laisse entrevoir des opportunités intéressantes en ce sens. Enfin, pour éviter les dommages sur les cultures et l'installation abusive de clôtures conventionnelles, il serait possible de contenir les animaux sur un territoire donné, en mettant en place des patches supplémentaires de nourriture, ou en équipant les leaders d'un dispositif GPS de barrières virtuelles. D'autres études nécessitent néanmoins d'être menées pour rendre envisageable l'utilisation de cette nouvelle technologie sur des troupeaux, sauvages comme domestiques.

D'un point de vue plus large, les résultats obtenus et les questionnements soulevés dans cette thèse viennent compléter l'ensemble des travaux réalisés sur les déplacements collectifs et les mécanismes sous-jacents. À terme, étudier la manière avec laquelle les membres d'un groupe parviennent à des décisions communes et optimales pourrait nous permettre de comprendre l'origine et l'évolution de ces processus dans le règne animal, voire de mieux comprendre comment les êtres humains s'organisent et prennent des décisions dans leur propre société. En particulier, le leadership a été décrit chez l'Homme comme *"a strategy that evolved for solving social coordination problems in ancestral environments, including in particular the problems of group movement, intragroup peacekeeping, and intergroup competition"* (Van Vugt et al., 2008). À nous maintenant d'utiliser ce concept chez les animaux afin d'améliorer leur gestion et celle des écosystèmes.



*« Quand les bisons ont adopté une direction,
rien ne pourrait ni enrayer ni modifier leur marche.
C'est un torrent de chair vivante qu'aucune digue
ne saurait contenir » (Jules Verne)*

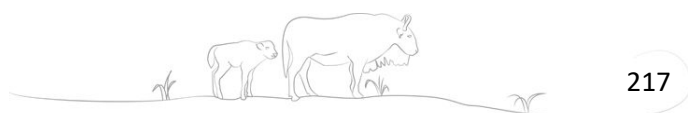


Bibliographie



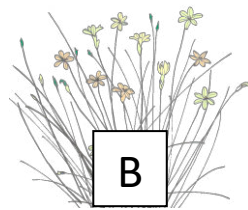


- Alexander, R.D., 1974. The evolution of social behavior. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 5, 325–383.
- Allee, W.C., Allee, M.N., Ritchey, F., Castles, E.W., 1947. Leadership in a flock of white pekin ducks. *Ecology* 28, 310–315.
- Altmann, J., 1974. Observational study of behavior: Sampling methods. *Behaviour* 49, 227–266. doi:10.1163/156853974X00534
- Altmann, M., 1951. Social Behavior of Elk, *Cervus canadensis nelsoni*, in the Jackson Hole Area of Wyoming. *Behaviour* 4, 116–142. doi:10.1163/156853951X00089
- Andelt, W.F., Phillips, R.L., Gruver, K.S., Guthrie, J.W., 1999. Coyote Predation on Domestic Sheep Deterred with Electronic Dog-Training Collar. *Wildl. Soc. Bull.* 1973-2006 27, 12–18.
- Anderson, D.M., 2007. Virtual fencing – past, present and future. *Rangel. J.* 29, 65–78.
- Anderson, D.M., 2001. Virtual fencing—a prescription range animal management tool for the 21st century. Presented at the Proceedings of the Conference Tracking Animals with GPS, pp. 85–94.
- Anderson, J.K., 1985. *Hunting in the ancient world*. University of California Press.
- Andersson, M., 1984. The evolution of eusociality. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 15, 165–189.
- Appleby, M.C., 1983. Competition in a red deer stag social group: Rank, age and relatedness of opponents. *Anim. Behav.* 31, 913–918. doi:10.1016/S0003-3472(83)80246-2
- Archie, E.A., Chiyo, P.I., 2012. Elephant behaviour and conservation: social relationships, the effects of poaching, and genetic tools for management. *Mol. Ecol.* 21, 765–778.
- Archie, E.A., Moss, C.J., Alberts, S.C., 2006. The ties that bind: genetic relatedness predicts the fission and fusion of social groups in wild African elephants. *Proc. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* 273, 513–522. doi:10.1098/rspb.2005.3361
- Arman, P., Kay, R.N.B., Goodall, E.D., Sharman, G.A.M., 1974. The composition and yield of milk from captive red deer (*Cervus elaphus L.*). *J. Reprod. Fertil.* 37, 67–84.
- Armstrong, D.P., Seddon, P.J., 2008. Directions in reintroduction biology. *Trends Ecol. Evol.* 23, 20–25.

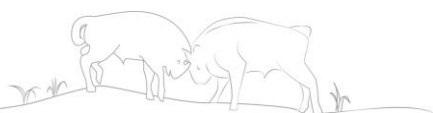


Bibliographie

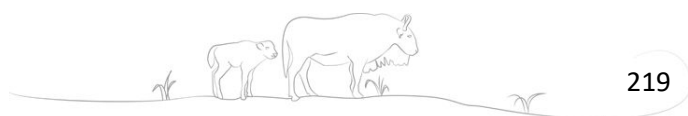
- Arnold, G.W., 1977. An analysis of spatial leadership in a small field in a small flock of sheep. *Appl. Anim. Ethol.* 3, 263–270.
- Aron, S., Passera, L., 2009. *Les sociétés animales: Évolution de la coopération et organisation sociale.* De Boeck Supérieur.
- Aureli, F., Schaffner, C.M., 2007. Aggression and conflict management at fusion in spider monkeys. *Biol. Lett.* 3, 147–149.
- Aureli, F., Schaffner, C.M., Boesch, C., Bearder, S.K., Call, J., Chapman, C.A., Connor, R., Fiore, A.D., Dunbar, R.I., Henzi, S.P., others, 2008. Fission-fusion dynamics: new research frameworks. *Curr. Anthropol.* 49, 627–654.



- Baker, D.L., Hobbs, N.T., 1985. Emergency feeding of mule deer during winter: tests of a supplemental ration. *J. Wildl. Manag.* 934–942.
- Balčiauskas, L., 1999. European bison (*Bison bonasus*) in Lithuania: status and possibilities of range extension. *Acta Zool. Litu.* 9, 3–18.
- Barboza, P.S., Bowyer, R.T., 2000. Sexual segregation in dimorphic deer: a new gastrocentric hypothesis. *J. Mammal.* 81, 473–489.
- Barfield, C.H., Tang-Martinez, Z., Trainer, J.M., 1994. Domestic calves (*Bos taurus*) recognize their own mothers by auditory cues. *Ethology* 97, 257–264. doi:10.1111/j.1439-0310.1994.tb01045.x
- Barrette, C., 1991. The size of axis deer fluid groups in Wilpattu National Park, Sri Lanka. *Mammalia* 55, 207–220.
- Bartumeus, F., 2009. Behavioral intermittence, Lévy patterns, and randomness in animal movement. *Oikos* 118, 488–494.
- Bartumeus, F., Catalan, J., Fulco, U.L., Lyra, M.L., Viswanathan, G.M., 2002. Optimizing the encounter rate in biological interactions: Lévy versus Brownian strategies. *Phys. Rev. Lett.* 88, 097901.

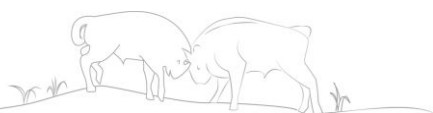


- Baruch-Mordo, S., Wilson, K.R., Lewis, D.L., Broderick, J., Mao, J.S., Breck, S.W., 2014. Stochasticity in natural forage production affects use of urban areas by black bears: implications to management of human-bear conflicts. *PloS One* 9, e85122.
- Beckers, R., Deneubourg, J.-L., Goss, S., 1992. Trails and U-turns in the selection of a path by the ant *Lasius niger*. *J. Theor. Biol.* 159, 397–415.
- Beekman, M., Komdeur, J., Ratnieks, F.L., 2003. Reproductive conflicts in social animals: who has power? *Trends Ecol. Evol.* 18, 277–282.
- Ben-Ari, E.T., 1999. A throbbing in the air: The discovery of infrasonic communication among elephants has given researchers a whole new way of hearing things. *BioScience* 49, 353–358. doi:10.2307/1313627
- Benhamou, S., 2007. How Many Animals Really Do the Lévy Walk? *Ecology* 88, 1962–1969. doi:10.1890/06-1769.1
- Bercovitch, F.B., Berry, P.S.M., 2013a. Age proximity influences herd composition in wild giraffe. *J. Zool.* 290, 281–286. doi:10.1111/jzo.12039
- Bercovitch, F.B., Berry, P.S.M., 2013b. Herd composition, kinship and fission–fusion social dynamics among wild giraffe. *Afr. J. Ecol.* 51, 206–216. doi:10.1111/aje.12024
- Bercovitch, F.B., Deacon, F., 2015. Gazing at a giraffe gyroscope: where are we going? *Afr. J. Ecol.* 53, 135–146. doi:10.1111/aje.12222
- Berger, J., 1979. Weaning, social environments and the ontogeny of spatial associations in bighorn sheep. *Biol. Behav.* 4, 363–371.
- Berger, J., 1977. Organizational systems and dominance in feral horses in the Grand Canyon. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 2, 131–146. doi:10.1007/BF00361898
- Berry, P.S.M., Bercovitch, F.B., 2015. Leadership of herd progressions in the Thornicroft's giraffe of Zambia. *Afr. J. Ecol.* 53, 175–182. doi:10.1111/aje.12173
- Bertram, B.C., 1978. Living in groups: predators and prey. *Behav. Ecol.* 64–96.
- Bertrand, M.R., DeNicola, A.J., Beissinger, S.R., Swihart, R.K., 1996. Effects of parturition on home ranges and social affiliations of female white-tailed deer. *J. Wildl. Manag.* 899–909.
- Bishop-Hurley, G.J., Swain, D.L., Anderson, D.M., Sikka, P., Crossman, C., Corke, P., 2007. Virtual fencing applications: Implementing and testing an automated cattle control system. *Comput. Electron. Agric.* 56, 14–22. doi:10.1016/j.compag.2006.12.003



Bibliographie

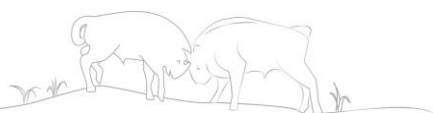
- Bleich, V.C., Bowyer, R.T., Wehausen, J.D., 1997. Sexual segregation in mountain sheep: resources or predation? *Wildl. Monogr.* 3–50.
- Blowers, T.E., Waterman, J.M., Kuhar, C.W., Bettinger, T.L., 2009. Social behaviors within a group of captive female *Hippopotamus amphibius*. *J. Ethol.* 28, 287–294. doi:10.1007/s10164-009-0184-6
- Bocherens, H., Hofman-Kamińska, E., Drucker, D.G., Schmöcke, U., Kowalczyk, R., 2015. European bison as a refugee species? Evidence from isotopic data on Early Holocene bison and other large herbivores in northern Europe. *PLoS One* 10, e0115090.
- Bode, N.W.F., Wood, A.J., Franks, D.W., 2011. The impact of social networks on animal collective motion. *Anim. Behav.* 82, 29–38. doi:10.1016/j.anbehav.2011.04.011
- Bode, N.W.F., Wood, A.J., Franks, D.W., 2010. Social networks and models for collective motion in animals. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 65, 117–130. doi:10.1007/s00265-010-1111-0
- Boinski, S., 1993. Vocal coordination of troop movement among white-faced capuchin monkeys, *Cebus capucinus*. *Am. J. Primatol.* 30, 85–100.
- 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.* University of Chicago Press.
- 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. doi:10.1016/S0168-1591(02)00152-1
- Boitani, L., 2000. Action plan for the conservation of wolves in Europe (*Canis lupus*). Council of Europe.
- Bolger, D.T., Newmark, W.D., Morrison, T.A., Doak, D.F., 2008. The need for integrative approaches to understand and conserve migratory ungulates. *Ecol. Lett.* 11, 63–77. doi:10.1111/j.1461-0248.2007.01109.x
- Bon, R., Campan, R., 1996. Unexplained sexual segregation in polygamous ungulates: a defense of an ontogenetic approach. *Behav. Processes* 38, 131–154. doi:10.1016/S0376-6357(96)00029-0
- Bonabeau, E., Theraulaz, G., Deneubourg, J.-L., Aron, S., Camazine, S., 1997. Self-organization in social insects. *Trends Ecol. Evol.* 12, 188–193.

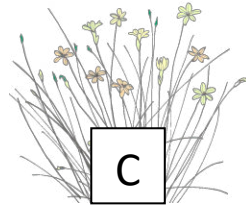


- Bonafini, M., Pellegrini, M., Ditchfield, P., Pollard, A.M., 2013. Investigation of the “canopy effect” in the isotope ecology of temperate woodlands. *J. Archaeol. Sci.* 40, 3926–3935.
- Borowski, S., Kossak, S., 1972. The natural food preferences of the European bison in seasons free of snow cover. *Acta Theriol. (Warsz.)* 18, 151–169.
- Bourjade, M., Sueur, C., 2010. Shared or unshared consensus for collective movement? Towards methodological concerns. *Behav. Processes* 84, 648–652. doi:10.1016/j.beproc.2010.02.027
- Bourjade, M., Thierry, B., Hausberger, M., Petit, O., 2015. Is leadership a reliable concept in animals? An empirical study in the horse. *PLoS ONE* 10, e0126344. doi:10.1371/journal.pone.0126344
- 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. doi:10.1111/j.1439-0310.2009.01614.x
- Bourliere, F., 1951. *Vie et moeurs des mammiferes*, Payot. ed, Bibliothèque Scientifique. Paris.
- Bowyer, R.T., 2004. Sexual segregation in ruminants: definitions, hypotheses, and implications for conservation and management. *J. Mammal.* 85, 1039–1052. doi:10.1644/BBL-002.1
- Boyce, M.S., 1991. Migratory behavior and management of elk (*Cervus elaphus*). *Appl. Anim. Behav. Sci.* 29, 239–250.
- Brent, L.J., Franks, D.W., Foster, E.A., Balcomb, K.C., Cant, M.A., Croft, D.P., 2015. Ecological knowledge, leadership, and the evolution of menopause in killer whales. *Curr. Biol.* 25, 746–750.
- Bresiński, W., 1982. Grouping tendencies in roe deer under agrocenosis conditions. *Acta Theriol. (Warsz.)* 27, 427–447.
- 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* 121, 888–902. doi:10.1111/eth.12402
- Brossut, R., 1970. Étude de l’interattraction chez *Blabera craniifer burm.*(Insecte, Dictyoptère).

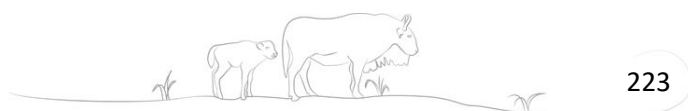
Bibliographie

- Brossut, R., Dubois, P., Rigaud, J., 1974. Le grégarisme chez *Blaberus craniifer*: isolement et identification de la phéromone. *J. Insect Physiol.* 20, 529–543.
- Brown, C.R., Brown, M.B., 1986. Ectoparasitism as a cost of coloniality in cliff swallows (*Hirundo pyrrhonota*). *Ecology* 67, 1206–1218.
- Brown, J.L., 1983. Cooperation—a biologist’s dilemma. *Adv. Study Behav.* 13, 1–37.
- Brown, J.L., 1978. Avian communal breeding systems. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 9, 123–155. doi:10.1146/annurev.es.09.110178.001011
- Bruinderink, G.W.T.A.G., Hazebroek, E., 1996. Ungulate Traffic Collisions in Europe. *Conserv. Biol.* 10, 1059–1067. doi:10.1046/j.1523-1739.1996.10041059.x
- Brunberg, E.I., Bøe, K.E., Sørheim, K.M., 2015. Testing a new virtual fencing system on sheep. *Acta Agric. Scand. Sect. — Anim. Sci.* 65, 168–175. doi:10.1080/09064702.2015.1128478
- Bumann, D., Krause, J., Rubenstein, D., 1997. Mortality risk of spatial positions in animal groups: The danger of being in the front. *Behaviour* 134, 1063–1076. doi:10.1163/156853997X00403
- Bump, J.K., Peterson, R.O., Vucetich, J.A., 2009. Wolves modulate soil nutrient heterogeneity and foliar nitrogen by configuring the distribution of ungulate carcasses. *Ecology* 90, 3159–3167. doi:10.1890/09-0292.1
- Bunevich, A.N., Krasinska, M., Krasinski, Z.A., 1999. Free-ranging populations of lowland European bison in the Białowieża forest. *Parki Nar. Rezerwaty Przyr.* 18, 23–75.
- Burger, J., Gochfeld, M., 1994. Vigilance in African mammals: differences among mothers, other females, and males. *Behaviour* 131, 153–169.
- Butler, Z., Corke, P., Peterson, R., Rus, D., 2006. From robots to animals: virtual fences for controlling cattle. *Int. J. Robot. Res.* 25, 485–508. doi:10.1177/0278364906065375
- 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.



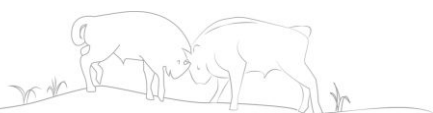


- Caboń-Raczyńska, K., Krasieńska, M., Krasieński, Z., 1983. Behaviour and daily activity rhythm of European bison in winter. *Acta Theriol. (Warsz.)* 28, 273–299.
- Caboń-Raczyńska, K., Krasieńska, M., Krasieński, Z.A., Wójcik, J.M., 1987. Bisoniana XCVII. Rhythm of daily activity and behavior of European bison in the Białowieża Forest in the period without snow cover. *Acta Theriol. (Warsz.)* 32, 335–372.
- Camazine, S., Deneubourg, J.L., Franks, N.R., Sneyd, J., Theraulaz, G., Bonabeau, E., 2001. *Self-organization in biological systems*. Princeton University Press.
- 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.* 106, 13850–13853.
- Carere, C., Montanino, S., Moreschini, F., Zoratto, F., Chiarotti, F., Santucci, D., Alleva, E., 2009. Aerial flocking patterns of wintering starlings, *Sturnus vulgaris*, under different predation risk. *Anim. Behav.* 77, 101–107.
- Carpenter, L.D., 2010. Utilizing social networks analysis in the characterization of African ungulate social structure.
- Carter, K.D., Seddon, J.M., Frère, C.H., Carter, J.K., Goldizen, A.W., 2013. Fission–fusion dynamics in wild giraffes may be driven by kinship, spatial overlap and individual social preferences. *Anim. Behav.* 85, 385–394.
- Cassinello, J., Calabuig, G., 2008. Spatial association in a highly inbred ungulate population: Evidence of fine-scale kin recognition. *Ethology* 114, 124–132.
- Caughley, G., 1994. Directions in conservation biology. *J. Anim. Ecol.* 215–244.
- Ceacero, F., Landete-Castillejos, T., García, A.J., Estévez, J.A., Gallego, L., 2007. Kinship discrimination and effects on social rank and aggressiveness levels in Iberian red deer hinds. *Ethology* 113, 1133–1140.
- Chauvin, R., 1963. *Sociétés Animales: de l'abeille au gorille*. Plon, Paris.
- Christopherson, R.J., Hudson, R.J., Christophersen, M.K., 1979. Seasonal energy expenditures and thermoregulatory responses of bison and cattle. *Can. J. Anim. Sci.* 59, 611–617.

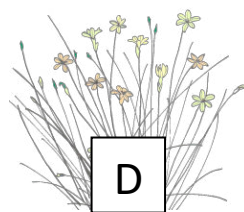


Bibliographie

- Clutton-Brock, T.H., Greenwood, P.J., Powell, R.P., 1976. Ranks and relationships in highland ponies and highland cows. *Ethology* 41, 202–216.
- Clutton-Brock, T.H., Russell, A.F., Sharpe, L.L., 2003. Meerkat helpers do not specialize in particular activities. *Anim. Behav.* 66, 531–540.
- Clutton-Brock, T.H., Russell, A.F., Sharpe, L.L., Brotherton, P.N.M., McIlrath, G.M., White, S., Cameron, E.Z., 2001. Effects of helpers on juvenile development and survival in meerkats. *Science* 293, 2446–2449.
- Conradt, L., 1998. Could asynchrony in activity between the sexes cause intersexual social segregation in ruminants? *Proc. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* 265, 1359–1368.
- 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., List, C., 2009. Group decisions in humans and animals: a survey. *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* 364, 719–742. doi:10.1098/rstb.2008.0276
- Conradt, L., Roper, T.J., 2005. Consensus decision making in animals. *Trends Ecol. Evol.* 20, 449–456. doi:10.1016/j.tree.2005.05.008
- Conradt, L., Roper, T.J., 2003. Group decision-making in animals. *Nature* 421, 155–158.
- Conradt, L., Roper, T.J., 2000. Activity synchrony and social cohesion: a fission-fusion model. *Proc. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* 267, 2213–2218.
- Corcoran, M.J., Wetherbee, B.M., Shivji, M.S., Potenski, M.D., Chapman, D.D., Harvey, G.M., 2013. Supplemental Feeding for Ecotourism Reverses Diel Activity and Alters Movement Patterns and Spatial Distribution of the Southern Stingray, *Dasyatis americana*. *PLOS ONE* 8, e59235. doi:10.1371/journal.pone.0059235
- Corlett, R.T., 2016. Restoration, Reintroduction, and Rewilding in a Changing World. *Trends Ecol. Evol.* 31, 453–462. doi:10.1016/j.tree.2016.02.017
- Côté, S.D., Rooney, T.P., Tremblay, J.-P., Dussault, C., Waller, D.M., 2004. Ecological impacts of deer overabundance. *Annu Rev Ecol Evol Syst* 35, 113–147.
- Courchamp, F., Rasmussen, G.S., Macdonald, D.W., 2002. Small pack size imposes a trade-off between hunting and pup-guarding in the painted hunting dog *Lycaon pictus*. *Behav. Ecol.* 13, 20–27.
- Couzin, I.D., Krause, J., 2003. Self-organization and collective behavior in vertebrates, in: *Behavior, B.-A. in the S. of (Ed.)*, . Academic Press, pp. 1–75.



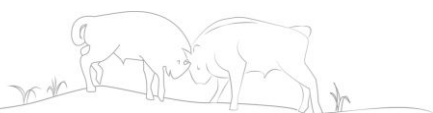
- Couzin, I.D., Krause, J., Franks, N.R., Levin, S.A., 2005. Effective leadership and decision-making in animal groups on the move. *Nature* 433, 513–516. doi:10.1038/nature03236
- Couzin, I.D., Laidre, M.E., 2009. Fission–fusion populations. *Curr. Biol.* 19, R633–R635. doi:10.1016/j.cub.2009.05.034
- Crawley, M.J., 1996. Plant–herbivore dynamics, in: Crawley, M.J. (Ed.), *Plant Ecology*. Blackwell Publishing Ltd., pp. 401–474.
- Creel, S., Creel, N.M., 1995. Communal hunting and pack size in African wild dogs, *Lycaon pictus*. *Anim. Behav.* 50, 1325–1339.
- Cresswell, W., 1994. Flocking is an effective anti-predation strategy in redshanks, *Tringa totanus*. *Anim. Behav.* 47, 433–442. doi:10.1006/anbe.1994.1057
- Cresswell, W., Quinn, J.L., 2011. Predicting the optimal prey group size from predator hunting behaviour. *J. Anim. Ecol.* 80, 310–319. doi:10.1111/j.1365-2656.2010.01775.x
- Curio, E., Ernst, U., Vieth, W., 1978. The adaptive significance of avian mobbing. *Ethology* 48, 184–202.
- Curry, R.L., 1988. Group structure, within-group conflict and reproductive tactics in cooperatively breeding Galápagos mockingbirds, *Nesomimus parvulus*. *Anim. Behav.* 36, 1708–1728. doi:10.1016/S0003-3472(88)80111-8



- Dagg, A.I., 2014. *Giraffe: biology, behaviour and conservation*. Cambridge University Press.
- Daleszczyk, K., Krasińska, M., Krasiński, Z.A., Bunevich, A.N., 2007. Habitat structure, climatic factors, and habitat use by European bison (*Bison bonasus*) in Polish and Belarusian parts of the Białowieża Forest, Poland. *Can. J. Zool.* 85, 261–272.
- Dall, S.R., Giraldeau, L.-A., Olsson, O., McNamara, J.M., Stephens, D.W., 2005. Information and its use by animals in evolutionary ecology. *Trends Ecol. Evol.* 20, 187–193.

Bibliographie

- Danchin, É., Giraldeau, L.-A., Valone, T.J., Wagner, R.H., 2004. Public information: From nosy neighbors to cultural evolution. *Science* 305, 487–491. doi:10.1126/science.1098254
- Danilkin, A.A., Darman, Y.A., Minayev, A.N., 1992. The seasonal migrations of a Siberian roe deer population.
- Darling, F.F., 1937. *A herd of red deer*. Oxford University Press London.
- Dary, D., 1989. *The buffalo book: the full saga of the American animal*. Swallow Press/Ohio University Press.
- Davis, J.M., 1975. Socially induced flight reactions in pigeons. *Anim. Behav.* 23, Part 3, 597–601. doi:10.1016/0003-3472(75)90136-0
- Day, G.I., Schemnitz, S.D., Taber, R.D., 1980. Capturing and marking wild animals. *AGRIS*.
- Day, T.A., Detling, J.K., 1990. Grassland patch dynamics and herbivore grazing preference following urine deposition. *Ecology* 71, 180–188.
- de Jager, M., Weissing, F.J., Herman, P.M., Nolet, B.A., van de Koppel, J., 2011. Lévy walks evolve through interaction between movement and environmental complexity. *Science* 332, 1551–1553.
- Decker, S.E., Bath, A.J., Simms, A., Lindner, U., Reisinger, E., 2010. The return of the king or bringing snails to the garden? The human dimensions of a proposed restoration of European Bison (*Bison bonasus*) in Germany. *Restor. Ecol.* 18, 41–51. doi:10.1111/j.1526-100X.2008.00467.x
- Della-Rossa, L., Chadœuf, J., Boissy, A., Dumont, B., 2013. Leaders of spontaneous group movements influence whole-group social organization: an experimental study on grazing heifers. *Behaviour* 150, 153–173. doi:10.1163/1568539X-00003043
- Delm, M.M., 1990. Vigilance for predators: detection and dilution effects. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 26, 337–342. doi:10.1007/BF00171099
- Deneubourg, J.-L., Goss, S., 1989. Collective patterns and decision-making. *Ethol. Ecol. Evol.* 1, 295–311.
- DeNiro, M.J., Epstein, S., 1981. Influence of diet on the distribution of nitrogen isotopes in animals. *Geochim. Cosmochim. Acta* 45, 341–351.
- DeNiro, M.J., Epstein, S., 1978. Influence of diet on the distribution of carbon isotopes in animals. *Geochim. Cosmochim. Acta* 42, 495–506.



- Detrain, C., Deneubourg, J.-L., Pasteels, J.M., 1999. Decision-making in foraging by social insects, in: Detrain, D.C., Deneubourg, D.J.L., Pasteels, P.D.J.M. (Eds.), *Information Processing in Social Insects*. Birkhäuser Basel, pp. 331–354. doi:10.1007/978-3-0348-8739-7_18
- Distefano, E., 2005. Human-Wildlife conflict worldwide: collection of case studies, analysis of management strategies and good practices. SARD Initiat. Rep. FAO Rome. doi:10.1111/j.1526-100X.2008.00467.x
- Dumont, B., Boissy, A., 2000. Grazing behaviour of sheep in a situation of conflict between feeding and social motivations. *Behav. Processes* 49, 131–138. doi:10.1016/S0376-6357(00)00082-6
- Dunbar, R.I., Shultz, S., 2010. Bondedness and sociality. *Behaviour* 147, 775–803.



- Ebensperger, L.A., 2001. A review of the evolutionary causes of rodent group-living. *Acta Theriol. (Warsz.)* 46, 115–144.
- Edwards, A.M., 2008. Using likelihood to test for Lévy flight search patterns and for general power-law distributions in nature. *J. Anim. Ecol.* 77, 1212–1222.
- Ellard, M.-E., Crowell-Davis, S.L., 1989. Evaluating equine dominance in draft mares. *Appl. Anim. Behav. Sci.* 24, 55–75.
- Emlen, S.T., 1995. An evolutionary theory of the family. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 92, 8092–8099.
- Erhart, E.M., Overdorff, D.J., 1999. Female coordination of group travel in wild *Propithecus* and *Eulemur*. *Int. J. Primatol.* 20, 927–940.
- 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. doi:10.1016/0168-1591(93)90137-E
- Estes, R.D., 1976. The significance of breeding synchrony in the wildebeest. *Afr. J. Ecol.* 14, 135–152.

Bibliographie

Evans, D.M., Redpath, S.M., Evans, S.A., Elston, D.A., Gardner, C.J., Dennis, P., Pakeman, R.J., 2006. Low intensity, mixed livestock grazing improves the breeding abundance of a common insectivorous passerine. *Biol. Lett.* 2, 636–638. doi:10.1098/rsbl.2006.0543



Fancy, S.G., Pank, L.F., Whitten, K.R., Regelin, W.L., 1989. Seasonal movements of caribou in arctic Alaska as determined by satellite. *Can. J. Zool.* 67, 644–650.

Fanshawe, J.H., Fitzgibbon, C.D., 1993. Factors influencing the hunting success of an African wild dog pack. *Anim. Behav.* 45, 479–490.

Farine, D.R., Whitehead, H., 2015. Constructing, conducting and interpreting animal social network analysis. *J. Anim. Ecol.* 84, 1144–1163. doi:10.1111/1365-2656.12418

Fay, P.K., McElligott, V.T., Havstad, K.M., 1989. Containment of free-ranging goats using pulsed-radio-wave-activated shock collars. *Appl. Anim. Behav. Sci.* 23, 165–171. doi:10.1016/0168-1591(89)90016-6

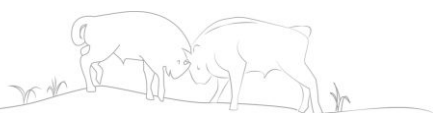
Feist, J.D., McCullough, D.R., 1976. Behavior patterns and communication in feral horses. *Z. Für Tierpsychol.* 41, 337–371. doi:10.1111/j.1439-0310.1976.tb00947.x

Fersterer, Philipp, Nolte, D.L., Ziegler, G.J., Gossow, H., Fersterer, Phillip, 2001. Effect of feeding stations on the home ranges of American black bears in western Washington. *Ursus* 51–53.

Finger, A., Patison, K.P., Heath, B.M., Swain, D.L., 2014. Changes in the group associations of free-ranging beef cows at calving. *Anim. Prod. Sci.* 54, 270–276. doi:10.1071/AN12423

Fischer, J., Zinner, D., 2011. Communication and cognition in primate group movement. *Int. J. Primatol.* 32, 1279–1295.

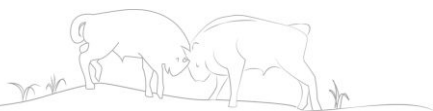
Fischhoff, I.R., Sundaresan, S.R., Cordingley, J., Larkin, H.M., Sellier, M.-J., Rubenstein, D.I., 2007. Social relationships and reproductive state influence leadership roles in movements of plains zebra, *Equus burchellii*. *Anim. Behav.* 73, 825–831. doi:10.1016/j.anbehav.2006.10.012



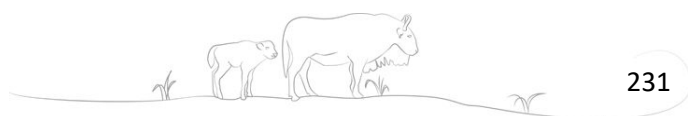
- Focardi, S., Montanaro, P., Pecchioli, E., 2009. Adaptive Lévy Walks in Foraging Fallow Deer. PLOS ONE 4, e6587. doi:10.1371/journal.pone.0006587
- Foley, C. a. H., 2003. The effects of poaching on elephant social systems.
- Foley, C., Pettoirelli, N., Foley, L., 2008. Severe drought and calf survival in elephants. Biol. Lett. 4, 541–544.
- Formica, V.A., Wood, C.W., Larsen, W.B., Butterfield, R.E., Augat, M.E., Hougen, H.Y., Brodie, E.D., 2012. Fitness consequences of social network position in a wild population of forked fungus beetles (*Bolitotherus cornutus*). J. Evol. Biol. 25, 130–137. doi:10.1111/j.1420-9101.2011.02411.x
- Foster, W.A., Treherne, J.E., 1981. Evidence for the dilution effect in the selfish herd from fish predation on a marine insect. Nature 293, 466–467. doi:10.1038/293466a0
- Franklin, W.L., Lieb, J.W., 1979. The social organization of a sedentary population of North American elk: a model for understanding other populations. North Am. Elk Ecol. Behav. Manag. Univ. Wyo. Laram. USA 185–198.
- Franks, D.W., Ruxton, G.D., James, R., 2010. Sampling animal association networks with the gambit of the group. Behav. Ecol. Sociobiol. 64, 493–503. doi:10.1007/s00265-009-0865-8
- Freeman, L.C., 1978. Centrality in social networks conceptual clarification. Soc. Netw. 1, 215–239.
- Frost, P.G.H., Robertson, F., 1985. The ecological effects of fire in savannas. Determinants Trop. Savannas Walk. TS Walk. BH Eds 93–140.
- Fryxell, J.M., Greever, J., Sinclair, A.R.E., 1988. Why are migratory ungulates so abundant? Am. Nat. 131, 781–798.
- Fryxell, J.M., Sinclair, A.R.E., 1988. Causes and consequences of migration by large herbivores. Trends Ecol. Evol. 3, 237–241.
- Fu, F., Nowak, M.A., Christakis, N.A., Fowler, J.H., 2012. The Evolution of Homophily. Sci. Rep. 2, srep00845. doi:10.1038/srep00845



- Gammell, M.P., Vries, H. de, Jennings, D.J., Carlin, C.M., Hayden, T.J., 2003. David's score: a more appropriate dominance ranking method than Clutton-Brock et al.'s index. *Anim. Behav.* 66, 601–605.
- Gębczyńska, Z., Kowalczyk, J., Krasieńska, M., Ziółcka, A., 1974. Bisoniana LV. A comparison of the digestibility of nutrients by European bison and cattle. *Acta Theriol. (Warsz.)* 19, 283–289.
- Geisser, H., Reyer, H.-U., Krausman, 2004. Efficacy of hunting, feeding, and fencing to reduce crop damage by wild boars. *J. Wildl. Manag.* 68, 939–946. doi:10.2193/0022-541X(2004)068[0939:EOHFAF]2.0.CO;2
- Gerard, J.-F., Bideau, E., Maublanc, M.-L., Loisel, P., Marchal, C., 2002. Herd size in large herbivores: Encoded in the individual or emergent? *Biol. Bull.* 202, 275–282. doi:10.2307/1543479
- Gerard, J.-F., Gonzalez, G., Guilhem, C., Le Pendu, Y., Quenette, P.-Y., Richard-Hansen, C., 1997. Emergences collectives chez les ongulés sauvages. *Auto-Organ. Comport.* 171–186.
- Gerard, J.-F., Loisel, P., 1995. Spontaneous emergence of a relationship between habitat openness and mean group size and its possible evolutionary consequences in large herbivores. *J. Theor. Biol.* 176, 511–522. doi:10.1006/jtbi.1995.0217
- Gerard, J.-F., Richard-Hansen, C., Maublanc, M.L., Bideau, E., 1993. Probable exaptations within the “distributed” herd, in: *Revue d'Ecologie, 1993, N° 2, Symposium “Ecologie, Comportement et Évolution”*, Société Française D'écologie et Société Française Pour L'étude Du Comportement Animal. Réunion Commune, Chizé, France, 17-19 Mars 1992. Société nationale de protection de la nature et d'acclimatation de France, Paris (FRA).
- Gese, E.M., Rongstad, O.J., Mytton, W.R., 1988. Relationship between coyote group size and diet in southeastern Colorado. *J. Wildl. Manag.* 647–653.

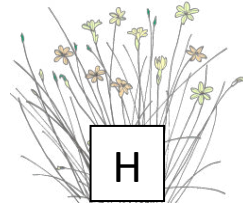


- Gilbert, C., McCafferty, D., Le Maho, Y., Martrette, J.-M., Giroud, S., Blanc, S., Ancel, A., 2010. One for all and all for one: the energetic benefits of huddling in endotherms. *Biol. Rev.* 85, 545–569.
- Gilchrist, J.S., Russell, A.F., 2007. Who cares? Individual contributions to pup care by breeders vs non-breeders in the cooperatively breeding banded mongoose (*Mungos mungo*). *Behav. Ecol. Sociobiol.* 61, 1053–1060.
- Gill, R.M.A., Beardall, V., 2001. The impact of deer on woodlands: the effects of browsing and seed dispersal on vegetation structure and composition. *Forestry* 74, 209–218.
- Gillingham, M.P., Klein, D.R., 1992. Late-winter activity patterns of moose (*Alces alces gigas*) in western Alaska. *Can. J. Zool.* 70, 293–299.
- Godfrey, S.S., Bull, C.M., Murray, K., Gardner, M.G., 2006. Transmission mode and distribution of parasites among groups of the social lizard *Egernia stokesii*. *Parasitol. Res.* 99, 223–230.
- Gordon, I.J., 2009. What is the future for wild, large herbivores in Human-modified agricultural landscapes? *Wildl. Biol.* 15, 1–9. doi:10.2981/06-087
- Gordon, I.J., Hester, A.J., Festa-Bianchet, M., 2004. The management of wild large herbivores to meet economic, conservation and environmental objectives: Management of wild large herbivores. *J. Appl. Ecol.* 41, 1021–1031. doi:10.1111/j.0021-8901.2004.00985.x
- Gosling, S.D., 2001. From mice to men: what can we learn about personality from animal research? *Psychol. Bull.* 127, 45.
- Goss, S., Aron, S., Deneubourg, J.-L., Pasteels, J.M., 1989. Self-organized shortcuts in the Argentine ant. *Naturwissenschaften* 76, 579–581.
- Green, S., Marler, P., 1979. The analysis of animal communication, in: Marler, P., Vandenbergh, J.G. (Eds.), *Social Behavior and Communication*. Springer US, pp. 73–158. doi:10.1007/978-1-4615-9116-0_3
- Green, W.C.H., Griswold, J.G., Rothstein, A., 1989. Post-weaning associations among bison mothers and daughters. *Anim. Behav.* 38, 847–858. doi:10.1016/S0003-3472(89)80116-2
- Gueron, S., Levin, S.A., 1993. Self-organization of front patterns in large wildebeest herds. *J. Theor. Biol.* 165, 541–552. doi:10.1006/jtbi.1993.1206



Bibliographie

Gumert, M.D., 2007. Grooming and infant handling interchange in *Macaca fascicularis*: the relationship between infant supply and grooming payment. *Int. J. Primatol.* 28, 1059–1074.



Haddadi, H., King, A.J., Wills, A.P., Fay, D., Lowe, J., Morton, A.J., Hailes, S., Wilson, A.M., 2011. Determining association networks in social animals: choosing spatial–temporal criteria and sampling rates. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 65, 1659–1668. doi:10.1007/s00265-011-1193-3

Haken, H., 1977. Synergetics. *Phys. Bull.* 28, 412.

Hamel, S., Côté, S.D., 2008. Trade-offs in activity budget in an alpine ungulate: contrasting lactating and nonlactating females. *Anim. Behav.* 75, 217–227.

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

Hamilton, W.D., 1964. The genetical evolution of social behaviour. II. *J. Theor. Biol.* 7, 17–52.

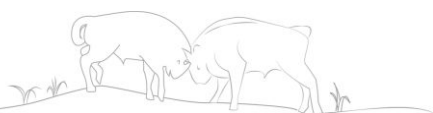
Hamilton, W.J., Gilbert, W.M., Heppner, F.H., Planck, R.J., 1967. Starling roost dispersal and a hypothetical mechanism regulating rhythmic animal movement to and from dispersal centers. *Ecology* 48, 825–833. doi:10.2307/1933740

Hawley, J.E., Rossler, S.T., Gehring, T.M., Schultz, R.N., Callahan, P.A., Clark, R., Cade, J., Wydeven, A.P., 2013. Developing a new shock-collar design for safe and efficient use on wild wolves. *Wildl. Soc. Bull.* 37, 416–422. doi:10.1002/wsb.234

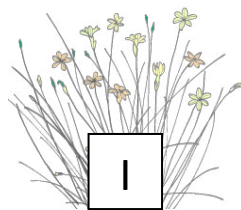
Hayes, L.D., Chesh, A.S., Castro, R.A., Tolhuysen, L.O., Burger, J.R., Bhattacharjee, J., Ebensperger, L.A., 2009. Fitness consequences of group living in the degu *Octodon degus*, a plural breeder rodent with communal care. *Anim. Behav.* 78, 131–139.

Helmer, W., Saavedra, D., Sylvén, M., Schepers, F., 2015. Rewilding Europe: A new strategy for an old continent, in: Pereira, H.M., Navarro, L.M. (Eds.), *Rewilding European Landscapes*. Springer International Publishing, pp. 171–190. doi:10.1007/978-3-319-12039-3_9

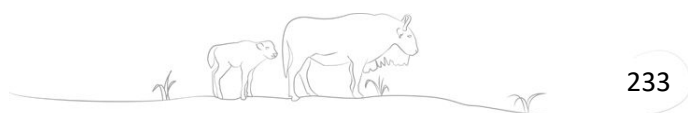
Hemmer, H., 1990. *Domestication: The decline of environmental appreciation*. Cambridge University Press.



- Hildenbrandt, H., Carere, C., Hemelrijk, C.K., 2010. Self-organized aerial displays of thousands of starlings: a model. *Behav. Ecol.* 21, 1349–1359. doi:10.1093/beheco/arq149
- Hirth, D.H., McCullough, D.R., 1977. Evolution of alarm signals in ungulates with special reference to white-tailed deer. *Am. Nat.* 111, 31–42. doi:10.1086/283136
- Hobbs, N.T., 1996. Modification of ecosystems by ungulates. *J. Wildl. Manag.* 60, 695–713. doi:10.2307/3802368
- Hoffmann, M., Duckworth, J. w., Holmes, K., Mallon, D.P., Rodrigues, A.S.L., Stuart, S.N., 2015. The difference conservation makes to extinction risk of the world's ungulates. *Conserv. Biol.* 29, 1303–1313. doi:10.1111/cobi.12519
- Hofman-Kamińska, E., Kowalczyk, R., 2012. Farm crops depredation by European bison (*Bison bonasus*) in the vicinity of forest habitats in Northeastern Poland. *Environ. Manage.* 50, 530–541. doi:10.1007/s00267-012-9913-7
- Holekamp, K.E., Boydston, E.E., Smale, L., 2000. Group travel in social carnivores, in: *On the Move*. Chicago: The University of Chicago Press, pp. 587–627.
- Humphries, N.E., Queiroz, N., Dyer, J.R., Pade, N.G., Musyl, M.K., Schaefer, K.M., Fuller, D.W., Brunnschweiler, J.M., Doyle, T.K., Houghton, J.D., others, 2010. Environmental context explains Lévy and Brownian movement patterns of marine predators. *Nature* 465, 1066–1069.
- Hunter, L.T.B., Skinner, J.D., 1998. Vigilance behaviour in African ungulates: The role of predation pressure. *Behaviour* 135, 195–211. doi:10.1163/156853998793066320
- Huth, A., Wissel, C., 1994. The simulation of fish schools in comparison with experimental data. *Ecol. Model., State-of-the-Art in Ecological Modelling proceedings of ISEM's 8th International Conference* 75, 135–146. doi:10.1016/0304-3800(94)90013-2



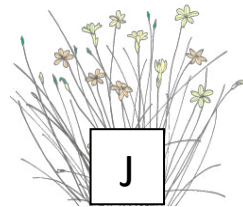
- Ihl, C., Bowyer, R.T., 2011. Leadership in mixed-sex groups of muskoxen during the snow-free season. *J. Mammal.* 92, 819–827. doi:10.1644/10-MAMM-A-109.1



Bibliographie

Inada, Y., 2001. Steering mechanism of fish schools. *Complex. Int.* 8, 1–9.

Ishii, S., Kuwahara, Y., 1967. An aggregation pheromone of the German cockroach *Blattella germanica* L.(Orthoptera: Blattellidae): I. Site of the pheromone production. *Appl. Entomol. Zool.* 2, 203–217.



Jacobs, A., Sueur, C., Deneubourg, J.L., Petit, O., 2011. Social network influences decision making during collective movements in brown lemurs (*Eulemur fulvus fulvus*). *Int. J. Primatol.* 32, 721–736. doi:10.1007/s10764-011-9497-8

Jaisson, P., 1993. La fourmi et le sociobiologiste. Odile Jacob.

James, R., Croft, D.P., Krause, J., 2009. Potential banana skins in animal social network analysis. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 63, 989–997.

Janson, C.H., 1988. Food competition in brown capuchin monkeys (*Cebus Apella*): Quantitative effects of group size and tree productivity. *Behaviour* 105, 53–76. doi:10.1163/156853988X00449

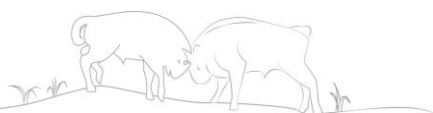
Janson, C.H., Goldsmith, M.L., 1995. Predicting group size in primates: foraging costs and predation risks. *Behav. Ecol.* 6, 326–336. doi:10.1093/beheco/6.3.326

Janson, S., Middendorf, M., Beekman, M., 2007. Searching for a new home—scouting behavior of honeybee swarms. *Behav. Ecol.* 18, 384–392. doi:10.1093/beheco/arl095

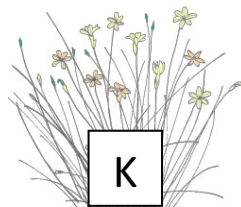
Jarman, P., 1974. The social organisation of antelope in relation to their ecology. *Behaviour* 48, 215–267.

Jarvis, J.U., 1981. Eusociality in a mammal: cooperative breeding in naked mole-rat colonies. *Science* 212, 571–573. doi:10.1126/science.7209555

Jedrzejewska, B., Jedrzejewski, W., Bunevich, A.N., Milkowski, L., Krasinski, Z.A., 1997. Factors shaping population densities and increase rates of ungulates in Białowieża Primeval Forest (Poland and Belarus) in the 19th and 20th centuries. *Acta Theriol. (Warsz.)* 42.



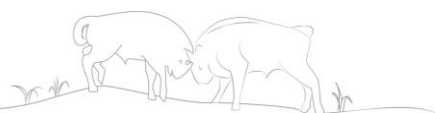
- Jeschke, J.M., Tollrian, R., 2007. Prey swarming: which predators become confused and why? *Anim. Behav.* 74, 387–393.
- Journet, M., Dulphy, J.-P., Geay, Y., Liénard, G., 2013. Les herbivores et la planète. *Courr. Environ. INRA* 63, 87–102.
- Jouven, M., Ickowiczi, A., Leroy, H., Lapeyronie, P., 2010. Les clôtures virtuelles: un outil pour gérer le pâturage en élevage ovin allaitant? *Rencontres Autour Rech. Sur Rumin.* 53–56.
- Jouven, M., Leroy, H., Ickowicz, A., Lapeyronie, P., 2012. Can virtual fences be used to control grazing sheep? *Rangel. J.* 34, 111–123.
- Jussiau, R., Montméas, L., Parot, J.-C., 1999. L'élevage en France: 10 000 ans d'histoire. Educagri Editions.



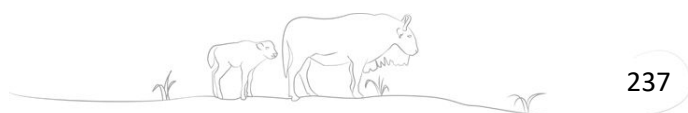
- Kaczensky, P., 1999. Large carnivore depredation on livestock in Europe. *Ursus* 11, 59–71.
- Kalis, A.J., Merkt, J., Wunderlich, J., 2003. Environmental changes during the Holocene climatic optimum in central Europe-human impact and natural causes. *Quat. Sci. Rev.* 22, 33–79.
- Kao, A.B., Couzin, I.D., 2014. Decision accuracy in complex environments is often maximized by small group sizes. *Proc R Soc B* 281, 20133305. doi:10.1098/rspb.2013.3305
- Kaplan, B.S., O'Riain, M.J., van Eeden, R., King, A.J., 2011. A low-cost manipulation of food resources reduces spatial overlap between baboons (*Papio ursinus*) and humans in conflict. *Int. J. Primatol.* 32, 1397–1412.
- Kaufmann, J.H., 1983. On the definitions and functions of dominance and territoriality. *Biol. Rev.* 58, 1–20. doi:10.1111/j.1469-185X.1983.tb00379.x
- Keeling, J.L., 2001. Social behavior in farm animals. CABI.
- Kelsall, J.P., 1968. The migratory barren-ground caribou of Canada. *Can. Wildl. Serv.* 278.

Bibliographie

- Kerley, G.I.H., Kowalczyk, R., Cromsigt, J., 2012. Conservation implications of the refugee species concept and the European bison: king of the forest or refugee in a marginal habitat? *Ecography* 35, 519–529. doi:10.1111/j.1600-0587.2011.07146.x
- Kerth, G., 2010. Group decision-making in fission–fusion societies. *Behav. Processes, Special section: Collective movements* 84, 662–663. doi:10.1016/j.beproc.2010.02.023
- Kerth, G., Ebert, C., Schmidtke, C., 2006. Group decision making in fission–fusion societies: evidence from two-field experiments in Bechstein’s bats. *Proc. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* 273, 2785–2790.
- Kiflawi, M., Mazeroll, A.I., 2006. Female leadership during migration and the potential for sex-specific benefits of mass spawning in the brown surgeonfish (*Acanthurus nigrofuscus*). *Environ. Biol. Fishes* 76, 19–23.
- 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., 2010. Follow me! I’m a leader if you do; I’m a failed initiator if you don’t? *Behav. Processes* 84, 671–674.
- King, A.J., Cowlshaw, G., 2007. When to use social information: the advantage of large group size in individual decision making. *Biol. Lett.* 3, 137–139.
- King, A.J., Johnson, D.D.P., Van Vugt, M., 2009. The origins and evolution of leadership. *Curr. Biol.* 19, R911–R916. doi:10.1016/j.cub.2009.07.027
- King, A.J., Sueur, C., 2011. Where next? Group coordination and collective decision making by primates. *Int. J. Primatol.* 32, 1245–1267. doi:10.1007/s10764-011-9526-7
- Kleinlogel, Y., 2009. Bison d’Europe: sa réintroduction en Europe occidentale devient réalité. *CH-FAUNE-Info Rev. Inf. Suisse Biol. Faune* 1–3.
- Klich, D., Perzanowski, K., 2012. A chance for the restoration of wisents to Northern Caucasus. *Eur. Bison Conserv. Newsl.* 5, 57–66.
- Klingel, H., 1977. Observations on social organization and behaviour of African and Asiatic wild asses (*Equus africanus* and *E. hemionus*). *Z. Für Tierpsychol.* 44, 323–331. doi:10.1111/j.1439-0310.1977.tb00999.x
- Klingel, H., 1968. Soziale Organisation und Verhaltensweisen von Hartmann-und Bergzebras (*Equus zebra hartmannae* und *E. z. zebra*). *Z. Für Tierpsychol.* 25, 76–88. doi:10.1111/j.1439-0310.1968.tb00004.x

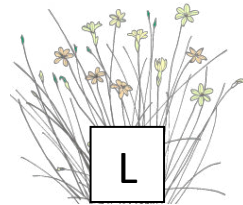


- Kluever, B.M., Breck, S.W., Howery, L.D., Krausman, P.R., Bergman, D.L., 2008. Vigilance in cattle: the influence of predation, social interactions, and environmental factors. *Rangel. Ecol. Manag.* 61, 321–328. doi:10.2111/07-087.1
- Kowalczyk, R., 2010. European bison-king of the forest of meadows and river valleys. *Eur. Bison Conserv. Białowieża For. Threats Prospects Popul. Dev. MRI PAS Białowieża* 123–134.
- Kozło, P., 2011. European bison (*Bison bonasus*) in Belarus: the state and problems of management. *Eur. Bison Conserv. Newsl.* 4, 37–44.
- Krasińska, M., Caboń-Raczyńska, K., Krasiński, Z.A., 1987. Bisoniana XCIV. Strategy of habitat utilization by European bison in the Białowieża Forest. *Acta Theriol. (Warsz.)* 32, 147–202.
- Krasińska, M., Krasiński, Z., 1995. Composition, group size, and spatial distribution of European bison bulls in Białowieża Forest. *Acta Theriol. (Warsz.)* 1.
- Krasińska, M., Krasiński, Z.A., 2013. *European Bison: The Nature Monograph*. Springer Science & Business Media.
- Krasińska, M., Krasiński, Z.A., Bunevich, A.N., 2000. Bisoniana 121. Factors affecting the variability in home range size and distribution in European bison in the Polish and Belarussian parts of the Białowieża Forest. *Acta Theriol. (Warsz.)* 45, 321–334.
- Krasiński, Z., 1967. Bisoniana XXIV. Free living European bison. *Acta Theriol. (Warsz.)* 12, 391–405.
- Krasiński, Z.A., 1978. Bisoniana LXVII. Dynamics and structure of the European bison population in the Białowieża Primeval Forest. *Acta Theriol. (Warsz.)* 23, 3–48.
- Krasiński, Z.A., Bunevich, A.N., Krasińska, M., 1994. Characteristics of the European bison populations in the Polish and Belarussian parts of the Białowieża Forest. *Parki Nar. Rezerwaty Przyr.* 13, 25–67.
- Krause, J., Bumann, D., Todt, D., 1992. Relationship between the position preference and nutritional state of individuals in schools of juvenile roach (*Rutilus rutilus*). *Behav. Ecol. Sociobiol.* 30, 177–180.
- Krause, J., Hoare, D., Krause, S., Hemelrijk, C.K., Rubenstein, D.I., 2000. Leadership in fish shoals. *Fish Fish.* 1, 82–89.
- Krause, J., James, R., Franks, D.W., Croft, D.P., 2014. *Animal social networks*. Oxford University Press, USA.

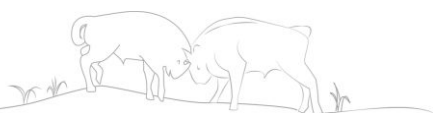


Bibliographie

- Krause, J., Ruxton, G.D., 2002. Living in groups. OUP Oxford.
- Krueger, K., Flauger, B., Farmer, K., Hemelrijk, C., 2014. Movement initiation in groups of feral horses. *Behav. Processes* 103, 91–101. doi:10.1016/j.beproc.2013.10.007
- Kuemmerle, T., Radeloff, V.C., Perzanowski, K., Kozlo, P., Sipko, T., Khojetsky, P., Bashta, A.-T., Chikurova, E., Parnikoza, I., Baskin, L., others, 2011. Predicting potential European bison habitat across its former range. *Ecol. Appl.* 21, 830–843.
- Kummer, H., 1970. Spacing mechanisms in social behavior. *Inf. Int. Soc. Sci. Council.* 9, 109–122. doi:10.1177/053901847000900606
- Kummer, H., 1968. Social organization of hamadryas baboons; a field study.
- 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. doi:10.1016/j.anbehav.2009.06.002
- Kurvers, R.H.J.M., Krause, J., Croft, D.P., Wilson, A.D., Wolf, M., 2014. The evolutionary and ecological consequences of animal social networks: emerging issues. *Trends Ecol. Evol.* 29, 326–335.



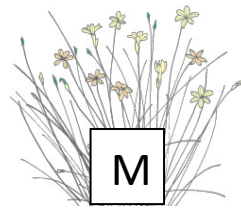
- Lamprecht, J., 1992. Variable leadership in bar-headed geese (*Anser indicus*): an analysis of pair and family departures. *Behaviour* 122, 105–119. doi:10.1163/156853992X00336
- Lamprecht, J., 1991. Factors influencing leadership: a study of goose families (*Anser indicus*). *Ethology* 89, 265–274. doi:10.1111/j.1439-0310.1991.tb00372.x
- Larter, N.C., Gates, C.C., 1991. Diet and habitat selection of wood bison in relation to seasonal changes in forage quantity and quality. *Can. J. Zool.* 69, 2677–2685.
- Lawrence, A.B., Wood-Gush, D.G.M., 1988. Home-range behaviour and social organization of Scottish blackface sheep. *J. Appl. Ecol.* 25, 25–40. doi:10.2307/2403607
- Lawton, J.H., 1994. What do species do in ecosystems? *Oikos* 71, 367–374. doi:10.2307/3545824



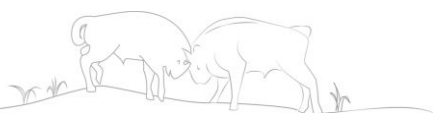
- Lazo, A., 1994. Social segregation and the maintenance of social stability in a feral cattle population. *Anim. Behav.* 48, 1133–1141. doi:10.1006/anbe.1994.1346
- Lazo, A., 1992. Facteurs déterminants du comportement grégaire de bovins retournés à l'état sauvage. *Rev. Ecol.* 47, 51–66.
- Le Pendu, Y., Briedermann, L., Gerard, J.F., Maublanc, M.L., 1995. Inter-individual associations and social structure of a mouflon population (*Ovis orientalis musimon*). *Behav. Processes* 34, 67–80. doi:10.1016/0376-6357(94)00055-L
- Leblond, C., Reeb, S.G., 2006. Individual leadership and boldness in shoals of golden shiners (*Notemigonus crysoleucas*). *Behaviour* 143, 1263–1280.
- Leca, J.-B., Gunst, N., Thierry, B., Petit, O., 2003. Distributed leadership in semifree-ranging white-faced capuchin monkeys. *Anim. Behav.* 66, 1045–1052. doi:10.1006/anbe.2003.2276
- Lee, H.C., Teichroeb, J.A., 2016. Partially shared consensus decision making and distributed leadership in vervet monkeys: older females lead the group to forage. *Am. J. Phys. Anthropol.* 161, 580–590. doi:10.1002/ajpa.23058
- Lee, P.C., 1994. Social structure and evolution., in: *Behaviour and Evolution*. Cambridge University Press, pp. 266–303.
- Lehmann, J., Korstjens, A.H., Dunbar, R.I.M., 2007. Fission–fusion social systems as a strategy for coping with ecological constraints: a primate case. *Evol. Ecol.* 21, 613–634. doi:10.1007/s10682-006-9141-9
- Lent, P.C., 1974. Mother-infant relationships in ungulates. *Behav. Ungulates Its Relat. Manag.* 1, 14–55.
- Levy, N., Bernadsky, G., 1991. Creche behavior of nubian ibex *Capra ibex nubiana* in the Negev desert highlands, Israel. *Isr. J. Zool.* 37, 125–137.
- Ligout, S., Sebe, F., Porter, R.H., 2004. Vocal discrimination of kin and non-kin agemates among lambs. *Behaviour* 141, 355–369. doi:10.1163/156853904322981905
- Lincoln, F.C., 1999. *Migration of birds*. Government Printing Office.
- Linksvayer, T.A., 2010. Subsociality and the evolution of eusociality, in: *Encyclopedia of Animal Behavior*. Academic Press Oxford, UK, pp. 358–362.

Bibliographie

- Luccarini, S., Mauri, L., Ciuti, S., Lamberti, P., Apollonio, M., 2006. Red deer (*Cervus elaphus*) spatial use in the Italian Alps: home range patterns, seasonal migrations, and effects of snow and winter feeding. *Ethol. Ecol. Evol.* 18, 127–145. doi:10.1080/08927014.2006.9522718
- Lusseau, D., Conradt, L., 2009. The emergence of unshared consensus decisions in bottlenose dolphins. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 63, 1067–1077. doi:10.1007/s00265-009-0740-7
- Lusseau, D., Newman, M.E.J., 2004. Identifying the role that animals play in their social networks. *Proc. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* 271, S477–S481. doi:10.1098/rsbl.2004.0225
- Lynch, J.J., Hinch, G.N., Adams, D.B., 1992. The behaviour of sheep: biological principles and implications for production.



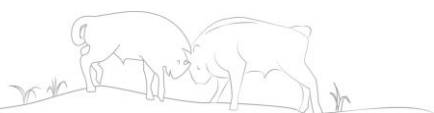
- MacIntosh, A.J., Jacobs, A., Garcia, C., Shimizu, K., Mouri, K., Huffman, M.A., Hernandez, A.D., 2012. Monkeys in the middle: parasite transmission through the social network of a wild primate. *PLoS One* 7, e51144.
- Magurran, A.E., 1990. The adaptive significance of schooling as an anti-predator defence in fish. *Ann. Zool. Fenn.* 27, 51–66.
- Main, M.B., Coblentz, B.E., 1996. Sexual segregation in Rocky Mountain mule deer. *J. Wildl. Manag.* 60, 497–507. doi:10.2307/3802067
- Main, M.B., Weckerly, F.W., Bleich, V.C., 1996. Sexual segregation in ungulates: new directions for research. *J. Mammal.* 77, 449–461. doi:10.2307/1382821
- Marquez, M., 1988. Leadership behavior and foraging strategies of a herd of Roosevelt elk inhabiting the Oregon Coast Range.
- Massen, J.J., Koski, S.E., 2014. Chimps of a feather sit together: chimpanzee friendships are based on homophily in personality. *Evol. Hum. Behav.* 35, 1–8.

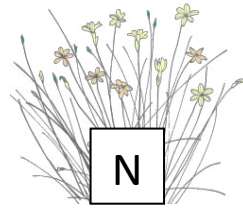


- McComb, K., Moss, C., Durant, S.M., Baker, L., Sayialel, S., 2001. Matriarchs as repositories of social knowledge in African elephants. *Science* 292, 491–494. doi:10.1126/science.1057895
- McComb, K., Reby, D., Baker, L., Moss, C., Sayialel, S., 2003. Long-distance communication of acoustic cues to social identity in African elephants. *Anim. Behav.* 65, 317–329.
- McComb, K., Shannon, G., Durant, S.M., Sayialel, K., Slotow, R., Poole, J., Moss, C., 2011. Leadership in elephants: the adaptive value of age. *Proc. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* rspb20110168. doi:10.1098/rspb.2011.0168
- McCracken, D.I., Foster, G.N., 1994. Invertebrates, cow-dung, and the availability of potential food for the chough (*Pyrrhocorax pyrrhocorax* L.) on pastures in north-west Islay. *Environ. Conserv.* 21, 262–266.
- McDonnell, S., 2003. Practical field guide to horse behavior: the equid ethogram. Lexington.
- McGowan, A., Sharp, S.P., Simeoni, M., Hatchwell, B.J., 2006. Competing for position in the communal roosts of long-tailed tits. *Anim. Behav.* 72, 1035–1043.
- McHugh, T., 1958. Social behavior of the American buffalo (*Bison bison bison*). *Zoologica* 43, 1–40.
- Meese, G.B., Ewbank, R., 1973. Exploratory behaviour and leadership in the domesticated pig. *Br. Vet. J.* 129, 251–259.
- Melis, C., Selva, N., Teurlings, I., Skarpe, C., Linnell, J.D.C., Andersen, R., 2007. Soil and vegetation nutrient response to bison carcasses in Białowieża Primeval Forest, Poland. *Ecol. Res.* 22, 807–813. doi:10.1007/s11284-006-0321-4
- Mendoza, M., Palmqvist, P., 2008. Hypsodonty in ungulates: an adaptation for grass consumption or for foraging in open habitat? *J. Zool.* 274, 134–142.
- Merkle, J.A., Sigaud, M., Fortin, D., 2015. To follow or not? How animals in fusion–fission societies handle conflicting information during group decision-making. *Ecol. Lett.* 18, 799–806. doi:10.1111/ele.12457
- Messmer, T.A., 2000. The emergence of human–wildlife conflict management: turning challenges into opportunities. *Int. Biodeterior. Biodegrad.* 45, 97–102. doi:10.1016/S0964-8305(00)00045-7
- Meunier, H., Deneubourg, J.-L., Petit, O., 2008. How many for dinner? Recruitment and monitoring by glances in capuchins. *Primates* 49, 26–31.

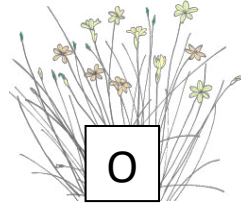
Bibliographie

- Meunier, H., Leca, J.-B., Deneubourg, J.-L., Petit, O., 2006. Group movement decisions in capuchin monkeys: the utility of an experimental study and a mathematical model to explore the relationship between individual and collective behaviours. *Behaviour* 143, 1511–1527.
- Michelena, P., Jeanson, R., Deneubourg, J.-L., Sibbald, A.M., 2010. Personality and collective decision-making in foraging herbivores. *Proc. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* 277, 1093–1099. doi:10.1098/rspb.2009.1926
- Miller, M.F., 1996. Dispersal of span Acacia seeds by ungulates and ostriches in an African savanna. *J. Trop. Ecol.* 12, 345–356. doi:10.1017/S0266467400009548
- Millor, J., Amé, J.M., Halloy, J., Deneubourg, J.L., 2006. Individual discrimination capability and collective decision-making. *J. Theor. Biol.* 239, 313–323. doi:10.1016/j.jtbi.2005.07.020
- Miquelle, D.G., Peek, J.M., Van Ballenberghe, V., 1992. Sexual Segregation in Alaskan moose. *Wildl. Monogr.* 3–57.
- Monaghan, P., Metcalfe, N.B., 1985. Group foraging in wild brown hares: effects of resource distribution and social status. *Anim. Behav.* 33, 993–999.
- Monod, M.O., Faure, P., Moiroux, L., Rameau, P., 2009. Stakeless fencing for mountain pastures. *J. Farm Manag.* 13, 23–30.
- Mooring, M.S., Reisig, D.D., Osborne, E.R., Kanallakan, A.L., Hall, B.M., Schaad, E.W., Wiseman, D.S., Huber, R.R., 2005. Sexual segregation in bison: a test of multiple hypotheses. *Behaviour* 142, 897–927.
- Moss, C., 1988. *Elephant Memories: Thirteen years in the life of an elephant family*. William Morrow Compagny Inc N. Y.
- Murray, L.M.A., Byrne, K., D'Eath, R.B., 2013. Pair-bonding and companion recognition in domestic donkeys, *Equus asinus*. *Appl. Anim. Behav. Sci.* 143, 67–74. doi:10.1016/j.applanim.2012.11.005
- Mysterud, A., Bartoń, K.A., Jędrzejewska, B., Krasiński, Z.A., Niedziałkowska, M., Kamler, J.F., Yoccoz, N.G., Stenseth, N.C., 2007. Population ecology and conservation of endangered megafauna: the case of European bison in Białowieża Primeval Forest, Poland. *Anim. Conserv.* 10, 77–87.

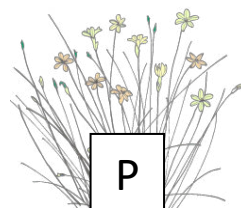




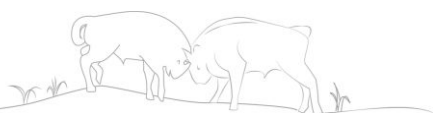
- Naughton-Treves, L., Treves, A., 2005. Socio-ecological factors shaping local support for wildlife: crop-raiding by elephants and other wildlife in Africa. *Conserv. Biol. Ser.-Camb.* 9, 252.
- Navarro, L.M., Pereira, H.M., 2012. Rewilding abandoned landscapes in Europe. *Ecosystems* 15, 900–912. doi:10.1007/s10021-012-9558-7
- Neill, S.R.J., Cullen, J.M., 1974. Experiments on whether schooling by their prey affects the hunting behaviour of cephalopods and fish predators. *J. Zool.* 172, 549–569. doi:10.1111/j.1469-7998.1974.tb04385.x
- Neuhaus, P., Ruckstuhl, K.E., 2002. The link between sexual dimorphism, activity budgets, and group cohesion: the case of the plains zebra (*Equus burchelli*). *Can. J. Zool.* 80, 1437–1441.
- Newman, M.E.J., 2006. Modularity and community structure in networks. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 103, 8577–8582. doi:10.1073/pnas.0601602103
- Newman, M.E.J., 2004. Analysis of weighted networks. *Phys. Rev. E* 70, 056131.
- Newsome, D., Rodger, K., 2008. To feed or not to feed: A contentious issues in wildlife tourism. Royal Zoological Society of New South Wales.
- Nicolis, G., Prigogine, I., others, 1977. *Self-organization in nonequilibrium systems*. Wiley, New York.
- Nolte, D.L., Vercauteren, K.C., Perry, K.R., Adams, S.E., 2003. Training deer to avoid sites through negative reinforcement. *USDA Natl. Wildl. Res. Cent. - Staff Publ.* 95–104.
- Nordell, S.E., Valone, T.J., 1998. Mate choice copying as public information. *Ecol. Lett.* 1, 74–76.



- Oates, J.F., 1977. The social life of a black-and-white Colobus monkey, *Colobus guereza*. *Ethology* 45, 1–60.
- O’Connell-Rodwell, C.E., Rodwell, T., Rice, M., Hart, L.A., 2000. Living with the modern conservation paradigm: can agricultural communities co-exist with elephants? A five-year case study in East Caprivi, Namibia. *Biol. Conserv.* 93, 381–391.
- Olech, W., 2008. *Bison bonasus* [WWW Document]. IUCN Red List Threat. Species. URL <http://www.iucnredlist.org/details/2814/0> (accessed 1.3.17).
- Olech, W., Perzanowski, K., 2016. Changes of size and structure of world population of European bison in years 2000-2015. Presented at the Zubr i jego ochrona Biuletyn, Warszawa, pp. 5–10.
- Oloff, H., Ritchie, M.E., 1998. Effects of herbivores on grassland plant diversity. *Trends Ecol. Evol.* 13, 261–265. doi:10.1016/S0169-5347(98)01364-0
- Oltenacu, E.A.B., 2004. Domestication of animals. *Encycl. Anim. Sci.* Marcel Dekker N. Y. 294–296.
- Osborn, F.V., Parker, G.E., 2003. Towards an integrated approach for reducing the conflict between elephants and people: a review of current research. *Oryx* 37, 80–84.
- Ozoga, J.J., Verme, L.J., 1982. Physical and reproductive characteristics of a supplementally-fed white-tailed deer herd. *J. Wildl. Manag.* 281–301.



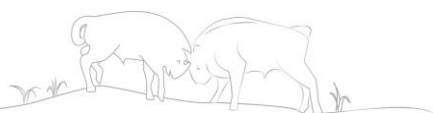
- Parnikoza, I., Boreiko, V., Sesin, V., Kaliuzhna, M., 2009. History, current state and perspectives of conservation of European bison in Ukraine. *Eur. Bison Conserv. Newsl.* 2, 5–16.



- Parrish, J.K., Hamner, W.M., 1997. *Animal Groups in Three Dimensions: How Species Aggregate*. Cambridge University Press.
- Parrish, J.K., Viscido, S.V., Grunbaum, D., 2002. Self-organized fish schools: an examination of emergent properties. *Biol. Bull.* 202, 296–305.
- Pasquaretta, C., Levé, M., Claidiere, N., Van de Waal, E., Whiten, A., MacIntosh, A.J., Pelé, M., Bergstrom, M.L., Borgeaud, C., Brosnan, S.F., others, 2014. Social networks in primates: smart and tolerant species have more efficient networks. *Sci. Rep.* 4, 7600.
- Pavey, C.R., Smyth, A.K., 1998. Effects of avian mobbing on roost use and diet of powerful owls, *Ninox strenua*. *Anim. Behav.* 55, 313–318.
- Payne, K.B., Langbauer, W.R., Thomas, E.M., 1986. Infrasonic calls of the Asian elephant (*Elephas maximus*). *Behav. Ecol. Sociobiol.* 18, 297–301. doi:10.1007/BF00300007
- Pays, O., Benhamou, S., Helder, R., Gerard, J.-F., 2007. The dynamics of group formation in large mammalian herbivores: an analysis in the European roe deer. *Anim. Behav.* 74, 1429–1441.
- Pays, O., Fortin, D., Gassani, J., Duchesne, J., 2012. Group dynamics and landscape features constrain the exploration of herds in fusion-fission societies: the case of European roe deer. *PLoS ONE* 7, e34678. doi:10.1371/journal.pone.0034678
- Pépin, D., Gerard, J.-F., 2008. Group dynamics and local population density dependence of group size in the Pyrenean chamois, *Rupicapra pyrenaica*. *Anim. Behav.* 75, 361–369.
- Perret, M., 1998. Energetic advantage of nest-sharing in a solitary primate, the lesser mouse lemur (*Microcebus murinus*). *J. Mammal.* 79, 1093–1102.
- 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. doi:10.1016/j.beproc.2010.04.009
- Petit, O., Gautrais, J., Leca, J.-B., Theraulaz, G., Deneubourg, J.-L., 2009. Collective decision-making in white-faced capuchin monkeys. *Proc. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* 276, 3495–3503.
- Pettett, C.E., Moorhouse, T., Johnson, P.J., Macdonald, D.W., 2017. Factors affecting hedgehog (*Erinaceus europaeus*) attraction to rural villages in arable landscapes.

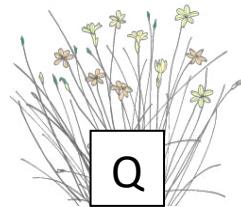
Bibliographie

- Pfeifer, S., 1985. Sex differences in social play of scimitar-horned oryx calves (*Oryx dammah*). *Ethology* 69, 281–292.
- Pillot, M.H., Gautrais, J., Gouello, J., Michelena, P., sibbald, A., Bon, R., 2010. Moving together: Incidental leaders and naïve followers. *Behav. Processes* 83, 235–241. doi:10.1016/j.beproc.2009.11.006
- Pitcher, T.J., Parrish, J.K., 1993. Functions of shoaling behaviour in teleosts, in: *The Behaviour of Teleost Fishes*. Chapman and Hall, London, pp. 294–337.
- Poindron, P., Caba, M., Arrati, P.G., Krehbiel, D., Beyer, C., 1994. Responses of maternal and non-maternal ewes to social and mother-young separation. *Behav. Processes* 31, 97–110.
- Poole, J.H., Payne, K., Langbauer, W.R., Moss, C.J., 1988. The social contexts of some very low frequency calls of African elephants. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 22, 385–392. doi:10.1007/BF00294975
- Pope, T.R., 2000. Reproductive success increases with degree of kinship in cooperative coalitions of female red howler monkeys (*Alouatta seniculus*). *Behav. Ecol. Sociobiol.* 48, 253–267.
- Prins, H., 1996. *Ecology and behaviour of the African buffalo: social inequality and decision making*. Springer Science & Business Media.
- Procaccini, A., Orlandi, A., Cavagna, A., Giardina, I., Zoratto, F., Santucci, D., Chiarotti, F., Hemelrijk, C.K., Alleva, E., Parisi, G., others, 2011. Propagating waves in starling, *Sturnus vulgaris*, flocks under predation. *Anim. Behav.* 82, 759–765.
- Pucek, Z., 1994. Progress in and threats to the European bison restitution. *Kosmos* 43, 147–169.
- Pucek, Z., 1991. History of the European bison and problems of its protection and management, in: *Global Trends in Wildlife Management*. Transactions of the 18th IUGB Congress, Świat Press Kraków, Warszawa, Poland, pp. 19–39.
- Pucek, Z., Belousova, I., Krasinska, M., Krasinski, Z., Olech, W., 2004. Status survey and conservation action plan: European bison. IUCNSSC Bison Spec. Group–Gland IUCN.
- Pusenius, J., Viitala, J., Marienberg, T., Ritvanen, S., 1998. Matrilineal kin clusters and their effect on reproductive success in the field vole *Microtus agrestis*. *Behav. Ecol.* 9, 85–92.



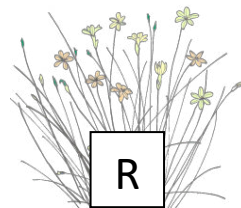
Pye, J.D., Langbauer, W.R., Hopp, S.L., Owren, M.J., Evans, C.S., 1998. Ultrasound and infrasound. *Anim. Acoust. Commun. Sound Anal. Res. Methods* 221–250.

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. doi:10.1007/s10764-011-9524-9



Quenette, P.Y., 1990. Functions of vigilance behaviour in mammals: a review. *Acta Oecologica* 11, 801–818.

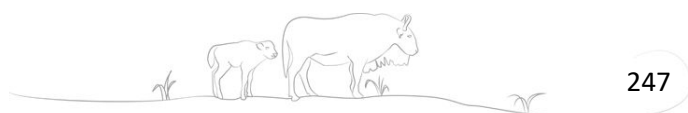
Quigley, T.M., Sanderson, H.R., Tiedemann, A.R., McInnis, M.L., 1990. Livestock control with electrical and audio stimulation. *Rangelands* 12, 152–155.



Radford, A.N., 2004. Vocal coordination of group movement by green woodhoopoes (*Phoeniculus purpureus*). *Ethology* 110, 11–20.

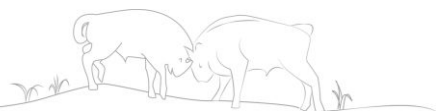
Radwan, J., Demiaszkiewicz, A.W., Kowalczyk, R., Lachowicz, J., Kawalko, A., Wójcik, J.M., Pyziel, A.M., Babik, W., 2010. An evaluation of two potential risk factors, MHC diversity and host density, for infection by an invasive nematode *Ashworthius sidemi* in endangered European bison (*Bison bonasus*). *Biol. Conserv.* 143, 2049–2053.

Ramanzin, M., Sturaro, E., Zanon, D., 2007. Seasonal migration and home range of roe deer (*Capreolus capreolus*) in the Italian eastern Alps. *Can. J. Zool.* 85, 280–289. doi:10.1139/Z06-210



Bibliographie

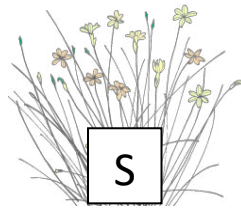
- Ramos-Fernández, G., Mateos, J.L., Miramontes, O., Cocho, G., Larralde, H., Ayala-Orozco, B., 2004. Lévy walk patterns in the foraging movements of spider monkeys (*Ateles geoffroyi*). *Behav. Ecol. Sociobiol.* 55, 223–230.
- Ramseyer, A., Boissy, A., Dumont, B., Thierry, B., 2009a. Decision making in group departures of sheep is a continuous process. *Anim. Behav.* 78, 71–78. doi:10.1016/j.anbehav.2009.03.017
- Ramseyer, A., Boissy, A., Thierry, B., Dumont, B., 2009b. Individual and social determinants of spontaneous group movements in cattle and sheep. *Anim. Int. J. Anim. Biosci.* 3, 1319–1326. doi:10.1017/S1751731109004790
- Ramseyer, A., Thierry, B., Boissy, A., Dumont, B., 2009c. Decision-making processes in group departures of cattle. *Ethology* 115, 948–957. doi:10.1111/j.1439-0310.2009.01686.x
- Rands, S.A., Cowlshaw, G., Pettifor, R.A., Rowcliffe, M.J., Johnstone, R.A., 2008. The emergence of leaders and followers in foraging pairs when the qualities of individuals differ. *BMC Evol. Biol.* 8, 51. doi:10.1186/1471-2148-8-51
- Rands, S.A., Cowlshaw, G., Pettifor, R.A., Rowcliffe, M.J., Johnstone, R.A., 2003. Spontaneous emergence of leaders and followers in foraging pairs. *Nature* 423, 432–434. doi:10.1038/nature01630
- Raveling, D.G., 1969. Preflight and flight behavior of Canada geese. *The 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.* 82, 291–318. doi:10.1111/j.1469-185X.2007.00010.x
- Reinhardt, C., Reinhardt, A., Reinhardt, V., 1986. Social behaviour and reproductive performance in semi-wild Scottish Highland cattle. *Appl. Anim. Behav. Sci.* 15, 125–136. doi:10.1016/0168-1591(86)90058-4
- Reinhardt, V., 1983. Movement orders and leadership in a semi-wild cattle herd. *Behaviour* 83, 251–264. doi:10.1163/156853983X00183
- Reinhardt, V., Reinhardt, A., 1981. Cohesive relationships in a cattle herd (*Bos Indicus*). *Behaviour* 77, 121–150. doi:10.1163/156853981X00194
- Renecker, L.A., Hudson, R.J., 1986. Seasonal energy expenditures and thermoregulatory responses of moose. *Can. J. Zool.* 64, 322–327.
- Rewilding Europe, 2015. Bison Rewilding Plan — Rewilding Europe [WWW Document]. URL <https://www.rewildingeurope.com/bison-rewilding-plan/> (accessed 12.30.16).



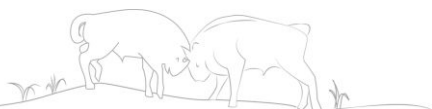
- Rewilding Europe, 2014. Wild European bison in the Rothaargebirge mountains, Germany — Rewilding Europe [WWW Document]. URL <https://www.rewildingeurope.com/news/wild-european-bison-in-the-rothaargebirge-mountains-germany/> (accessed 7.12.17).
- Richard-Hansen, C., Gonzalez, G., Gerard, J.-F., 1992. Structure sociale de l'isard (*Rupicapra pyrenaica*) dans trois sites pyrénéens. *Gibier Faune Sauvage* 9, 137–149.
- Rifkin, J.L., Nunn, C.L., Garamszegi, L.Z., 2012. Do animals living in larger groups experience greater parasitism? A meta-analysis. *Am. Nat.* 180, 70–82.
- Rigg, R., Findo, S., Wechselberger, M., Gorman, M.L., Sillero-Zubiri, C., Macdonald, D.W., 2011. Mitigating carnivore–livestock conflict in Europe: lessons from Slovakia. *Oryx* 45, 272–280.
- Ripple, W.J., Beschta, R.L., 2012. Trophic cascades in Yellowstone: The first 15 years after wolf reintroduction. *Biol. Conserv.* 145, 205–213.
- Ripple, W.J., Beschta, R.L., 2003. Wolf reintroduction, predation risk, and cottonwood recovery in Yellowstone National Park. *For. Ecol. Manag.* 184, 299–313.
- Ripple, W.J., Newsome, T.M., Wolf, C., Dirzo, R., Everatt, K.T., Galetti, M., Hayward, M.W., Kerley, G.I.H., Levi, T., Lindsey, P.A., Macdonald, D.W., Malhi, Y., Painter, L.E., Sandom, C.J., Terborgh, J., Valkenburgh, B.V., 2015. Collapse of the world's largest herbivores. *Sci. Adv.* 1, e1400103. doi:10.1126/sciadv.1400103
- Ritchie, M.E., Tilman, D., Knops, J.M., 1998. Herbivore effects on plant and nitrogen dynamics in oak savanna. *Ecology* 79, 165–177.
- Rose, A.F., 1991. An alternative to fences. *Rangelands* 13, 144–145.
- Rose, P.E., Croft, D.P., 2015. The potential of Social Network Analysis as a tool for the management of zoo animals. *Anim. Welf.* 24, 123–138.
- Rothstein, A., Griswold, J.G., 1991. Age and sex preferences for social partners by juvenile bison bulls, *Bison bison*. *Anim. Behav.* 41, 227–237. doi:10.1016/S0003-3472(05)80474-9
- Rowell, T.E., 1991. Till death us do part: long-lasting bonds between ewes and their daughters. *Anim. Behav.* 42, 681–682. doi:10.1016/S0003-3472(05)80249-0
- Ruckstuhl, K.E., 2007. Sexual segregation in vertebrates: proximate and ultimate causes. *Integr. Comp. Biol.* 47, 245–257. doi:10.1093/icb/icm030

Bibliographie

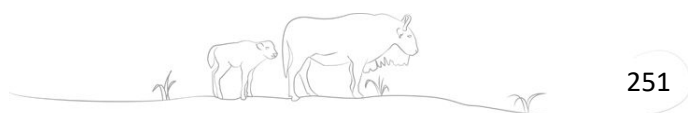
- Ruckstuhl, K.E., 1998. Foraging behaviour and sexual segregation in bighorn sheep. *Anim. Behav.* 56, 99–106.
- Ruckstuhl, K.E., Kokko, H., 2002. Modelling sexual segregation in ungulates: effects of group size, activity budgets and synchrony. *Anim. Behav.* 64, 909–914. doi:10.1006/anbe.2002.2015
- Ruckstuhl, K.E., Neuhaus, P., 2000. Sexual segregation in ungulates: a new approach. *Behaviour* 137, 361–377. doi:10.1163/156853900502123
- Russell, C.P., 1932. Seasonal migration of mule deer. *Ecol. Monogr.* 2, 1–46.
- Rutberg, A.T., 1986. Dominance and its fitness consequences in American bison cows. *Behaviour* 96, 62–91. doi:10.1163/156853986X00225
- Rutina, L.P., Moe, S.R., Swenson, J.E., 2005. Elephant *Loxodonta africana* driven woodland conversion to shrubland improves dry-season browse availability for impalas *Aepyceros melampus*. *Wildl. Biol.* 11, 207–213.



- Sahlsten, J., Bunnefeld, N., Månsson, J., Ericsson, G., Bergström, R., Dettki, H., 2010. Can supplementary feeding be used to redistribute moose *Alces alces*? *Wildl. Biol.* 16, 85–92.
- Samojlik, T., 2005. Conservation and hunting: Białowieża Forest in the time of kings. Mammal Research Institute.
- Sansom, A., Cresswell, W., Minderman, J., Lind, J., 2008. Vigilance benefits and competition costs in groups: do individual redshanks gain an overall foraging benefit? *Anim. Behav.* 75, 1869–1875. doi:10.1016/j.anbehav.2007.11.005
- Santiapillai, C., Wijeyamohan, S., Bandara, G., Athurupana, R., Dissanayake, N., Read, B., 2010. An assessment of the human-elephant conflict in Sri Lanka. *Ceylon J. Sci. Biol. Sci.* 39.
- Schaller, G.B., 2009. The Serengeti lion: a study of predator-prey relations. University of Chicago Press.

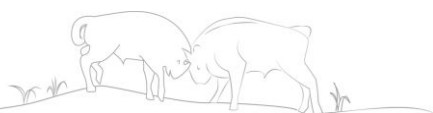


- Schaller, G.E., 1963. The mountain gorilla: ecology and behavior. doi:10.1126/science.140.3571.1081
- Schneirla, T.C., 1944. A unique case of circular milling in ants, considered in relation to trail following and the general problem of orientation. American Museum novitates; no. 1253.
- Schreiber, E.A., Burger, J., 2001. Biology of Marine Birds. CRC Press.
- Schulte, B.A., 2000. Social structure and helping behavior in captive elephants. Zoo Biol. 19, 447–459.
- Schulte, N., Klingel, H., 1991. Herd Structure, Leadership, Dominance and Site Attachment of the Camel, *Camelus Dromedarius*. Behaviour 118, 103–114. doi:10.1163/156853991X00229
- Scott, J.P., 1958. Animal behaviour. Chicago: University of Chicago Press.
- Scott, J.P., 1956. The analysis of social organization in animals. Ecology 213–221.
- Scott-Phillips, T.C., 2008. Defining biological communication. J. Evol. Biol. 21, 387–395.
- Seagle, S.W., McNaughton, S.J., Ruess, R.W., 1992. Simulated effects of grazing on soil nitrogen and mineralization in contrasting Serengeti grasslands. Ecology 73, 1105–1123.
- Seeley, T.D., Buhrman, S.C., 1999. Group decision making in swarms of honey bees. Behav. Ecol. Sociobiol. 45, 19–31.
- Seeley, T.D., Visscher, P.K., 2004. Group decision making in nest-site selection by honey bees. Apidologie 35, 101–116.
- Seiler, A., 2004. Trends and spatial patterns in ungulate-vehicle collisions in Sweden. Wildl. Biol. 10, 301–313.
- Seton, E.T., 1929. The Buffalo. Lives Game Anim. 3, 639–703.
- Shakun, V., 2012. European bison (*Bison bonasus*) in the central Belarus: current state and prospects of conservation of the free-ranging population “Volozhinskaya.” Eur. Bison Conserv. Newsl. 5, 95–102.
- Shivik, J., Martin, D., 2000. Aversive and disruptive stimulus applications for managing predation. Wildl. Damage Manag. Conf. -- Proc.
- Sibbald, A.M., Erhard, H.W., 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. doi:10.1016/j.beproc.2009.07.011



Bibliographie

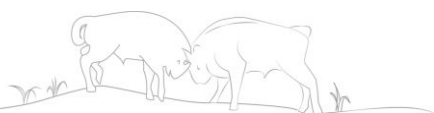
- Sih, A., Bell, A., Johnson, J.C., 2004. Behavioral syndromes: an ecological and evolutionary overview. *Trends Ecol. Evol.* 19, 372–378.
- Silk, J.B., Alberts, S.C., Altmann, J., 2006a. Social relationships among adult female baboons (*Papio cynocephalus*) II. Variation in the quality and stability of social bonds. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 61, 197–204.
- Silk, J.B., Alberts, S.C., Altmann, J., 2003. Social bonds of female baboons enhance infant survival. *Science* 302, 1231–1234.
- Silk, J.B., Altmann, J., Alberts, S.C., 2006b. Social relationships among adult female baboons (*Papio cynocephalus*) I. Variation in the strength of social bonds. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 61, 183–195.
- Sims, D.W., Southall, E.J., Humphries, N.E., Hays, G.C., Bradshaw, C.J., Pitchford, J.W., James, A., Ahmed, M.Z., Brierley, A.S., Hindell, M.A., others, 2008. Scaling laws of marine predator search behaviour. *Nature* 451, 1098–1102.
- Sinclair, A.R.E., 1997. Carrying capacity and the overabundance of deer: a framework for management. *Sci. Overabundance Deer Ecol. Popul. Manag.* 380–394.
- Sinclair, A.R.E., 1983. The function of distance movements in vertebrates. *Ecol. Anim. Mov.* 248–258.
- Sinclair, A.R.E., 1977. The African buffalo; a study of resource limitation of populations.
- Skutch, A.F., 1935. Helpers at the nest. *The Auk* 52, 257–273.
- Slatis, H.M., 1960. An analysis of inbreeding in the European bison. *Genetics* 45, 275.
- Smit, C., Ruifrok, J.L., van Klink, R., Olff, H., 2015. Rewilding with large herbivores: The importance of grazing refuges for sapling establishment and wood-pasture formation. *Biol. Conserv.* 182, 134–142. doi:10.1016/j.biocon.2014.11.047
- Soper, J.D., 1941. History, range, and home life of the northern bison. *Ecol. Monogr.* 11, 347–412.
- Spinage, C.A., 1969. Territoriality and social organization of the Uganda defassa waterbuck *Kobus defassa ugandae*. *J. Zool.* 159, 329–361.
- Stander, P.E., 1992. Cooperative hunting in lions: the role of the individual. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 29, 445–454.
- Steere, A.C., 1994. Lyme disease: a growing threat to urban populations. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 91, 2378–2383.

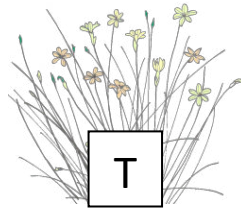


- Stewart, K.J., Harcourt, A.H., 1994. Gorillas' vocalizations during rest periods: signals of impending departure? *Behaviour* 130, 29–40. doi:10.1163/156853994X00127
- Stonehouse, B., 1978. Animal marking recognition marking of animals in research.
- Struhsaker, T.T., 1967. Social structure among vervet monkeys (*Cercopithecus aethiops*). *Behaviour* 29, 83–121.
- Strum, S., 1994. Prospects for management of primate pests. *Rev. Ecol.* 49, 295–306.
- Stueckle, S., Zinner, D., 2008. To follow or not to follow: decision making and leadership during the morning departure in chacma baboons. *Anim. Behav.* 75, 1995–2004.
- Sueur, C., 2012. Viability of decision-making systems in human and animal groups. *J. Theor. Biol.* 306, 93–103. doi:10.1016/j.jtbi.2012.04.020
- Sueur, C., 2011. Group decision-making in chacma baboons: leadership, order and communication during movement. *BMC Ecol.* 11, 26. doi:10.1186/1472-6785-11-26
- Sueur, C., Briard, L., Petit, O., 2011a. Individual analyses of Lévy walk in semi-free ranging Tonkean macaques (*Macaca tonkeana*). *PLoS One* 6, e26788.
- Sueur, C., Deneubourg, J.-L., 2011. Self-Organization in Primates: Understanding the Rules Underlying Collective Movements. *Int. J. Primatol.* 32, 1413–1432. doi:10.1007/s10764-011-9520-0
- Sueur, C., Deneubourg, J.-L., Petit, O., 2011b. From the first intention movement to the last joiner: macaques combine mimetic rules to optimize their collective decisions. *Proc. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* 278, 1697–1704.
- Sueur, C., Deneubourg, J.-L., Petit, O., 2010. Sequence of quorums during collective decision making in macaques. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 64, 1875–1885. doi:10.1007/s00265-010-0999-8
- Sueur, C., King, A.J., Conradt, L., Kerth, G., Lusseau, D., Mettke-Hofmann, C., Schaffner, C.M., Williams, L., Zinner, D., Aureli, F., 2011c. Collective decision-making and fission–fusion dynamics: a conceptual framework. *Oikos* 120, 1608–1617. doi:10.1111/j.1600-0706.2011.19685.x
- Sueur, C., King, A.J., Pelé, M., Petit, O., 2013. Fast and accurate decisions as a result of scale-free network properties in two primate species, in: *Proceedings of the European Conference on Complex Systems 2012*. Springer, pp. 579–584.

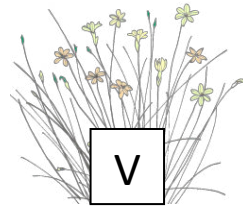
Bibliographie

- Sueur, C., MacIntosh, A.J.J., Jacobs, A.T., Watanabe, K., Petit, O., 2012. Predicting leadership using nutrient requirements and dominance rank of group members. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 67, 457–470. doi:10.1007/s00265-012-1466-5
- Sueur, C., Pelé, M., 2015. Utilisation de l'analyse des réseaux sociaux dans la gestion des animaux maintenus en captivité, in: *Analyse Des Réseaux Sociaux Appliquée À L'éthologie et À L'écologie, Matériologiques*, Paris. pp. 445–468
- Sueur, C., Petit, O., 2010. Signals use by leaders in *Macaca tonkeana* and *Macaca mulatta*: group-mate recruitment and behaviour monitoring. *Anim. Cogn.* 13, 239–248.
- Sueur, C., Petit, O., 2008a. Shared or unshared consensus decision in macaques? *Behav. Processes* 78, 84–92. doi:10.1016/j.beproc.2008.01.004
- Sueur, C., Petit, O., 2008b. Organization of group members at departure is driven by social structure in *Macaca*. *Int. J. Primatol.* 29, 1085–1098. doi:10.1007/s10764-008-9262-9
- Sueur, C., Petit, O., De Marco, A., Jacobs, A.T., Watanabe, K., Thierry, B., 2011d. A comparative network analysis of social style in macaques. *Anim. Behav.* 82, 845–852. doi:10.1016/j.anbehav.2011.07.020
- 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. doi:10.1016/j.anbehav.2009.07.029
- Sullivan, T.P., 1990. Responses of red squirrel (*Tamiasciurus hudsonicus*) populations to supplemental food. *J. Mammal.* 71, 579–590.
- Sumpter, D.J., Pratt, S.C., 2009. Quorum responses and consensus decision making. *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* 364, 743–753.
- 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, 140–149.
- Sztolcman, J., 1925. Le bison d'Europe, in: *Premier Congrès International Pour La Protection de La Nature. Rapports, Voeux, Réalisations*, Paris, France. pp. 87–92.
- Sztolcman, J., 1924. Matériaux pour l'histoire naturelle et pour l'historique du Bison d'Europe (*Bison bonasus* Linn.), in: *Annales Zoologici Musei Polonici Historiae Naturalis*. pp. 49–136.

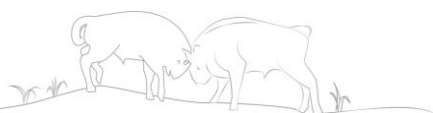




- Taborsky, M., Limberger, D., 1981. Helpers in fish. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 8, 143–145.
- Thompson, K.V., 1996. Play-partner preferences and the function of social play in infant sable antelope, *Hippotragus niger*. *Anim. Behav.* 52, 1143–1155. doi:10.1006/anbe.1996.0261
- Tiddi, B., Aureli, F., Schino, G., 2010. Grooming for infant handling in tufted capuchin monkeys: a reappraisal of the primate infant market. *Anim. Behav.* 79, 1115–1123.
- Tiedemann, A.R., Quigley, T.M., White, L.D., Al, E., 1999. Electronic (fenceless) control of livestock. Res Pap PNW-RP-510 Portland US Dep. Agric. For. Serv. Pac. Northwest Res. Stn.
- Tokuyama, N., Furuichi, T., 2017. Leadership of old females in collective departures in wild bonobos (*Pan paniscus*) at Wamba. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 71, 55.
- Tolman, C.W., 1964. Social facilitation of feeding behaviour in the domestic chick. *Anim. Behav.* 12, 245–251.
- Treves, A., Karanth, K.U., 2003. Human-carnivore conflict and perspectives on carnivore management worldwide. *Conserv. Biol.* 17, 1491–1499.
- Trillmich, J., Fichtel, C., Kappeler, P.M., 2004. Coordination of group movements in wild Verreaux's sifakas (*Propithecus verreauxi*). *Behaviour* 141, 1103–1120.
- Tulloch, D.G., 1978. The water buffalo, *Bubalus bubalis*, in Australia: grouping and home range. *Aust. Wildl. Res.* 5, 327–354.
- Tyler, S.J., 1972. The behaviour and social organization of the new forest ponies. *Anim. Behav. Monogr.* 5, 87–196. doi:10.1016/0003-3472(72)90003-6



- Vabø, R., Nøttestad, L., 1997. An individual based model of fish school reactions: predicting antipredator behaviour as observed in nature. *Fish. Oceanogr.* 6, 155–171.
- Valone, T.J., 1989. Group foraging, public information, and patch estimation. *Oikos* 357–363.
- van der Merwe, N.J., Medina, E., 1991. The canopy effect, carbon isotope ratios and foodwebs in Amazonia. *J. Archaeol. Sci.* 18, 249–259.
- van Lawick-Goodall, J., 1968. The behaviour of free-living chimpanzees in the Gombe Stream Reserve. *Anim. Behav. Monogr.* 1, 161–311.
- Van Vugt, M., Hogan, R., Kaiser, R.B., 2008. Leadership, followership, and evolution: some lessons from the past. *Am. Psychol.* 63, 182.
- Vander Wal, E., Gagné-Delorme, A., Festa-Bianchet, M., Pelletier, F., 2016. Dyadic associations and individual sociality in bighorn ewes. *Behav. Ecol.* 27, 560–566. doi:10.1093/beheco/arv193
- VerCauteren, K.C., Lavelle, M.J., Hygnstrom, S., 2006. Fences and deer-damage management: a review of designs and efficacy. *Wildl. Soc. Bull.* 34, 191–200.
- Vigne, J.-D., 2011. The origins of animal domestication and husbandry: a major change in the history of humanity and the biosphere. *C. R. Biol.* 334, 171–181.
- Villaret, J.-C., Bon, R., 1998. Sociality and relationships in Alpine ibex (*Capra ibex*). *Rev. Ecol.* 53, 153–170.
- Vine, I., 1971. Risk of visual detection and pursuit by a predator and the selective advantage of flocking behaviour. *J. Theor. Biol.* 30, 405–422.
- Viswanathan, G.M., Afanasyev, V., Buldyrev, S.V., Havlin, S., Da Luz, M.G.E., Raposo, E.P., Stanley, H.E., 2000. Lévy flights in random searches. *Phys. Stat. Mech. Its Appl.* 282, 1–12.
- Viswanathan, G.M., Afanasyev, V., Buldyrev, S.V., Murphy, E.J., Prince, P.A., Stanley, H.E., 1996. Lévy flight search patterns of wandering albatrosses. *Nature* 381, 413.



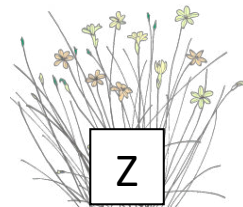
- Vitale, A.F., Tenucci, M., Papini, M., Lovari, S., 1986. Social behaviour of the calves of semi-wild Maremma cattle, *Bos primigenius taurus*. Appl. Anim. Behav. Sci. 16, 217–231. doi:10.1016/0168-1591(86)90115-2
- von Mirko, V., Lindner, U., 2008. Test des virtuellen Zaunsystems “BOVI Guard” der Firma Lâcme an Wisenten (*Bison bonasus*).
- Von Muggenthaler, E., Baes, C., Hill, D., Fulk, R., Lee, A., 1999. Infrasound and low frequency vocalizations from the giraffe; Helmholtz resonance in biology. Proc. Rivebanks Res. Consort. Biol. Behav.



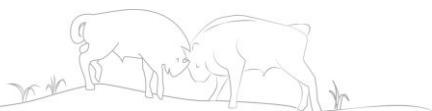
- Wade, D.A., 1982. The use of fences for predator damage control, in: Proceedings of the Tenth Vertebrate Pest Conference (1982). p. 47.
- Wasserman, S., Faust, K., 1994. Social network analysis: methods and applications. Cambridge University Press.
- Watts, D., 2000. Mountain gorilla habitat use strategies and group movements. Move Why Anim. Travel Groups Univ. Chic. Press Chic. IL 351–374.
- Wells, S.M., von Goldschmidt-Rothschild, B., 1979. Social behaviour and relationships in a herd of Camargue horses. Z. Für Tierpsychol. 49, 363–380. doi:10.1111/j.1439-0310.1979.tb00299.x
- Wey, T., Blumstein, D.T., Shen, W., Jordán, F., 2008. Social network analysis of animal behaviour: a promising tool for the study of sociality. Anim. Behav. 75, 333–344.
- Whitehead, H., 2009. SOCPROG programs: analysing animal social structures. Behav. Ecol. Sociobiol. 63, 765–778. doi:10.1007/s00265-008-0697-y
- Wilson, E.O., 1975. Sociobiology: the new synthesis. Cambridge: The Belknap Press of Harvard University Press.
- Wilson, E.O., 1971. The insect societies. Cambridge: The Belknap Press of Harvard University Press.

Bibliographie

- 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. doi:10.1016/j.anbehav.2004.08.018
- Wolf, J.B., Mawdsley, D., Trillmich, F., James, R., 2007. Social structure in a colonial mammal: unravelling hidden structural layers and their foundations by network analysis. *Anim. Behav.* 74, 1293–1302.
- Wrangham, R.W., 1980. An ecological model of female-bonded primate groups. *Behaviour* 75, 262–300.
- Wrangham, R.W., Gittleman, J.L., Chapman, C.A., 1993. Constraints on group size in primates and carnivores: population density and day-range as assays of exploitation competition. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 32, 199–209.
- Wright, J., 1998. Helping-at-the-nest and group size in the Arabian Babbler *Turdoides squamiceps*. *J. Avian Biol.* 105–112.
- Wright, J., Stone, R.E., Brown, N., 2003. Communal roosts as structured information centres in the raven, *Corvus corax*. *J. Anim. Ecol.* 72, 1003–1014.
- Wróblewski, K., 1927. Żubr Puszczy Białowieskiej: monografia.



- Zimmerman, G.T., Neuenschwander, L.F., 1984. Livestock grazing influences on community structure, fire intensity, and fire frequency within the Douglas-fir/Ninebark habitat type. *J. Range Manag.* 104–110.



Résumé Général

Introduction

La vie en groupe chez les animaux confère à ses membres de nombreux avantages tels qu'une meilleure protection contre les prédateurs, une coopération dans la recherche de nourriture ou dans l'élevage des jeunes ou encore un contexte propice à la rencontre de partenaires. Néanmoins, elle comporte aussi des inconvénients notamment un risque de transmission de maladies plus important du fait de la promiscuité, une compétition plus rude et, de fait, un risque exacerbé d'agressions par les conspécifiques. Deux choix s'offrent alors au groupe en cas de conflits : se séparer, au risque de ne plus pouvoir bénéficier des avantages du nombre, ou faire des compromis pour maintenir la cohésion sociale. C'est typiquement ce genre de problématique que les animaux sont amenés à résoudre au cours des déplacements de groupe. Ces derniers nécessitent en effet qu'une décision soit prise quant au moment et à la direction du départ, et les nombreuses différences interindividuelles peuvent rendre ce processus fastidieux. Comprendre le degré d'implication de chaque individu, l'influence des caractéristiques individuelles et celle du contexte social dans la prise de décision du groupe semble donc être essentiel dans la compréhension globale des processus collectifs.

Depuis plusieurs années, de nombreux travaux s'appliquent à étudier les déplacements de groupe et le phénomène du leadership dans les sociétés animales, mais ces travaux portent majoritairement sur les primates. Quant aux ongulés, une part importante des études a été réalisée sur des groupes sociaux domestiques, souvent unisexes et à la composition artificielle. Dans ce contexte, il paraissait indispensable de mener une étude sur une espèce d'ongulé sauvage évoluant au plus près de ses conditions de vie naturelles : le bison d'Europe (*Bison bonasus*). En plus de l'aspect fondamental de cette recherche, cette espèce, de par son statut vulnérable de conservation, donnait l'opportunité de réfléchir à de nouvelles stratégies de gestion des groupes après réintroduction. En effet, le retour du bison en Europe tend à cristalliser les conflits séculaires existant entre l'Homme et la faune sauvage de par les dommages que ces animaux créent sur les terrains privés en sortant de leur territoire. Comprendre les besoins biologiques et sociaux de l'espèce ainsi que l'utilisation de l'espace que font ces animaux paraissait donc primordial, ne serait-ce que pour (1) répondre au manque de données scientifiques constaté dans la littérature et (2) cibler les habitats les plus favorables à leur réintroduction. D'autre part, étudier les processus de prise de décision et le phénomène du leadership paraissait être une bonne approche pour (1) entrevoir des alternatives aux clôtures conventionnelles qui, en plus d'être coûteuses, sont de véritables obstacles aux flux

génétiques des populations sauvages, et (2) réfléchir à la possibilité d'une gestion par barrières virtuelles en équipant de colliers GPS les leaders de groupe identifiés.

L'objectif de ma thèse était donc double :

I) La première thématique de mon travail consistait à mieux comprendre les besoins biologiques et sociaux du bison (a) en étudiant la structure et le réseau social d'un premier troupeau (N = 14, Pays-Bas) et (b) en étudiant l'utilisation de l'espace et les patterns de déplacements d'un second troupeau (N = 43, France) en fonction des conditions environnementales et de l'approvisionnement ou non en nourriture par l'homme.

II) La seconde thématique de mon travail visait à étudier plus en détails les processus de prises de décisions lors des déplacements collectifs chez les deux mêmes troupeaux, dans le but (a) d'identifier les caractéristiques d'un bon leader (âge, sexe, rang de dominance...), (b) de comprendre l'influence des conditions environnementales et des relations sociales dans le déclenchement et le suivi d'un déplacement et (c) de réfléchir à la possibilité de développer de nouvelles stratégies de gestion pour s'affranchir des clôtures physiques.

Résultats et discussion

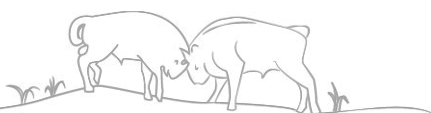
I) Première thématique : Vie de groupe et utilisation de l'espace chez le bison d'Europe

La première étude a montré que tous les individus étaient spatialement très connectés entre eux et formaient, de fait, un groupe très cohésif. À l'intérieur même du groupe, six sous-groupes de partenaires préférentiels ont été mis en évidence ; ces sous-groupes étaient formés par des individus apparentés, appartenant à la même matriligne. Les bisons reconnaissent donc leurs plus proches parents et s'y associent préférentiellement, ce qui peut leur conférer des avantages, notamment en termes de fitness.

Cette étude a également montré qu'il n'y avait pas d'individu très central, *i.e.* d'individu en relation avec un nombre plus élevé de congénères que les autres, certainement en raison des relations de parenté qui connectent de façon importante l'ensemble des membres de ce groupe. Les résultats de cette première étude ont ainsi permis de voir que les relations matrilineaires régissaient la vie sociale des bisons. Il semble donc important de prendre cela en considération dans la gestion des troupeaux, notamment en cas de transferts d'individus.

Cette étude (**Chapitre 1** de cette thèse) fait l'objet d'un papier, actuellement en cours de finalisation pour être soumis.

La seconde étude visait à comprendre les patterns de mouvements et l'utilisation de l'espace du second troupeau, en étudiant l'influence des conditions environnementales et de la supplémentation



en nourriture par l'Homme. J'ai montré que la supplémentation en hiver avait un impact sur l'activité journalière des bisons, mais aussi sur leurs déplacements. Les animaux, en étant supplémentés, n'avaient en effet pas besoin de beaucoup se déplacer pour trouver leur nourriture, pourtant si rare en cette saison. Le troupeau restait donc, sous forme de sous-groupes, à proximité des patches de nourriture. À l'arrêt de la supplémentation, les bisons étaient majoritairement observés dans la prairie et les portions de forêt avoisinantes. Ce comportement a donné lieu, par l'analyse spatiale des mouvements, à la mise en évidence d'un pattern de type « Lévy Walk », considéré dans la littérature comme une stratégie optimale de recherche de nourriture dans des habitats hétérogènes.

Les résultats de cette seconde étude permettent d'entrevoir comment la mise en place de patches artificiels de nourriture, comme moyen de gestion éventuel, pourrait permettre de maintenir les animaux à l'écart des habitations et des cultures dans le but de limiter les dommages et réduire les conflits avec l'homme. De plus, ils permettent de voir que le bison d'Europe, contrairement aux croyances populaires, n'est pas une espèce forestière stricte puisqu'il fréquente préférentiellement les milieux ouverts lorsqu'il en a la possibilité.

Cette étude (**Chapitre 2** de cette thèse) a fait l'objet d'un papier publié en 2016 dans la revue *PlosOne*.

II) Deuxième thématique : leadership et processus de prise de décision collective chez le bison d'Europe : vers le développement de nouvelles stratégies de gestion

La première étude de cette seconde thématique, portant sur le troupeau de 43 individus, a cherché à comprendre comment les décisions étaient prises lors des déplacements collectifs et s'il y avait ou non des leaders de groupe. Il a été montré que le processus de décision était partagé entre les membres du groupe, des comportements de « vote » ayant été mis en évidence pendant la période pré-départ ; ces derniers permettraient notamment aux animaux de se mettre d'accord sur la direction et favoriseraient le suivi du déplacement. De plus, malgré un leadership distribué entre les différentes classes d'âge et de sexe, les femelles adultes étaient de meilleurs leaders que les autres en initiant plus fréquemment et avec succès. Les caractéristiques de l'habitat de destination et les conditions environnementales ont également influencé ce succès. De plus, le mécanisme d'adhésion des individus était caractéristique d'un processus mimétique. Quant à l'organisation lors de la progression, les femelles adultes se plaçaient préférentiellement en avant (de par leur statut d'initiateurs ou de premières suiveuses), tandis que les mâles adultes, plus indépendants, fermaient la marche. D'après la littérature, cette configuration permettrait de protéger les jeunes des risques de prédation chez beaucoup d'espèces, en les plaçant au centre du groupe.

Cette étude (**Chapitre 3** de cette thèse) a fait l'objet d'un papier publié en 2015 dans la revue *Animal Behaviour*.

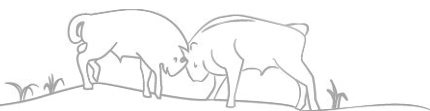


La seconde étude, portant sur le troupeau de 14 individus, a permis d'étudier les mêmes phénomènes, mais à un niveau individuel. Les résultats confirment les précédents quant à la capacité des femelles adultes à fédérer leurs congénères, avec 53% des initiations réussies portés par les deux femelles dominantes les plus âgées. Chez les ongulés vivant en société matriarcale, les plus vieilles femelles sont de meilleurs leaders que les autres grâce à leur expérience et leurs larges connaissances de l'environnement. Elles ont également des besoins physiologiques plus importants, d'autant plus lorsqu'elles allaitent ; le groupe se calerait donc sur elles pour se déplacer. Naturellement, ce sont elles qui occupent les premiers rangs lors de la progression, l'arrière du groupe étant occupé par les individus les moins centraux. J'ai également montré que le processus mimétique d'adhésion était sélectif, *i.e.* les individus tendent à adhérer aux déplacements lorsque leurs plus proches parents y adhèrent aussi. Enfin, des comportements de « vote » ont également été observés, mais sans influence sur le nombre de suiveurs, contrairement au groupe précédent. Ce résultat est sans doute lié à la forte cohésion sociale du troupeau étudié. Le processus d'adhésion était en revanche plus rapide lorsque l'initiateur se dirigeait dans la direction choisie par la majorité. Cette dernière étude (**Chapitre 4** de cette thèse) a fait l'objet d'un papier soumis en 2017 dans la revue *European Journal of Wildlife Research*.

Dans un contexte appliqué, les résultats de ces deux dernières études pourraient être intéressants pour développer de nouvelles stratégies de gestion, notamment pour s'affranchir des clôtures physiques, trop onéreuses et contraignantes. L'utilisation de barrières virtuelles, déjà en test sur des espèces domestiques (*e.g.* projet e-Pasto), semble être, dans ce contexte, une alternative innovante et prometteuse. Cette méthode consiste à équiper les animaux d'un transmetteur GPS qui déclenche un stimulus négatif (sonore puis électrique) à l'approche des limites du territoire, provoquant alors le demi-tour des individus, à la manière d'une clôture physique électrifiée. D'un point de vue économique, le fait que seuls les leaders puissent être équipés pour rendre ce dispositif efficace témoigne de la nécessité de mener à bien d'autres études. Si un tel dispositif venait à être utilisé pour le bison d'Europe, les plus vieilles femelles, et probablement celles ayant un veau, seraient de bonnes candidates.

Conclusion

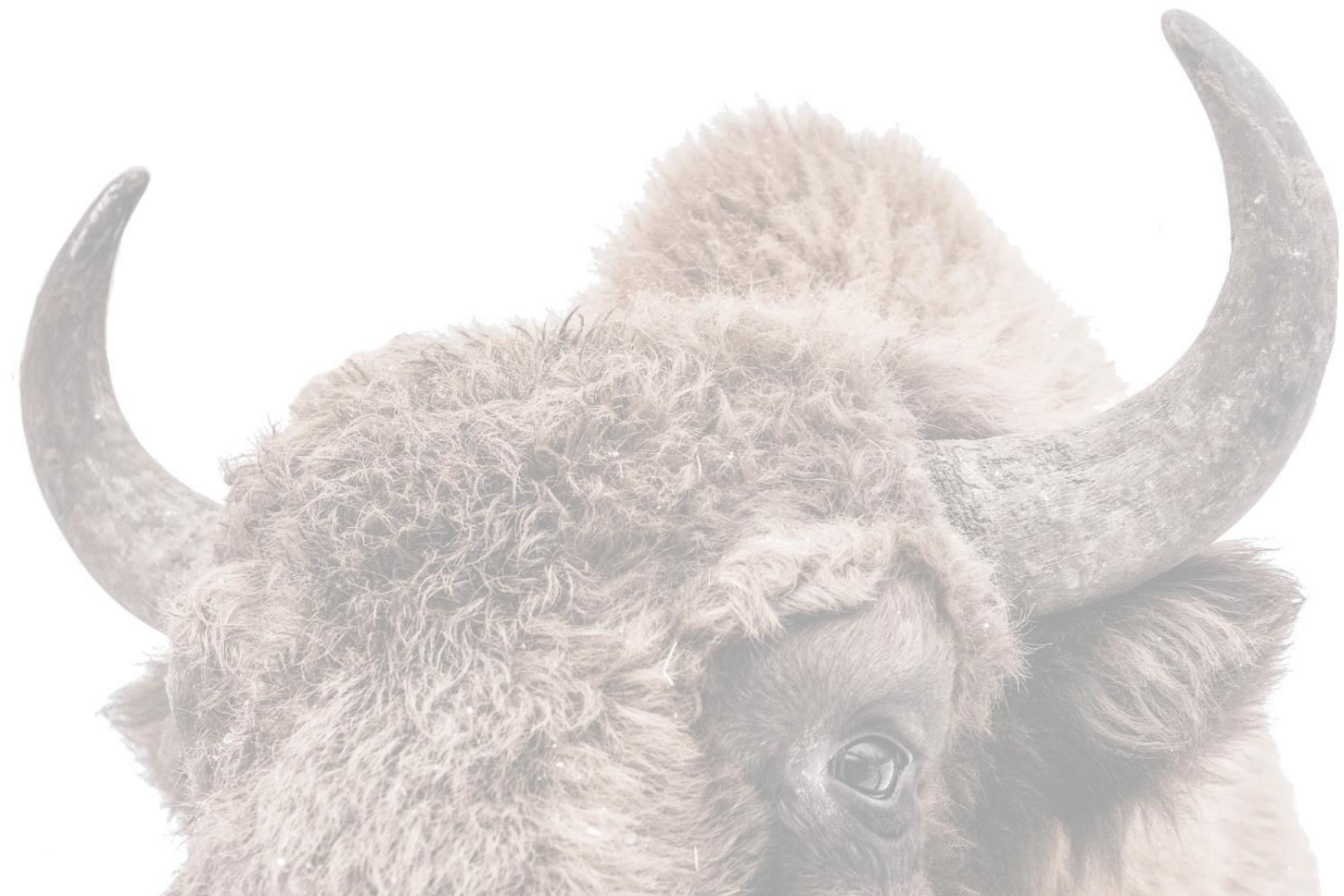
Les apports de cette thèse sont multiples, puisque les résultats obtenus améliorent non seulement les connaissances fondamentales sur la biologie et la vie sociale du bison d'Europe, mais ouvrent également de nouvelles pistes de gestion sur le long terme. En particulier, tenir compte des liens sociaux unissant les membres d'un groupe lors de transferts semble primordial au bien-être des



animaux et influencerait également positivement leur fitness, ce dernier aspect étant non négligeable pour une espèce vulnérable. D'autre part, pour éviter les dommages et l'installation de clôtures conventionnelles, il serait possible de contenir les bisons dans un territoire donné via la mise en place de patchs supplémentaires en nourriture, ou en équipant les leaders avec un dispositif GPS de barrières virtuelles. Cela soulève néanmoins de nouvelles questions notamment : (1) quel serait l'impact de ces méthodes sur le bien-être et la santé des animaux, (2) quel serait le nombre d'individus à équiper d'un dispositif GPS pour contrôler efficacement un groupe ou encore (3) faudrait-il un apprentissage préalable du système pour déclencher la réponse comportementale attendue ? Il semble donc indispensable de tester la faisabilité d'une mise en application de ces méthodes aux espèces sauvages.



Annexes



Projet Annexe

Leadership et statut physiologique : le niveau de stress et le statut nutritionnel d'un individu présument-ils du rôle de leader dans un groupe ?

En cours

Introduction

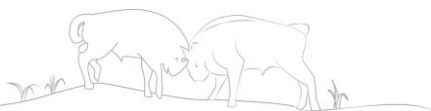
La propension d'un individu à être leader de groupe peut dépendre de ses caractéristiques individuelles (âge, sexe, rang de dominance...), mais également de son état physiologique, *i.e.* de son statut reproducteur, de ses besoins nutritionnels ou encore de son niveau basal de stress (Petit and Bon, 2010; Sueur et al., 2012). Ainsi, Fischhoff et ses collaborateurs (2007) ont montré chez le zèbre des plaines, *Equus burchellii*, que les femelles allaitantes initiaient majoritairement les déplacements de leur harem afin d'avoir un accès privilégié à la ressource, laquelle est essentielle à la production de lait et à la survie des poulains. Les travaux de Rands et de ses collaborateurs (2008, 2003) ont également montré qu'un individu pouvait être leader sur la simple base du niveau de ses réserves énergétiques : les individus les plus affamés mènent majoritairement les déplacements. Ainsi, les individus ayant les besoins nutritionnels les plus élevés semblent initier plus fréquemment les déplacements collectifs que les autres, selon l'hypothèse du « leading according to needs » (Conradt et al., 2009; Sueur, 2012). Chez le bison d'Europe, *Bison bonasus*, les plus vieilles femelles, en particulier lorsqu'elles ont un veau à charge, initient une grande partie des déplacements de groupe (Ramos et al., submitted). Or, contrairement aux mâles qui tendent à privilégier la quantité de fourrage à la qualité, ces femelles ont besoin de trouver des pâturages de haute qualité nutritionnelle pour subvenir à la fois à leurs besoins, mais également à ceux de leurs petits (Mooring et al., 2005; Post et al., 2001). Ce comportement alimentaire pourrait ainsi être un élément déterminant dans le leadership des femelles adultes.

Le niveau basal de stress, mesuré via la sécrétion des hormones glucocorticoïdes, peut aussi être un facteur important dans la propension à être leader. Chez les équidés par exemple, l'étalon se déplace habituellement à l'arrière de la progression ; cette position lui permet de maintenir la cohésion sociale en rassemblant ses femelles, *i.e.* comportement de



herding (Berger, 1977; Feist and McCullough, 1976). Cependant, une étude menée chez des chevaux de Przewalski, *Equus ferus przewalskii*, a montré qu'une modification de la structure de l'enclos provoquait une augmentation importante de la sécrétion de glucocorticoïdes chez le mâle. En conséquence, ce dernier prenait alors plus souvent la tête des déplacements collectifs (Wolter et al., 2014).

Pour beaucoup d'espèces, le niveau basal de stress d'un individu est généralement associé à son statut de dominance (Creel, 2001). Néanmoins, tandis que certaines études avancent qu'il serait plus stressant d'être le dominant du groupe (Kotrschal et al., 1998; Mooring et al., 2006; Sands and Creel, 2004), d'autres supportent l'hypothèse inverse (Abbott et al., 2003; McLeod et al., 1996). Plusieurs variables peuvent en réalité affecter cette relation, voire l'annuler, telles que le système social de l'espèce, la saisonnalité de la reproduction, la domestication, la personnalité ou encore le contexte de l'étude, *i.e.* en captivité ou en milieu naturel (Creel, 2001; Engh et al., 2006; Sapolsky, 2005; York and Schulte, 2014). Le niveau basal de stress d'un individu peut, par exemple, être plus élevé en période de reproduction, en réponse à la forte demande énergétique que ce processus nécessite, et cela indépendamment du rang de dominance (Barrette et al., 2012; Goymann et al., 2001). Cependant, pour répondre aux mieux à ces contraintes, certains individus lutteraient pour accéder à une position élevée dans la hiérarchie leur facilitant un accès privilégié à la ressource (Barrette and Vandal, 1986). Un autre exemple est celui de la captivité qui induit souvent plus d'agressions des dominants envers les dominés pour lesquels l'impossibilité de se soustraire se traduit par une élévation de la sécrétion en hormones glucocorticoïdes (Creel, 2001; Kotrschal et al., 1998). Dans des conditions naturelles en revanche, une seule étude menée sur une espèce sociale a montré que le niveau basal en glucocorticoïdes était plus élevé chez les individus subordonnés (Sapolsky, 1983), alors que cinq autres, regroupant plusieurs taxons, ont démontré un niveau supérieur chez les individus dominants (Arnold and Dittami, 1997; Cavigelli, 1999; Creel et al., 1997, 1996; Schoech et al., 1991). Ainsi, selon la littérature, même s'il n'existe pas de consensus sur la question (Sapolsky, 2005), une sécrétion élevée en glucocorticoïdes est plus généralement observée chez les dominants que chez les individus subordonnés, en particulier pour les espèces vivant dans des groupes sociaux stables (Sands and Creel, 2004). Selon certains auteurs, le niveau élevé des glucocorticoïdes chez les dominants ne serait pas directement dû au statut hiérarchique, mais aux comportements agonistiques exprimés par



l'individu et lui permettant d'accéder et de maintenir une telle position (de Villiers et al., 1997; Sapolsky, 1992).

Un nombre croissant d'études tente d'expliquer le phénomène du leadership en s'intéressant aux caractéristiques individuelles (*e.g.* âge, sexe, statut physiologique, tempérament...) et aux relations sociales qu'entretiennent les individus entre eux (*e.g.* dominance, centralité sociale, liens de parenté...). Cependant, la majorité de ces études ne se concentre que sur l'interaction entre 2 ou 3 facteurs seulement (souvent l'âge et la dominance ou la dominance et le sexe). Nos travaux ont donc pour objectif de faire le lien entre le leadership, l'âge, la dominance, la centralité sociale, les besoins nutritionnels (via l'étude de la qualité du régime alimentaire) et le niveau basal de stress des individus. En particulier, notre étude permettra de mettre en exergue les interactions entre l'ensemble de ces facteurs et d'élargir ainsi les connaissances déjà acquises sur les déplacements de groupe chez les mammifères.

C'est dans ce contexte que l'étude de l'influence du statut physiologique sur le leadership a démarré à la fin de l'année 2016 sur le troupeau de Kraansvlak (Pays-Bas). Deux paramètres fécaux ont particulièrement retenu notre attention : la concentration en métabolites des glucocorticoïdes (FGM) et la teneur en azote (N). Ces deux paramètres peuvent en effet être utilisés comme proxys successivement pour le niveau de stress de l'animal (Chinnadurai et al., 2009; Möstl and Palme, 2002) et la qualité de son régime alimentaire (Greenhalgh and Corbett, 1960; Holecheck et al., 1982; Lancaster, 1949). L'intérêt ici était d'avoir accès à ces informations par l'utilisation d'une technique non invasive qu'est la collecte d'échantillons de fèces. En particulier, nous souhaitons comparer le taux en FGM et celui en N entre les individus occupant préférentiellement le rôle de leader et ceux ayant plutôt un comportement de suiveur, en sachant que notre groupe est resté stable tout au long de nos observations (*i.e.* en termes de composition et de hiérarchie).

Ainsi, sur la base des observations comportementales effectuées sur le terrain en 2016 et de la littérature sur le sujet, nous avons émis deux hypothèses principales quant aux résultats attendus : **(1)** les plus vieilles femelles du troupeau, *i.e.* les leaders préférentiels, étant les plus dominantes et ayant chacune un veau à charge, nous nous attendons à avoir, pour ces individus, des besoins nutritionnels plus importants à combler, se traduisant notamment par un taux moyen plus élevés de FGM et de N dans leurs fèces comparativement aux autres femelles du groupe et **(2)** les veaux, en raison de l'apport nutritionnel double, *i.e.* obtenu via

l'allaitement et le pâturage, auraient un taux moyen de N plus élevé que celui de leurs mères et de leurs autres congénères ; cette différence tendrait néanmoins à s'atténuer à l'approche du sevrage, les petits broutant de façon croissante dans les mêmes aires que leurs mères (Post et al., 2001).

Méthodes

Prélèvement des échantillons

Les échantillons de fèces ont été prélevés au cours des observations effectuées sur le troupeau de Kraansvlak entre Avril et Juin 2016. Pour cela, des tubes Eppendorf stériles de 5 ml ont été utilisés, ainsi que des spatules de prélèvement à usage unique. Les membres du troupeau étant identifiables de façon individuelle, 1 échantillon par jour (au plus) et par individu a été prélevé. Les tubes ainsi remplis ont été identifiés, datés puis immédiatement stockés dans une glacière (contenant un pain de glace) pour une durée de 3 h maximum, le temps de rentrer à la base pour y être conservés à -20°C (jusqu'aux analyses en laboratoire). Au moment du prélèvement, nous avons noté les conditions environnementales (température ambiante, ensoleillement, présence ou non de vent) et le temps écoulé entre la défécation et l'échantillonnage afin de déterminer si les fluctuations des conditions environnementales et les contraintes de terrain auraient eu un effet significatif sur les concentrations des deux paramètres. Ainsi, pour éviter les biais ultérieurs dans l'interprétation des mesures, seules les fèces fraîches, *i.e.* datant de quelques heures (maximum) après la défécation, ont été prélevées. De plus, afin d'éviter toute contamination et détérioration, les prélèvements n'ont pas été effectués lors des jours de pluie, ni lorsque la défécation avait lieu dans l'eau ou lorsque les individus avaient la diarrhée. Enfin, seules les fèces suffisamment isolées les unes des autres et identifiées de façon sûre ont été sélectionnées. Un total de 199 échantillons fécaux a ainsi été obtenu dont une partie a été sélectionnée pour les analyses du taux de FGM, tandis que l'autre partie a été choisie pour les analyses du taux de N (Tableau 1). Le choix des échantillons a été effectué de manière à avoir une quantité équivalente d'échantillons par individu pour les deux analyses, tout en s'assurant d'avoir, pour chaque analyse, des dates de prélèvement pour chaque animal recouvrant toute la période d'étude.

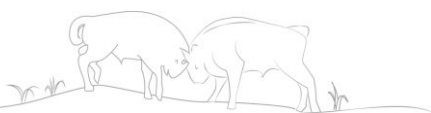


Tableau 1. Nombre d'échantillons fécaux utilisés pour la réalisation des analyses des taux de FGM et de N, en fonction de l'identité (ID) des individus.

ID	Nb de tubes pour analyses FGM	Nb de tubes pour analyses N	TOT
Fr	7	7	14
In	7	7	14
Kg	8	7	15
Kr	8	7	15
Kt	8	8	16
Ko	7	7	14
Ky	9	8	17
Mo	7	7	14
Nj	7	6	13
Nl	6	6	12
Nm	7	6	13
Nr	7	6	13
Nt	7	7	14
Wi	8	7	15
TOT			199

Analyses en laboratoire

En collaboration avec le Professeur Rupert PALME, l'analyse du taux des FGM a été réalisée par l'Unité de Physiologie, de Physiopathologie et d'Endocrinologie expérimentale de l'Université de Vienne (Autriche). Le protocole décrit dans Palme et al. (2013) et Möstl et al. (2002) a été utilisé pour l'extraction et la mesure des FGM via la technique EIA (Enzyme Immonoassays).

Afin d'avoir accès aux différences potentielles dans la qualité du régime alimentaire entre les individus leaders et suiveurs, l'analyse de la teneur en N des échantillons a débuté en Juin 2017 au sein de notre département de recherche (Jean-Patrice Robin, IPHC-DEPE). Le dosage de l'azote dans les fèces a été réalisé selon la méthode de Kjeldahl décrite dans Concon et Soltess (1973) et Campbell et Leatherland (1980). Cependant, l'utilisation de la teneur en N des échantillons de fèces comme proxy de la qualité du régime alimentaire a été largement critiquée ces dernières années, en particulier en raison de l'influence de plusieurs paramètres sur le rendement d'absorption de l'azote tels que la saison, les différences interspécifiques et interindividuelles dans processus de digestion, ou encore les composés végétaux secondaires comme les tanins (Hobbs, 1987; Leslie et al., 2008; Robbins et al., 1987). Ainsi, afin de pouvoir

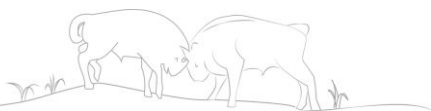
utiliser ce paramètre comme mesure relative du statut nutritionnel des bisons, plusieurs conditions ont été vérifiées :

- (i) Les prélèvements ont eu lieu entre début Avril et fin Juin 2016, soit au printemps. Cela permet de limiter l'effet du changement de saison sur la teneur en N des échantillons.
- (ii) Les mesures ont été effectuées au sein d'un même troupeau pour lequel nous estimons, au vu de sa composition et de son sexe ratio (exclusivement des femelles et leurs petits), avoir peu de différences interindividuelles en termes de digestion et d'assimilation (Post et al., 2001).
- (iii) Le bison d'Europe, même si majoritairement décrit comme un animal forestier, consomment surtout des plantes présentes dans les sous-bois, les clairières et les prairies (Kraśńska and Kraśński, 2013). Ce sont donc majoritairement des plantes herbacées (65 à 90% du régime alimentaire), complétées à l'occasion par des pousses d'arbustes et par des écorces (Borowski and Kossak, 1972; Kraśńska and Kraśński, 2013). Leur régime alimentaire est, de fait, pauvre en tanins (Barroso et al., 2001; Mooring et al., 2005).

Analyses statistiques

Bien que le jeu de données ne soit pas complet, nous avons envisagé plusieurs modèles statistiques pour répondre à nos hypothèses. Dans un premier temps, nous voulons nous assurer que les conditions environnementales et les contraintes de terrain n'aient pas impacté de façon significative les taux de FGM et de N. Pour cela, deux GLMMs (Generalized Linear Mixed Models) seront réalisés avec pour variables explicatives la teneur en FGM d'une part, et celle en N d'autre part. L'identité des individus sera prise en compte comme facteur aléatoire et la température ambiante au moment du prélèvement, l'ensoleillement, la présence ou non de vent ainsi que le temps écoulé entre la défécation et le prélèvement seront utilisés comme facteurs fixes.

Par la suite, afin de mettre en évidence une éventuelle différence entre les leaders et les suiveurs en termes de niveau basal de stress et de qualité du régime alimentaire, un autre GLMM sera effectué. Il cherchera à expliquer le nombre d'initiations (variable explicative) en fonction de l'âge, du rang de dominance, de la centralité sociale et de la teneur en FGM et N



(facteurs fixes) ; les interactions entre ces différents facteurs seront également testées. Là encore, l'identité de l'individu sera implémentée au model en tant que facteur aléatoire.

Perspectives

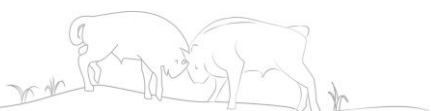
L'analyse statistique des concentrations en FGM obtenues au laboratoire de Vienne est actuellement en cours. Quant aux analyses relatives à la qualité du régime alimentaire, les mesures en laboratoire (IPHC-DEPE) débuteront d'ici à la fin de l'année 2017. Les résultats obtenus pour ce projet devraient ainsi donner lieu à un papier dans le courant de l'année 2018.

Références

- Abbott, D.H., Keverne, E.B., Bercovitch, F.B., Shively, C.A., Mendoza, S.P., Saltzman, W., Snowdon, C.T., Ziegler, T.E., Banjevic, M., Garland Jr., T., Sapolsky, R.M., 2003. Are subordinates always stressed? a comparative analysis of rank differences in cortisol levels among primates. *Horm. Behav.* 43, 67–82. doi:10.1016/S0018-506X(02)00037-5
- Arnold, W., Dittami, J., 1997. Reproductive suppression in male alpine marmots. *Anim. Behav.* 53, 53–66.
- Barrette, C., Vandal, D., 1986. Social rank, dominance, antler size, and access to food in snow-bound wild woodland caribou. *Behaviour* 97, 118–145.
- Barrette, M.-F., Monfort, S.L., Festa-Bianchet, M., Clutton-Brock, T.H., Russell, A.F., 2012. Reproductive rate, not dominance status, affects fecal glucocorticoid levels in breeding female meerkats. *Horm. Behav.* 61, 463–471.
- Barroso, F.G., Martínez, T.F., Paz, T., Parra, A., Alarcón, F.J., 2001. Tannin content of grazing plants of southern Spanish arid lands. *J. Arid Environ.* 49, 301–314.
- Berger, J., 1977. Organizational systems and dominance in feral horses in the Grand Canyon. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 2, 131–146. doi:10.1007/BF00361898
- Borowski, S., Kossak, S., 1972. The natural food preferences of the European bison in seasons free of snow cover. *Acta Theriol. (Warsz.)* 18, 151–169.
- Campbell, R.R., Leatherland, J.F., 1980. Estimating Body Protein and Fat from Water Content in Lesser Snow Geese. *J. Wildl. Manag.* 44, 438–446. doi:10.2307/3807975

Annexe 1

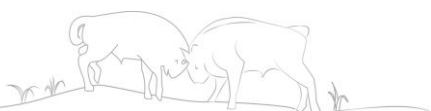
- Cavigelli, S.A., 1999. Behavioural patterns associated with faecal cortisol levels in free-ranging female ring-tailed lemurs, *Lemur catta*. *Anim. Behav.* 57, 935–944.
- Chinnadurai, S.K., Millsaugh, J.J., Matthews, W.S., Canter, K., Slotow, R., Washburn, B.E., Woods, R.J., 2009. Validation of fecal glucocorticoid metabolite assays for South African herbivores. *J. Wildl. Manag.* 73, 1014–1020.
- Concon, J.M., Soltess, D., 1973. Rapid micro Kjeldahl digestion of cereal grains and other biological materials. *Anal. Biochem.* 53, 35–41. doi:10.1016/0003-2697(73)90405-3
- Conradt, L., Krause, J., Couzin, I.D., Roper, T.J., 2009. “Leading according to need” in self-organizing groups. *Am. Nat.* 173, 304–312.
- Creel, S., 2001. Social dominance and stress hormones. *Trends Ecol. Evol.* 16, 491–497.
- Creel, S., Creel, N.M., Mills, M.G., Monfort, S.L., 1997. Rank and reproduction in cooperatively breeding African wild dogs: behavioral and endocrine correlates. *Behav. Ecol.* 8, 298–306.
- Creel, S., Creel, N.M., Monfort, S.L., 1996. Social stress and dominance. *Nature* 379, 212.
- de Villiers, M.S., van Jaarsveld, A.S., Meltzer, D.G., Richardson, P.R.K., 1997. Social dynamics and the cortisol response to immobilization stress of the African wild dog, *Lycaon pictus*. *Horm. Behav.* 31, 3–14.
- Engh, A.L., Beehner, J.C., Bergman, T.J., Whitten, P.L., Hoffmeier, R.R., Seyfarth, R.M., Cheney, D.L., 2006. Female hierarchy instability, male immigration and infanticide increase glucocorticoid levels in female chacma baboons. *Anim. Behav.* 71, 1227–1237.
- Feist, J.D., McCullough, D.R., 1976. Behavior patterns and communication in feral horses. *Z. Für Tierpsychol.* 41, 337–371. doi:10.1111/j.1439-0310.1976.tb00947.x
- Fischhoff, I.R., Sundaresan, S.R., Cordingley, J., Larkin, H.M., Sellier, M.-J., Rubenstein, D.I., 2007. Social relationships and reproductive state influence leadership roles in movements of plains zebra, *Equus burchellii*. *Anim. Behav.* 73, 825–831. doi:10.1016/j.anbehav.2006.10.012
- Goymann, W., East, M.L., Wachter, B., Höner, O.P., Möstl, E., Van’t Holf, T.J., Hofer, H., 2001. Social, state-dependent and environmental modulation of faecal corticosteroid levels in free-ranging female spotted hyenas. *Proc. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* 268, 2453–2459.
- Greenhalgh, J.F.D., Corbett, J.L., 1960. The indirect estimation of the digestibility of pasture herbage I. Nitrogen and chromogen as faecal index substances. *J. Agric. Sci.* 55, 371–376.



- Hobbs, N.T., 1987. Fecal indices to dietary quality: a critique. *J. Wildl. Manag.* 317–320.
- Holecheck, J.L., Vavra, M., Pieper, R.D., 1982. Methods for Determining the Nutritive Quality of Range Ruminant Diets: a Review. *J. Anim. Sci.* 54, 363–376. doi:10.2527/jas1982.542363x
- Kotrschal, K., Hirschenhauser, K., Möstl, E., 1998. The relationship between social stress and dominance is seasonal in greylag geese. *Anim. Behav.* 55, 171–176.
- Krasińska, M., Krasiński, Z.A., 2013. *European Bison: The Nature Monograph*. Springer Science & Business Media.
- Lancaster, R.J., 1949. Estimation of digestibility of grazed pasture from faeces nitrogen. *Nature* 163, 330–331.
- Leslie, D.M., Bowyer, R.T., Jenks, J.A., 2008. Facts From Feces: Nitrogen Still Measures Up as a Nutritional Index for Mammalian Herbivores. *J. Wildl. Manag.* 72, 1420–1433. doi:10.2193/2007-404
- McLeod, P.J., Moger, W.H., Ryon, J., Gadbois, S., Fentress, J.C., 1996. The relation between urinary cortisol levels and social behaviour in captive timber wolves. *Can. J. Zool.* 74, 209–216.
- Mooring, M.S., Patton, M.L., Lance, V.A., Hall, B.M., Schaad, E.W., Fetter, G.A., Fortin, S.S., McPeak, K.M., 2006. Glucocorticoids of bison bulls in relation to social status. *Horm. Behav.* 49, 369–375.
- Mooring, M.S., Reisig, D.D., Osborne, E.R., Kanallakan, A.L., Hall, B.M., Schaad, E.W., Wiseman, D.S., Huber, R.R., 2005. Sexual segregation in bison: a test of multiple hypotheses. *Behaviour* 142, 897–927.
- Möstl, E., Maggs, J.L., Schrötter, G., Besenfelder, U., Palme, R., 2002. Measurement of cortisol metabolites in faeces of ruminants. *Vet. Res. Commun.* 26, 127–139.
- Möstl, E., Palme, R., 2002. Hormones as indicators of stress. *Domest. Anim. Endocrinol.* 23, 67–74.
- Palme, R., Touma, C., Arias, N., Dominchin, M.F., Lepschy, M., 2013. Steroid extraction: get the best out of faecal samples. *Wien Tierarztl Monatschr* 100, 238–46.
- Petit, O., Bon, R., 2010. Decision-making processes: The case of collective movements. *Behav. Processes* 84, 635–647. doi:10.1016/j.beproc.2010.04.009
- Post, D.M., Armbrust, T.S., Horne, E.A., Goheen, J.R., 2001. Sexual segregation results in differences in content and quality of bison (*Bos bison*) diets. *J. Mammal.* 82, 407–413.

Annexe 1

- Rands, S.A., Cowlshaw, G., Pettifor, R.A., Rowcliffe, M.J., Johnstone, R.A., 2008. The emergence of leaders and followers in foraging pairs when the qualities of individuals differ. *BMC Evol. Biol.* 8, 51. doi:10.1186/1471-2148-8-51
- Rands, S.A., Cowlshaw, G., Pettifor, R.A., Rowcliffe, M.J., Johnstone, R.A., 2003. Spontaneous emergence of leaders and followers in foraging pairs. *Nature* 423, 432–434. doi:10.1038/nature01630
- Robbins, C.T., Hanley, T.A., Hagerman, A.E., Hjeljord, O., Baker, D.L., Schwartz, C.C., Mautz, W.W., 1987. Role of tannins in defending plants against ruminants: reduction in protein availability. *Ecology* 68, 98–107.
- Sands, J., Creel, S., 2004. Social dominance, aggression and faecal glucocorticoid levels in a wild population of wolves, *Canis lupus*. *Anim. Behav.* 67, 387–396.
- Sapolsky, R.M., 2005. The influence of social hierarchy on primate health. *Science* 308, 648–652.
- Sapolsky, R.M., 1992. Cortisol concentrations and the social significance of rank instability among wild baboons. *Psychoneuroendocrinology* 17, 701–709.
- Sapolsky, R.M., 1983. Endocrine aspects of social instability in the olive baboon (*Papio anubis*). *Am. J. Primatol.* 5, 365–379.
- Schoech, S.J., Mumme, R.L., Moore, M.C., 1991. Reproductive endocrinology and mechanisms of breeding inhibition in cooperatively breeding Florida scrub jays (*Aphelocoma c. coerulescens*). *Condor* 354–364.
- Sueur, C., 2012. Viability of decision-making systems in human and animal groups. *J. Theor. Biol.* 306, 93–103. doi:10.1016/j.jtbi.2012.04.020
- Sueur, C., MacIntosh, A.J.J., Jacobs, A.T., Watanabe, K., Petit, O., 2012. Predicting leadership using nutrient requirements and dominance rank of group members. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 67, 457–470. doi:10.1007/s00265-012-1466-5
- Wolter, R., Pantel, N., Stefanski, V., Möstl, E., Krueger, K., 2014. The role of an alpha animal in changing environmental conditions. *Physiol. Behav.* 133, 236–243. doi:10.1016/j.physbeh.2014.05.025
- York, C.A., Schulte, B.A., 2014. The relationship of dominance, reproductive state and stress in female horses (*Equus caballus*). *Behav. Processes* 107, 15–21.



Follow the Boss: how leadership could be used to contain domestic and wild ungulate herds?

In prep

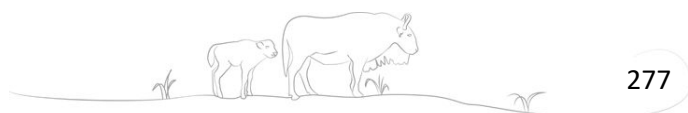
Amandine Ramos¹, Christophe A.H. Bousquet², Cédric Sueur¹

¹ Université de Strasbourg, CNRS, IPHC UMR 7178, F-67000, Strasbourg, France

² Université de Toulouse 2, CNRS, UMR5 263, CLLE-LTC, F-31058, Toulouse, France

Abstract – In increasingly anthropized ecosystems, understanding animal behaviour, especially movement patterns of domestic and wild species, is essential for management and conservation. More specifically, studying group decision-making process and leadership phenomenon could allow to plan land use to improve cohabitation between human populations and wildlife. The ungulates are particularly concerned by this challenge. Indeed, domestic and wild herds face many problems in our modern society where available territories for grazing or reintroduction become rare. To avoid damages on agricultural and private lands, most of these herbivores are mustered by herders, or contained in enclosed areas. Despite the efficiency of this conventional management method, fences remain costly and restrictive and contribute to the loss of genetic diversity through isolation of animal populations. A new system of herd management will be to dispense with conventional fences to install virtual ones. This innovative method consists of GPS system with a warning and punisher device attached to the animal that triggers when approaching the virtual limits of allocated territory. To be interesting, the most consistent way to control a group using virtual fences should be to fit the device on well-identified leaders. In ungulates, old and dominant females are generally more prone to lead collective movements and be followed because of their greater knowledge of the surrounding environment, their highest physiological needs during calving and their numerous social relationships in the group (Fischhoff et al., 2007; McComb et al., 2011). These individual characteristics make them key individuals in group organization and thus can be used to develop virtual fence system a new herd management strategy.

Keywords: ungulates, herd, collective movements, leadership, management, virtual fences



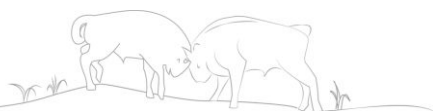
1. Introduction

The study of animal behaviour is an essential research area for domestic species management and wildlife conservation (Andersson, 1984; Sutherland, 1998). More specifically, understanding group decision-making processes and how leadership emerges are key tools enabling to predict how social animals take decisions, move collectively and use their territories (Ramos et al., 2015). Indeed, in agricultural landscapes or in protected areas, human beings have to monitor and manage movements of some animal groups, especially ungulates, in order to easily access them, to prevent them from being predated, to limit their impact on the surrounding vegetation (Sorensen et al., 2015) or to warn neighbouring human communities (Coltrane and Sinnott, 2015). The sociality of domesticated species also facilitates the maintenance of herd cohesion, making it easier to find the groups in pastureland and coordinate movements such as transhumance (Butt et al., 2009). However, when free-ranging or wild groups approach human-dominated areas, animals can be responsible of crop raiding and property land damages (Osborn and Parker, 2003; Treves et al., 2006), but also be dangerous for the physical integrity of people, for instance via for vehicle collisions (Seiler, 2004). In this context, studies about social behaviour, group movements and space use of ungulates are particularly relevant to ensure a better coexistence between farmers, nature users and wildlife.

In this review, we will first recall the relative costs and benefits of group-living, as well as the concepts used in group decision making research, with a special emphasis on ungulate herds. In a second and third part, we will clarify the various processes underlying collective movements and we will specify how the understanding of leadership can be useful to the management of wild and domesticated ungulate herds. Finally, we will outline future avenues of research that will enable to reduce human-wildlife conflicts.

1.1. The adaptive value of group living

Group living has many advantages (Krause and Ruxton, 2002; Sansom et al., 2008) such as protection against predators through collective vigilance or dilution effect (Fortin and Fortin, 2009; Pays et al., 2012), exchange of information about location and quality of resources (Couzin and Krause, 2003; Danchin et al., 2004) or a greater success during hunting party (Macdonald 1983). Despite this, living with congeners implies inconveniences including a stronger competition for sexual partners and food resources (Boyko et al., 2004; Jakob, 2004),



a higher risk of pathogens' transmission (Thompson and Lendrem, 1985) and an increased risk of aggression by conspecifics (Hoogland, 1979). Group living thus requires compromises and choices between alternatives, for instance between staying with congeners in order to take advantage of sociality or leaving the group to meet its own needs (Conradt and Roper, 2005; King and Cowlshaw, 2009; Sueur et al., 2012). This latter option results in group fission, particularly when conflicts of interest between individuals are high (Conradt and Roper, 2005; Ruckstuhl, 2007; Sueur et al., 2011). However, the fission phenomenon is not always deleterious for the group because it allows to decrease intra-group competition. It can thus be seen as an adaptive mechanism enabling to temporally resolve conflicts of interest between individuals (Kerth, 2010; Lehmann et al., 2007). Living in a group is ultimately an endless balance between the benefits and the costs to be with congeners (Coltrane and Sinnott, 2015).

Consensus and conflicts of interest are particularly numerous during group movements, rendering them favorite subjects to understand collective decision-making (Conradt and Roper, 2005). Indeed, during group movements, conflicts of interest can emerge about the choice of departure moment or direction, individuals not having the same motivation and the same needs at the time of leaving (Bousquet and Manser, 2011; Jacobs, 2010; Sueur et al., 2011). To maintain group cohesion, group members must therefore communicate and reach a consensus (Conradt and Roper, 2009, 2005).

1.2. Leadership, initiation, movement, what are we talking about?

A collective movement is described as the decision of many coordinated individuals to move synchronously in the same direction (Petit and Bon, 2010). More generally, a collective movement is constituted of several phases: the pre-departure period, the initiation, the joining and the progression of the group (King and Sueur, 2011; Petit and Bon, 2010). For other authors, it is the result of an initiation by one or more individuals which may be reinforced by a recruitment mechanism (Scott, 1956).

When the departure is initiated by one specific individual who decides for the whole group, the consensus is *unshared* and the initiator is considered as a leader (Bourjade and Sueur, 2010; Leca et al., 2003; Sueur, 2012). This so-called "individual leadership" is not very common in the animal kingdom (Lusseau and Conradt, 2009). The consensus is, indeed, generally shared between group members and several individuals can initiate a movement and lead



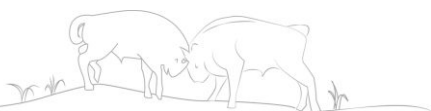
their congeners (Conradt and Roper, 2005; Sueur, 2012). This distributed leadership is observed in many taxa, from birds (Allee et al., 1947; Ramseyer et al., 2009c) to fishes (Krause et al., 2000; Levin, 1996) passing through primates (Sueur and Petit, 2008a, 2008b) and ungulates (Bourjade et al., 2009; Dumont et al., 2005; Ramos et al., 2015).

Most, if not all, ungulates are herbivorous. They therefore forage in patchy environments of non-mobile food items of variable nutritive quality (Senft et al., 1987). Usually, these patches are rather widely distributed and allow several individuals to feed at the same time without competition. Thus, many ungulates live in groups, particularly when they are grazers, when they live in open habitats and when they face high predation pressure (Focardi and Paveri-Fontana, 1992). To meet their all needs, they need to move from one patch to another while maintaining group cohesion to keep the advantage of number: coordination and synchronization will be the key elements of a successful collective movement.

In this mammal order, as for many others, the propensity to initiate group movements can depend on several individual characteristics such as age (McComb et al., 2011, 2001), sexe (Bourjade and Sueur, 2010; Ihl and Bowyer, 2011), dominance hierarchy (Krueger et al., 2014; Squires and Daws, 1975), reproductive status (Fischhoff et al., 2007) or even personality (Briard et al., 2015). It can also depends on social relationships between group members (Ramseyer et al., 2009b). Social preferences for related and affiliated individuals can especially have a profound impact on group organization during movements in terms of follow-up success (Sueur and Petit, 2008a).

1.3. State of knowledge

Many studies concern collective movements but few focus on individual and social mechanisms involved in the decision-making process. This is the case of ungulates for which the past studies rarely took into account the intrinsic characteristics of individuals and the importance of social bonds in collective decisions because, for long, it was thought that ungulates were unable to recognize each other or to develop specific social relationships. However, in most ungulates species, preferential associations between group members are observed (Berry and Bercovitch, 2015; Green et al., 1989; Reinhardt, 1983) leading to the conclusion that all individuals are not equivalent and that collective decision-making processes result in more complex interaction rules than expected.



These specific associations between group members often occur between individuals of the same sex or age category (Bon and Campan, 1996; Ruckstuhl, 2007; Ruckstuhl and Neuhaus, 2000). The phenomenon has been coined “sexual segregation” and can be explain by several hypotheses (Main et al., 1996). In most ungulates species, males are larger than females resulting in different energy requirements, food selection, predator avoidance strategies or activity budgets (Ruckstuhl, 2007; Ruckstuhl and Neuhaus, 2000). Because of these incompatibilities, males and females of dimorphic wild species often live in segregated groups, except during the breeding season where the energetic imbalance between sexes is reduced due to calving (Ruckstuhl and Neuhaus, 2000). Segregation according to reproductive status may also occur, as females with young are more exposed to predators and have a higher energetic demand than non-pregnant females (Neuhaus and Ruckstuhl, 2002; Ruckstuhl, 2007). All these inter-individual differences, combined with kinship and affiliations existing within a group, imply that some individuals are more likely to initiate movements and be followed by their congeners. Understanding what is the typical profile of a good leader, through the identification of its characteristics, and the role of social relationships in this process is therefore essential, especially in herd management (Anderson, 2007; Butler et al., 2006). Most works in ungulates were conducted on domestic species (Pillot et al., 2010; Šárová et al., 2007) or in groups often artificially constituted (Della-Rossa et al., 2013; Ramseyer et al., 2009b). Thus, an effort must be made to study savage groups with natural composition in order to highlight or not a common pattern of leadership process in ungulates and, more largely, in mammals.

1.4. Studying leadership for a better management of wild and domesticated ungulate populations

At present, domestic and wild herds of herbivores face many problems in our modern ecosystems where available territories for grazing or reintroduction become rare. To avoid conflicts with human populations, especially damages on agricultural and private lands, most of these herbivores are mustered by herders, or contained in enclosed areas (Bishop-Hurley et al., 2007; Butler et al., 2006). These last conventional methods are effective solutions since they represent physical constraints, but they remain costly in manual labor, installation and maintenance (Butler et al., 2006; Jouven et al., 2010). By their static nature, fences can't be reconfigured easily to adapt and optimise the available areas with the nutritional needs of

livestock (Anderson, 2007, 2001; Butler et al., 2006; Rose, 1991). Moreover, they are not selective: they not only prevent the target species from crossing, but they also constitute an obstacle for all other wild species (Jouven et al., 2010). Thus, they contribute to the isolation of animal populations and all its ensuing problems, such as loss of genetic diversity (Hayward and Kerley, 2009).

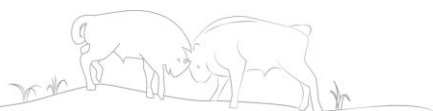
A new way of rethinking herd management is to dispense with traditional fences by developing virtual ones. This attractive tool consists of a GPS system with a warning and punisher device attached to the animal that triggers when approaching the limits of allocated territory (Anderson, 2007; Jouven et al., 2010; Quigley et al., 1990). More particular, when the fitted animals approach the limit of their authorized areas, the system is activated and delivers a negative stimulus to generate a behavioural response, namely the going back (Anderson, 2007; Quigley et al., 1990). The actual cues which are much tested consist of a warning sound emission, followed by an electric shock (Butler et al., 2006; Fay et al., 1989; Quigley et al., 1990). Thus, to be effective, the fitted animals have to learn to associate the warning stimulus with the subsequent electrical shock in order to be controlled just with the warning signals in the long term (Bishop-Hurley et al., 2007; Butler et al., 2006; Jouven et al., 2010). The cues must be enough aversive for the animals and be immediately stopped when the expected behaviour occurs (Anderson, 2001).

Importantly, the most consistent way to control a group using virtual fences should be to fit the GPS collars on well-identified leaders (Anderson, 2007). Thus, the analysis of leadership processes is useful both in pastoral and wild environments to control herds' movements.

2. Processes underlying collective movements in ungulates

2.1. Pre-departure period: when and where are we going?

Moving together is not an easy task, especially in large groups. A decision must be made as to the time of departure and destination, but all individuals may not be ready to leave at the same time and mutually exclusive choices about direction can emerge (Bourjade and Sueur, 2010; Conradt and List, 2009; Petit and Bon, 2010). To preserve social cohesion and avoid conflicts of interest, it is thus necessary to make compromises and reach a consensus (Conradt and Roper, 2010, 2005; Sumpter and Pratt, 2009). To this end, individuals in some species express typical behaviours even before the departure (Petit and Bon, 2010; Prins, 1996; Ramseyer et al., 2009a). Through these behaviours, group members seem to show their



motivation to move (Bourjade et al., 2009; Petit and Bon, 2010; Ramseyer et al., 2009a) and can then render the time of departure more predictable (Bourjade and Sueur, 2010). These pre-departure behaviours, called either “notifying behaviours” or “preliminary behaviours” have been observed in several ungulate species (Table 1).

In African buffalos (*Syncerus caffer*), just before a collective movement, Prins (1996) has shown that cows stood-up and oriented their body in the direction of their choice, keeping their head more raised than during the rest period. The final decision about the direction of departure took into account the voters’ opinion (Prins, 1996). A similar process has been observed in European bison (*Bison bonasus*; Ramos et al., 2015), Przewalski horses [*Equus ferus przewalskii* (Bourjade et al., 2009; Bourjade and Sueur, 2010), domestic sheep and cattle (Ramseyer et al., 2009a, 2009d)]. This democratic process promotes the success of the followership (Petit and Bon, 2010; Ramseyer et al., 2009a, 2009d). For instance, in cattle and sheep, the number of followers is higher if the direction of group movement has been chosen by the largest number of individuals (Ramseyer et al., 2009a, 2009d). In European bison, the larger the number of individuals oriented in the direction before departure, the larger the number of participants is (Ramos et al., 2015). However, the existence of a pre-departure period can also slow down the process of following, as is the case in horses (Bourjade et al., 2009; Bourjade and Sueur, 2010). Indeed, if group members faced in different directions before the departure of the first horse, reaching a consensus while remaining cohesive can be more difficult (Bourjade et al., 2009; Bourjade and Sueur, 2010). In this context, while the group splits in some species (Conradt and Roper, 2010; Ruckstuhl, 2007), horses seem to resolve the motivational conflict by negotiating longer the direction in which they decide to move (Bourjade et al., 2009; Bourjade and Sueur, 2010).

Apart from voting processes, some species can display other notifying behaviours to indicate their motivation to move, as an increase in activity, a greater vigilance, or an increase in excretion behaviours (Petit and Bon, 2010). In a flock of domestic sheep, Ramseyer et al. (2009a) have shown that activity, especially the frequency of head movements and steps, increased 30 minutes before the departure. Similar results have been obtained in group departures of cattle (Ramseyer et al., 2009d). In Przewalski horses, individuals move away from the core of the group and thus express to their congeners their willingness to change location (Bourjade et al., 2009; Bourjade and Sueur, 2010). In feral horses and African

Table 1. Notifying behaviours during pre-departure period and characteristics influencing initiation of movements for several studied ungulates species. The cross symbol indicates what it is reported in the literature about the presence of pre-departure behaviours (increase of activity, increase of excretion or expression of voting behaviours) and the influence of individual characteristics (age, sex, dominance, physiological state and personality) on the propensity to initiate collective movements.

Family	Species	Pre-departure			Initiation					Article
		Activity	Excretion	Voting behaviours	Age	Sex	Dominance	Physiological state	Personality	
Equidae	<i>Equus caballus</i>	X	X	X			X	X	X	Tyler, 1972 Feist and McCullough, 1976 Berger, 1977 Krueger et al., 2014 Briard et al., 2015
	<i>Equus zebra zebra</i>						X			Klingel, 1968
	<i>Equus zebra hartmannae</i>						X			Klingel, 1968
	<i>Equus ferus przewalskii</i>			X	X			X		Bourjade et al., 2009 Bourjade & Sueur, 2010 Wolter et al., 2014
	<i>Equus burchellii</i>							X		Fischhoff et al., 2007

Table 1. (cont'd)

Family	Species	Pre-departure			Initiation					Article	
		Activity	Excretion	Voting behaviours	Age	Sex	Dominance	Physiological state	Personality		
Ovidae	<i>Ovis aries</i>	X		X	X		X			X	Rowell, 1991 Squires and Daws, 1975 Ramseyer et al., 2009a Sibbald et al., 2009 Michelena et al., 2010
Bovidae	<i>Syncerus caffer</i>		X	X		X					Prins, 1996
	<i>Bison bison</i>				X	X					McHugh, 1958
	<i>Bison bonasus</i>			X	X	X					Ramos et al., 2015
	<i>Bos indicus</i>					X					Reinhardt, 1983
	<i>Bos taurus</i>	X		X				X			Beilharz and Mylrea, 1963 Dumont et al., 2005 Ramseyer et al., 2009d
Caprinae	<i>Ovibos moschatus</i>				X	X					Ihl and Bowyer, 2011
Giraffidae	<i>Giraffa camelopardalis thornicrofti</i>				X	X					Berry and Bercovitch, 2015
Elephantidae	<i>Loxodonta africana</i>				X	X		X			McComb et al., 2001 McComb et al., 2011

buffalos, animals tend to urinate and defecate more and more often before the triggering of the new movement (Feist and McCullough, 1976; Prins, 1996). Taking into account the behaviours of congeners and modulating its own behaviour before moving may be decisive for the success of a collective movement. Communication, through the information exchanged during the pre-departure period, is thus at the core of social cohesion when the group gets under way (Petit and Bon, 2010).

2.2. Profiling the serial leader

The term “leader” often designates an individual who decides for all other and who has some abilities to federate (Petit and Bon, 2010). In the context of collective movements, leadership is the probability with which an individual provokes, by its own movement, the movement of others (Dumont et al., 2005; Kummer, 1967; Lamprecht, 1992). However, the decision to move is rarely the result of one despotic individual (Lusseau and Conradt, 2009). The consensus is indeed generally shared (Conradt and Roper, 2005) and the initiation can be triggered by several individuals (Bourjade and Sueur, 2010; Ramos et al., 2016; Ramseyer et al., 2009b). Despite this, some individuals are characterized by an higher propensity to initiate movements and to be followed due to their specific behaviours or characteristics (King et al., 2009; Rands et al., 2008). The leaders are especially presumed to have a specific social role, *i.e.* social leadership, influencing their peers by their age, sex or even their dominance rank (Petit and Bon, 2010; Pillot et al., 2010).

In some ungulate species (Table 1), adult females are those which initiate the most [*e.g.* Przewalski horses, (Bourjade et al., 2009; Bourjade and Sueur, 2010), muskoxen (*Ovibos moschatus*; Ihl and Bowyer, 2011), American bison (*Bison bison*; McHugh, 1958) and European one (*Bison bonasus*, Ramos et al., 2015)]. The common pattern often observed concerns old females as for Thornicroft’s giraffe (*Giraffa camelopardalis thornicrofti*) for which they occupied leadership position in 79% of cases (Berry and Bercovitch, 2015). In matrilineal societies of elephants, the oldest female, the matriarch, always takes the head of group movements (McComb et al., 2011, 2001). Rowell (1991) also observed in sheep that the oldest ewe led their flocks in 82% of observations. Old individuals are always described to have a greater knowledge and experience of the environment and they would therefore be more likely to evaluate the risks and make ecological relevant decisions for their group (McComb et



al., 2011, 2001; Wittemyer et al., 2005). An old age can thus be a prerequisite to be a good leader (Reinhardt, 1983).

Hierarchical status can also play an important role in leadership distribution and following success. In equids, preferential leaders are often the dominant individuals (Feist and McCullough, 1976; Krueger et al., 2014; Petit and Bon, 2010). In mountain and Hartmann zebras (*E. zebra zebra* and *Equus zebra hartmannae*), Klingel (1968) especially reported that the stallion, the most dominant individual, leded its group to water sites and that the dominant mare leded in turn when leaving water. Several studies also showed that the order of horses during the progression usually reflected the hierarchy of the group (Krueger et al., 2014; Tyler, 1972). In two domestic sheep breeds, there is a strong association between leadership and social rank, the most dominant individuals being placed at the front of the movement (Squires and Daws, 1975). However, the influence of dominance on the leadership process seems to not be observed for all ungulates species (Reinhardt, 1983; Stewart and Scott, 1947). Indeed, Beilharz & Mylrea (1963) noted that heifers of medium and low dominance ranks are placed before dominant individuals during successively free and forced movements. In goats, the fact that an animal is dominant in a particular context does not help make it a leader, no more than leadership ensures high dominance rank (Stewart and Scott, 1947). The authors of this last study think that leadership and dominance would be the result of two distinct learning processes (Stewart and Scott, 1947).

For an individual, initiating a group movement could have a physiological basis (Petit and Bon, 2010; Sueur et al., 2012). Indeed, animals are forced to move to meet their nutritional needs, but the inter-individual differences make some, particularly those which have the higher needs, more prone to move first to change location. The nutritional state as one of a main factor explaining leadership is supported by a model of Rands et al. (2008) who argued that an individual can be a leader without possessing any specific characteristic except its energetic reserves level. Moreover, according to these authors, even if leadership can emerge between identical individuals, a difference in metabolism between them makes this event even more likely (Rands et al., 2003; Rands et al., 2008). In plains zebras for example (*Equus burchellii*), lactating females more frequently trigger the movements of their harem, their water and protein needs being notably higher than those of their conspecifics (Fischhoff et al., 2007). According to the same study, harems containing lactating females were also more likely to lead herd's movements. By heading the group, lactating females are ensured to have a

priority access to water, essential element for milk production and foal survival (Fischhoff et al., 2007).

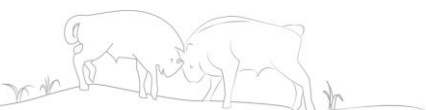
Basal stress level, measured by the circulating level of glucocorticoid hormones, can be another factor predicting leadership. In horses, the alpha stallion is usually placed at the rear of the group during collective movements (Feist and McCullough, 1976; Berger, 1977). However, a study on Przewalski horses showed that after an enlargement of the enclosure, only the alpha stallion had a higher glucocorticoid excretion and was, therefore, more frequently observed at the front during group movements (Wolter et al., 2014). Yet this specific position can also be due to personality differences, which can indeed influence how individuals affect conspecifics' behaviour as an initiator or a follower.

Briard et al. (2015) have shown in domestic horses that bold individuals initiated more than shy individuals and that they were placed preferentially at the front of the progression. The authors' hypothesis is that bolder animals are more explorative and less anxious than others and, therefore, cope better with the uncertainty of changing location. Their ability to initiate a collective movement could thus depend on their capacity to move away and be separated from their congeners (Briard et al., 2015).

In fact, a model by Conradt et al. (2009) showed that the most socially indifferent individual is more likely to be the initiator of group movements. The influence of personality was also observed for other ungulate species, such as sheep in which shy individuals remained close to their conspecifics when grazing in contrast with bold individuals that grazed further (Michelena et al., 2010; Sibbald et al., 2009).

2.3. The social network, a success factor for the leader?

Initiating a movement is one thing, but being followed is another one. Beside the influence of individual characteristics on the initiation phase and the following process, being a good leader seems to also be related to the social links one has with its congeners (Bode et al., 2011). Links can take many forms and the parental link is one of them. It is known to be very strong in ungulates, often extending in adulthood (Tulloch, 1868; Tyler, 1972; Le Pendu et al., 1995; Reinhardt, 1980). Thus, it is not surprising to observe adult individuals following and staying close to their mothers during collective movements as for muskoxen or zebu (Reinhardt and Reinhardt, 1981; Ihl and Bowyer, 2011). In equines, the females are especially observed to be followed by their foals of different years, ranged in order of their age: the



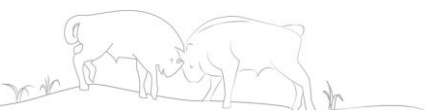
youngest is immediately placed behind and then the oldest offspring (Tyler, 1972; Klingel, 1977). Maternal bonds can thus explain in some cases why adult females have a better leadership success compared to the males, because they have automatic followers in their progeny (Green et al., 1989). Being placed to close relatives during collective movements is also described for giraffes for which adult females were observed following their oldest sibling (Berry and Bercovitch, 2015). Even more, kinship exerts an influence on herd composition, because giraffe herds often consist of matrilineal relatives (Berry and Bercovitch, 2015). The same is true for elephants (Archie et al., 2006), zebus (Reinhardt and Reinhardt, 1981) and water buffalos (*Bubalus bubalis*; Tulloch, 1868). In pigs, individuals that have the greater number of relatives are more prompt to be leaders than others in the group (Meese and Ewbank, 1973). Social preferences for related individuals thus seems to have a profound impact on group organization and following success, which is also true for affiliative bonds (Bode et al., 2010). Indeed, in many ungulates, individuals which are linked by friendly bonds will tend to follow each other during spontaneous group movements [e.g. cattle and sheep (Della-Rossa et al., 2013; Ramseyer et al., 2009b), horses (Wells and von Goldschmidt-Rothschild, 1979; Briard et al., 2015)]. Boissy and Dumont (2002) showed in ewe-lambs that individuals walked away from the group towards preferred food patches more easily when they were accompanied by familiar congeners. In a Y-maze test, Murray et al. (2013) showed that donkeys (*Equus asinus*) chose to go towards their preferential companion rather than a familiar or unfamiliar individual. In hippopotamus (*Hippopotamus amphibius*), females associate more with kin and most familiar congeners when they raft (Blowers et al., 2009). All these observations suggest that “friendship” preferences can have a profound impact on group organisation and collective movements (Bode et al., 2010, 2011). They especially seem to provide social support for individuals (Boissy and Dumont, 2002) and can confer several advantages such as cooperative defence of calves or resources, parenting assistance and a highest group social cohesion (Lazo, 1994; Archie et al., 2006).

Affinities can also be driven by similarities of age class, dominance rank or personality between individuals. Briard et al., (2015) have shown that horses with a similar hierarchical rank and boldness level tend to follow each other during the joining process. In matriarchal societies, as for a large part of ungulate species, males are more independent than females; contrary to young females which stay in the maternal group, they leave it shortly after the weaning to form small same-sex peer groups first and evolve solitary in adulthood (Appleby,

1983; Bon and Campan, 1996; Ruckstuhl and Neuhaus, 2000). These social tendencies and this greater independence of males could thus explain why they have fewer followers than females when they move away from mixed-sex groups, their bonds being weaker and restricted because of their early selective association preferences with each other (Ihl and Bowyer, 2011; Ramos et al., 2015). In contrast, by staying in their maternal group, young females have the opportunity to create more varied and strong relationships and thus become more prone to federate during collective movements (Box and Gibson, 1999).

3. The usefulness of leadership in herd management.

Managing animals remains a big challenge for humans, especially in our society in which the available territories are very rare because of an increase in intensive agriculture, the modernisation of railway and road networks, or even an exponential growth of cities. To avoid conflicts between ungulates and the other users of rangelands, domestic and wild herds are currently contained by herders or permanent fencing with all the problems this management mode raises (Bishop-Hurley et al., 2007). The recent technical advances promise interesting alternatives like the one of the virtual fence device (Anderson, 2007, 2001). Contrary to a visual and physical fence, the virtual fence being essentially sensorial, the animals have to associate the stimulus with the spatial restrictions (Butler et al., 2006). Tiedemann et al. (1999) observed in this sense that heifers learned the location of the exclusion area after only two trials. In another study, even if there are no obvious visual cues, the authors showed that cattle have developed spatial awareness after the third treatment (Bishop-Hurley et al., 2007). In ewes, Jouven et al. (2010) also showed that individuals can be trained to the virtual fence within a few hours. However, even if fitted animals seem to learn quickly the relationship between their movements and the following consequences, some of them may remain refractory and thus make the system ineffective (Fay et al., 1989). Indeed, some animals can remain motionless during the shock or try to pass in the exclusion areas despite it (Fay et al., 1989; Jouven et al., 2010; Quigley et al., 1990). In this context, it is not possible to exclude the risks of injuries or chronic stress (Anderson, 2001). The impermeability of the virtual fences can especially be questioned in case of an important disturbance such as a sudden noise or a predator attack (Jouven et al., 2010). Moreover, the absence of physical fences to contain the herd could facilitate livestock thefts (Jouven et al., 2010). Other limits may be raised, particularly concerning the training of animals to the fenceless device. Indeed, if the training



of domestic herds is conceivable, it seems much more difficult to implement it for wild ungulates species. In addition, we cannot determine for how long animals keep their learned response to the negative stimulus (Anderson, 2001; Quigley et al., 1990). Finally, virtual fences do not seem to be appropriate to control large groups of ungulates, because it is hardly possible to equip all individuals for obvious logistical and economic reasons (Jouven et al., 2010). Thus, the interest of leadership phenomenon studies takes a lot of sense here.

Every animal may not need to be equipped with a virtual fencing device to control the entire group, since ungulates species have generally a high herd instinct. Indeed, several studies confirm the importance of leaders' responses in the responses of the other group members such as that of Tiedemann et al. (1999). They have shown that, when the device of leaders became inactive, the leaders moved in the exclusion zone and were followed by other fitted individuals, which endured the audio-electrical shock to join them (Tiedemann et al., 1999). Fay et al. (1999) concluded that the training of the most dominant goats might permit herd containment with the minimum of equipped individuals. Through social facilitation, sheep can also be controlled by training only few individuals to avoid some areas (Lynch et al., 1992). It thus seems to be interesting to better understand leadership process in ungulates, more specifically identifying the profiles of individuals which are responsible for the outputs of territories, to use virtual fence as an innovative tool of management (Ramos et al., 2015). In this context, it would be not inconceivable to create territories in which domestic and wild herds would be contained only by natural obstacles or virtual fence systems. Such a project was tested in 2009 in Germany, more specifically in the Rothaargebirge region, on an European bison herd chosen to be reintroduced (Rewilding Europe, 2014; von Mirko and Lindner, 2008). Although bounded by an existing game fence to the South, in the North, bison migration was supposed to be prevented by a virtual fencing device consisting of buried induction loops and, on the other hand, of an audio warning system coupled with electric receptor collars carried by animals (Kleinlogel, 2009). Despite the encouraging results obtained, the lack of experience and knowledge about the device did not allow this method of management to prevail.

Nowadays, no domestic or wild herd is, to our knowledge, controlled by virtual fencing system. All studies are currently at the experimental stage and are conducted to improve and measure the feasibility of such management method. In addition, the study of leadership in relation with herd management is, for the moment, only in its infancy and should be more systematic.



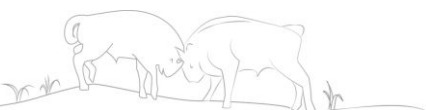
In this context, the comprehensive understanding of the decision-making processes in ungulates could allow to predict which individuals will become leaders in a given society (Table 1) and directly benefit to pastoral environment and wildlife conservation programs in terms of management (Ramos et al., 2015).

4. Conclusion and future research framework

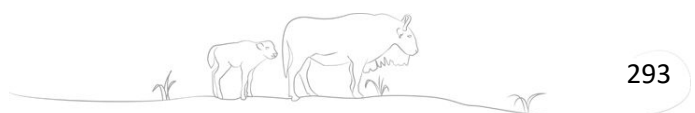
The interest of leadership phenomena and social network influence in animal species constantly increased in the recent years. This research subject is not only interesting from an evolutionary point of view, but also from a mechanistic one, for example to better understand how animals communicate and find consensus to live in groups. This challenge is especially present for ungulates, particularly wild ones, which have to travel long distances between feeding sites and water points, while avoiding predators. This makes this mammal order a good subject for the study of leadership mechanisms. Moreover, the importance of ungulates in the domestication process and animal farming confirms, if anything, the potential of leadership studies in terms of herd management strategies.

Leadership in ungulates follows, for many species, a democratic process, as each individual can participate to the decision making and initiate a group movement (Bourjade et al., 2009; Dumont et al., 2005; Ramos et al., 2015). The decision when and where to move is taken during the pre-departure period in which animals express some “notifying behaviours” like “voting behaviours”, an increase in general activity or in excretion, thereby displaying their motivation (Bourjade and Sueur, 2010; Prins, 1989; Ramseyer et al., 2009d). The first individual to move will have a greater success to be followed if it takes into account the behaviours of its congeners during this specific phase (Ramos et al., 2015). Otherwise, social cohesion can be undermined and lead to group fission.

Despite the fact that the initiators are rarely the same individuals, leadership being distributed in ungulates, they are often characterized by their sex, age or even by their social status in the herd. Thus, old and dominant females are generally more prone to lead collective movements and be followed because of their greater knowledge of the surrounding environment, their highest physiological needs during calving and their numerous social relationships in the group (Fischhoff et al., 2007; McComb et al., 2011). These individual characteristics make them key individuals in group organization and thus can be used to develop new herd management strategies.



The virtual fencing method seems to be, in this sense, a promising tool to control domestic and wild herds using leadership behaviour. Indeed, from an economic point of view, it is not conceivable to equip each animal of a group to control them individually (Jouven et al., 2010). Thus, targeting the usual leaders could be a good compromise to ensure the efficiency of virtual fences while minimizing costs and animals stress. However, many questions require further studies, especially on wild ungulate species: How many adult females need to be equipped in a herd to contain it efficiently? Does a training to the device is necessary and how can it be implemented on wild populations? How can the absence of fences between people and animals be accepted? For such a management strategy being viable in the long term, it therefore seems necessary to conduct further studies on ungulate collective movements and virtual fencing devices, trying to adapt them more for wild herbivores and environmental constraints. Moreover, individual characteristics and social network need to be taken into account more systematically in the management of a group. It is also essential to study the interactions between human and herds to ensure security in case of an encounter without physical fences. All these information and knowledge would finally allow a better prevention, and thus a better cohabitation, reducing significantly human-wildlife conflicts.



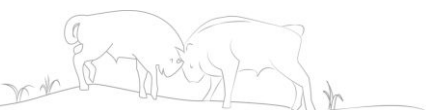
References

- Allee, W.C., Allee, M.N., Ritchey, F., Castles, E.W., 1947. Leadership in a flock of white pekin ducks. *Ecology* 28, 310–315.
- Anderson, D.M., 2007. Virtual fencing – past, present and future. *Rangel. J.* 29, 65–78.
- Anderson, D.M., 2001. Virtual fencing—a prescription range animal management tool for the 21st century. Presented at the Proceedings of the Conference Tracking Animals with GPS, pp. 85–94.
- Andersson, M., 1984. The evolution of eusociality. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 15, 165–189.
- Appleby, M.C., 1983. Competition in a red deer stag social group: Rank, age and relatedness of opponents. *Anim. Behav.* 31, 913–918. doi:10.1016/S0003-3472(83)80246-2
- Archie, E.A., Moss, C.J., Alberts, S.C., 2006. The ties that bind: genetic relatedness predicts the fission and fusion of social groups in wild African elephants. *Proc. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* 273, 513–522. doi:10.1098/rspb.2005.3361
- Beilharz, R.G., Mylrea, P.J., 1963. Social position and movement orders of dairy heifers. *Anim. Behav.* 11, 529–533.
- Berger, J., 1977. Organizational systems and dominance in feral horses in the Grand Canyon. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 2, 131–146. doi:10.1007/BF00361898
- Berry, P.S.M., Bercovitch, F.B., 2015. Leadership of herd progressions in the Thornicroft's giraffe of Zambia. *Afr. J. Ecol.* 53, 175–182. doi:10.1111/aje.12173
- Bishop-Hurley, G.J., Swain, D.L., Anderson, D.M., Sikka, P., Crossman, C., Corke, P., 2007. Virtual fencing applications: Implementing and testing an automated cattle control system. *Comput. Electron. Agric.* 56, 14–22. doi:10.1016/j.compag.2006.12.003
- Blowers, T.E., Waterman, J.M., Kuhar, C.W., Bettinger, T.L., 2009. Social behaviors within a group of captive female *Hippopotamus amphibius*. *J. Ethol.* 28, 287–294. doi:10.1007/s10164-009-0184-6
- Bode, N.W.F., Wood, A.J., Franks, D.W., 2011. The impact of social networks on animal collective motion. *Anim. Behav.* 82, 29–38. doi:10.1016/j.anbehav.2011.04.011
- Bode, N.W.F., Wood, A.J., Franks, D.W., 2010. Social networks and models for collective motion in animals. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 65, 117–130. doi:10.1007/s00265-010-1111-0



- 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. doi:10.1016/S0168-1591(02)00152-1
- Bon, R., Campan, R., 1996. Unexplained sexual segregation in polygamous ungulates: a defense of an ontogenetic approach. *Behav. Processes* 38, 131–154. doi:10.1016/S0376-6357(96)00029-0
- Bourjade, M., Sueur, C., 2010. Shared or unshared consensus for collective movement? Towards methodological concerns. *Behav. Processes* 84, 648–652. doi:10.1016/j.beproc.2010.02.027
- 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. doi:10.1111/j.1439-0310.2009.01614.x
- Bousquet, C.A., Manser, M.B., 2011. Resolution of experimentally induced symmetrical conflicts of interest in meerkats. *Anim. Behav.* 81, 1101–1107.
- Box, H.O., Gibson, K.L., 1999. *Mammalian social learning: Comparative and ecological perspectives*. Cambridge University Press.
- Boyko, A.R., Gibson, R.M., Lucas, J.R., Brown, A.E.J.S., 2004. How predation risk affects the temporal dynamics of avian leks: greater sage grouse versus golden eagles. *Am. Nat.* 163, 154–165. doi:10.1086/380419
- 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* 121, 888–902. doi:10.1111/eth.12402
- Butler, Z., Corke, P., Peterson, R., Rus, D., 2006. From robots to animals: virtual fences for controlling cattle. *Int. J. Robot. Res.* 25, 485–508. doi:10.1177/0278364906065375
- Butt, B., Shortridge, A., WinklerPrins, A.M., 2009. Pastoral herd management, drought coping strategies, and cattle mobility in southern Kenya. *Ann. Assoc. Am. Geogr.* 99, 309–334.
- Coltrane, J.A., Sinnott, R., 2015. Brown bear and human recreational use of trails in Anchorage, Alaska. *Hum.-Wildl. Interact.* 9, 132.
- 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., List, C., 2009. Group decisions in humans and animals: a survey. *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* 364, 719–742. doi:10.1098/rstb.2008.0276

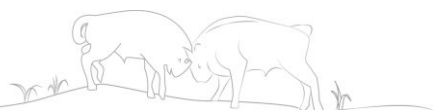
- Conradt, L., Roper, T.J., 2010. Deciding group movements: Where and when to go. *Behav. Processes* 84, 675–677.
- Conradt, L., Roper, T.J., 2009. Conflicts of interest and the evolution of decision sharing. *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* 364, 807–819. doi:10.1098/rstb.2008.0257
- Conradt, L., Roper, T.J., 2005. Consensus decision making in animals. *Trends Ecol. Evol.* 20, 449–456. doi:10.1016/j.tree.2005.05.008
- Couzin, I.D., Krause, J., 2003. Self-organization and collective behavior in vertebrates, in: *Behavior, B.-A. in the S. of (Ed.)*, . Academic Press, pp. 1–75.
- Danchin, É., Giraldeau, L.-A., Valone, T.J., Wagner, R.H., 2004. Public information: From nosy neighbors to cultural evolution. *Science* 305, 487–491. doi:10.1126/science.1098254
- Della-Rossa, L., Chadœuf, J., Boissy, A., Dumont, B., 2013. Leaders of spontaneous group movements influence whole-group social organization: an experimental study on grazing heifers. *Behaviour* 150, 153–173. doi:10.1163/1568539X-00003043
- 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.
- Fay, P.K., McElligott, V.T., Havstad, K.M., 1989. Containment of free-ranging goats using pulsed-radio-wave-activated shock collars. *Appl. Anim. Behav. Sci.* 23, 165–171. doi:10.1016/0168-1591(89)90016-6
- Feist, J.D., McCullough, D.R., 1976. Behavior patterns and communication in feral horses. *Z. Für Tierpsychol.* 41, 337–371. doi:10.1111/j.1439-0310.1976.tb00947.x
- Fischhoff, I.R., Sundaresan, S.R., Cordingley, J., Larkin, H.M., Sellier, M.-J., Rubenstein, D.I., 2007. Social relationships and reproductive state influence leadership roles in movements of plains zebra, *Equus burchellii*. *Anim. Behav.* 73, 825–831. doi:10.1016/j.anbehav.2006.10.012
- Focardi, S., Paveri-Fontana, S.L., 1992. A theoretical study of the socioecology of ungulates. *Theor. Popul. Biol.* 41, 121–134.
- Fortin, D., Fortin, M.-E., 2009. Group-size-dependent association between food profitability, predation risk and distribution of free-ranging bison. *Anim. Behav.* 78, 887–892. doi:10.1016/j.anbehav.2009.06.026



- Green, W.C.H., Griswold, J.G., Rothstein, A., 1989. Post-weaning associations among bison mothers and daughters. *Anim. Behav.* 38, 847–858. doi:10.1016/S0003-3472(89)80116-2
- Hayward, M.W., Kerley, G.I.H., 2009. Fencing for conservation: Restriction of evolutionary potential or a riposte to threatening processes? *Biol. Conserv.* 142, 1–13. doi:10.1016/j.biocon.2008.09.022
- Hoogland, J.L., 1979. Aggression, ectoparasitism, and other possible costs of prairie dog (*Sciuridae, Cynomys Spp.*) coloniality. *Behaviour* 69, 1–34. doi:10.1163/156853979X00377
- Ihl, C., Bowyer, R.T., 2011. Leadership in mixed-sex groups of muskoxen during the snow-free season. *J. Mammal.* 92, 819–827. doi:10.1644/10-MAMM-A-109.1
- Jacobs, A., 2010. Group cohesiveness during collective movements: travelling apart together. *Behav. Processes* 84, 678–680.
- Jakob, E.M., 2004. Individual decisions and group dynamics: why pholcid spiders join and leave groups. *Anim. Behav.* 68, 9–20. doi:10.1016/j.anbehav.2003.06.026
- Jouven, M., Ickowiczi, A., Leroy, H., Lapeyronie, P., 2010. Les clôtures virtuelles: un outil pour gérer le pâturage en élevage ovin allaitant? *Rencontres Autour Rech. Sur Rumin.* 53–56.
- Kerth, G., 2010. Group decision-making in fission–fusion societies. *Behav. Processes, Special section: Collective movements* 84, 662–663. doi:10.1016/j.beproc.2010.02.023
- King, A.J., Cowlshaw, G., 2009. Leaders, followers, and group decision-making. *Commun. Integr. Biol.* 2, 147–150. doi:10.4161/cib.7562
- King, A.J., Johnson, D.D.P., Van Vugt, M., 2009. The origins and evolution of leadership. *Curr. Biol.* 19, R911–R916. doi:10.1016/j.cub.2009.07.027
- King, A.J., Sueur, C., 2011. Where next? Group coordination and collective decision making by primates. *Int. J. Primatol.* 32, 1245–1267. doi:10.1007/s10764-011-9526-7
- Kleinlogel, Y., 2009. Bison d’Europe: sa réintroduction en Europe occidentale devient réalité. *CH-FAUNE-Info Rev. Inf. Suisse Biol. Faune* 1–3.
- Klingel, H., 1977. Observations on social organization and behaviour of African and Asiatic wild asses (*Equus africanus* and *E. hemionus*). *Z. Für Tierpsychol.* 44, 323–331. doi:10.1111/j.1439-0310.1977.tb00999.x

Annexe 2

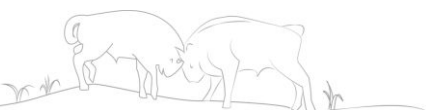
- Klingel, H., 1968. Soziale Organisation und Verhaltensweisen von Hartmann- und Bergzebras (*Equus zebra hartmannae* und *E. z. zebra*). Z. Für Tierpsychol. 25, 76–88. doi:10.1111/j.1439-0310.1968.tb00004.x
- Krause, J., Hoare, D., Krause, S., Hemelrijk, C.K., Rubenstein, D.I., 2000. Leadership in fish shoals. Fish Fish. 1, 82–89.
- Krause, J., Ruxton, G.D., 2002. Living in groups. OUP Oxford.
- Krueger, K., Flauger, B., Farmer, K., Hemelrijk, C., 2014. Movement initiation in groups of feral horses. Behav. Processes 103, 91–101. doi:10.1016/j.beproc.2013.10.007
- Kummer, H., 1967. Dimensions of a comparative biology of primate groups. Am. J. Phys. Anthropol. 27, 357–366. doi:10.1002/ajpa.1330270308
- Lamprecht, J., 1992. Variable leadership in bar-headed geese (*Anser indicus*): an analysis of pair and family departures. Behaviour 122, 105–119. doi:10.1163/156853992X00336
- Lazo, A., 1994. Social segregation and the maintenance of social stability in a feral cattle population. Anim. Behav. 48, 1133–1141. doi:10.1006/anbe.1994.1346
- Le Pendu, Y., Briedermann, L., Gerard, J.F., Maublanc, M.L., 1995. Inter-individual associations and social structure of a mouflon population (*Ovis orientalis musimon*). Behav. Processes 34, 67–80. doi:10.1016/0376-6357(94)00055-L
- Leca, J.-B., Gunst, N., Thierry, B., Petit, O., 2003. Distributed leadership in semifree-ranging white-faced capuchin monkeys. Anim. Behav. 66, 1045–1052. doi:10.1006/anbe.2003.2276
- Lehmann, J., Korstjens, A.H., Dunbar, R.I.M., 2007. Fission–fusion social systems as a strategy for coping with ecological constraints: a primate case. Evol. Ecol. 21, 613–634. doi:10.1007/s10682-006-9141-9
- Levin, L.E., 1996. Passage order through different pathways in groups of schooling fish, and the diversified leadership hypothesis. Behav. Processes 37, 1–8.
- Lusseau, D., Conradt, L., 2009. The emergence of unshared consensus decisions in bottlenose dolphins. Behav. Ecol. Sociobiol. 63, 1067–1077. doi:10.1007/s00265-009-0740-7
- Lynch, J.J., Hinch, G.N., Adams, D.B., 1992. The behaviour of sheep: biological principles and implications for production.
- Main, M.B., Weckerly, F.W., Bleich, V.C., 1996. Sexual segregation in ungulates: new directions for research. J. Mammal. 77, 449–461. doi:10.2307/1382821



- McComb, K., Moss, C., Durant, S.M., Baker, L., Sayialel, S., 2001. Matriarchs as repositories of social knowledge in African elephants. *Science* 292, 491–494. doi:10.1126/science.1057895
- McComb, K., Shannon, G., Durant, S.M., Sayialel, K., Slotow, R., Poole, J., Moss, C., 2011. Leadership in elephants: the adaptive value of age. *Proc. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* rspb20110168. doi:10.1098/rspb.2011.0168
- McHugh, T., 1958. Social behavior of the American buffalo (*Bison bison bison*). *Zoologica* 43, 1–40.
- Meese, G.B., Ewbank, R., 1973. Exploratory behaviour and leadership in the domesticated pig. *Br. Vet. J.* 129, 251–259.
- Michelena, P., Jeanson, R., Deneubourg, J.-L., Sibbald, A.M., 2010. Personality and collective decision-making in foraging herbivores. *Proc. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* 277, 1093–1099. doi:10.1098/rspb.2009.1926
- Murray, L.M.A., Byrne, K., D'Eath, R.B., 2013. Pair-bonding and companion recognition in domestic donkeys, *Equus asinus*. *Appl. Anim. Behav. Sci.* 143, 67–74. doi:10.1016/j.applanim.2012.11.005
- Neuhaus, P., Ruckstuhl, K.E., 2002. The link between sexual dimorphism, activity budgets, and group cohesion: the case of the plains zebra (*Equus burchelli*). *Can. J. Zool.* 80, 1437–1441.
- Osborn, F.V., Parker, G.E., 2003. Towards an integrated approach for reducing the conflict between elephants and people: a review of current research. *Oryx* 37, 80–84.
- Pays, O., Fortin, D., Gassani, J., Duchesne, J., 2012. Group dynamics and landscape features constrain the exploration of herds in fusion-fission societies: the case of European roe deer. *PLoS ONE* 7, e34678. doi:10.1371/journal.pone.0034678
- Petit, O., Bon, R., 2010. Decision-making processes: The case of collective movements. *Behav. Processes* 84, 635–647. doi:10.1016/j.beproc.2010.04.009
- Pillot, M.H., Gautrais, J., Gouello, J., Michelena, P., sibbald, A., Bon, R., 2010. Moving together: Incidental leaders and naïve followers. *Behav. Processes* 83, 235–241. doi:10.1016/j.beproc.2009.11.006
- Prins, H., 1996. Ecology and behaviour of the African buffalo: social inequality and decision making. Springer Science & Business Media.

Annexe 2

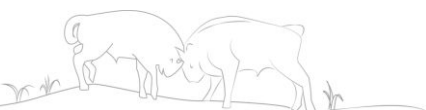
- Prins, H.H.T., 1989. Buffalo herd structure and its repercussions for condition of individual African buffalo cows. *Ethology* 81, 47–71.
- Quigley, T.M., Sanderson, H.R., Tiedemann, A.R., McInnis, M.L., 1990. Livestock control with electrical and audio stimulation. *Rangelands* 12, 152–155.
- Ramos, A., Petit, O., Longour, P., Pasquaretta, C., Sueur, C., 2016. Space Use and movement patterns in a semi-free-ranging herd of European bison (*Bison bonasus*). *PLOS ONE* 11, e0147404. doi:10.1371/journal.pone.0147404
- Ramos, A., Petit, O., Longour, P., Pasquaretta, C., Sueur, C., 2015. Collective decision making during group movements in European bison, *Bison bonasus*. *Anim. Behav.* 109, 149–160. doi:10.1016/j.anbehav.2015.08.016
- 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. doi:10.1016/j.anbehav.2009.03.017
- Ramseyer, A., Boissy, A., Thierry, B., Dumont, B., 2009b. Individual and social determinants of spontaneous group movements in cattle and sheep. *Anim. Int. J. Anim. Biosci.* 3, 1319–1326. doi:10.1017/S1751731109004790
- Ramseyer, A., Petit, O., Thierry, B., 2009c. Decision-making in group departures of female domestic geese. *Behaviour* 146, 351–371. doi:10.1163/156853909X410955
- Ramseyer, A., Thierry, B., Boissy, A., Dumont, B., 2009d. Decision-making processes in group departures of cattle. *Ethology* 115, 948–957. doi:10.1111/j.1439-0310.2009.01686.x
- Rands, S.A., Cowlshaw, G., Pettifor, R.A., Rowcliffe, J.M., Johnstone, R.A., 2003. Spontaneous emergence of leaders and followers in foraging pairs. *Nature* 423, 432–434. doi:10.1038/nature01630
- Rands, S.A., Cowlshaw, G., Pettifor, R.A., Rowcliffe, M.J., Johnstone, R.A., 2008. The emergence of leaders and followers in foraging pairs when the qualities of individuals differ. *BMC Evol. Biol.* 8, 51. doi:10.1186/1471-2148-8-51
- Reinhardt, V., 1983. Movement orders and leadership in a semi-wild cattle herd. *Behaviour* 83, 251–264. doi:10.1163/156853983X00183
- Reinhardt, V., 1980. The family bonds in cattle. *Rev. Rural Sci.* 4, 133–134.
- Reinhardt, V., Reinhardt, A., 1981. Cohesive relationships in a cattle herd (*Bos Indicus*). *Behaviour* 77, 121–150. doi:10.1163/156853981X00194



- Rewilding Europe, 2014. Wild European bison in the Rothaargebirge mountains, Germany — Rewilding Europe [WWW Document]. URL <https://www.rewildingeurope.com/news/wild-european-bison-in-the-rothaargebirge-mountains-germany/> (accessed 7.12.17).
- Rose, A.F., 1991. An alternative to fences. *Rangelands* 13, 144–145.
- Rowell, T.E., 1991. Till death us do part: long-lasting bonds between ewes and their daughters. *Anim. Behav.* 42, 681–682. doi:10.1016/S0003-3472(05)80249-0
- Ruckstuhl, K.E., 2007. Sexual segregation in vertebrates: proximate and ultimate causes. *Integr. Comp. Biol.* 47, 245–257. doi:10.1093/icb/icm030
- Ruckstuhl, K.E., Neuhaus, P., 2000. Sexual segregation in ungulates: a new approach. *Behaviour* 137, 361–377. doi:10.1163/156853900502123
- Sansom, A., Cresswell, W., Minderman, J., Lind, J., 2008. Vigilance benefits and competition costs in groups: do individual redshanks gain an overall foraging benefit? *Anim. Behav.* 75, 1869–1875. doi:10.1016/j.anbehav.2007.11.005
- Šárová, R., Špinka, M., Panamá, J.L.A., 2007. Synchronization and leadership in switches between resting and activity in a beef cattle herd—a case study. *Appl. Anim. Behav. Sci.* 108, 327–331.
- Scott, J.P., 1956. The analysis of social organization in animals. *Ecology* 213–221.
- Senft, R.L., Coughenour, M.B., Bailey, D.W., Rittenhouse, L.R., Sala, O.E., Swift, D.M., 1987. Large herbivore foraging and ecological hierarchies. *BioScience* 37, 789–799.
- Sibbald, A.M., Erhard, H.W., 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. doi:10.1016/j.beproc.2009.07.011
- Sorensen, A.A., van Beest, F.M., Brook, R.K., 2015. Quantifying overlap in crop selection patterns among three sympatric ungulates in an agricultural landscape. *Basic Appl. Ecol.* 16, 601–609.
- Squires, V.R., Daws, G.T., 1975. Leadership and dominance relationships in Merino and Border Leicester sheep. *Appl. Anim. Ethol.* 1, 263–274. doi:10.1016/0304-3762(75)90019-X
- Stewart, J., Scott, J., 1947. Lack of correlation between leadership and dominance relationships in a herd of goats. *J. Comp. Physiol. Psychol.* 40, 255–264. doi:10.1037/h0060710

Annexe 2

- Sueur, C., 2012. Viability of decision-making systems in human and animal groups. *J. Theor. Biol.* 306, 93–103. doi:10.1016/j.jtbi.2012.04.020
- Sueur, C., King, A.J., Conradt, L., Kerth, G., Lusseau, D., Mettke-Hofmann, C., Schaffner, C.M., Williams, L., Zinner, D., Aureli, F., 2011. Collective decision-making and fission–fusion dynamics: a conceptual framework. *Oikos* 120, 1608–1617. doi:10.1111/j.1600-0706.2011.19685.x
- Sueur, C., MacIntosh, A.J.J., Jacobs, A.T., Watanabe, K., Petit, O., 2012. Predicting leadership using nutrient requirements and dominance rank of group members. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 67, 457–470. doi:10.1007/s00265-012-1466-5
- Sueur, C., Petit, O., 2008a. Organization of group members at departure is driven by social structure in Macaca. *Int. J. Primatol.* 29, 1085–1098. doi:10.1007/s10764-008-9262-9
- Sueur, C., Petit, O., 2008b. Shared or unshared consensus decision in macaques? *Behav. Processes* 78, 84–92. doi:10.1016/j.beproc.2008.01.004
- Sumpter, D.J., Pratt, S.C., 2009. Quorum responses and consensus decision making. *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* 364, 743–753.
- Sutherland, W.J., 1998. The importance of behavioural studies in conservation biology. *Anim. Behav.* 56, 801–809.
- Thompson, D.B.A., Lendrem, D.W., 1985. Gulls and plovers: host vigilance, kleptoparasite success and a model of kleptoparasite detection. *Anim. Behav.* 33, 1318–1324. doi:10.1016/S0003-3472(85)80192-5
- Tiedemann, A.R., Quigley, T.M., White, L.D., Al, E., 1999. Electronic (fenceless) control of livestock. Res Pap PNW-RP-510 Portland US Dep. Agric. For. Serv. Pac. Northwest Res. Stn.
- Treves, A., Wallace, R.B., Naughton-Treves, L., Morales, A., 2006. Co-managing human–wildlife conflicts: A review. *Hum. Dimens. Wildl.* 11, 383–396. doi:10.1080/10871200600984265
- Tulloch, D., 1868. The Water buffalo, *Bubalus bubalis*, in Australia : grouping and home range [WWW Document]. URL <https://publications.csiro.au/rpr/pub?list=BRO&pid=procite:fb38b596-0c6d-4f66-8400-a0ae7927bae7> (accessed 10.18.16).
- Tyler, S.J., 1972. The behaviour and social organization of the new forest ponies. *Anim. Behav. Monogr.* 5, 87–196. doi:10.1016/0003-3472(72)90003-6



- von Mirko, V., Lindner, U., 2008. Test des virtuellen Zaunsystems "BOVI Guard" der Firma Lâcme an Wisenten (Bison bonasus).
- Wells, S.M., von Goldschmidt-Rothschild, B., 1979. Social behaviour and relationships in a herd of Camargue horses. *Z. Für Tierpsychol.* 49, 363–380. doi:10.1111/j.1439-0310.1979.tb00299.x
- 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. doi:10.1016/j.anbehav.2004.08.018
- Wolter, R., Pantel, N., Stefanski, V., Möstl, E., Krueger, K., 2014. The role of an alpha animal in changing environmental conditions. *Physiol. Behav.* 133, 236–243. doi:10.1016/j.physbeh.2014.05.025



Impact of group management and transfer on individual sociality in Highland cattle (*Bos Taurus*)

In prep

Sebastian Sosa¹, Marie Pelé², Élise Debergue³, Cédric Kuntz³, Blandine Keller³, Florian Robic³, Flora Siegwalt-Baudin³, Camille Richer³, Peng Zhang¹, Amandine Ramos³, Cédric Sueur³

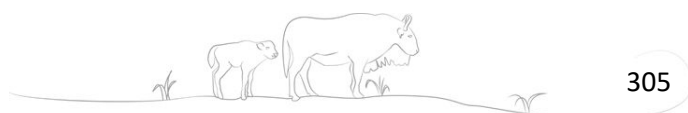
¹ Anthropology Department, Sun-Yat sen University, Guang Zhou, China

² Ethobiosciences, Research and Consultancy Agency in Animal Well-Being and Behaviour, Strasbourg, France

³ Université de Strasbourg, CNRS, IPHC UMR 7178, F-67000 Strasbourg, France

Abstract: Humans have chosen mainly cattle in domestication and livestock because this species is social and this sociality facilitates the maintenance of herd cohesion and synchronisation. However, group self-regulation is not possible for livestock and farmers have to transfer individuals during their life in different groups for different reasons such as genetic mixing, reproduction, pastureland management. As a consequence, an individual will see different group composition, more or less heterogeneous, during its life. Such changes might conduct to social instability and stress that may conduct to important effects on animal welfare. In this study, we wanted to assess the impact of transfers of Highland cattle (*Bos taurus*) on individual and group social network measures. We studied four groups with nine different compositions and 18 individual transfers. As previous studies showed, dyadic associations are stronger between individuals of same age and same dominance rank. Older cattle have higher network centralities compared to other individuals. Sex of individuals also affects their centralities as well as the number of familiar individuals in the group. When transferred with no or a low number of familiars individuals, cattle see their social centralities very impacted. This study showed that understanding beforehand the social structure of a group seems to be necessary to predict social instability transfers will conduct to. Following rules of group composition changes, livestock management would be more efficient and less stressful for animals.

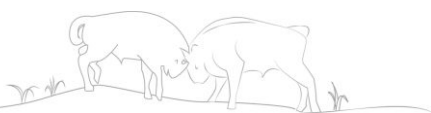
Keywords: livestock, social network, animal welfare, pastureland, farming, bovines



Introduction

Human beings domesticated aurochs (*Bos primigenius*), the ancestor of the actual cattle (*Bos taurus*), during the Holocene (about 7500 years BC) corresponding to human settlement and to the beginning of animal farming. Indeed, humans have chosen mainly cattle because this species, as many ungulates, is social and this sociality facilitates the maintenance of herd cohesion and synchronisation, making it easier to find the groups in pastureland and coordinate movements such as transhumance (Butt et al., 2009; Von Keyserlingk et al., 2008). Domestication has not only affected the genetics of the animals but also the way they live. In the wild, the composition of social group is able of self-regulation: individuals migrate or groups split when competition for food becomes too much high for instance (Ruckstuhl and Neuhaus, 2000; Sueur et al., 2011b). Such self-regulation is not possible for livestock. Its management is of course easier when animals are kept in enclosures and farmers usually transfer individuals during their life in different groups to facilitate genetic mixing and reproduction or to manage pastureland activities (Bøe and Færevik, 2003; Gupta et al., 2008; Patison et al., 2010). As a consequence, one individual will experiment with different group compositions, more or less heterogeneous, during its life. Such changes might conduct to social instability for a time and to stress, and even fights between individuals due to impossibility to escape from the enclosure (Estevez et al., 2007; Gutmann et al., 2015). These frequent group manipulation modify their social organisation and stability that may drive to important effects on animal welfare (Sueur and Pelé, 2015) and health (Costa et al., 2016).

Domestic bovines show strong social behaviours with stable and long-term dyadic relationships when possible (Gutmann et al., 2015). Social contacts with other individuals increase rapidly in the first week after calf birth. Boyland et al. (2016) showed that cattle form strong relationships with specific partners, showing few agonistic behaviours, strong spatial proximity and activity synchronisation. These preferential associations are dependent on different socio-demographic factors such as sex, age, dominance or kinship or familiarity of group members. As shown in several social species, same-age or the arrival in an enclosure at the same time will increase the probability for two individuals to have a strong relationship (Bouissou and Boissy, 2005; Bouissou et al., 2001). Many behavioural experiments tend to show that cattle are able to discriminate familiar from unfamiliar individuals (Hagen and Broom, 2003; Takeda et al., 2003). Familiar individuals are more in



proximity but introduction of new individuals in the group perturbs this proximity and some increase in aggression is observed (Patison et al., 2010). In this way, investment in good and stable relationships enhance wellbeing of animals by decreasing their stress and stabilizing their social status defined as dominance rank and social centrality. Farmers should consider this principle in their livestock management since it is now well-known that social instability affects all group members, peripheral as well as central ones and subordinate as well as dominant ones (Bøe and Færevik, 2003; Boyland et al., 2016; Sueur and Pelé, 2015).

In a more physiological way, this social stress may lead to a decrease in food ingestion, milk production and even a stop in reproduction for cows (Bøe and Færevik, 2003) but also have deep impact on behaviour, cognition and health of calves (Costa et al., 2016). Moreover, during transfers, some individuals may find themselves isolated, spatially and socially, conducting in an increase of vocalisations and cortisol level (Boissy and Le Neindre, 1997). This stress might be reduced by the presence of familiar individuals during transfer (Costa et al., 2015; Færevik et al., 2006). The impact of such transfers is also dependent on the sex of individuals: removal of males from an enclosure leads to a stronger cohesion between females whilst removal of females does not influence associations between males, still basic due to the sexual segregation observed in cattle (Ruckstuhl and Neuhaus, 2000; Wilson et al., 2015). In this way, females more play the role of social glue compared to males, probably because they are the philopatric sex. Group composition thus appeared as a crucial element in the way animals will interact and develop social relationships, and these latter examples make us better understanding how changes in the ecological or social environment may influence the social dynamics of groups. More importantly, understanding beforehand the social structure of a group seems to be necessary to predict social instability transfer will conduct to. Considering it, livestock management would be more efficient and less stressful for animals (Bøe and Færevik, 2003). In this study, we wanted to assess the impact of transfers of Highland cattle (*Bos taurus*) on individual and group social network measures (Sueur et al., 2011a).

The Highland cattle is originally from Highlands of Scotland in United Kingdom. Such as most of domestic ungulates, the species is social with sexual segregation (Ruckstuhl and Neuhaus, 2000). Males are mostly not cohesive and not synchronous with females except during the reproduction period during spring. This breed is particularly suitable for eco-pasturage due to its resistance to cold temperatures and its non-selective diet. Many French

Annexe 3

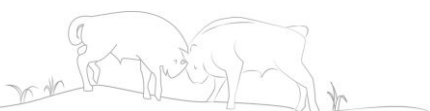
natural reserves and national parks have imported Highland cattle in order to maintain ecosystem biodiversity. The resulting number of Highland cattle populations with different group compositions enables researchers to carry out a large study and attain a better understanding of the impacts of transfers on sociality and its dynamic in this species. Moreover, its rustical aspect makes this race very interesting with more behaviours closer to wild species compared to the farm/dairy cattle. We studied different compositions (nine in total) of four groups over a six-month period. We first wanted to assess which sociodemographic factors (sex, age, dominance rank, and group size) influence the social centrality of Highland cattle, measured through the eigenvector centrality (how well an individual is connected to its neighbours but also how its neighbours are connected) and the strength of associations (how well an individual is seen in proximity from other group members) (Sueur et al., 2011a). In a second step, we wanted to determine how changes in group compositions (in term of changes in group size, age or sex composition) affected associations of individuals and their social centrality. In this way, we measured the changes of dyadic relationships and of individual centrality according to the changes in group composition.

Following the previous results on sociality in cattle (Hagen and Broom, 2003; Reinhardt and Reinhardt, 1981; Šárová et al., 2013), we expected social centrality to be influenced by age, sex, dominance rank of group members and the number of familiars they have in the group. Older individuals should have a higher dominance rank and a higher social centrality. Familiar individuals or from the same sex and age should also show stronger dyadic associations. After a transfer, changes in eigenvector centrality and strength of associations should be lower in older, dominant individuals and having a high number of familiars, compared to younger, subordinate individuals and the ones having a lower number of familiars in the new group composition. Resident individuals, meaning the ones seeing new transferred individual arriving in their group, should be less impacted than the ones being transferred (Patisson et al., 2010).

Methods

Ethical Note

This study was based on the observation of animals, and no handling or invasive experiments were involved. Our study was approved by our research institution (Institut



Pluridisciplinaire Hubert Curien). It was carried out in full accordance with its ethical guidelines and complied with European animal welfare legislation. Every effort was made to ensure the welfare of the animals and minimize disturbance by researchers present in the field.

Observation sites and study subjects

We studied four groups of Highland cattle subject to composition changes (Table 1). The four groups were located in the Grand Est, France. Water was supplied via a water pump for the Robertsau group, whilst the three other groups had access to a river. Enclosures were all composed of similar vegetation: grass, wetland, some bushes and some small areas of forest. Animals were supplied with hay. Observations were carried out over two periods: one in 2015, from April 14th to August 28th, and the second in 2016, from January 22nd to April 29th. During the two periods, the composition changed in all groups except the Rolbing group (Table 1). Physical traits of each individual had been clearly identified prior to this study. Each group member was identified according to physical traits such as coat colour and horn shape.

Table 1. Characteristics of the four Highland cattle group sites.

Observation site	GPS coordinates	Area (m ²)	Observation time	Number of changes in group composition
Robertsau (Rob)	48.611237, 7.806514	5 enclosure changes: 66 438;32 801; 44 028;80 501;33 637; 44 028	14/04/15-28/08/15, 22/01/16- 29/04/16	2
Niedersteinbach (Nie)	49.029522, 7.720504	86 787	14/04/15-28/08/15	1
Sturzelbronn (Stu)	49.057404, 7.580153	112 273	14/04/15-28/08/15	2
Rolbing (Rol)	49.10545, 7.26120	71 454	22/01/16-29/04/16	None

Changes in group composition

Group composition changes are summarised in Figure 1. A total of nine group compositions were observed for these four groups (Table 2) resulting in 18 individual transfers:



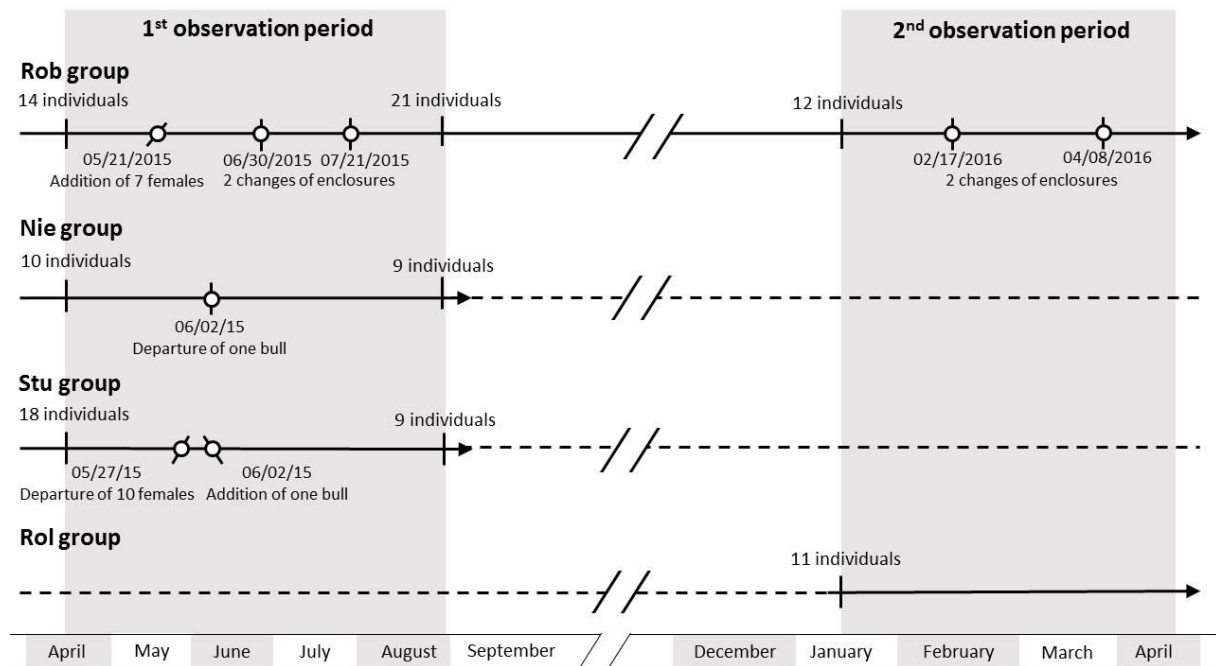
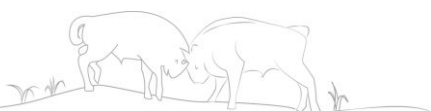


Figure 1. Chronological scheme of the composition changes in all four groups. Solid lines indicate the period of observation, whilst dotted lines indicate an absence of observation. White dots indicate changes in group composition or in enclosure.

- Robertsau (Rob) group (3 group compositions): The group was initially composed of 14 females (nine 3yo (year old) individuals and five 2yo individuals). On the 21st March 2015, seven females were added to this initial group (two 2yo individuals and five 1yo individuals). During the second observation period, 13 individuals were removed from the group (eight 3yo individuals, four 2yo individuals and one juvenile (>1yo)) and three new females were added (2yo) forming a group of 11 females (one 4yo individual, three 3yo individuals and eight 2yo individuals). We also observed four enclosure switches (change of enclosure and change of enclosure size), which were not related to changes in group composition. These enclosure switches were observed on 30/06/15, 21/07/15, 17/02/16 and 08/04/16 and were taken into account in the statistical analyses.

- Niedersteinbach (Nie) group (two group compositions): The group was initially composed of ten individuals (one 7yo male, eight 5yo females and one juvenile female). The male was removed from the group on the 2nd June 2015 and was added to the Stu group.

- Sturzelbronn (Stu) group (three group compositions): The group was initially composed of 18 individuals, namely 15 females (one 13yo, two 8yo, three 7yo, two 6yo, four 2yo and three 1yo individuals) and three 1yo males. Ten individuals were removed on the



25th May 2015, namely the three 1yo males, four 2yo females and three 1yo females. An adult male (7yo) was added to the group on the 2nd June 2016.

- Rolbing (Rol) group (one group composition): the group is composed of 11 individuals, namely two castrated males (2yo), two young females (1yo) and seven young males (1yo). Its composition did not change during the study.

Table 2. Group size, number of scans, sex ratio and age ratio for each group composition (including changes in enclosure). For sex ratio, M = Male and F = Female. CM indicates castrated males. For age ratio, A = Adult and J = Juvenile (less than 2yo).

Group composition	Number of scans	Group size	Sex ratio	Age ratio
Niedersteinbach 1	429	10	1 M - 9 F	9 A - 1 J
Niedersteinbach 2	922	9	9 F	8 A - 1 J
Robertsau 1	207	14	14 F	14 J
Robertsau 2	211	21	21 F	21 J
Robertsau 3	118	21	21 F	21 J
Robertsau 4	221	21	21 F	21 J
Robertsau 5	174	12	12 F	1 A - 11 J
Robertsau 6	321	12	12 F	1 A - 11 J
Robertsau 7	272	12	12 F	1 A - 11 J
Rolbing	416	11	7 M - 2 CM - 2 F	2 A - 9 J
Sturzelbronn 1	172	18	3 M - 15 F	8 A - 10 J
Sturzelbronn 2	133	8	8 F	8 J
Sturzelbronn 3	899	9	1 M - 8 F	1 A - 8 J

Data scoring

Data were scored by two observers, at a distance of two to ten meters from the animals. Cattle were already habituated to human presence and were not disturbed by the observations, which were made once a week over a six-hour period between 9am and 5pm.

The group social network was defined and scored using group member spatial associations (Boyland et al., 2016; Sueur and Pelé, 2015). Spatial associations were defined according to the nearest neighbour (closest individual whatever the distance) and were

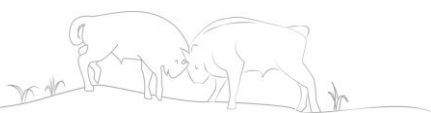
scored every five minutes with the *instantaneous sampling method* (Altmann, 1974). Number of scans is indicated in Table 2. When evaluating social group network, it is better to use the “nearest neighbour” approach than the “five-meter proximity” concept, as the latter is complicated by a “gambit of the group” issue (Farine and Whitehead, 2015; Franks et al., 2010). Matrices of spatial proximity and matrices of nearest neighbour are highly correlated (Mantel test with 1 000 permutations: $r \geq 0.78$, $P \leq 0.0001$). Following these two points, we only used nearest neighbour as a measure of associations.

Observers also scored spontaneous agonistic interactions using the behavioural sampling method (Altmann, 1974) in order to assess the dominance hierarchy of each group composition. Agonistic interactions, considered to be the best of the dominance indices (de Vries et al., 2006; Gammell et al., 2003), were used to calculate the Modified David Score. Animals that usually dominate have high positive scores, and those that are usually dominated have largely negative scores. Modified David Score was calculated using SocProg 2.6 (Whitehead, 2009) for each group composition not including the first week after transfer.

Based on time intervals between group composition changes during our observation periods, we defined familiarity as the number of familiar individuals in the group, meaning the number of individuals a group member has been connected to for more than 3 months (Sueur et al., submitted). We had the pedigree for each individual and looking this pedigree, we found that it was difficult to get kinship associations matrices for each group composition because of unknown data or very close genetic proximity between familiar individuals. In this way, we preferred to analyse familiarity and not assess the effect of kinship. Moreover familiarity is more studied than kinship in applied studies in ungulates specifically due to group composition change (Færevik et al., 2006; Gutmann et al., 2015; Hagen and Broom, 2003; Patison et al., 2010; Takeda et al., 2003).

Social network analysis

Social network analysis (SNA) is a more and more spread tool to study sociality and its dynamic (Croft et al., 2008; Farine and Whitehead, 2015; Pinter-Wollman et al., 2013; Sueur et al., 2011a). For each group composition, we summed the matrices of spatial associations we obtained per observation day. In this way, each dyad of individuals gets a spatial association weight indicating whether these two individuals were seen at proximity very frequently or not. The spatial associations for each group composition were used to



calculate the eigenvector centrality coefficient and the strength of associations of each individual (Sueur et al., 2011a). These measures were calculated using SocProg 2.6 (Whitehead, 2009).

- Eigenvector centrality: This coefficient is a commonly used measure of individual centrality and is defined as a measure of how well an individual is connected to its conspecifics, and also reveals the connections of the group members to which it is connected (Bonacich, 2007).

- Strength of associations: The sum of each node's edge values. The individual with the most and strongest associations has the highest strength value (Sueur et al., 2011a). In our study, strength indicates the number of times an individual was observed as the nearest neighbour of another individual. Indeed, in one scan sampling, one individual might be observed several times (maximum = $N - 1$ with N is the group size) as the nearest neighbour of its group members.

These two variables are correlated but far to be collinear (Pearson correlation test, $r = 0.16$, $P = 0.03$)

Statistical analyses

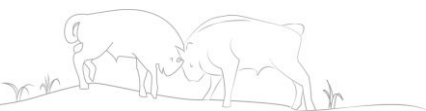
Matrices correlations

We first assessed how the weight of spatial associations was influenced by socio-demographic factors such as sex, age and dominance. Using Mantel test with 1 000 permutations, we made some matrices correlations to check whether individuals sharing same characteristics (similar age, similar dominance rank or similar sex) have a stronger associations than individuals not sharing same characteristics. This is called homophily, meaning tendency of individuals to associate and bond with similar others (Massen and Koski, 2014; McPherson et al., 2001). Using Socprog 2.6, we then created matrices of age differences, matrices of dominance rank differences and matrices of sex difference (0: same sex, 1: different sex). We then correlated the matrices of associations for each group composition with each one of these three characteristics difference matrices. For each socio-demographic factor, we combined the P-value of all group compositions in order to have a global statistics using the package "CombinePValue" in R.

General Linear Mixed Effect Models (LMMs)

We used GLMMs to test first whether the eigenvector centrality and the strength of associations were affected by several independent sociodemographic variables: age of individuals, their sex, their dominance rank and the number of familiar individuals. The eigenvector centrality and the strength of associations were first corrected by the group size for each composition. For the regression $y = ax + b$, we multiplied y (being the eigenvector centrality or the strength of associations) by b . As the consequence, the group size was not included as an independent variable in the LMMs. Identity of individuals was included as random factor. We did also a GLMM with the difference of the eigenvector centrality and with the difference of the strength of associations between two compositions (as positive or negative values). For these two GLMMs, we considered as effect variables, the age of individuals, the number of familiars in the new group, the difference of dominance rank between the two compositions (negative or positive values) as well as the absolute number of added or removed individuals. Identity of individuals was included as random factor. We did not test the sex in this last model as only two males (one adult and one juvenile) were transferred to another group meaning that the sample size was too low to have an effect and this variable was confounded with age of individuals (the male was the only adult during the transfer, same for the juveniles for another transfer).

For each GLMM, we ran multi-model inferences to compare and rank candidate models according to (i) their respective Akaike Information Criterion (AIC) after correction for small sample sizes (AICc) and (ii) normalized Akaike weights (AICw) (Burnham and Anderson, 2004). The $\Delta AICc$ is the difference in AICc between a given model and the model with the lowest AIC. The AIC weight indicates the probability of a given model being the best among candidate models. Models with a $\Delta AICc < 10$ were considered equally possible candidates and their statistics were averaged. The null model was included as a possible candidate but was never among the models with lowest AICc. Averaged model coefficients were obtained for models with an AICc < 10 . We indicated the r_{vi} , relative variable importance, which is the number of times a variable is present in the best models. Model inference and averaging were carried out with the R package “MuMIn” (Bartoń, 2013). A robust and modern standard way to do that is to compare statistical models based on the original observed data to a distribution of null models based on randomised data (Farine, 2013; Farine and Whitehead, 2015). We performed node label permutations (Croft et al., 2011; Farine, 2017).



After 1000 randomisations, the statistical parameters of interest (*e.g.* model estimates) were compared between models based on observed data and “null” models based on randomised data. If a substantial proportion (95%) of statistical parameters derived from models based on observed data were lower/higher than parameters derived from models based on randomised data, then we could conclude that the observed effects of or on sociality were different from those expected to arise by chance. The randomisation procedure is exactly the same for all analyses. P-values indicated in the tables were based on these permutations procedure. GLMMs diagnostic (*i.e.* residual normality distribution plot and multicollinearity between dependent factors) have been realized to evaluate the validity of the final models. We checked for multicollinearity of the predictor variables by calculating the variance inflation factor (VIF). In all cases, the predictor variables had a VIF value ranging from 1.02 to 1.9, indicating that the predictor variables were not correlated. The significance level was set at 0.05. Statistical analyses were performed in R 3.24 (R Development Core Team, 2009). Plots of residual normality distribution can be found in the annexes (Table S1).

Results

Do spatial associations depend on characteristics sharing among dyads?

The Table 3 indicates the results of correlations tests between the matrices of dyadic associations and those of characteristics differences.

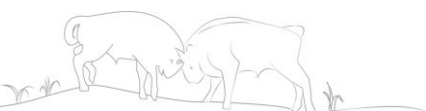
Four instances of social networks coming from dyadic matrices are in Figure 2. We first observe a quite high variability according to group composition. A significant correlation is observed between matrices of dyadic associations and of dominance rank differences. Most of correlations are negative indicating that individuals having close ranks have stronger associations than individuals with distant ranks.

Annexe 3

Table 3. Correlations of Dyadic associations matrices with matrices of characteristic differences (age, dominance and sex). The last column also indicates the tests between age difference and dominance difference matrices. NA = Non Applicable, because of only one present sex in the group composition. POS indicates for the global value that most of significant correlations were positive; NEG indicates for the global value that most of significant correlations were negative.

Group composition	DyaAsso-Dominance	DyaAsso-Sex	DyaAsso-Age	Dominance-Age
Niedersteinbach 1	P = 0.332 (r = 0.06)	P = 1 (r = -0.15)	P = 0.039 (r = 0.16)	P = 0.007 (r = 0.43)
Niedersteinbach 2	P = 0.302 (r = 0.10)	NA	P = 0.431 (r = -0.01)	P = 0.448 (r = 0.08)
Robertsau 1	P = 0.036 (r = -0.29)	NA	P = 0.004 (r = -0.15)	P = 0.002 (r = 0.52)
Robertsau 2	P < 0.001 (r = -0.40)	NA	P < 0.001 (r = -0.32)	P < 0.001 (r = 0.63)
Robertsau 3	P < 0.001 (r = -0.21)	NA	p = 0.001 (r = -0.19)	p < 0.001 (r = 0.55)
Robertsau 4	p < 0.001 (r = -0.40)	NA	P < 0.001 (r = -0.32)	P < 0.001 (r = 0.70)
Robertsau 5	P = 0.001 (r = -0.35)	NA	P = 0.008 (r = -0.25)	P = 0.042 (r = 0.28)
Robertsau 6	P < 0.001 (r = -0.43)	NA	P = 0.009 (r = -0.23)	P = 0.036 (r = 0.28)
Robertsau 7	P = 0.004 (r = -0.30)	NA	P = 0.006 (r = -0.24)	P = 0.013 (r = 0.39)
Rolbing	P = 0.015 (r = -0.30)	P = 0.006 (r = 0.31)	P < 0.001 (r = -0.36)	P = 0.035 (r = 0.43)
Sturzelbronn 1	P = 0.028 (r = -0.13)	P = 0.168 (r = 0.05)	P = 0.948 (r = -0.10)	P < 0.001 (r = 0.63)
Sturzelbronn 2	P = 0.592 (r = -0.03)	NA	P = 0.262 (r = 0.10)	P = 0.046 (r = 0.34)
Sturzelbronn 3	P = 0.006 (r = -0.42)	P = 1 (r = -0.16)	P = 0.708 (r = -0.03)	P = 0.349 (r = 0.05)
Global	P = 1.019e-13 NEG (r = 0.26)	P = 0.087 POS (r = 0.17)	P = 7.728e-12 NEG (r = 0.19)	P = 2.584e-23 POS (r = 0.41)

This is represented by the social networks of Figure 2a and Figure 2b. Dyadic associations are not depending on sex, except for the Rolbing group with individuals having the same sex having stronger associations (Figure 2b). Dyadic associations are, however, mostly negatively correlated with difference in age, indicating that same age individuals have stronger associations than cattle with distant age (greatest difference represented in Figure 2c). Results about age and dominance conducted us to make correlations between matrices of



dominance and age difference. Results show that individuals having similar age also share similar rank (however, VIF analyses based at the individual level showed that these two factors are not collinear, see Statistical analyses in Methods section).

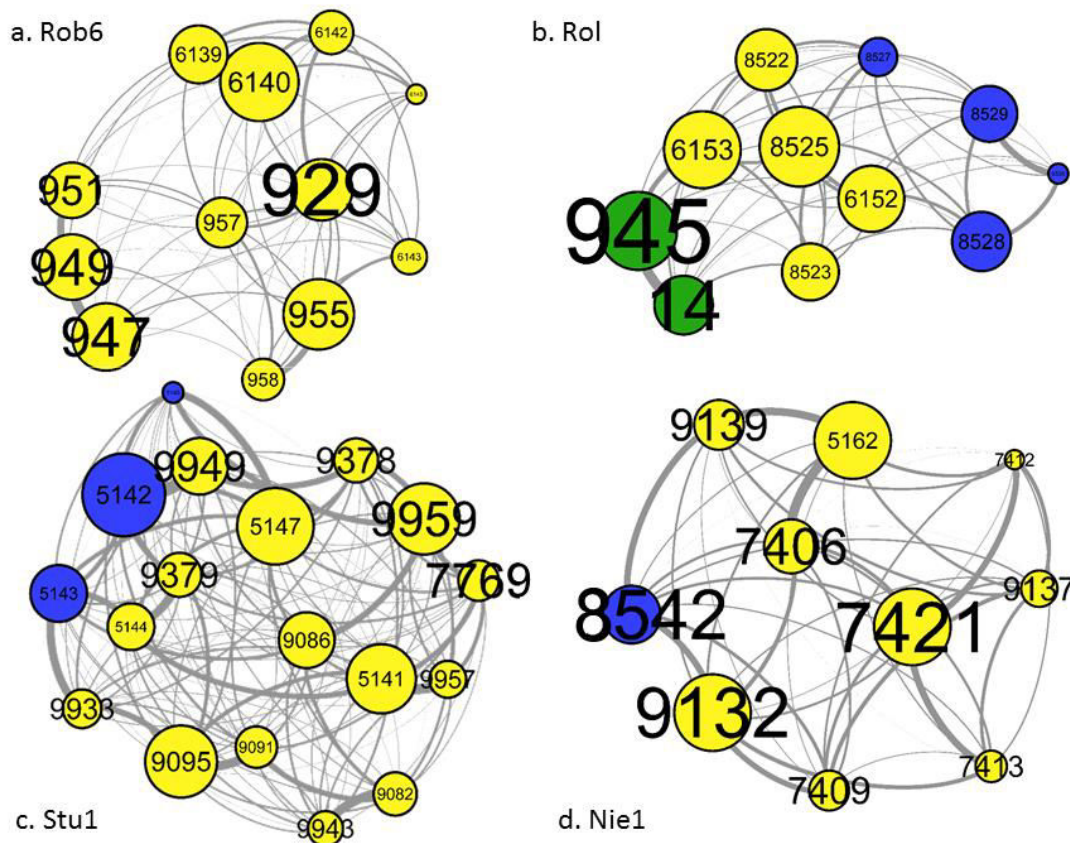


Figure 2. Instances of four group compositions. a. Roberstau6, b. Rolbing, c. Stuzerlbronn1, d. Niedersteinbach1. Nodes represents individuals, numbers (labels) are their identification. Links between nodes represent dyadic associations. Size of nodes depend on the strength of associations. Size of links depend on weight of dyadic associations. Size of labels depend on age of individuals. Colors of nodes depends on sex: yellow for females, blue for males and green for castrated males. Individuals are positioned according to their weight of associations: two individuals closer to each other share a strong dyadic association compared to distance individuals. Graphs were realised with Gephi 0.91 (Bastian et al., 2009) using the spatialisation package “Force Atlas”.

How do sociodemographic factors influence individual centralities?

The Model Selection for the eigenvector centrality is indicated in the Table S2. The three variables retained in the best models are the dominance, the familiarity and the age. However their relative variable importance is pretty low ($rvi(dom) = 0.23$; $rvi(famil) = 0.04$;

Annexe 3

$r_{vi}(\text{age}) = 0.01$) and after permutations, none of these variables has a significant influence to explain the variance of the eigenvector centrality (Table 4).

Table 4. Statistics values of the variables retained in the best models to explain the variance of the eigenvector centrality

	Estimate	Std.Error	z value	PPerm left side	PPerm right side
(Intercept)	0.388298	0.015741	24.571	0.00	1.00
dominance	-0.050777	0.020398	2.463	0.199	0.801
familiarity	-0.029395	0.026328	1.105	0.298	0.702
age	0.003985	0.002574	1.531	0.664	0.336

The Model Selection for the strength of associations is indicated in the Table S3. The variables retained in the best models are the dominance, the familiarity, the sex and the age. The familiarity (number of familiars in the group) has a strong and significant influence on the strength of associations ($r_{vi} = 0.99$, Table 5, Figure 3), the more the number of familiars an individual has, the stronger its strength.

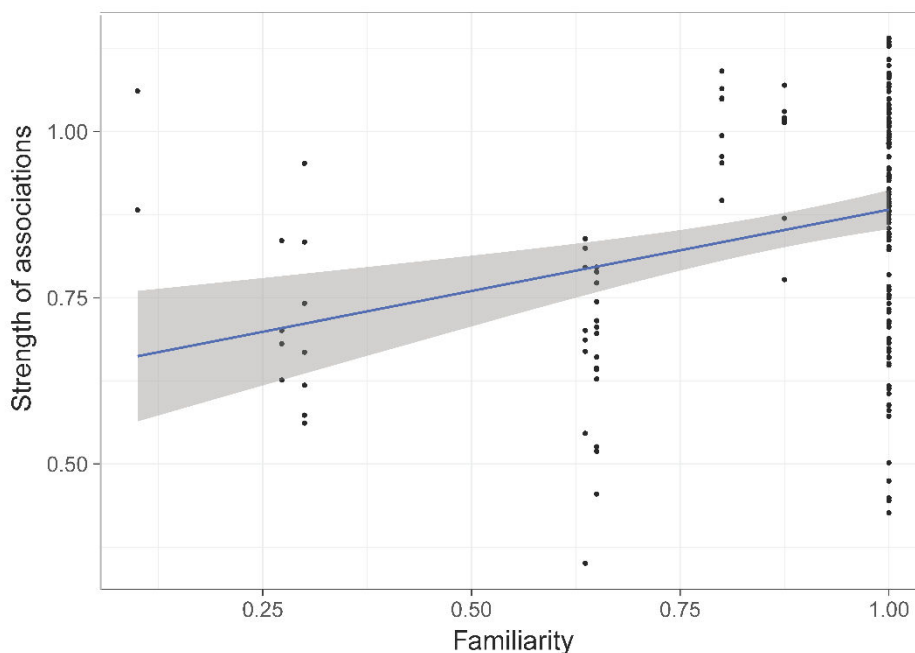
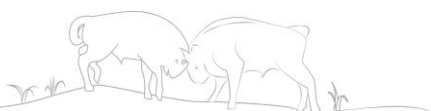


Figure 3. Strength of associations according to familiarity of individuals (*i.e.* proportion of familiar individuals in the group). GLMM highlighted a significant effect of familiarity on strength of associations.



Females also have significantly lower strength than castrated males ($r_{vi} = 0.89$, Table 5, Figure 4).

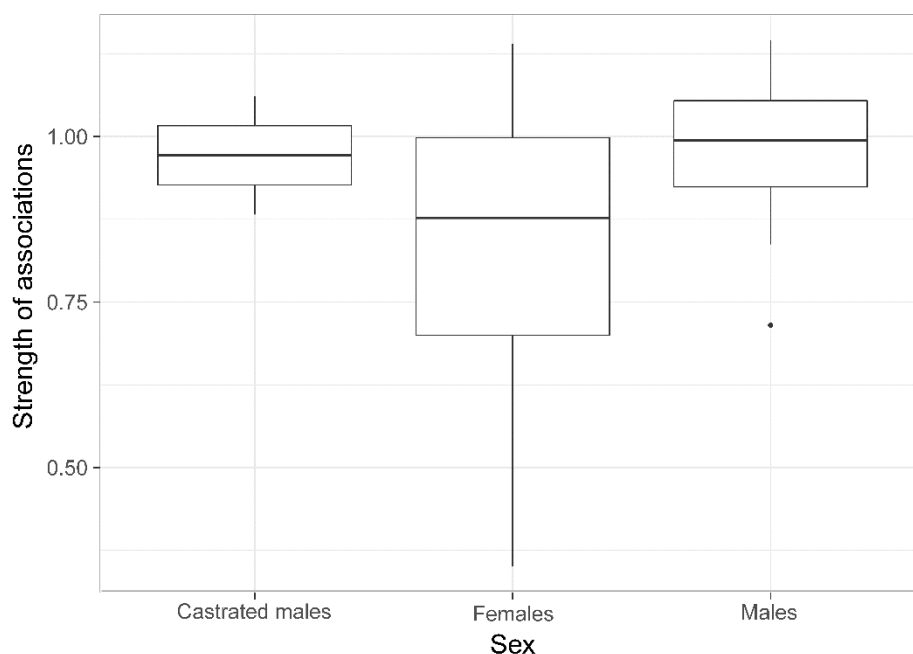


Figure 4. Strength of associations according to the sex of individuals. GLMM reveals that only the strength of associations of Castrated males is different from the ones of females.

Finally, age influences significantly strength of associations ($r_{vi} = 0.12$, Table 5) with older individuals having higher strength than younger ones.

Table 5. Statistics values of the variables retained in the best models to explain the variance of the strength of associations

	Estimate	Std.Error	z value	Pperm left side	PPerm right side
(Intercept)	0.914859	0.138033	6.578	0.65	0.35
familiarity	0.259	0.065	3.94	1.00	0.00
sexF	-0.301	0.161	1.83	0.003	0.997
sexM	-0.156	0.141	1.09	0.175	0.825
age	0.001	0.005	0.341	0.98	0.02
dominance	-0.004	0.19	0.211	0.357	0.643

How do group composition changes affect individual centralities?

The Model Selection for the difference of eigenvector centrality difference after a transfer is indicated in the Table S4. The three variables retained in the best models are the dominance, the familiarity and the age.

Table 6. Statistics values of the variables retained in the best models to explain the variance of the difference of eigenvector centrality after transfer

	Estimate	Std.Error	z value	Pperm left side	Pperm right side
(Intercept)	-0.0104172	0.0163362	0.629	0.344	0.656
age	0.009	0.003	2.38	0.985	0.015
familiarity	-0.018	0.548	0.33	0.438	0.562
dominance	0.017	0.042	0.392	0.398	0.602

However, only the influence of the age is significant ($r_{vi} = 0.05$, Table 6) with eigenvector of older individuals getting stronger whilst younger individuals see their eigenvector decreasing (Figure 5).

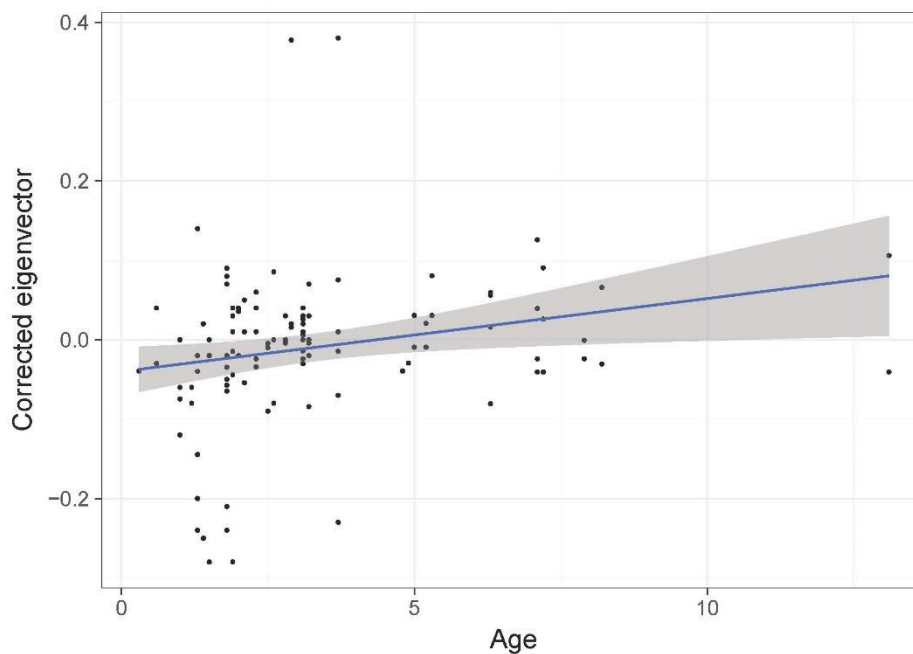
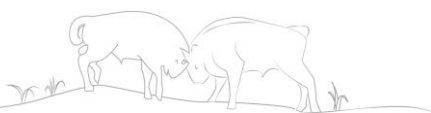


Figure 5. Difference of strength of associations after a transfer according to the age of individuals. GLMM highlights a significant effect of age of individuals on the change of strength of associations after a transfer.



The Model Selection for the difference of strength of associations is indicated in the Table S5. The variables retained in the best models are the dominance, the familiarity in the new group, the age and the number of transferred individuals.

Table 7. Statistics values of the variables retained in the best models to explain the variance of the difference of strength of associations after transfer.

	Estimate	Std.Error	Adjusted SE	z value	Pperm left side	Pperm right side
(Intercept)	-0.7300957	0.1447069	0.1467487	4.975	0.00	1.00
dominance	0.1200104	0.1435613	0.1443463	0.831	0.90	0.10
familiarity	0.8164936	0.1511608	0.1533922	5.323	1.00	0.00
age	0.0010445	0.0048785	0.0048966	0.213	0.812	0.188
nb.ind	-0.0003078	0.0019302	0.0019373	0.159	0.112	0.888

However, only the number of familiar individuals in the new group significantly influences the difference of strength of associations ($r_{vi} = 1$, Table 7) with individuals having more familiars get stronger strength (Figure 6).

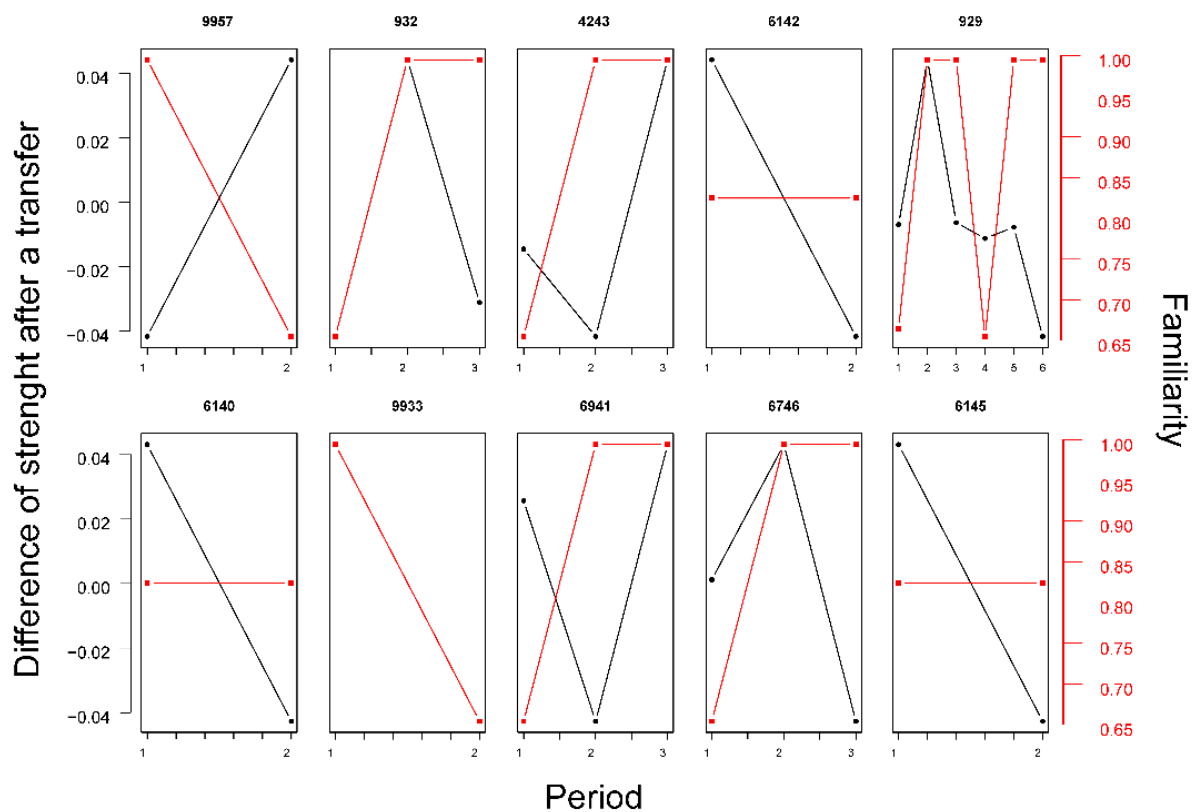


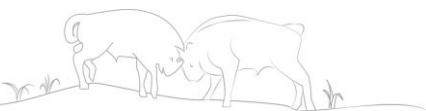
Figure 6. Difference of strength of associations and familiarity between different periods of transfer (a period is defined as without transfer inside it).

Discussion

In this study, we showed how individual and dyadic social network metrics are shaped by sociodemographic factors and composition changes in several groups of Highland cattle. Analyses of dyadic associations and individual centralities highlighted 1) correlations between proximities and age and dominance similarities between group members, 2) an influence of familiarity, age and sex on individual centralities and finally 3) an impact of transfers varying according to mainly the familiarity of individuals.

How do sociodemographic factors and group composition influence dyadic associations and centralities of individuals?

Matrices correlation tests revealed that individuals having about the same age and the same dominance rank develop stronger associations and are more in proximities than individuals with different age and sex. However, the tests also showed a correlation between age and dominance rank similarities even if these two factors are not collinear. For instance, in the group composition Robertsau 6 (Figure 1a), the individuals 951, 949 and 947 have about the same age, are the top-ranked individuals and form a triad with strong associations. This configuration was also found in female mouflons (*Ovis gmelini*) where the most dominant females form triadic relationships (Guilhem et al., 2002; Le Pendu et al., 2000). This reminds “triadic closure” that may facilitate the evolution of cooperation for alliances or access to food. However, what remains unknown with such theory is if triadic closure is a by-product socio-demographic characteristics (individuals sharing same characteristics share the same needs) or if it is a social strategy leading to better cooperation between multiple partners (Banks and Carley, 1996; Righi and Takacs, 2014). Other instances in the Figure 1 also showed this homophily according to age and dominance (Lusseau and Newman, 2004; Massen and Koski, 2014). Many authors confirmed homophily in ungulate species (Gerard and Richard-Hansen, 1992; Guilhem et al., 2000; Kimura, 1998; Roberts and Browning, 1998; Winfield et al., 1981) insisting on the fact that animals with same socio-demographic characteristics share also the same social or physiological/nutritional needs. Indeed, younger individuals are also seen together as observed in the group compositions Rolbing (Figure 1b) and Sturzelbronn 1 (Figure 1c). This homophily in youngers seems to be important for the latter to learn to live in groups and to learn sociality without injury risk quite more important with adults (Shimada and Sueur, 2014). The same reason might be



advanced with homophily between individuals of same dominance rank. Subordinate individuals could not have strong associations with dominant individuals because of injury risks (Syme et al. 1975 for an example in ungulates but Balasubramaniam et al., 2012; Borgeaud et al., 2016; Sosa, 2016 for instance in primates). This dominance related homophily may also come from competition between individuals to associate with top-ranked individuals (for tolerance or access to resources). However, as top-ranked individuals are already associated together, low-ranked individuals might not access to them (Borgeaud et al., 2016). However, the results we obtained were not observed in all group compositions due to intra-group age variance. The more the difference in age, the more the difference in dominance and the stronger the homophily. For instance, in Niedersteinbach where all individuals' ages are only different of maximum two years (7yo and 5yo) except for one juvenile, there is no homophily according to age contrary to other group compositions.

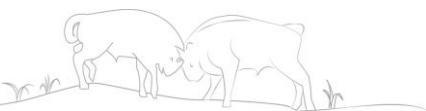
Individuals having the same age also have more similar dominance ranks than individuals having distant age. Dominance is affected by age in the way individuals are associated, meaning that individuals have same age are also prone to develop same dominance rank because of their strong and close associations. Social status such as dominance increases with age through difference processes (increase in body weight, increase in experience and knowledge, increase in social power, Crockford, 2016; McComb et al., 2011; Šárová et al., 2013; Sosa, 2016; Tokuyama and Furuichi, 2017). In the group composition Niedersteinbach 1, the presence of the male, also the older and top-ranked individual, plays an important role in the correlation with dyadic associations. When leaving the group (Niedersteinbach 2), the correlation is not significant anymore, either because of just its removal from the statistics, either because of perturbing the group social structure. When this male arrived in the group composition Sturzelbronn 3, it was not the older one but the top-ranked individual making the correlation with dominance and associations becoming significant.

Whilst age and dominance have strong impact on dyadic relationships, we only found an effect on age on strength of associations. Older individuals get stronger strengths of associations but not dominant ones. Competition for the group centre does not seem to be present in our study subjects. Usually, dominant individuals might develop strong associations because they are more in the group centre to get better defence against predators or for other resources. This makes these dominant individuals having a higher centrality than others. By other resources, we mean small spots of trees protecting from the

sun and high temperatures as we could observe in Highland cattle. These spots are appreciated from animals for thermoregulation and particularly defended by dominant individuals (Laforge et al., 2016; Lopes et al., 2016; McCann et al., 2016). Whilst these spots were present in our study groups, we do not observe such kind of socio-spatial correlation, probably due to an absence of competition between group members.

Centrality is also linked to age with oldest individuals having the highest strength of associations. With age, individuals become more and more selective (Almeling et al., 2016) in their social relationships. Young individuals interact with many partners - but not so selectively - in order to learn social rules (Shimada and Sueur, 2014). With time, they develop more stable relationships and become more and more central (Sosa, 2016). In our study, this effect was amplified because young individuals, juveniles or young adults, were also the ones farmers choose to transfer. In this way, they had to develop new relationships each time they are transferred, accentuating the link between age and centrality. Usually, juveniles have strong relationships with their mothers. However in our study, few juveniles were still in presence of their mother. As they were newly transferred in the group, they were not easily accepted, staying peripheral and forming strong dyadic associations between them as already showed by previous studies (Bøe and Færevik, 2003; Raussi et al., 2010). This result about age is then emphasised with the one on familiarity. Indeed, familiarity is quite linked to age as older individuals stay in their enclosure whilst younger ones were transferred. Individuals having more familiars in the group showed higher centralities. In bovines, group members form subsets of familiar individuals accentuating dyadic relationships and increasing centralities (Gutmann et al., 2015; Sato et al., 1993). In sheep (*Ovis aries*), familiar individuals are attracted to each other contrary to non familiar individuals (Winfield et al., 1981). In our study, resident cattle rebuffed and are more aggressive to new individuals around coveted spots. The same result was found in barnacle geese (*Branta leucopsis*) (Kurvers et al., 2013) and in mallards (*Anas platyrhynchos*) (Bousquet et al., 2017).

Sex also affected the strength of associations in our study with castrated males having stronger strength than females. We did not observed difference between males and females mainly due to the social organisation of bovines. Bovines show sexual segregation and females usually develop stronger and more stable dyadic associations than males giving a higher centrality for females (Bouissou et al., 2001; Reinhardt and Reinhardt, 1981; Villaret



and Bon, 1998). However, male juveniles are also closer to their mother and other young individuals changing this sex-centrality link in our study. In our study, the two castrated get stronger centralities mainly because of the group composition. The two individuals were only with juveniles, meaning individual looking for higher group cohesion than adults. In this way, sex was confounded with age in the Rolbing group and this is probably why we observed this effect.

Eigenvector was not affected at all by any of the factors we studied. This is probably because eigenvector centrality is taking into account direct connections (how an individual is connected) but also indirect ones (how its neighbours are themselves connected) (Bonacich, 2007). As our studied groups were quite cohesive with a low sample size, this might lead to low variance of eigenvector centralities between group members and absence of correlations with socio-demographic factors.

All these results together allow to understand which factors affect the social relationships and as a consequence the centralities of group members; combining these factors might be used as a tool to reinforce group cohesion, giving sociality key role to one specific group member or decrease aggressiveness during group transfer.

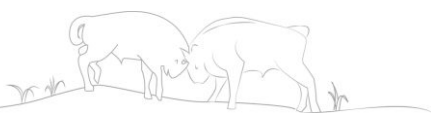
How do transfers influence dyad associations and centralities of individuals?

The difference of eigenvector centralities between two transfers is only explained by age. Results show that young individuals tend to see their centrality decreasing whilst older individuals get a higher centrality. During transfer, young individuals mostly leave their original group for a new group where their mother is absent. These individuals are then isolated and placed at the periphery of the group, the time they form new and stable relationships (Færevik et al., 2006). Inversely, adults benefit from these transfers as they are residents and new transferred individuals are looking for cohesion because of their stress. Indeed stress increases proximity with partners and social cohesion (Dufour et al., 2011; Hansen et al., 2009; Heathcote et al., 2017). Moreover, eigenvector centrality is a coefficient taking into account how individuals a group member is connected to are also connected (Bonacich, 2007). Indeed, if the relationships of an individual change but not the ones of its connected individuals, then the eigenvector would less change than the strength. In this way, this centrality coefficient is more stable than another coefficient only focused on the individual as strength of associations or degree (Levé et al., 2016).

We found, however, that strength of associations is only impacted by the number of familiar individuals in the new group. Individuals keeping a stable number of familiar individuals in the new group composition interact more with them whilst individuals separated from their familiars interact less and need time to develop strong and stable associations. Færevik et al. (2006) showed that being with familiars during transfer is indeed less stressful. In this way, familiar individuals have a stronger strength of associations because of group cohesion increase (Dufour et al., 2011; Hansen et al., 2009). Finally and surprisingly, the number of transferred individuals did not lead to a change in strength of associations. Mathematically, as there is more partners to associate with when the number of individuals increases in a group, there is less possibility to associate per partner and we should observe the strength of associations per individual decreasing globally. Kondo et al. (1989) showed that an increase in group size may lead to a decrease in space availability and then an increase in agonistic behaviours. Maybe we did not observe such an effect because of the large size of enclosures. Moreover, new transferred individuals are usually coming from the same former group and this may lead individuals to stay between them (resident vs. transferred) and to not change their relationships. However, this has to be tested since even if they stay between them, the stress induced by the change should conduct to a greater cohesion of individuals that we did not observe.

Implication for animal welfare

Our results showed that a group is structured according to age, dominance and familiarity. Good group cohesion and stability as well as less aggression might be controlled by favouring specific difference of age between individuals and subsets of familiars. During transfers and changes in group composition, cattle see their centralities decreasing, mainly in young individuals and because of a loss of familiar individuals. During stressful events, animals seem to prefer interacting with familiars and not interacting with non-familiars (Winfield et al., 1981). In this way, when transferring individuals, it is better to choose a certain number of familiars to transfer together in order to decrease their stress. Of course, after a certain time, animals should adapt to their new environment (Estevez et al., 2007) but the better the group composition, the faster the adaptation. This is particularly important knowing that stress may impact behaviour, cognition, reproductive performance and health of individuals (Costa et al., 2016; Gaillard et al., 2014; Proudfoot and Habing,



2015). It would be also important to transfer lately juveniles, more when they are close to 3yo than before 1yo and with an adult. This would be the best way to decrease maximally their stress. On the other hand, forming good pairs of individuals before and during transfers might increase food intake and weight gains particularly in calves (Costa et al., 2015). This study highlighted some interesting results to favour welfare of livestock, but more factors could be studied to still better enhance wellbeing during changes in group composition, particularly the personality of individuals to choose to transfer (Pruitt and Keiser, 2014; Wolf and Weissing, 2012).

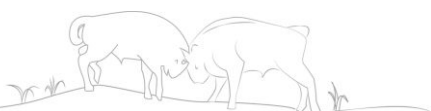
Acknowledgements

We would like to thank Cécile Bayeur and Jean-Claude Bieber from the “Parc Naturel des Vosges du Nord” (France) and Frédéric Lonchamp from Strasbourg (France) for granting us access to the Highland cattle. Our thanks to Arthur Letzelter and Fabien Kauffer for their help obtaining data for the socio-demographic factors of animals, and to Louise Frey and Audrey Claus for their help in data scoring. We thank Joanna Lignot (Munro Language Services) for English editing. Cédric Sueur was granted by the Chang Jiang Scholars Program at Sun-Yat Sen University to finalise this study.



References

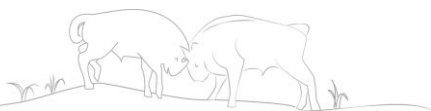
- Almeling, L., Hammerschmidt, K., Sennhenn-Reulen, H., Freund, A.M., Fischer, J., 2016. Motivational shifts in aging monkeys and the origins of social selectivity. *Curr. Biol.* 26, 1744–1749.
- Altmann, J., 1974. Observational Study of Behavior: Sampling Methods. *Behaviour* 49, 227–267.
- Balasubramaniam, K.N., Dittmar, K., Berman, C.M., Butovskaya, M., Cooper, M.A., Majolo, B., Ogawa, H., Schino, G., Thierry, B., De Waal, F.B.M., 2012. Hierarchical steepness, counter-aggression, and macaque social style scale. *Am. J. Primatol.* 74, 915–925. doi:10.1002/ajp.22044
- Banks, D.L., Carley, K.M., 1996. Models for network evolution. *J. Math. Sociol.* 21, 173–196.
- Bartoń, K., 2013. MuMIn: multi-model inference. R Package Version 1.
- Bastian, M., Heymann, S., Jacomy, M., 2009. Gephi: An Open Source Software for Exploring and Manipulating Networks.
- Bøe, K.E., Færevik, G., 2003. Grouping and social preferences in calves, heifers and cows. *Appl. Anim. Behav. Sci.* 80, 175–190.
- Boissy, A., Le Neindre, P., 1997. Behavioral, cardiac and cortisol responses to brief peer separation and reunion in cattle. *Physiol. Behav.* 61, 693–699.
- Bonacich, P., 2007. Some unique properties of eigenvector centrality. *Soc. Netw.* 29, 555–564. doi:10.1016/j.socnet.2007.04.002
- Borgeaud, C., Sosa, S., Bshary, R., Sueur, C., van de Waal, E., 2016. Intergroup Variation of Social Relationships in Wild Vervet Monkeys: A Dynamic Network Approach. *Front. Psychol.* 7, 915. doi:10.3389/fpsyg.2016.00915
- Bouissou, M., Boissy, A., 2005. Le comportement social des bovins et ses conséquences en élevage. *INRA Prod. Anim.* 18, 87–99.
- Bouissou, M.-F., Boissy, A., Le Neindre, P., Veissier, I., 2001. The social behaviour of cattle. *Soc. Behav. Farm Anim.* 113–145.
- Bousquet, C.A.H., Ahr, N., Sueur, C., Petit, O., 2017. Determinants of leadership in groups of female mallards. doi:10.1163/1568539X-00003431
- Boyland, N.K., Mlynski, D.T., James, R., Brent, L.J.N., Croft, D.P., 2016. The social network structure of a dynamic group of dairy cows: From individual to group level patterns. *Appl. Anim. Behav. Sci.* 174, 1–10. doi:10.1016/j.applanim.2015.11.016



- Burnham, K.P., Anderson, D.R., 2004. Multimodel inference understanding AIC and BIC in model selection. *Sociol. Methods Res.* 33, 261–304.
- Butt, B., Shortridge, A., WinklerPrins, A.M., 2009. Pastoral herd management, drought coping strategies, and cattle mobility in southern Kenya. *Ann. Assoc. Am. Geogr.* 99, 309–334.
- Costa, J., Meagher, R., von Keyserlingk, M., Weary, D., 2015. Early pair housing increases solid feed intake and weight gains in dairy calves. *J. Dairy Sci.* 98, 6381–6386.
- Costa, J., von Keyserlingk, M., Weary, D., 2016. Invited review: Effects of group housing of dairy calves on behavior, cognition, performance, and health. *J. Dairy Sci.* 99, 2453–2467.
- Crockford, C., 2016. Aging: Lessons for Elderly People from Monkeys. *Curr. Biol.* 26, R532–R534.
- Croft, D.P., James, R., Krause, J., 2008. *Exploring Animal Social Networks*. Princeton University Press.
- Croft, D.P., Madden, J.R., Franks, D.W., James, R., 2011. Hypothesis testing in animal social networks. *Trends Ecol. Evol.* 26, 502–507. doi:10.1016/j.tree.2011.05.012
- de Vries, H., Stevens, J.M.G., Vervaecke, H., 2006. Measuring and testing the steepness of dominance hierarchies. *Anim. Behav.* 71, 585–592. doi:10.1016/j.anbehav.2005.05.015
- Dufour, V., Sueur, C., Whiten, A., Buchanan-Smith, H. m., 2011. The impact of moving to a novel environment on social networks, activity and wellbeing in two new world primates. *Am. J. Primatol.* 73, 802–811. doi:10.1002/ajp.20943
- Estevez, I., Andersen, I.-L., Nævdal, E., 2007. Group size, density and social dynamics in farm animals. *Appl. Anim. Behav. Sci.* 103, 185–204.
- Færevik, G., Jensen, M.B., Bøe, K.E., 2006. Dairy calves social preferences and the significance of a companion animal during separation from the group. *Appl. Anim. Behav. Sci.* 99, 205–221.
- Farine, D.R., 2013. Animal social network inference and permutations for ecologists in R using asnipe. *Methods Ecol. Evol.* 4, 1187–1194. doi:10.1111/2041-210X.12121
- Farine, D.R., 2017. A guide to null models for animal social network analysis. *Methods Ecol. Evol.* doi:10.1111/2041-210X.12772

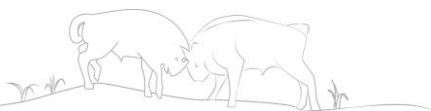
Annexe 3

- Farine, D.R., Whitehead, H., 2015. Constructing, conducting and interpreting animal social network analysis. *J. Anim. Ecol.* 84, 1144–1163.
- Franks, D.W., Ruxton, G.D., James, R., 2010. Sampling animal association networks with the gambit of the group. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 64, 493–503. doi:10.1007/s00265-009-0865-8
- Gaillard, C., Meagher, R.K., von Keyserlingk, M.A., Weary, D.M., 2014. Social housing improves dairy calves' performance in two cognitive tests. *PLoS One* 9, e92025.
- Gammell, M.P., Vries, H. de, Jennings, D.J., Carlin, C.M., Hayden, T.J., 2003. David's score: a more appropriate dominance ranking method than Clutton-Brock et al.'s index [WWW Document]. *Anim. Behav.* URL <http://dspace.library.uu.nl/handle/1874/17476> (accessed 2.18.17).
- Gerard, J.-F., Richard-Hansen, C., 1992. Social affinities as the basis of the social organization of a Pyrenean chamois (*Rupicapra pyrenaica*) population in an open mountain range. *Behav. Processes* 28, 111–122.
- Guilhem, C., Bideau, E., Gerard, J., Maublanc, M., 2000. Agonistic and proximity patterns in enclosed mouflon (*Ovis gmelini*) ewes in relation to age, reproductive status and kinship. *Behav. Processes* 50, 101–112.
- Guilhem, C., Gerard, J., Bideau, E., 2002. Rank acquisition through birth order in mouflon sheep (*Ovis gmelini*) ewes. *Ethology* 108, 63–73.
- Gupta, S., Earley, B., Nolan, M., Formentin, E., Crowe, M.A., 2008. Effect of repeated regrouping and relocation on behaviour of steers. *Appl. Anim. Behav. Sci.* 110, 229–243.
- Gutmann, A.K., Špinko, M., Winckler, C., 2015. Long-term familiarity creates preferred social partners in dairy cows. *Appl. Anim. Behav. Sci.* 169, 1–8.
- Hagen, K., Broom, D.M., 2003. Cattle discriminate between individual familiar herd members in a learning experiment. *Appl. Anim. Behav. Sci.* 82, 13–28.
- Hansen, H., McDonald, D.B., Groves, P., Maier, J.A.K., Ben-David, M., 2009. Social Networks and the Formation and Maintenance of River Otter Groups. *Ethology* 115, 384–396. doi:10.1111/j.1439-0310.2009.01624.x
- Heathcote, R.J.P., Darden, S.K., Franks, D.W., Ramnarine, I.W., Croft, D.P., 2017. Fear of predation drives stable and differentiated social relationships in guppies. *Sci. Rep.* 7, 41679. doi:10.1038/srep41679

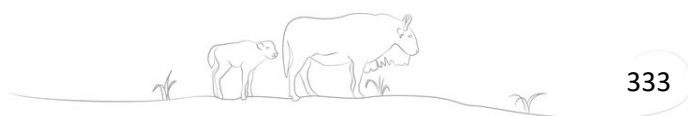


- Kimura, R., 1998. Mutual grooming and preferred associate relationships in a band of free-ranging horses. *Appl. Anim. Behav. Sci.* 59, 265–276.
- Kondo, S., Sekine, J., Okubo, M., Asahida, Y., 1989. The effect of group size and space allowance on the agonistic and spacing behavior of cattle. *Appl. Anim. Behav. Sci.* 24, 127–135.
- Kurvers, R.H., Adamczyk, V.M., Kraus, R.H., Hoffman, J.I., van Wieren, S.E., van der Jeugd, H.P., Amos, W., Prins, H.H., Jonker, R.M., 2013. Contrasting context dependence of familiarity and kinship in animal social networks. *Anim. Behav.* 86, 993–1001.
- Laforge, M.P., Michel, N.L., Wheeler, A.L., Brook, R.K., 2016. Habitat selection by female moose in the Canadian prairie ecozone. *J. Wildl. Manag.* 80, 1059–1068.
- Le Pendu, Y., Guilhem, C., Briedermann, L., Maublanc, M.-L., Gerard, J.-F., 2000. Interactions and associations between age and sex classes in mouflon sheep (*Ovis gmelini*) during winter. *Behav. Processes* 52, 97–107.
- Levé, M., Sueur, C., Petit, O., Matsuzawa, T., Hirata, S., 2016. Social grooming network in captive chimpanzees: does the wild or captive origin of group members affect sociality? *Primates* 57, 73–82.
- Lopes, L.B., Eckstein, C., Pina, D.S., Carnevalli, R.A., 2016. The influence of trees on the thermal environment and behaviour of grazing heifers in Brazilian Midwest. *Trop. Anim. Health Prod.* 48, 755–761.
- Lusseau, D., Newman, M.E.J., 2004. Identifying the role that animals play in their social networks. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 271, S477–S481. doi:10.1098/rsbl.2004.0225
- Massen, J.J., Koski, S.E., 2014. Chimps of a feather sit together: chimpanzee friendships are based on homophily in personality. *Evol. Hum. Behav.* 35, 1–8.
- McCann, N.P., Moen, R.A., Windels, S.K., Harris, T.R., 2016. Bed sites as thermal refuges for a cold-adapted ungulate in summer. *Wildl. Biol.* 22, 228–237.
- McComb, K., Shannon, G., Durant, S.M., Sayialel, K., Slotow, R., Poole, J., Moss, C., 2011. Leadership in Elephants: The Adaptive Value of Age. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* doi:10.1098/rspb.2011.0168
- McPherson, M., Smith-Lovin, L., Cook, J.M., 2001. Birds of a feather: Homophily in social networks. *Annu. Rev. Sociol.* 27, 415–444.

- Patison, K.P., Swain, D.L., Bishop-Hurley, G.J., Robins, G., Pattison, P., Reid, D.J., 2010. Changes in temporal and spatial associations between pairs of cattle during the process of familiarisation. *Appl. Anim. Behav. Sci.* 128, 10–17.
- Pinter-Wollman, N., Hobson, E.A., Smith, J.E., Edelman, A.J., Shizuka, D., Silva, S. de, Waters, J.S., Prager, S.D., Sasaki, T., Wittemyer, G., Fewell, J., McDonald, D.B., 2013. The dynamics of animal social networks: analytical, conceptual, and theoretical advances. *Behav. Ecol.* art047. doi:10.1093/beheco/art047
- Proudfoot, K., Habing, G., 2015. Social stress as a cause of diseases in farm animals: current knowledge and future directions. *Vet. J.* 206, 15–21.
- 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.
- R Development Core Team, 2009. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Raussi, S., Niskanen, S., Siivonen, J., Hänninen, L., Hepola, H., Jauhiainen, L., Veissier, I., 2010. The formation of preferential relationships at early age in cattle. *Behav. Processes* 84, 726–731.
- Reinhardt, V., Reinhardt, A., 1981. Cohesive Relationships in a Cattle Herd (*Bos Indicus*). *Behaviour* 77, 121–150. doi:10.1163/156853981X00194
- Righi, S., Takacs, K., 2014. Triadic balance and closure as drivers of the evolution of cooperation. Presented at the Social Simulation Conference.
- Roberts, J.M., Browning, B.A., 1998. Proximity and threats in highland ponies. *Soc. Netw.* 20, 227–238.
- Ruckstuhl, K.E., Neuhaus, P., 2000. Sexual Segregation in Ungulates: A New Approach. *Behaviour* 137, 361–377.
- Šárová, R., Špinka, M., Stěhulová, I., Ceacero, F., Šimečková, M., Kotrba, R., 2013. Pay respect to the elders: age, more than body mass, determines dominance in female beef cattle. *Anim. Behav.* 86, 1315–1323. doi:10.1016/j.anbehav.2013.10.002
- Sato, S., Tarumizu, K., Hatae, K., 1993. The influence of social factors on allogrooming in cows. *Appl. Anim. Behav. Sci.* 38, 235–244.
- Shimada, M., Sueur, C., 2014. The importance of social play network for infant or juvenile wild chimpanzees at Mahale Mountains National Park, Tanzania. *Am. J. Primatol.* 76, 1025-1036. doi:10.1002/ajp.22289

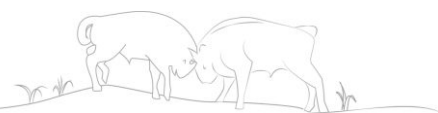
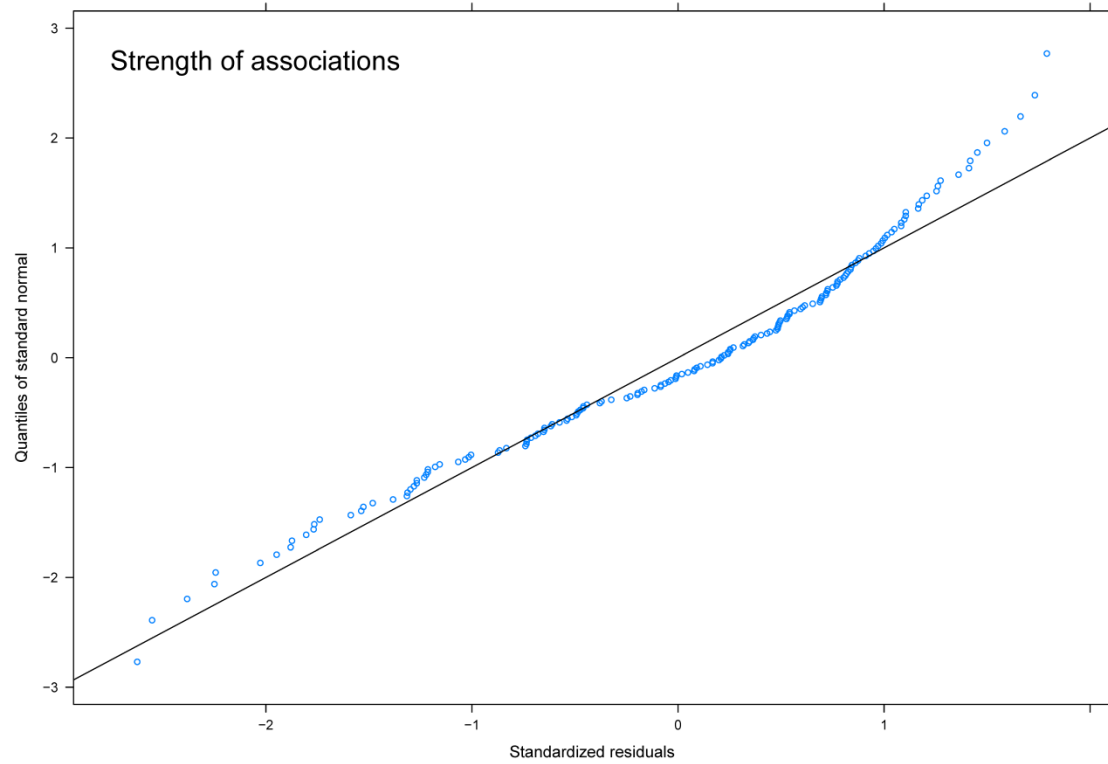
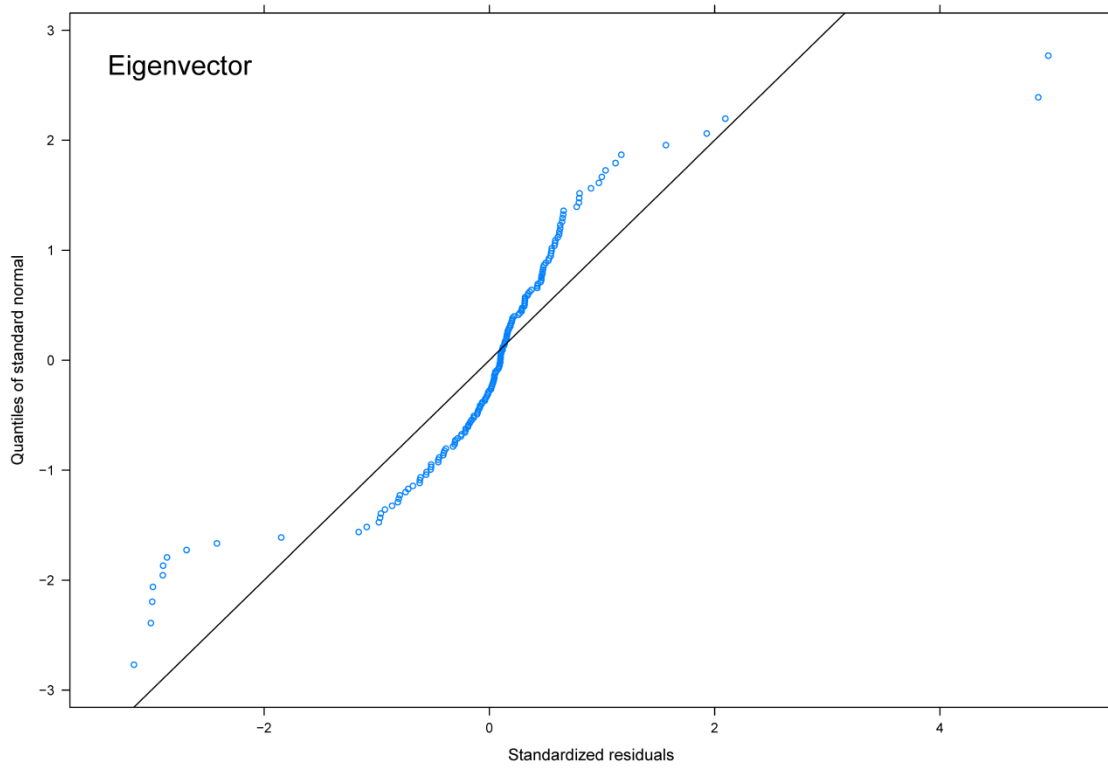


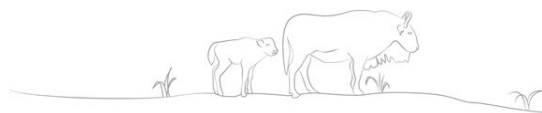
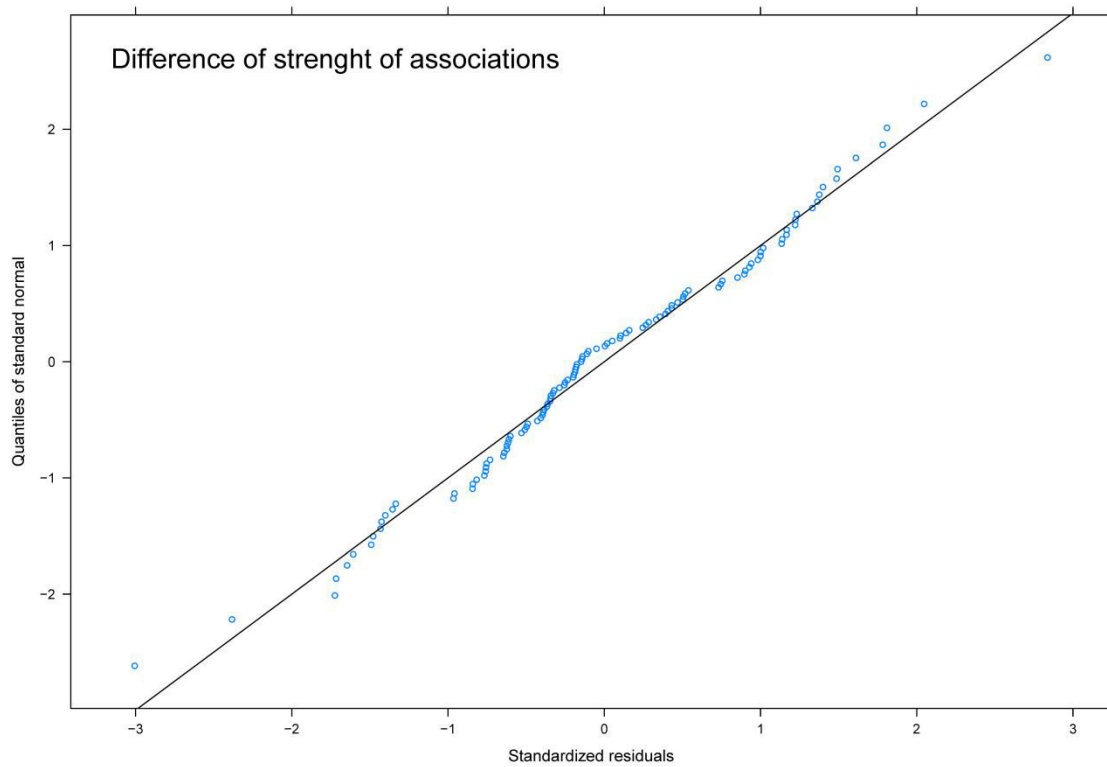
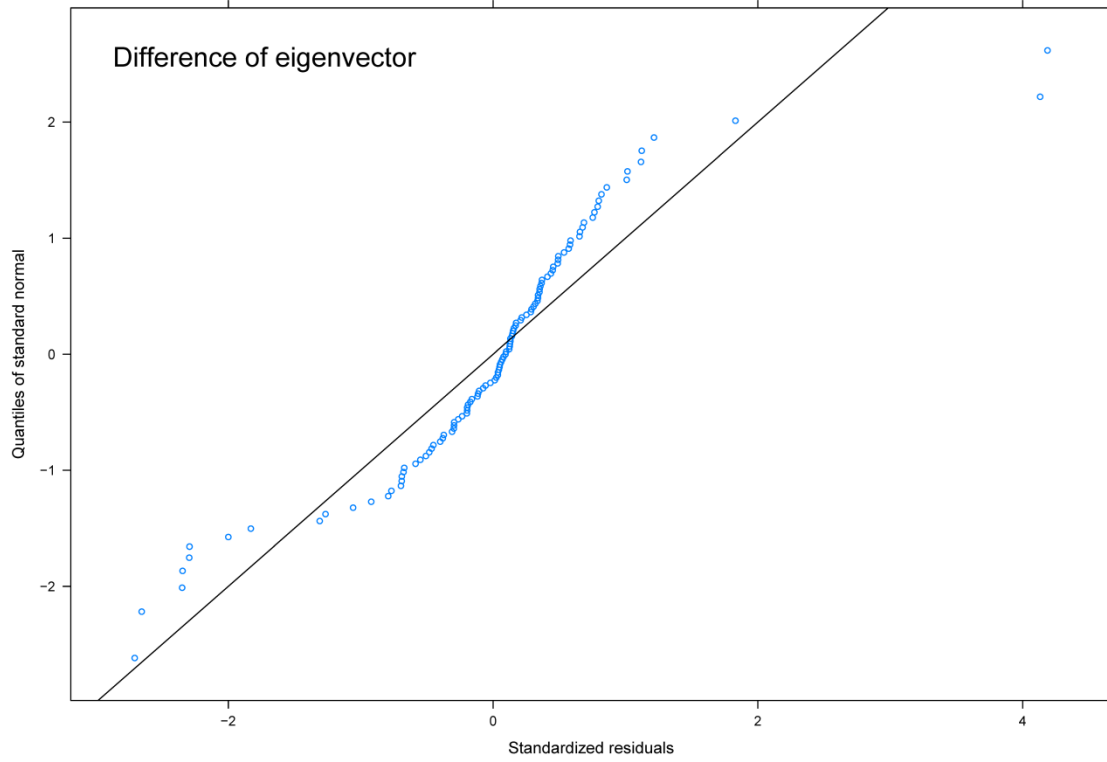
- Sosa, S., 2016. The Influence of Gender, Age, Matriline and Hierarchical Rank on Individual Social Position, Role and Interactional Patterns in *Macaca sylvanus* at “La Forêt des Singes”: A Multilevel Social Network Approach. *Front. Psychol.* 7.
- Sueur, C., Jacobs, A., Amblard, F., Petit, O., King, A.J., 2011a. How can social network analysis improve the study of primate behavior? *Am. J. Primatol.* 73, 703–719.
- Sueur, C., King, A.J., Conradt, L., Kerth, G., Lusseau, D., Mettke-Hofmann, C., Schaffner, C.M., Williams, L., Zinner, D., Aureli, F., 2011b. Collective decision-making and fission–fusion dynamics: a conceptual framework. *Oikos* 120, 1608–1617. doi:10.1111/j.1600-0706.2011.19685.x
- Sueur, C., Pelé, M., 2015. Utilisation de l’analyse des réseaux sociaux dans la gestion des animaux maintenus en captivité, in: *Analyse Des Réseaux Sociaux Appliquée À l’Ethologie et À l’Ecologie*. Editions Matériologiques, pp. 445–468.
- Syme, L.A., Syme, G., Waite, T., Pearson, A., 1975. Spatial distribution and social status in a small herd of dairy cows. *Anim. Behav.* 23, 609–614.
- Takeda, K., Sato, S., Sugawara, K., 2003. Familiarity and group size affect emotional stress in Japanese Black heifers. *Appl. Anim. Behav. Sci.* 82, 1–11.
- Tokuyama, N., Furuichi, T., 2017. Leadership of old females in collective departures in wild bonobos (*Pan paniscus*) at Wamba. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 71, 55. doi:10.1007/s00265-017-2277-5
- Villaret, J.-C., Bon, R., 1998. Sociality and relationships in Alpine ibex (*Capra ibex*).
- Von Keyserlingk, M., Olenick, D., Weary, D., 2008. Acute behavioral effects of regrouping dairy cows. *J. Dairy Sci.* 91, 1011–1016.
- Whitehead, H., 2009. SOCPROG programs: analysing animal social structures. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 63, 765–778. doi:10.1007/s00265-008-0697-y
- Wilson, A.D.M., Krause, S., Ramnarine, I.W., Borner, K.K., Clément, R.J.G., Kurvers, R.H.J.M., Krause, J., 2015. Social networks in changing environments. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 1–13. doi:10.1007/s00265-015-1973-2
- Winfield, C., Syme, G., Pearson, A., 1981. Effect of familiarity with each other and breed on the spatial behaviour of sheep in an open field. *Appl. Anim. Ethol.* 7, 67–75.
- Wolf, M., Weissing, F.J., 2012. Animal personalities: consequences for ecology and evolution. *Trends Ecol. Evol.* 27, 452–461. doi:10.1016/j.tree.2012.05.001



Supplementary information

Table S1. Plots of residual normality distribution.





Annexe 3

Table S2. Model selection table for the influence of socio-demographic factors on the eigenvector centrality. Models are ranked according to the best AIC.

Model	(Int)	Age	Domin	Famil	Sex	df	logLik	AIC	ΔAIC	Weight
13	0.9447			0.2704	+	6	55.8	-99.6	0.0	0.707
14	0.9074	0.0147		0.2465	+	7	55.0	-96	3.7	0.113
5	0.6884	0.1959				4	51.8	-95.5	4.1	0.091
15	0.9531		-0.0583	0.2663	+	7	54.4	-94.7	4.9	0.06
7	0.7191		-0.0580	0.194		5	50.3	-90.6	9.1	0.008
1	0.8599					3	48.2	-90.5	9.2	0.007
16	0.9119	0.0139	-0.0172	0.246	+	8	52.9	-89.8	9.8	0.005
6	0.6651	0.0124		0.1749		5	49.7	-89.4	10.2	0.004
9	0.9718				+	5	48.5	-86.9	12.7	0.001
2	0.808	0.0155				4	47.4	-86.8	12.9	0.001
10	0.9228	0.0181			+	6	49.2	-86.4	13.3	0.001
3	0.8929		-0.0658			4	46.9	-85.8	13.8	0.001
8	0.6824	0.0113	-0.0276	0.1755		6	47.8	-83.5	16.1	0
11	0.9818		-0.0736		+	6	47.4	-82.8	16.8	0
4	0.8254	0.0143	-0.0265			5	45.4	-80.9	18.8	0
12	0.9282	0.0171	-0.0211		+	7	47.2	-80.4	19.3	0

Table S3. Model selection table for the influence of socio-demographic factors on the strength of associations. Models are ranked according to the best AIC.

Model	(Int)	Age	Domin	Famil	Sex	df	logLik	AIC	ΔAIC	Weight
13	0.9447			0.2704	+	6	55.82	-99.6	0.0	0.707
14	0.9074	0.0147		0.2465	+	7	54.98	-96	3.7	0.113
5	0.6884			0.1959		4	51.77	-95.5	4.1	0.091
15	0.9531		-0.0583	0.2663	+	7	54.36	-94.7	4.9	0.06
7	0.7191		-0.0580	0.194		5	50.28	-90.6	9.1	0.008
1	0.8599					3	48.23	-90.5	9.2	0.007
16	0.9119	0.0139	-0.0172	0.246	+	8	52.92	-89.8	9.8	0.005
6	0.6651	0.0124		0.1749		5	49.70	-89.4	10.2	0.004
9	0.9718				+	5	48.46	-86.9	12.7	0.001
2	0.808	0.0155				4	47.38	-86.8	12.9	0.001
10	0.9228	0.0181			+	6	49.18	-86.4	13.3	0.001
3	0.8929		-0.0658			4	46.91	-85.8	13.8	0.001
8	0.6824	0.0113	-0.0276	0.1755		6	47.76	-83.5	16.1	0
11	0.9818		-0.0736		+	6	47.42	-82.8	16.8	0
4	0.8254	0.0143	-0.0265			5	45.44	-80.9	18.8	0
12	0.9282	0.0171	-0.0211		+	7	47.19	-80.4	19.3	0

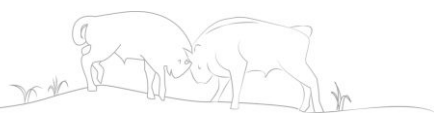


Table S4. Model selection table for the influence of socio-demographic factors on the difference of eigenvector centralities after a transfer. Models are ranked according to the best AIC.

Model	(Int)	Age	Domin	Famil	Nb.ind	df	logLik	AIC	ΔAIC	Weight
1	-0.0096					3	102.32	-198.6	0.0	0.854
2	-0.0400	0.0092				4	100.56	-193.1	5.5	0.054
5	0.0073			-0.0185		4	100.40	-192.8	5.9	0.046
3	-0.0090		0.0171			4	100.17	-192.3	6.3	0.036
9	-0.0107				-0.0022	4	97.62	-187.2	11.4	0.003
6	-0.0308	0.0091		-0.0099		5	98.57	-187.1	11.5	0.003
7	0.0217		0.0278	-0.0332		5	98.43	-186.9	11.8	0.002
4	-0.0418	0.0096	-0.0146			5	98.41	-186.8	11.8	0.002
13	0.0155			-0.0287	-0.0024	5	95.78	-181.6	17.1	0
8	-0.0396	0.0096	-0.0138	-0.0023		6	96.52	-181	17.6	0
11	-0.0102		0.0111		-0.0021	5	95.43	-180.9	17.8	0
10	-0.0390	0.0088			-0.0008	5	95.39	-180.8	17.9	0
15	0.0275		0.0238	-0.0409	-0.0023	6	93.77	-175.5	23.1	0
14	-0.0255	0.0086		-0.0143	-0.0009	6	93.44	-174.9	23.8	0
12	-0.0408	0.0092	-0.0155		-0.0008	6	93.25	-174.5	24.2	0
16	-0.0340	0.0090	-0.0130	-0.0070	-0.0009	7	91.39	-168.8	29.9	0

Table S5: Model selection table for the influence of socio-demographic factors on the difference of strength of associations after a transfer. Models are ranked according to the best AIC.

Model	(Int)	Age	Domin	Famil	Nb.ind	df	logLik	AIC	ΔAIC	Weight
7	-0.6639		0.242	0.7524		5	4.422	1.2	0.0	0.473
5	-0.7887			0.8802		4	3.352	1.3	0.1	0.441
6	-0.8732	0.0203		0.8992		5	1.985	6	4.9	0.041
13	-0.7529			0.8354	-0.0103	5	1.101	7.8	6.6	0.017
15	-0.6394		0.2252	0.7199	-0.0095	6	1.89	8.2	7.1	0.014
8	-0.7600		0.0150	0.1768	0.8009	6	1.884	8.2	7.1	0.014
14	-0.8281	0.0158		0.8619	-0.0076	6	-1.279	14.6	13.4	0.001
16	-0.7085	0.0102	0.1839	0.7581	-0.0079	7	-1.281	16.6	15.4	0
3	0.0318		0.4848			4	-7.173	22.3	21.2	0
11	0.0244		0.4490		-0.0125	5	-8.839	27.7	26.5	0
4	0.0211	0.0031	0.4744			5	-10.745	31.5	30.3	0
1	0.0156					3	-14.542	35.1	33.9	0
12	0.0370	-0.0038	0.4599		-0.0130	6	-12.375	36.8	35.6	0
9	0.0080				-0.0155	4	-15.18	38.4	37.2	0
2	-0.0375	0.0160				4	-17.066	42.1	41.0	0
10	-0.0182	0.0081			-0.0142	5	-18.492	47	45.8	0

Leadership linked to group composition in Highland cattle (*Bos taurus*): implications for livestock management

Submitted in *Applied Animal Behaviour Science*

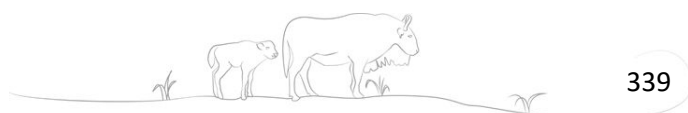
Cédric Sueur¹, Cédric Kuntz¹, Elise Debergue¹, Blandine Keller¹, Florian Robic¹, Flora Siegwalt-Baudin¹, Camille Richer¹, Amandine Ramos¹, Marie Pelé²

¹ Université de Strasbourg, CNRS, IPHC UMR 7178, F-67000 Strasbourg, France

² Ethobiosciences, Research and Consultancy Agency in Animal Well-Being and Behaviour, Strasbourg, France

Abstract: Animals kept for livestock or conservation form strong cohesive groups when foraging and moving, in the same way as their wild counterparts. Collective decision-making involves making compromises by consensus to maintain group cohesion and synchronisation. This type of consensus can be observed during collective movements, when a leadership can emerge. In a distributed leadership, many group members may initiate collective movements but some individuals initiate more frequently than others and are more frequently followed by their conspecifics due to socio-demographic factors such as age, sex or dominance. In this study, we focused on organisation and leadership in the collective movements of semi-wild groups of Highland cattle (*Bos Taurus*). Highland cattle being often used in eco-pasture, the identification of variables affecting leadership emergence and the use of space by animals may be a tool for the improvement of livestock and pastureland management. We studied the different compositions (nine in total) of four groups over a six-month period. Results revealed that leadership is widely distributed in Highland cattle groups, with some individuals initiating more often than other group members. Indeed, in large groups, some group members never initiated movements. The number of followers within a movement was particularly influenced by the age of the initiator, its social centrality and dominance, but was also affected by the increase of pre-departure activities. This study also shows the influence of several variables on the joining rank of individuals during movement progression, such as age and social centrality. Finally, social centrality and the numbers of followers explained the departure latency between two individuals. Here, we proposed how these findings can help managing livestock.

Keywords: leadership, social network, dominance, ungulates, farming, livestock, collective decision-making, semi-wild cattle



Introduction

Humans keep some animal species captive as livestock on farmland, or for conservation purposes (Boyland et al., 2016; Ramos et al., 2016). Even if these animals may have food provided *ad libitum* for all or a part of the year and no longer face predation, they still show the same strongly cohesive behaviour as their wild counterparts due to strong evolutionary pressures. Indeed, humans have chosen mainly social species for livestock or conservation purposes, because this sociality facilitates the maintenance of herd cohesion, making it easier to find the groups in pastureland and coordinate movements such as transhumance (Butt et al., 2009).

Group living provides many well-known advantages (Krause and Ruxton, 2002). Particularly, sociality allows better protection against predators in prey species such as ungulates through communal defence (Sillen-Tullberg and Leimar, 1988) but also through shared vigilance (Pays et al., 2014). Living in groups also leads to better information sharing and improved efficiency when seeking food (Danchin et al., 2004). However, there are also disadvantages to group living, such as food competition (Gore, 1993; Sterck et al., 1997) and increased pathogen transmission due to proximity between conspecifics (Godfrey et al., 2009; Nunn et al., 2006). One of the major disadvantages is the wide range of different and sometimes conflicting individual needs within the group. These conflicts of interest can lead to group fission, a phenomenon which can have a negative impact on group members, especially when there is a high predation risk (Conradt and Roper, 2005; Sueur et al., 2011b). In order to maintain spatial and temporal cohesion, group members therefore need to synchronize their activities and take collective decisions (Conradt, 2011).

Collective decision-making allows a compromise to be reached amongst group members through communication mechanisms. This consensus is shared when several individuals, *i.e.* the majority of group members, are involved in decision making (Bourjade and Sueur, 2010; Conradt, 2011; Conradt and Roper, 2007; Sueur and Petit, 2008a). Shared consensus, also called distributed leadership, has been shown in the African buffalo [*Syncerus caffer*, (Prins, 1996)], the European bison [*Bison bonasus*, (Ramos et al., 2015)], and many other animal species (Conradt and Roper, 2005). However, in some cases, a group member may play a more important role in the group decision to move, either by initiating more movements or by being followed by more of its conspecifics more frequently (Pyritz et al., 2011). In this case, this individual is considered as a leader (Van Vugt et al., 2008). This unshared



consensus, or “personal leadership” (Pyritz et al., 2011; Sueur and Petit, 2008a), has been described in species such as wolves (Peterson et al., 2002) and mountain gorillas (Watts, 2000). However, many studies have shown that this “personal leadership” does not usually last in groups, as other group members do not satisfy their needs (King, 2010; Sueur, 2012).

In a distributed leadership, some group members might initiate more than others. This propensity is not only influenced by socio-demographic factors such as the age and sex of individuals, but also by their dominance rank or their social centrality/role (Jacobs et al., 2011; Sueur and Petit, 2008b). Most studies show that age has a great influence on leadership. Older individuals have more knowledge and experience, and initiate more movements than younger group members (McComb et al., 2011; Ramos et al., 2015). The most convincing example is the African elephant (*Loxodonta Africana*) when the matriarch may lead the entire group to the best feeding grounds (McComb et al., 2001). In some species, dominant individuals also play a more important role in collective decisions than their subordinates. In wolves and mongooses, the dominant alpha couple seems to decide on the time and direction of movement (Peterson et al., 2002; Rasa, 1983). Strong social relationships also favour followership in many species. Finally, the nutritional needs of group members also seem to increase the likelihood that they will initiate a movement (Sueur et al., 2010b). Indeed, individuals with higher nutritional requirements, such as bigger males in Chacma baboons (Sueur, 2011) or lactating females in zebras (Fischhoff et al., 2009) initiate more movements than their conspecifics. In ungulates, these differences in needs between males and females can lead to sexual segregation (Conradt, 1998; Ruckstuhl, 2007).

Bovines are a remarkable taxa that is known to form very large groups in the wild, showing extraordinary collective phenomena such as the migration of wildebeest [*Connochates taurinus*, (Williamson et al., 1988)] and American bison [*Bison bison*, (Bamforth, 1987)] in large fission-fusion herds. However, not only wild bovines live in large groups; domestic bovines also show this behaviour and are of particular interest, mainly in pastoralism and farmland economic activities. Knowing how bovines move in their environment and being able to predict their movements is very useful for conservation biology or for livestock management (Anderson, 2007; Bishop-Hurley et al., 2007; Butler, 2006; Butler et al., 2004; Holdo et al., 2011; Ramos et al., 2016; Rose, 2006). Researchers have studied leadership in American bison (McHugh, 1958) and in European bison (Ramos et al., 2015), but also in domestic species such as zebu (Reinhardt, 1983; Reinhardt, 1982) and

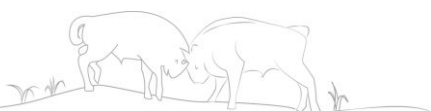
cows (Della-Rossa et al., 2013; Dumont et al., 2005; Ramseyer et al., 2009; Šárová et al., 2007, 2010). Results showed that leadership in all these groups and species is not personal, but distributed. In European bison, adult females are more likely to initiate movements whilst juveniles very rarely do so (Ramos et al., 2015). Many ungulate species form stable clusters of kin relatives or affiliates (Archie et al., 2006; Bercovitch and Berry, 2010; Lazo, 1994). The postures of animals and the dispersal state of the group influenced the success of an initiation. In domestic cattle, an increase was observed in activity during the pre-departure period (Ramseyer et al., 2009). A study by Dumont et al. (2005) showed that although most group members did initiate movements, one specific individual was particularly observed as the leader within different groups of individuals that shared the same characteristics (age, sex, origins).

However, all of these previous studies were performed on one group, or were performed on several groups that had specific group compositions (*e.g.* only females). Given the different factors influencing leadership in bovines, it is important to study how group composition affects the probability that some individuals will become leaders. In this study, we aimed at studying collective decision-making and the emergence of leadership in several group compositions of semi-wild Highland cattle (*Bos taurus*). This breed is particularly suitable for eco-pasturage due to its resistance to cold temperatures and its non-selective diet. Many French natural reserves and national parks have imported Highland cattle in order to maintain ecosystem biodiversity. The resulting number of cattle populations with different group compositions enables researchers to carry out a large study and attain a better understanding of the rules underlying the use of space and collective decision-making in this species. As for other bovines, we expected to find a distributed leadership, with adult females and dominant individuals initiating more movements than other individuals, with a higher success rate. We also expected social relationships to have a strong influence on following behaviour. Intention movements before departure were also expected to influence the number of followers in a group movement.

Methods

Ethical Note

This study was based on the observation of animals, and no handling or invasive experiments were involved. Our study was approved by our research institution (Institut



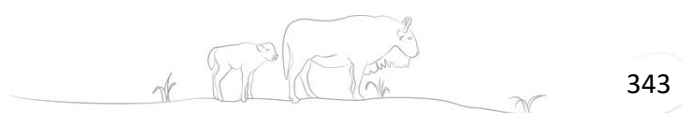
Pluridisciplinaire Hubert Curien). It was carried out in full accordance with its ethical guidelines and complied with European animal welfare legislation. Every effort was made to ensure the welfare of the animals and minimize disturbance by researchers present in the field.

Observation sites and study subjects

We studied four groups of Highland cattle subject to composition changes (Table 1). The four groups were located in the Grand Est, France. Water was supplied via a water pump for the Robertsau group, whilst the three other groups had access to a river. Enclosures were all composed of similar vegetation: grass, wetland, some bushes and some small areas of forest. Animals were supplied with hay. Observations were carried out over two periods: one in 2015, from April 14th to August 28th, and the second in 2016, from January 22nd to April 29th. During the two periods, the composition changed in all groups except the Rolbing group (Table 1). The traits of each individual had been clearly identified prior to this study. Each group member was identified according to physical traits such as coat colour and horn shape.

Table 1. Characteristics of the four Highland cattle group sites.

Observation site	GPS coordinates	Area (m ²)	Observation time	Number of changes in group composition
Robertsau (Rob)	48.611237, 7.806514	5 enclosure changes: 66 438;32 801; 44 028;80 501;33 637; 44 028	14/04/15-28/08/15, 22/01/16- 29/04/16	2
Niedersteinbach (Nie)	49.029522, 7.720504	86 787	14/04/15-28/08/15	1
Sturzelbronn (Stu)	49.057404, 7.580153	112 273	14/04/15-28/08/15	2
Rolbing (Rol)	49.10545, 7.26120	71 454	22/01/16-29/04/16	None



Changes in group composition

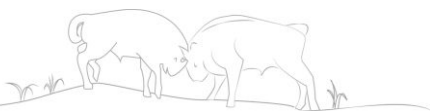
Group composition changes are summarised in Figure 1. A total of nine group compositions were observed for these four groups:

- Robertsau (Rob) group (3 group compositions): The group was initially composed of 14 female individuals (nine 3yo (year old) individuals and five 2yo individuals). On the 21st March 2015, seven females were added to this initial group (two 2yo individuals and five 1yo individuals). During the second observation period, 13 individuals were removed from the group (eight 3yo individuals, four 2yo individuals and one juvenile (>1yo)) and three new females were added (2yo) forming a group of 11 females (one 4yo individual, three 3yo individuals and eight 2yo individuals). We also observed four enclosure switches (change of enclosure and change of enclosure size), which were not related to changes in group composition. These enclosure switches were observed on 30/06/15, 21/07/15, 17/02/16 and 08/04/16 and were taken into account in the statistical analyses.

- Niedersteinbach (Nie) group (two group compositions): The group was initially composed of ten individuals (one 7yo male, eight 5yo females and one juvenile female). The male was removed from the group on the 2nd June 2015 and was added to the Stu group.

- Sturzelbronn (Stu) group (three group compositions): The group was initially composed of 18 individuals, namely 15 females (one 13yo, two 8yo, three 7yo, two 6yo, four 2yo and three 1yo individuals) and three 1yo males. Ten individuals were removed on the 25th May 2015, namely the three 1yo males, four 2yo females and three 1yo females. An adult male (7yo) was added to the group on the 2nd June 2016.

- Rolbing (Rol) group (one group composition): the group is composed of 11 individuals, namely two castrated males (2yo), two young females (1yo) and seven young males (1yo). Its composition did not change during the study.



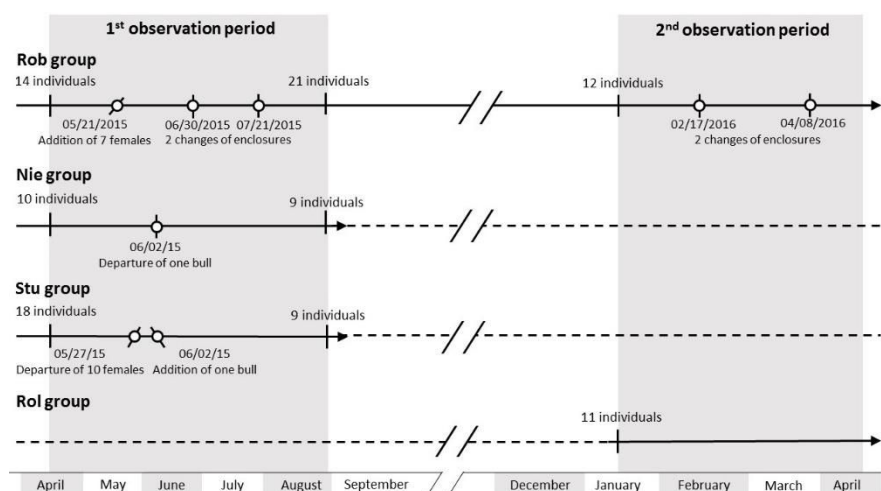


Figure 1. Chronological scheme of the composition changes in all four groups. Solid lines indicate the period of observation, whilst dotted lines indicate an absence of observation. White dots indicate changes in group composition or in enclosure.

Data scoring

Data were scored by two observers, at a distance of two to ten meters from the animals. Cattle were already habituated to human presence and were not disturbed by the observations, which were made once a week over a six-hour period between 9am and 5pm. The dataset is summarized in Table 2.

Table 2. Summary of the dataset for social and the collective movements

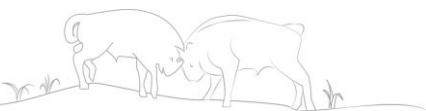
Group composition	Number of scans	Number of initiations	Number of joining rank data
Robertsau 1 (rob 1)	207	85	129
Robertsau 2 (rob 2)	211	84	172
Robertsau 3 (rob 3)	118	12	22
Robertsau 4 (rob 4)	221	21	60
Robertsau 5 (rob 5)	174	76	27
Robertsau 6 (rob 6)	321	47	74
Robertsau 7 (rob 7)	272	22	51
Niedersteinbach 1 (nie 1)	429	231	175
Niedersteinbach 2 (nie 2)	922	167	306
Sturzelbronn 1 (stu 1)	172	111	70
Sturzelbronn 2 (stu 2)	133	12	16
Sturzelbronn 3 (stu 3)	899	131	253
Rolbing (rol 1)	416	130	183
Total	4495	1129	1538

Social data scoring

The group social network was defined and scored using group member proximities (Boyland et al., 2016; Sueur and Pelé, 2015). Spatial associations were defined according to the nearest neighbour and were scored every five minutes with the *instantaneous sampling method* (Altmann, 1974). When evaluating social group network, it is better to use the “nearest neighbour” approach than the “five-meter proximity” concept, as the latter is complicated by a “gambit of the group” issue (Franks et al., 2010). Observers also scored spontaneous agonistic interactions using the behavioural sampling method (Altmann, 1974) in order to assess the dominance hierarchy of each group. The spatial associations were used to calculate the eigenvector centrality coefficient of each individual (Sueur et al., 2011a). This coefficient is a commonly used measure of individual centrality and is defined as a measure of how well an individual is connected to its conspecifics, and also reveals the connections of the group members to which it is connected (Bonacich, 2007). Agonistic interactions, considered to be the best of the dominance indices (de Vries et al., 2006; Gammell et al., 2003), were used to calculate the Modified David Score. Animals that usually dominate have high positive scores, and those that are usually dominated have largely negative scores. Eigenvector coefficients and the Modified David Score were calculated using SocProg 2.6 (Whitehead, 2009) for each group composition. Based on time intervals between group composition changes during our observation periods, we defined familiarity as the number of familiar individuals in the group, meaning the number of individuals a group member has been connected to for more than 3 months.

Spatio-temporal data scoring

Every 5 minutes during the *instantaneous sampling*, we also scored the number of individuals lying on the ground and the number of individuals standing, as well as the activity of each individual defined as social (grooming or playing), foraging, moving (without foraging) and resting (lying or standing without moving or foraging). We also scored group dispersal. Group members were considered to be “grouped” when all individuals were less than 5 m from at least one other individual and “dispersed” when two-thirds of the individuals were more than 5 m from each other. When the distance between subgroups of individuals was over 5 m (but individuals within subgroups were not more than 5 m apart), the herd was considered to be “subgrouped”. The value of 5 m for cattle seems to be a good dispersion criterion (Ramos et al., 2015; Ramseyer et al., 2009). If the dispersion state did



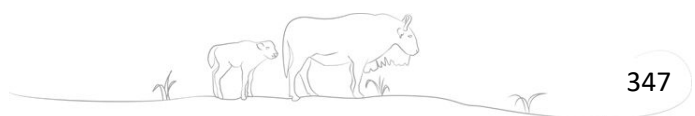
not correspond to one of these three states, the herd state was considered as “nondefined”. A majority of cases were nondefined in this study, making it impossible to analyse the dispersal state. Each day, we also scored the weather (sunny, cloudy, rainy, foggy and snowy) and measured the temperature using an electronic thermometer (average = $20.8 \pm 4.9^\circ\text{C}$, min = 7°C , max = 33.8°C).

Data scoring of collective movements

A Samsung GalaxyTab3 lite with the software Cybertracker 3.386 was used to score the movements of each individual using behavioural sampling. We defined movement initiation as the departure of an individual (the initiator) in a constant direction (*i.e.* without turning more than 45°) for at least 10 steps without stopping, with its head horizontal (*i.e.* without grazing). Movement with the head in this position has been proved to be a behavioural cue showing an intention to change location or to initiate movements (Ramos et al., 2015; Ramseyer et al., 2009). Every individual moving in the same direction as the initiator within 15 min of its departure, taking at least 10 steps without stopping, was considered a follower. This time window was used in a previous study on bovines (Ramos et al., 2015). The order of individuals at the time of departure was noted as follows: rank 1 was assigned to the initiator, rank 2 to the first follower, rank 3 to the second follower, and so on. We never observed two individuals joining at the same time. Vocalisations of animals were also scored whatever the time of emission. However, with the exception of cases where human interventions induced collective movements (discarded from our analyses), vocalisations were very rare and were not analysed in this study as the sample size was too small. We also scored the speed of the initiator (walk, trot or gallop). However, we did not analyse this variable as the initiator always walked to initiate a movement.

Statistical analyses

We considered each initiation as an independent event with no pseudo-replication issue, as each initiation is made up of different independent variables, of which individual identity is just one. However, the identity of each individual was set in the models as a random factor. This prerequisite is commonly used and accepted in the study of collective movements (Ramos et al., 2016; Ramseyer et al., 2009; Sueur and Petit, 2008a). For each initiation, we obtained the identity, age, sex, eigenvector centrality and dominance score of the initiator, the number of followers, the number of individuals standing 5-10-15 minutes



before the initiation and the number of individuals moving 5-10-15 minutes before the initiation.

The homogeneity of the leadership distribution was analysed using a Shapiro-Wilk normality test, followed by a curve estimation test. The distribution of the number of participants (initiator + followers) was analysed using survival analysis (Kaplan-Meier Method).

A generalized linear model (GzLM) was used to test the influence of the independent variables on our response variables. We carried out a GzLM with a Gamma law using the number of participants as response variable (corrected by the group size in order to obtain a percentage for the comparison of the different group composition sizes) and age, sex, dominance value, eigenvector centrality and familiarity as independent variables. We also added interactions between age, the dominance value and the eigenvector centrality to this GzLM. Identity was set as random factor.

A second GzLM analysis used the number of participants as a response variable and environmental factors, *i.e.* weather and temperature, as independent variables, but also the number of standing individuals at 5-10-15 minutes before the initiation and the number of moving individuals at 5-10-15 minutes before the initiation. We also added the interactions between the number of standing/moving individuals at 5 and at 15 minutes before initiation to assess whether an amplification process underlies the followership.

A third GzLM combined joining rank r (from 1 to N , Poisson law) of individuals joining the movement and the following independent variables: age of the individual of joining rank r , its sex, its eigenvector centrality and its dominance value. Identity was set in the model as a random factor.

Finally, a fourth GzLM with a Gamma law was carried out using the inter-rank latency between two participants (meaning the time between the departure of the joining rank r individual and the departure of the joining rank $r-1$ individual) as response variable, and the following independent variables: the age of the rank $r-1$ individual, its sex, its eigenvector centrality, its dominance value and the familiarity between the rank r and rank $r-1$ individuals (1 if they have been in the same group for more than 3 months, and 0 otherwise) and the number of individuals already participating in the movement. The identity of the rank $r-1$ individual was set in the model as random factor.



For each GzLM, we ran multi-model inferences to compare and rank candidate models according to (i) their respective Akaike Information Criterion (AIC) after correction for small sample sizes (AICc) and (ii) normalized Akaike weights (AICw) (Burnham and Anderson, 2004). The ΔAICc is the difference in AICc between a given model and the model with the lowest AIC. The AIC weight indicates the probability of a given model being the best among candidate models. Models with a $\Delta\text{AICc} < 2$ were considered equally possible candidates and their statistics were averaged. The null model was included as a possible candidate but was never among the models with lowest AICc. Averaged model coefficients were obtained for models with a $\Delta\text{AICc} < 2$. Model inference and averaging were carried out with the R package “MuMIn” (Bartoń, 2013). We checked for multicollinearity of the predictor variables by calculating the variance inflation factor (VIF). In all cases, the predictor variables had a VIF value close to 1.00, indicating that the predictor variables were not correlated. Particularly, age (Gvif = 1.18), dominance (Gvif = 1.33) and eigenvector centrality (Gvif = 1.23) of group members are not collinear. The significance level was set at 0.05. Statistical analyses were performed in R 3.24 (R Development Core Team, 2009).

Results

Distribution of leadership, and the factors that influence it.

Results show that there was no personal and exclusive leadership, but that several individuals could initiate movements (Figure 2). However, leadership distribution was not homogeneous in this study (Shapiro-Wilk test, $W=0.87$, $p<0.001$) but followed an exponential law (Curve estimation test, estimate=1.01, $z=58.61$, $p<0.001$). The individual initiating the most movements in each group initiated an average 20% of group movements (ranging from 7% to 35%), according to group composition. The individual with the next highest initiation level initiated an average 15% of movements, ranging from 7% to 25% according to the group. Some individuals never initiated movements, and the number of these individuals is correlated with the group size (Pearson correlation test, $t=2.62$, $df=11$, $p=0.024$): the bigger the group, the higher the number of individuals that did not initiate movements. The non-initiation of movements by an individual was not, however, correlated to the sex ratio (Pearson correlation test, $t = -0.89$, $df = 11$, $P = 0.389$) or the age ratio (Pearson correlation test, $t = 0.172$, $df = 11$, $P = 0.866$).

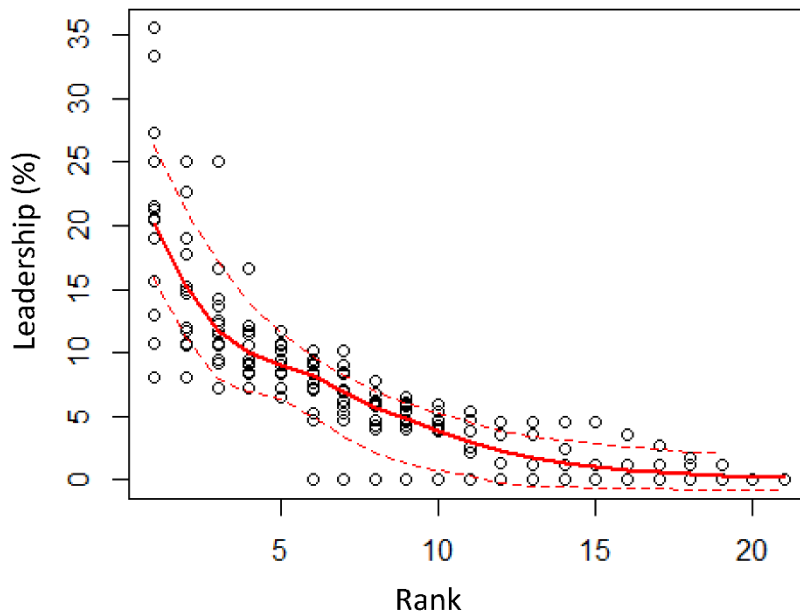
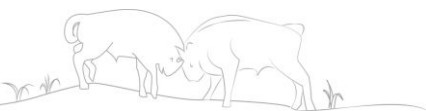


Figure 2. Leadership (% per individual per group composition) ranked from the highest to the lowest leadership (rank 1 being the individual initiating the most of initiations in the group, rank 2 the second initiator/leader, and so on). Each dot represents one individual. The solid line represents the average whilst the dotted lines represent the 95% confidence interval.

The GzLM carried out with the number of initiations as response variable (Figure 3) showed that eigenvector centrality had the strongest effect on an individual propensity to be a leader (estimate = 14.26, $z = 2.61$, $P = 0.009$): individuals that were more central initiated more movements than less central ones. Age also had an effect on leadership (estimate = 1.32, $z = 3.29$, $P = 0.001$), with older individuals initiating more movements than their younger counterparts. Moreover, the interaction between the two aforementioned factors was also significant (estimate = -2.99, $z = 3.26$, $P = 0.002$). The sex of individuals also influenced leadership (estimate = -1.65, $z = 2.59$, $P = 0.01$) with females initiating less than castrated males. There was no difference between males and castrated males and between males and females. Dominance (estimate = 1.16, $z = 0.49$, $P = 0.622$), the interaction between age and dominance (estimate = 0.14, $z = 1.29$, $P = 0.196$) and the interaction between eigenvector and dominance (estimate = -8.57, $z = 0.9$, $P = 0.367$) were not seen to significantly influence the possible initiation of a movement by a given individual (VIF analysis showed that dominance and age are not collinear, see Methods).



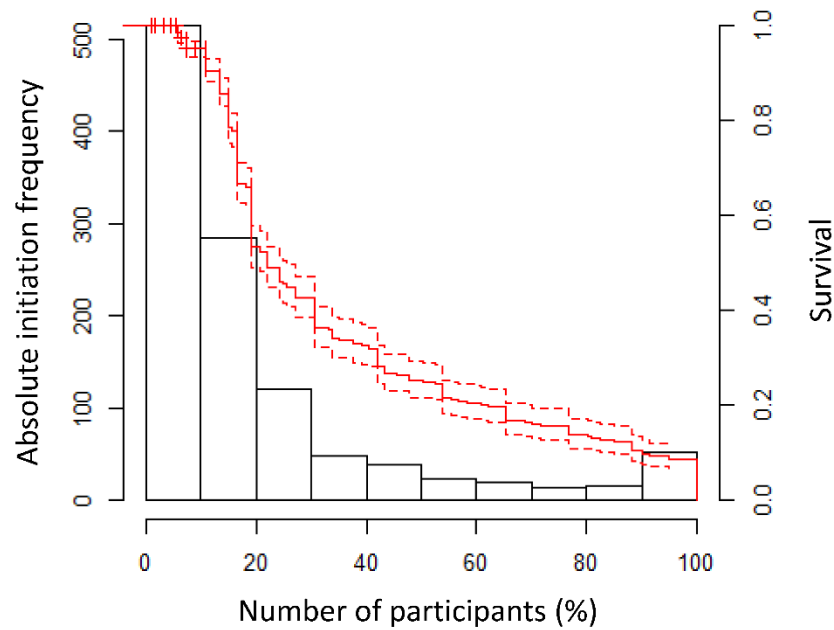


Figure 3. Distribution of the number of participants (as a percentage to compare the different group compositions). Histograms indicate the number of initiations per 10% interval. The red line indicates survival, with dotted lines showing the 95% confidence intervals.

Distribution of the number of participants, and the factors that influence it.

The distribution of the number of participants follows a parabolic curve ($y = 0.098x^2 - 13.234x + 421.41$, curve estimation test: $R^2 = 0.89$, $Z = 8.91$, $P < 0.001$, Figure 4). This U-shape is specific in collective decisions to an “all-or-nothing” phenomenon, meaning that most initiations are either not followed at all, or are followed by the entire group. Indeed, many initiations in this study were not followed by any follower (about 50%) whilst only 5% of initiations led to movements followed by the entire group.

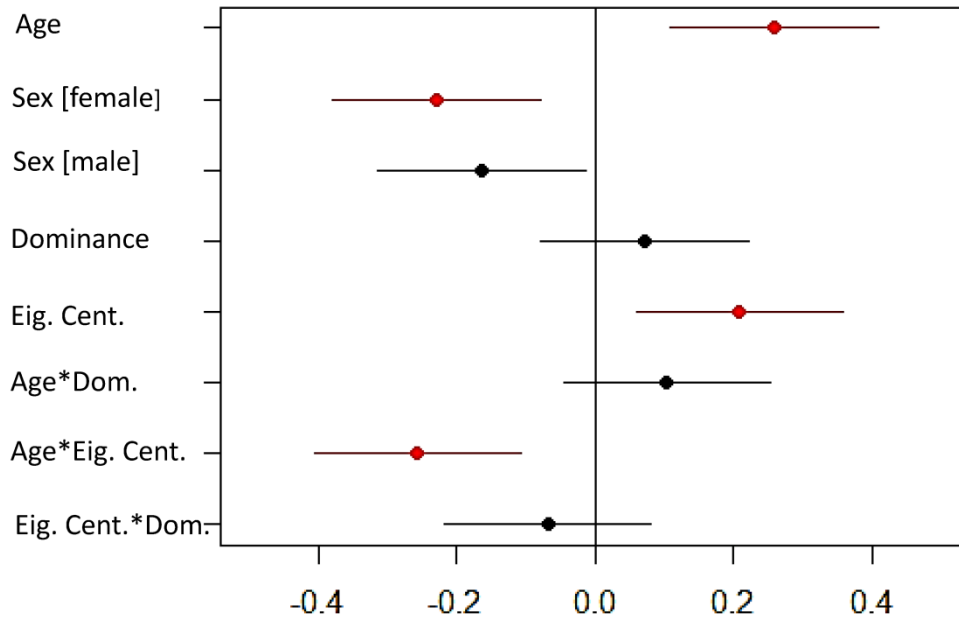
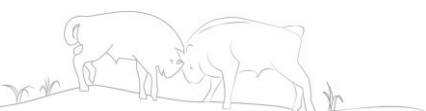


Figure 4. Effect size of the GzLM using socio-demographic factors as independent variables and the number of initiations per individual per group composition as a response variable. Red dots indicate significant influence of variables.

Socio-demographic factors influencing the number of participants within a movement are indicated in Figure 5. The eigenvector centrality was the most influential variable for followership (estimate = 4.06, $z = 3.25$, $P = 0.001$). Central group members attracted more followers than their less central counterparts. Sex also had an effect on the number of participants: castrated males had more followers than intact males (estimate = -0.88, $z = -2.3$, $P = 0.021$) or females (estimate = -0.92, $z = -2.58$, $P < 0.01$). Dominance also had an impact on the number of participants, but this effect was small compared to the aforementioned influences (estimate = 0.34, $z = 2.15$, $P = 0.032$). Highly ranked individuals have more followers than low-ranked individuals. Age strongly influences followership (estimate = 0.11, $z = 4.31$, $P < 0.001$), with older cattle attracting more followers. Finally, familiarity also had an effect on followership: the more individuals an initiator was familiar with, the more likely it was to be followed (estimate < 0.01, $z = 2.94$, $P = 0.003$). The same GzLM was carried out by adding interactions between factors. Only the interaction age and eigenvector centrality of the initiator were seen to significantly influence the number of participants (estimate = 0.33, $z = 5.3$, $P < 0.001$).



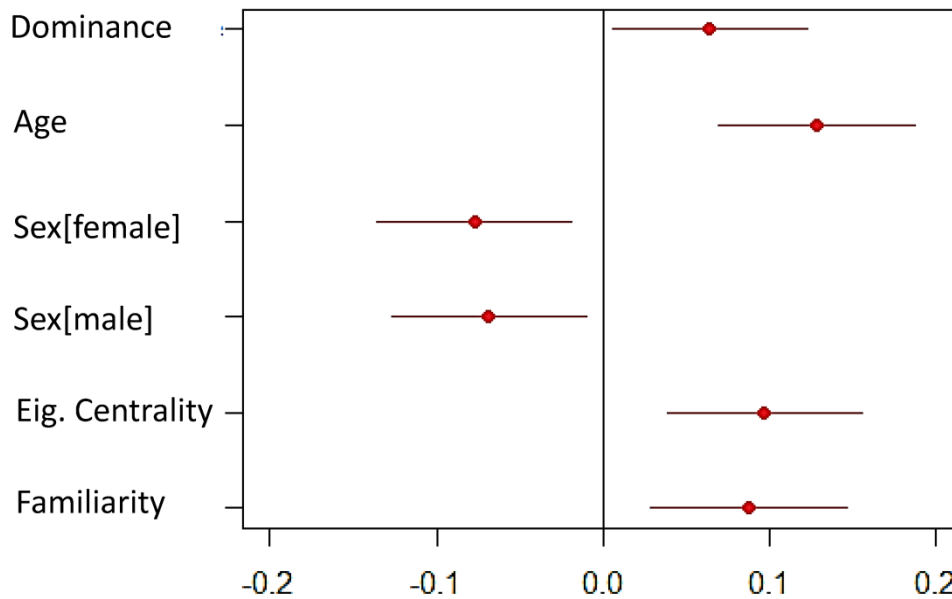
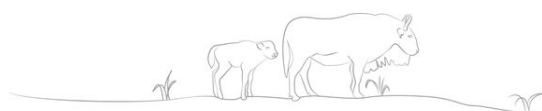


Figure 5. Effect size of the GzLM using socio-demographic factors as independent variables and the number of participants per movement as a response variable. Red dots indicate a significant influence of variables.

Environmental factors influencing the number of participants within a movement are indicated in Figure 6. Temperature was seen to have an effect on followership (estimate = 0.02, $z = 3.35$, $P = 0.001$): the higher the temperature, the higher the number of followers. The number of standing individuals 5 minutes and 15 minutes before the departure also influenced followership, but not in the same way. The number of standing members 5 minutes before the departure had a positive impact on the number of followers (estimate = 0.01, $z = 4.79$, $P < 0.001$), whilst the number of standing individuals 15 minutes before the departure had a negative effect (estimate = -0.01, $z = 3.54$, $P < 0.001$). The integration of the interaction between the number of standing individuals 5 and 15 minutes before the initiation significantly influenced the response variable (estimate < 0.01, $z = 2.75$, $P = 0.006$). If the number of standing individuals was very low 15 minutes before the departure but very high 5 minutes before it occurred, the number of followers increased substantially, showing an amplification process (Sueur and Deneubourg, 2011). The number of moving individuals 5 minutes before the initiation also had a positive effect on the number of followers (estimate = 0.01, $z = 3.37$, $P = 0.001$).



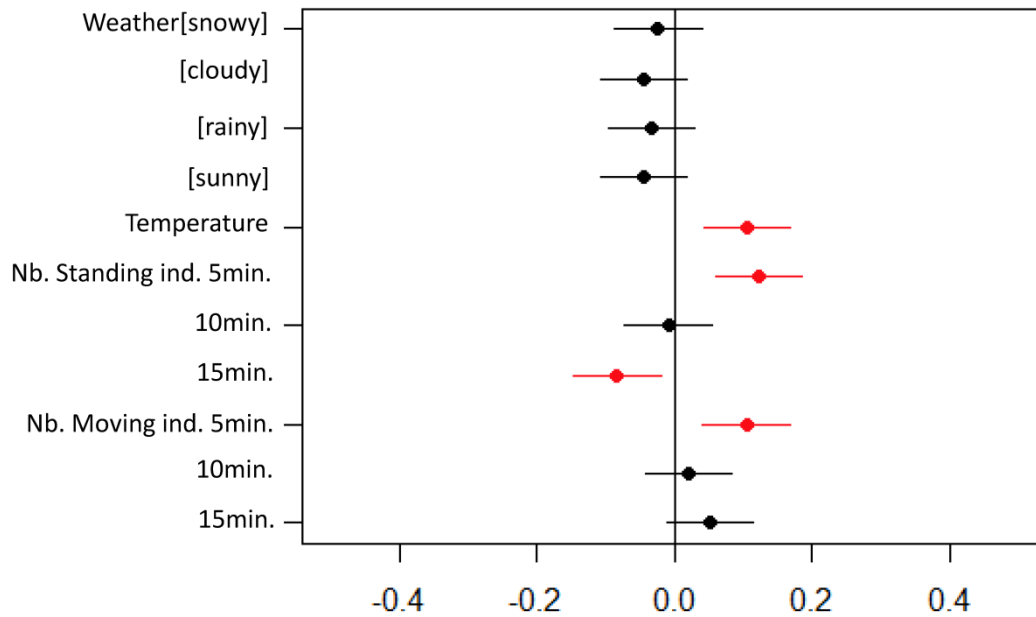
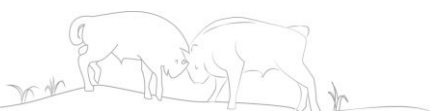


Figure 6. Effect size of the GzLM using spatiotemporal factors as independent variables and the number of participants per movement as a response variable. Red dots indicate significant influence of variables.

Order of individuals when joining the movement

Factors affecting the rank of joining of individuals are indicated in Figure 7. Results showed a significant effect of sex on rank, with females being found towards the back of the group movement ([female]: estimate = 0.41, $z = 2.1$, $P = 0.035$). Dominance value also affected the rank of joining, with high-ranking members being the first to join the movement (estimate = 0.2, $z = 2.17$, $P = 0.03$). Moreover, older individuals were also among the first to join movements (estimate = -0.04, $z = 2.88$, $P = 0.004$). Eigenvector centrality did not affect joining rank (estimate = -0.5, $z = 0.68$, $P = 0.5$).



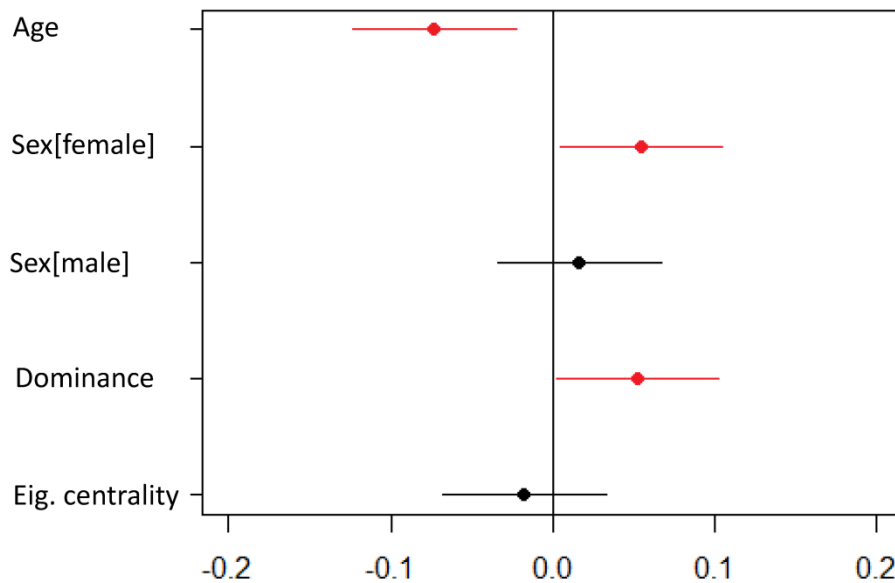


Figure 7. Effect size of the GzLM using socio-demographic factors as independent variables and the joining rank of individuals joining a movement as a response variable. Red dots indicate a significant influence of variables.

Inter-rank latencies

Effect sizes of the last GzLM on inter-rank latency (*i.e.* the time between the departures of two individuals) are indicated in Figure 8. The eigenvector centrality of the previous joining individual (rank $r-1$) had a positive effect on the departure time of the rank r individual (estimate = 2.23, $z = 2$, $P = 0.045$). A positive effect was also found for the strength of relationships between the rank $r-1$ and rank r individual (estimate = -0.33, $z = 2.73$, $P = 0.006$). An individual was more prone to follow when it had seen a preferred group member joining the movement. Familiarity also had an effect, but in an unexpected way (estimate = 0.29, $z = 2.43$, $P = 0.015$): the less familiar an individual is within the group, the more likely it was to follow a movement. Finally, as the number of already departed individuals increased, the inter-rank latency decreased (estimate = -0.01, $z = 6.54$, $P < 0.001$). The age of the rank $r-1$ individual was not seen to have any effect on the identity of the rank r individual (estimate = 0.01, $z = 0.6$, $P = 0.552$), and this was also the case for dominance (estimate = -0.1, $z = 0.7$, $P = 0.487$) and sex ([female]: estimate = -0.36, $z = 1.71$, $P = 0.087$; [male]: estimate = -0.03, $z = 0.13$, $P = 0.893$).

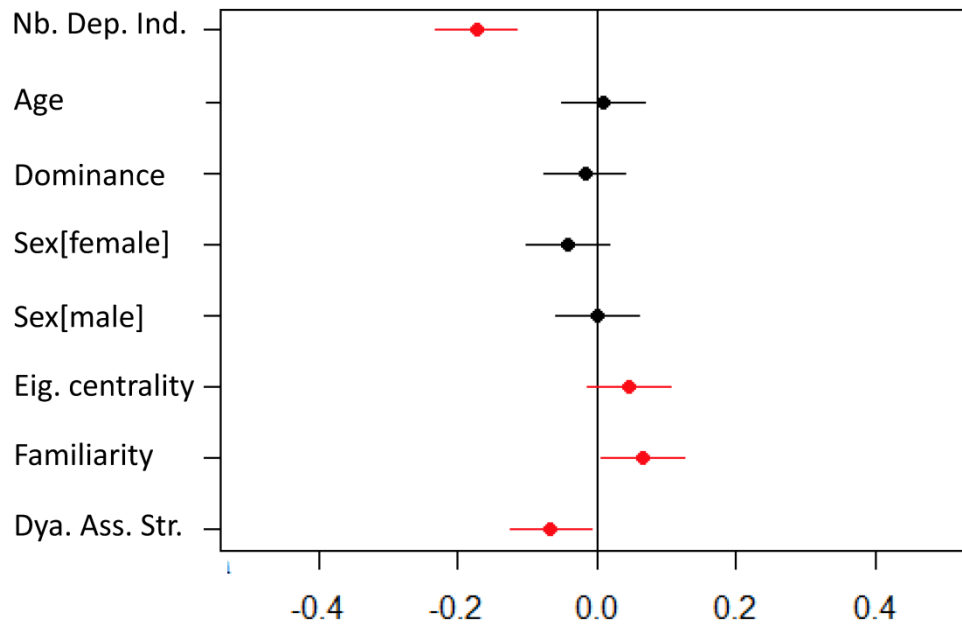
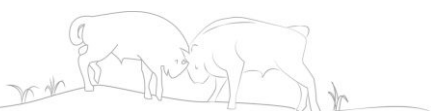


Figure 8. Effect size of the GzLM using socio-demographic factors as independent variables and the inter-rank latency (time between the departure of the rank r and rank $r-1$ individual) as response variable. Red dots indicate a significant influence of variables.

Discussion

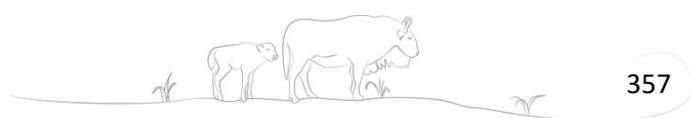
This study aimed to understand the mechanisms underlying leadership and collective decision-making in semi-wild Highland cattle. It revealed the heterogeneous distribution of leadership and of the number of participants in a group movement. The study of four groups with composition that changed over time allowed us to efficiently test different socio-demographic and spatiotemporal variables and to generalize our results.

Leadership is distributed in Highland cattle, but it is not equally distributed. Some individuals initiate more than others and some members, mainly the young individuals and subordinate ones, never initiate. This unequally distributed leadership seems to be the main rule in animals (Petit and Bon, 2010) and has been observed in other bovine species such as the American bison (McHugh, 1958), European bison (Ramos et al., 2015), semi-wild cattle such as zebu (Reinhardt, 1982), and domestic cattle (Della-Rossa et al., 2013; Dumont et al., 2005; Ramseyer et al., 2009a; Šárová et al., 2010). Central, older and dominant individuals initiated more movements than non-central, younger and subordinate individuals. However, even if a link has been established between age, centrality and dominance (Bouissou et al., 2001; Favre et al., 2008; Šárová et al., 2013), these variables are not collinear. This means



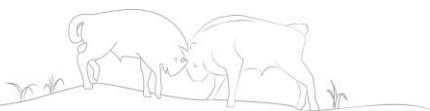
that each of these three factors acts independently on the propensity to lead the group. Older individuals have more knowledge and experience of the environment than younger group members, so their leadership can be linked to this knowledge (McComb et al., 2011). Dominant individuals also initiate movements more often because they are more easily watched and followed by the group (Sueur and Petit, 2010). Regarding the link between social centrality and leadership, Sueur et al. (2013) suggested that a feedback loop may exist between the two phenomena: central individuals are followed more by their conspecifics, and this greater followership might lead to a stronger leadership, enabling the leading individual to make faster and more efficient decisions. The decision is even more efficient if leadership and social centrality are linked to the age and knowledge of individuals (Pelé and Sueur, 2013; Sueur et al., 2013). Sex also has an effect in our study, with castrated males initiating more than females or non-castrated males. However, this result is mainly due to the composition of one group (Rolbing), which contained two castrated adult males and nine juveniles. In this condition, sex is confounded with age, as the two castrated males are the only two adults in the group. This result is mainly due to the cohesive behaviour of juveniles and not to the status of castrated males. Surprisingly, and contrary to previous studies (Bourjade and Sueur, 2010; Bousquet and Manser, 2011; McComb et al., 2011), females did not initiate more movements than males. This is probably due to sexual segregation in bovines, whereby females and males behave quite independently of each other (Neuhaus and Ruckstuhl, 2002; Ruckstuhl, 2007).

Interestingly, even if the distribution of the number of participants showed a U-shape meaning a mimetic/amplification process to join movements (Sueur and Deneubourg, 2011), most of the movements recorded (about 80%) had only one or two participants. Domestic cattle seem to show a similar organisation to that of wild populations (Clutton-Brock et al., 1976) but the captive conditions, may cause captive animals to be less cohesive than wild ones. Particularly, the supply of water and hay seems to be more influential than the different sizes of enclosure, as movements did not increase according to enclosure size (personal observation). This effect does however seem to depend on the study species and its group size (Meunier et al., 2006; Ramseyer et al., 2009; Sueur, 2011; Sueur and Petit, 2008a). The low number of participants in group movements of Highland cattle can also be explained by the fission-fusion dynamics of bovines (Merkle et al., 2015; Ramos et al., 2015).



This heterogeneous distribution of the number of participants allows us to understand which factors affect followership. Age, dominance and social centrality have a positive effect on the followership, as well as on leadership. As shown in previous studies, older individuals attracted more followers than their younger counterparts (Ramos et al., 2015). This was also true for dominant individuals compared to subordinate ones (Peterson et al., 2002; Ramseyer et al., 2009b, 2009a; Sueur and Petit, 2008a) and central individuals compared to non-central members (Belle et al., 2013; King et al., 2011). Interestingly, the interaction between dominance and age increases the followership. Familiarity also impacts followership, and the individuals that have a greater number of familiar group members are more followed, as previously reported in cattle (Della-Rossa et al., 2013). We could not test if and how the speed of the initiators affected the success of a movement, as they were always walking. Contrary to primates (Leca et al., 2003; Meunier et al., 2008; Sueur and Petit, 2010), speed does not seem to be used to communicate motivation in cattle.

The likelihood that animals will move is influenced by the temperature but not by the weather. Individuals seemed to limit their movements when it was cold (below 10°C) to save energy, as already shown in the European bison (Ramos et al., 2015). Highland cattle are semi-wild bovines that are resistant to diverse climatic conditions, thus explaining why weather does not have an effect on collective movements. The pre-departure period also seems to be important for the success of a movement: the number of standing individuals and the number of moving individuals (*i.e.* intention movements but not initiation) before a departure both increase the number of participants in a group movement. Specifically, an interaction between a low number of standing individuals 15 minutes before the departure and a high number of standing individuals 5 minutes before the departure leads to an amplification process (Sueur and Deneubourg, 2011). This means that the movement will be efficient if a high number of individuals stand up during the 15 minutes before the initiation and not before. This increase in activity and synchronicity have already been described in many previous studies on different taxa, and show the motivation of individuals to move (Ramseyer et al., 2009b; Stewart and Harcourt, 1994; Stueckle and Zinner, 2008; Sueur et al., 2011). Whilst the number of standing individuals before an initiation is an indication of the time individuals will begin to move, the number of moving individuals is more representative of the direction of movement, as previously found in African buffalos (Prins, 1996). We could not study here whether a type of voting process occurs in Highland cattle, as suggested in



the African buffalo (Prins, 1996) and described in the European bison (Ramos et al., 2015); nevertheless, this result seems to indicate that such a process may well exist in Highland cattle. Further observations need to be carried out to confirm this hypothesis.

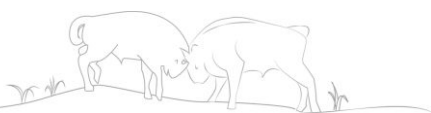
Females were more observed at the back of a newly initiated movement than males. This is in contrast with observations in other bovines, where females are more frequently found at the head of the movement (Ramos et al., 2015) and the dominant male is found at the back (Reinhardt, 1983). However, this result seems to be an artefact of group composition due to the castrated males of the Rolbing group being frequently located at the front of the movement. If these castrated males are excluded from the analysis, no difference should be observed between males and females in the progression according to the effect size shown in Figure 7. Older and high-ranking individuals are also seen at the front of the movement more often than younger and subordinate group members. This result was observed in many species, and particularly in bovines (Della-Rossa et al., 2013; Dumont et al., 2005; Ramos et al., 2015; Ramseyer et al., 2009; Reinhardt, 1982; Šárová et al., 2010). Combined with the aforementioned hypotheses (*i.e.* the knowledge of older individuals and the confident behaviours of dominant individuals; McComb et al., 2011; Sueur and Petit, 2010), the presence of older and dominant individuals at the front of the movement may also be a way to protect younger and lower-ranked individuals against predators, or could provide the first movers with better access to food resources (Green et al., 1989; L'Heureux et al., 1995; Ramos et al., 2015). Of course, these two pressures are absent or very low for these Highland cattle populations, but individuals should still display this very highly adapted and selected behaviour as a semi-wild race.

Finally, the inter-rank latency, meaning the probability that an individual will join a movement (Sueur and Deneubourg, 2011), is influenced by the familiarity of individuals, their eigenvector centrality, the strength of dyadic relationships between two consecutive followers, and the number of individuals that have already departed. It seems that the group members that have few connections with other individuals in the group, *i.e.* the newly arrived individuals, joined the movement more quickly than more long-term members of the group, indicating possible stress and a higher cohesion with the group. Indeed, when individuals show a certain stress during their transfer, they also show a more cohesive behaviour (Dufour et al., 2011; Haddadi et al., 2011; Hansen et al., 2009). Strongly associated individuals are more likely to join each other quickly, as shown in previous studies (Boissy

and Dumont, 2002; Reinhardt and Reinhardt, 1981; Sueur et al., 2009). The most connected individuals are also more likely to be joined by other group members (Belle et al., 2013; King et al., 2011). Finally, the higher the number of already departed individuals, the faster remaining individuals will depart, indicating a mimetic process in the probability to join the movement (Gautrais et al., 2007; Sueur and Deneubourg, 2011).

Implications for livestock management

Understanding the social behaviour of livestock is increasingly important to manage these populations, decrease their stress and enhance ecopasturage (Boyland et al., 2016; Butler et al., 2004; Guy et al., 2002; McMichael et al., 2007). Our study reveals that the leadership and followership of different groups of Highland cattle are relatively structured and are particularly influenced by socio-demographic factors. For instance, the two castrated males seemed to play a social role and provided leadership for the nine juvenile cattle. Including adults in groups with juveniles could be a solution to maintain their cohesion. Despite being castrated, these males were seen as adults by juveniles and could be less aggressive than non-castrated bulls, facilitating group management. In the other group compositions, older and dominant individuals play this role (Bouissou, 1983). These insights make it possible to evaluate and manage group composition in order to increase a leadership that is focused on one individual, whilst respecting group social relationships and the affinity of individuals (Sueur and Pelé, 2015). These leaders could be specifically trained or equipped by farmers or conservation biologists to favour group movements towards a goal location by informing them (Pillot et al., 2010). Numerous new technologies can be used for the management of free-ranging livestock. Specifically, GPS collars and virtual fences for animal enclosures now exist to control the movements of animal group members (Butler, 2006; Butler et al., 2004; Rose, 2006; Umstatter, 2011). However, the ultimate goal is not to equip each group member with a collar to control their movements, but to equip only the leaders. Our study shows that although some individuals could be these leaders and could be equipped with collars, the distribution of the number of participants in a group movement shows that the presence of leaders does not necessarily make the groups cohesive. This last result is maybe the consequence of the captive conditions of the highland cattle groups, which live in enclosures of around 5 ha; animals should show more cohesive behaviour with larger home ranges without hay provision. This is the case of wild European



bison, which have specific leaders within a cohesive group (Ramos et al. submitted). More studies still need to be carried out to understand the factors affecting leadership and the cohesiveness of livestock groups.

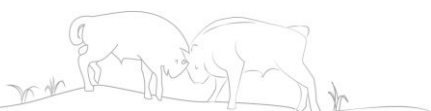
Acknowledgements

We would like to thank Cécile Bayeur and Jean-Claude Bieber from the “Parc Naturel des Vosges du Nord”, France and Frédéric Lonchamp from Strasbourg, France for granting us access to the Highland cattle. Our thanks to Arthur Letzelter and Fabien Kauffer for their help obtaining data for the socio-demographic factors of animals, and to Louise Frey and Audrey Claus for their help in data scoring. We thank Joanna Lignot (Munro Language Services) for English editing.



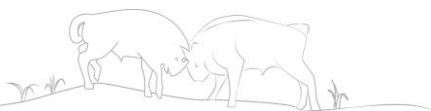
References

- Altmann, J., 1974. Observational Study of Behavior: Sampling Methods. *Behaviour* 49, 227–267.
- Anderson, D.M., 2007. Virtual fencing – past, present and future. *Rangel. J* 29, 65–78.
- Archie, E.A., Moss, C.J., Alberts, S.C., 2006. The ties that bind: genetic relatedness predicts the fission and fusion of social groups in wild African elephants. *Proc. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* 273, 513–522. doi:10.1098/rspb.2005.3361
- Bamforth, D.B., 1987. Historical documents and bison ecology on the great plains. *Plains Anthropol.* 32, 1–16.
- Bartoń, K., 2013. MuMIn: multi-model inference. R Package Version 1.
- Belle, S.V., Estrada, A., Garber, P.A., 2013. Collective group movement and leadership in wild black howler monkeys (*Alouatta pigra*). *Behav. Ecol. Sociobiol.* 67, 31–41. doi:10.1007/s00265-012-1421-5
- Bercovitch, F.B., Berry, P.S.M., 2010. Ecological determinants of herd size in the Thornicroft's giraffe of Zambia. *Afr. J. Ecol.* 48, 962–971. doi:10.1111/j.1365-2028.2009.01198.x
- Bishop-Hurley, G.J., Swain, D.L., Anderson, D.M., Sikka, P., Crossman, C., Corke, P., 2007. Virtual fencing applications: Implementing and testing an automated cattle control system. *Comput. Electron. Agric.* 56, 14–22. doi:10.1016/j.compag.2006.12.003
- 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. doi:10.1016/S0168-1591(02)00152-1
- Bonacich, P., 2007. Some unique properties of eigenvector centrality. *Soc. Netw.* 29, 555–564. doi:10.1016/j.socnet.2007.04.002
- Bouissou, M.F., 1983. Androgens, aggressive behaviour and social relationships in higher mammals. *Horm. Res.* 18, 43–61.
- Bouissou, M.-F., Boissy, A., Le Neindre, P., Veissier, I., 2001. The social behaviour of cattle. *Soc. Behav. Farm Anim.* 113–145.
- Bourjade, M., Sueur, C., 2010. Shared or unshared consensus for collective movement? Towards methodological concerns. *Behav. Processes* 84, 648–652. doi:10.1016/j.beproc.2010.02.027



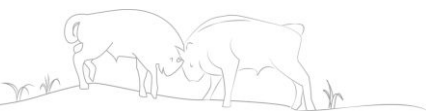
- Bousquet, C.A.H., Manser, M.B., 2011. Resolution of experimentally induced symmetrical conflicts of interest in meerkats. *Anim. Behav.* 81, 1101–1107. doi:10.1016/j.anbehav.2011.02.030
- Boyland, N.K., Mlynski, D.T., James, R., Brent, L.J.N., Croft, D.P., 2016. The social network structure of a dynamic group of dairy cows: From individual to group level patterns. *Appl. Anim. Behav. Sci.* 174, 1–10. doi:10.1016/j.applanim.2015.11.016
- Burnham, K.P., Anderson, D.R., 2004. Multimodel inference understanding AIC and BIC in model selection. *Sociol. Methods Res.* 33, 261–304.
- Butler, Z., 2006. From Robots to Animals: Virtual Fences for Controlling Cattle. *Int. J. Robot. Res.* 25, 485–508. doi:10.1177/0278364906065375
- Butler, Z., Corke, P., Peterson, R., Rus, D., 2004. Virtual fences for controlling cows. Presented at the Robotics and Automation, 2004. Proceedings. ICRA'04. 2004 IEEE International Conference on, IEEE, pp. 4429–4436.
- Butt, B., Shortridge, A., WinklerPrins, A.M., 2009. Pastoral herd management, drought coping strategies, and cattle mobility in southern Kenya. *Ann. Assoc. Am. Geogr.* 99, 309–334.
- Clutton-Brock, T.H., Greenwood, P.J., Powell, R.P., 1976. Ranks and Relationships in Highland Ponies and Highland Cows. *Z. Für Tierpsychol.* 41, 202–216. doi:10.1111/j.1439-0310.1976.tb00477.x
- Conradt, L., 2011. Collective behaviour: When it pays to share decisions. *Nature* 471, 40–41. doi:10.1038/471040a
- Conradt, L., 1998. Could asynchrony in activity between the sexes cause intersexual social segregation in ruminants? *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 265, 1359–1363.
- Conradt, L., Roper, T.J., 2007. Democracy in animals: the evolution of shared group decisions. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 274, 2317–2326. doi:10.1098/rspb.2007.0186
- Conradt, L., Roper, T.J., 2005. Consensus decision making in animals. *Trends Ecol. Evol.* 20, 449–456. doi:10.1016/j.tree.2005.05.008
- Danchin, E., Giraldeau, L.-A., Valone, T.J., Wagner, R.H., 2004. Public information: from nosy neighbors to cultural evolution. *Science* 305, 487–491. doi:10.1126/science.1098254
- de Vries, H., Stevens, J.M.G., Vervaecke, H., 2006. Measuring and testing the steepness of dominance hierarchies. *Anim. Behav.* 71, 585–592. doi:10.1016/j.anbehav.2005.05.015

- Della-Rossa, L., Chadœuf, J., Boissy, A., Dumont, B., 2013. Leaders of spontaneous group movements influence whole-group social organization: an experimental study on grazing heifers. *Behaviour* 150, 153–173. doi:10.1163/1568539X-00003043
- Dufour, V., Sueur, C., Whiten, A., Buchanan-Smith, H. m., 2011. The impact of moving to a novel environment on social networks, activity and wellbeing in two new world primates. *Am. J. Primatol.* 73, 802–811. doi:10.1002/ajp.20943
- 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. doi:10.1016/j.applanim.2005.04.005
- Favre, M., Martin, J.G.A., Festa-Bianchet, M., 2008. Determinants and life-history consequences of social dominance in bighorn ewes. *Anim. Behav.* 76, 1373–1380. doi:10.1016/j.anbehav.2008.07.003
- Fischhoff, I., Dushoff, J., Sundaresan, S., Cordingley, J., Rubenstein, D., 2009. Reproductive status influences group size and persistence of bonds in male plains zebra (*Equus burchelli*). *Behav. Ecol. Sociobiol.* 63, 1035–1043. doi:10.1007/s00265-009-0723-8
- Franks, D.W., Ruxton, G.D., James, R., 2010. Sampling animal association networks with the gambit of the group. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 64, 493–503. doi:10.1007/s00265-009-0865-8
- Gammell, M.P., Vries, H. de, Jennings, D.J., Carlin, C.M., Hayden, T.J., 2003. David's score: a more appropriate dominance ranking method than Clutton-Brock et al.'s index [WWW Document]. *Anim. Behav.* URL <http://dspace.library.uu.nl/handle/1874/17476> (accessed 2.18.17).
- Gautrais, J., Michelena, P., Sibbald, A., Bon, R., Deneubourg, J.-L., 2007. Allelomimetic synchronization in Merino sheep. *Anim. Behav.* 74, 1443–1454. doi:10.1016/j.anbehav.2007.02.020
- Godfrey, S., Bull, C., James, R., Murray, K., 2009. Network structure and parasite transmission in a group living lizard, the gidgee skink, *Egernia stokesii*. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 63, 1045–1056. doi:10.1007/s00265-009-0730-9
- Gore, M.A., 1993. Effects of food distribution on foraging competition in rhesus monkeys, *Macaca mulatta*, and hamadryas baboons, *Papio hamadryas*. *Anim. Behav.* 45, 773–786.



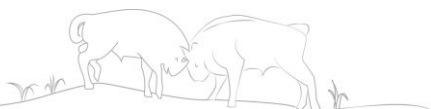
- Green, W.C.H., Griswold, J.G., Rothstein, A., 1989. Post-weaning associations among bison mothers and daughters. *Anim. Behav.* 38, 847–858. doi:10.1016/S0003-3472(89)80116-2
- Guy, J.H., Rowlinson, P., Chadwick, J.P., Ellis, M., 2002. Health conditions of two genotypes of growing-finishing pig in three different housing systems: implications for welfare. *Livest. Prod. Sci.* 75, 233–243. doi:10.1016/S0301-6226(01)00327-X
- Haddadi, H., King, A.J., Wills, A.P., Fay, D., Lowe, J., Morton, A.J., Hailes, S., Wilson, A.M., 2011. Determining association networks in social animals: choosing spatial–temporal criteria and sampling rates. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 65, 1659–1668. doi:10.1007/s00265-011-1193-3
- Hansen, H., McDonald, D.B., Groves, P., Maier, J.A.K., Ben-David, M., 2009. Social Networks and the Formation and Maintenance of River Otter Groups. *Ethology* 115, 384–396. doi:10.1111/j.1439-0310.2009.01624.x
- Holdo, R.M., Fryxell, J.M., Sinclair, A.R.E., Dobson, A., Holt, R.D., 2011. Predicted Impact of Barriers to Migration on the Serengeti Wildebeest Population. *PLOS ONE* 6, e16370. doi:10.1371/journal.pone.0016370
- Jacobs, A., Sueur, C., Deneubourg, J.L., Petit, O., 2011. Social Network Influences Decision Making During Collective Movements in Brown Lemurs (*Eulemur fulvus fulvus*). *Int. J. Primatol.* 32, 721–736. doi:10.1007/s10764-011-9497-8
- King, A.J., 2010. Follow me! I’m a leader if you do; I’m a failed initiator if you don’t? *Behav. Processes* 84, 671–674. doi:10.1016/j.beproc.2010.03.006
- 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. doi:10.1016/j.anbehav.2011.09.017
- Krause, J., Ruxton, G.D., 2002. *Living in groups*. Oxford University Press.
- Lazo, A., 1994. Social segregation and the maintenance of social stability in a feral cattle population. *Anim. Behav.* 48, 1133–1141. doi:10.1006/anbe.1994.1346
- Leca, J.-B., Gunst, N., Thierry, B., Petit, O., 2003. Distributed leadership in semifree-ranging white-faced capuchin monkeys. *Anim. Behav.* 66, 1045–1052. doi:10.1006/anbe.2003.2276

- L'Heureux, N., Lucherini, M., Festa-Bianchet, M., Jorgenson, J.T., 1995. Density-dependent mother-yearling association in bighorn sheep. *Anim. Behav.* 49, 901–910. doi:10.1006/anbe.1995.0122
- McComb, K., Moss, C., Durant, S.M., Baker, L., Sayialel, S., 2001. Matriarchs As Repositories of Social Knowledge in African Elephants. *Science* 292, 491–494. doi:10.1126/science.1057895
- McComb, K., Shannon, G., Durant, S.M., Sayialel, K., Slotow, R., Poole, J., Moss, C., 2011. Leadership in Elephants: The Adaptive Value of Age. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* doi:10.1098/rspb.2011.0168
- McHugh, T., 1958. Social behavior of the American buffalo (*Bison bison bison*). *Zoologica* 43, 1–40.
- McMichael, A.J., Powles, J.W., Butler, C.D., Uauy, R., 2007. Food, livestock production, energy, climate change, and health. *The Lancet* 370, 1253–1263.
- Merkle, J.A., Sigaud, M., Fortin, D., 2015. To follow or not? How animals in fusion–fission societies handle conflicting information during group decision-making. *Ecol. Lett.* 18, 799–806. doi:10.1111/ele.12457
- Meunier, H., Deneubourg, J.-L., Petit, O., 2008. How many for dinner? Recruitment and monitoring by glances in capuchins. *Primates J. Primatol.* 49, 26–31. doi:10.1007/s10329-007-0055-0
- Meunier, H., Leca, J.-B., Deneubourg, J.-L., Petit, O., 2006. Group movement decisions in capuchin monkeys : the utility of an experimental study and a mathematical model to explore the relationship between individual and collective behaviours. *Behaviour* 143, 1511–1527.
- Neuhaus P., Ruckstuhl K.E., 2002. The link between sexual dimorphism, activity budgets, and group cohesion: the case of the plains zebra (*Equus burchelli*). *Can. J. Zool.* 80, 1437–1441.
- Nunn, C.L., Altizer, S., Altizer, S.M., 2006. *Infectious diseases in primates: behavior, ecology and evolution.* Oxford University Press.
- Pays, O., Ekor, A., Fritz, H., 2014. On the Advantages of Mixed-Species Groups: Impalas Adjust Their Vigilance When Associated With Larger Prey Herbivores. *Ethology* n/a-n/a. doi:10.1111/eth.12292



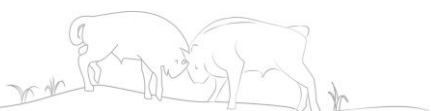
- Pelé, M., Sueur, C., 2013. Decision-making theories: linking the disparate research areas of individual and collective cognition. *Anim. Cogn.* 16, 543–556. doi:10.1007/s10071-013-0631-1
- Peterson R.O., Jacobs A.K., Drummer T.D., Mech L.D., Smith D.W., 2002. Leadership behavior in relation to dominance 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. doi:10.1016/j.beproc.2010.04.009
- Pillot, M.H., Gautrais, J., Gouello, J., Michelena, P., Sibbald, A., Bon, R., 2010. Moving together: Incidental leaders and naïve followers. *Behav. Processes* 83, 235–241. doi:10.1016/j.beproc.2009.11.006
- Prins, H.H.T., 1996. Ecology and behaviour of the African buffalo: social inequality and decision making. Springer.
- 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.* doi:10.1007/s10764-011-9524-9
- R Development Core Team, 2009. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Ramos, A., Petit, O., Longour, P., Pasquaretta, C., Sueur, C., 2016. Space Use and Movement Patterns in a Semi-Free-Ranging Herd of European Bison (*Bison bonasus*). *PLoS ONE* 11, e0147404. doi:10.1371/journal.pone.0147404
- Ramos, A., Petit, O., Longour, P., Pasquaretta, C., Sueur, C., 2015. Collective decision making during group movements in European bison, *Bison bonasus*. *Anim. Behav.* 109, 149–160. doi:10.1016/j.anbehav.2015.08.016
- 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. doi:10.1016/j.anbehav.2009.03.017
- Ramseyer, A., Petit, O., Thierry, B., 2009b. Decision-making in group departures of female domestic geese. *BEHAVIOUR* 146, 351–371. doi:10.1163/156853909X410955
- Ramseyer, A., Thierry, B., Boissy, A., Dumont, B., 2009. Decision-making Processes in Group Departures of Cattle. *Ethology* 115, 948–957.

- Rasa, O., 1983. Dwarf Mongoose and Hornbill Mutualism in the Taru Desert, Kenya. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 12, 181–190.
- Reinhardt, V., 1983. Movements Orders and Leadership in a Semi-Wild Cattle Herd. *Behaviour* 83, 251–264.
- Reinhardt, V., 1982. Movement Orders and Leadership in a Semi-Wild Cattle Herd. *Behaviour* 83, 251–264.
- Reinhardt, V., Reinhardt, A., 1981. Cohesive Relationships in a Cattle Herd (*Bos Indicus*). *Behaviour* 77, 121–150. doi:10.1163/156853981X00194
- Rose, A.F., 2006. An alternative to fences. *Rangel. Arch.* 13, 144–145.
- Ruckstuhl, K.E., 2007. Sexual segregation in vertebrates: proximate and ultimate causes. *Integr. Comp. Biol.* 47, 245–257. doi:10.1093/icb/icm030
- Šárová, R., Špínka, M., Panamá, J.L.A., 2007. Synchronization and leadership in switches between resting and activity in a beef cattle herd—A case study. *Appl. Anim. Behav. Sci.* 108, 327–331. doi:10.1016/j.applanim.2007.01.009
- Šárová, R., Špínka, M., Panamá, J.L.A., Šimeček, P., 2010. Graded leadership by dominant animals in a herd of female beef cattle on pasture. *Anim. Behav.* 79, 1037–1045. doi:10.1016/j.anbehav.2010.01.019
- Šárová, R., Špínka, M., Stěhulová, I., Ceacero, F., Šimečková, M., Kotrba, R., 2013. Pay respect to the elders: age, more than body mass, determines dominance in female beef cattle. *Anim. Behav.* 86, 1315–1323. doi:10.1016/j.anbehav.2013.10.002
- Sillen-Tullberg, B., Leimar, O., 1988. The Evolution of Gregariousness in Distasteful Insects as a Defense Against Predators. *Am. Nat.* 132, 723–734. doi:10.1086/284884
- Sterck, E.H.M., Watts, D.P., van Schaik, C.P., 1997. The evolution of female social relationships in nonhuman primates. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 41, 291–309. doi:10.1007/s002650050390
- Stewart, K., Harcourt, A., 1994. Gorillas Vocalizations During Rest Periods - Signals of Impending Departure. *Behaviour* 130, 29–40.
- Stueckle, S., Zinner, D., 2008. To follow or not to follow: decision making and leadership during the morning departure in chacma baboons. *Anim. Behav.* 75, 1995–2004. doi:10.1016/j.anbehav.2007.12.012
- Sueur, C., 2012. Viability of decision-making systems in human and animal groups. *J. Theor. Biol.* 306, 93–103. doi:10.1016/j.jtbi.2012.04.020



- Sueur, C., 2011. Group decision-making in chacma baboons: leadership, order and communication during movement. *BMC Ecol.* 11, 26. doi:10.1186/1472-6785-11-26
- Sueur, C., Deneubourg, J.-L., 2011. Self-Organization in Primates: Understanding the Rules Underlying Collective Movements. *Int. J. Primatol.* 32, 1413–1432. doi:10.1007/s10764-011-9520-0
- Sueur, C., Deneubourg, J.L., Petit, O., 2011. From the first intention movement to the last joiner: macaques combine mimetic rules to optimize their collective decisions. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 278, 1697–1704. doi:10.1098/rspb.2010.2084
- Sueur, C., Deneubourg, J.-L., Petit, O., 2010a. Sequence of quorums during collective decision making in macaques. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 64, 1875–1885. doi:10.1007/s00265-010-0999-8
- Sueur, C., Deneubourg, J.-L., Petit, O., Couzin, I.D., 2010b. Differences in Nutrient Requirements Imply a Non-Linear Emergence of Leaders in Animal Groups. *PLoS Comput Biol* 6, e1000917. doi:10.1371/journal.pcbi.1000917
- Sueur, Cédric, Jacobs, A., Amblard, F., Petit, O., King, A.J., 2011a. How can social network analysis improve the study of primate behavior? *Am. J. Primatol.* 73, 703–719.
- Sueur, Cédric, King, A.J., Conrath, L., Kerth, G., Lusseau, D., Mettke-Hofmann, C., Schaffner, C.M., Williams, L., Zinner, D., Aureli, F., 2011b. Collective decision-making and fission–fusion dynamics: a conceptual framework. *Oikos* 120, 1608–1617. doi:10.1111/j.1600-0706.2011.19685.x
- Sueur, C., King, A.J., Pelé, M., Petit, O., 2013. Fast and accurate decisions as a result of scale-free network properties in two primate species. Presented at the Proceedings of the European Conference on Complex Systems 2012, Springer, pp. 579–584.
- Sueur, C., Pelé, M., 2015. Utilisation de l'analyse des réseaux sociaux dans la gestion des animaux maintenus en captivité, in: *Analyse Des Réseaux Sociaux Appliquée À l'Éthologie et À l'Écologie*. Editions Matériologiques, pp. 445–468.
- Sueur, C., Petit, O., 2010. Signals use by leaders in *Macaca tonkeana* and *Macaca mulatta*: group-mate recruitment and behaviour monitoring. *Anim. Cogn.* 13, 239–248. doi:10.1007/s10071-009-0261-9
- Sueur, C., Petit, O., 2008a. Shared or unshared consensus decision in macaques? *Behav. Process.* 78, 84–92. doi:10.1016/j.beproc.2008.01.004

- Sueur, C., Petit, O., 2008b. Organization of group members at departure is driven by social structure in Macaca. *Int. J. Primatol.* 29, 1085–1098. doi:10.1007/s10764-008-9262-9
- Sueur, C., Petit, O., Deneubourg, J., 2009. Selective mimetism at departure in collective movements of *Macaca tonkeana*: an experimental and theoretical approach. *Anim. Behav.* 78, 1087–1095. doi:10.1016/j.anbehav.2009.07.029
- Umstatter, C., 2011. The evolution of virtual fences: A review. *Comput. Electron. Agric.* 75, 10–22. doi:10.1016/j.compag.2010.10.005
- Van Vugt, M., Hogan, R., Kaiser, R.B., 2008. Leadership, followership, and evolution: Some lessons from the past. *Am. Psychol.* 63, 182–196. doi:10.1037/0003-066X.63.3.182
- Watts, D.P., 2000. Mountain gorilla habitat use strategies and group movements, in: *On the Move: How and Why Animals Travel in Groups*. University of Chicago Press, pp. 351–374.
- Whitehead, H., 2009. SOCPROG programs: analysing animal social structures. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 63, 765–778. doi:10.1007/s00265-008-0697-y
- Williamson, D., Williamson, J., Ngwamotsoko, K.T., 1988. Wildebeest migration in the Kalahari. *Afr. J. Ecol.* 26, 269–280. doi:10.1111/j.1365-2028.1988.tb00979.x



Our western societies are organised into democratic institutions, where every human can vote, make their voice heard and participate in decision-making processes. We have long thought that this method of organisation was just a human prerogative, but investigation into the animal kingdom has begun to show otherwise. Our own investigation focused on a vulnerable ungulate species, the largest herbivore in Europe: the European bison (*Bison bonasus*).

The European bison is a social animal, in the past distributed over a large part of the European continent. Habitat degradation and fragmentation, loss of genetic diversity and diseases, caused population decline in the early 19th century, and political conflicts, especially World War I, were the deathblow on remaining wild populations. In the 1950s, when the species was very close to extinction, Poland took the initiative to restore the populations; first focusing on the remaining captive animals and some years later by the creation of new free-living herds. Today, the size and the distribution of

LEADING the way

bison populations are much better, but the survival of the species is not guaranteed; threats and obstacles for its reintroduction and protection are numerous. One of the major challenges is to select favourable habitats for the future reintroductions of these large herbivores. There are very few places to host European bison herds in our modern ecosystems, especially because of the distribution and density of human populations. Many argue that the Mega Fauna represents a risk for them and for their activities. To break this conflict between humans and wildlife, it's necessary to learn how to live together. Thus, to have a successful reintroduction programme for European bison, it's necessary to further understand the biological needs of the species, such as those leading it to live in groups.

Group living provides many benefits to its members, including protection against predators or an exchange of information about food resources. However, it also brings disadvantages. There may be competition for resources, leading to increased aggression, and individuals are also more prone to spreading pathogens

How does a group know when to move, and how do they stick together? Amandine Ramos and Cedric Sueuer explain how this knowledge can be applied to conservation.



What is more impressive is that... they seem to take paths chosen by the majority of the herd.

to one another. Many of these conflicts can impact social cohesion and the advantages it brings. Social cohesion is particularly threatened during collective movements in which the choices of group members differ about the timing and direction of the departure. Each individual is confronted with its own set of choices and consequences. It can move in the direction it prefers, but take the risk of being separated from its fellows, or it may stay with its group by making a compromise. Its survival depends on them. But then, are bison able to weigh up their decisions? To what extent can they participate in the group's decision-making process? Which individuals make the final decision to move?

It is to answer these questions that my PhD supervisor, Cédric Sueur, and I conducted a study in 2013 on a herd of European bison, living in the Réserve Biologique des Monts-d'Azur, a site of 700ha entirely devoted to preserving European wildlife. These bison are descendants of the thirteen animals from the last surviving population in the 20th Century. They arrived at the reserve in 2005 and 2006 after a rigorous selection by Wanda Olech, the coordinator for the European Breeding Program for European Bison. To everyone's surprise, the animals adapted quickly and they produced offspring of their own in 2008.

Since their return, bison have had a positive impact

on vegetation. The landscape has significantly changed, especially with more open areas and a greater diversity of plants. Indeed, bison not only contribute in spreading plant seeds, but they also clear parts of the forest by ripping bark off trees and breaking the lowest branches of certain trees. These openings enable more heliophilous plants to grow and are necessary to the biological balance of many species such as red deer, roe-deer and hare.

I had to meet this natural architect in order to better understand its social life. My first encounter with

© Amandine RAMOS

this beast was unforgettable, the animal looked to be from another age. I saw a large, solitary male, leaving the protected cover of the forest and walking at gentle pace to an unknown destination. The beauty of this scene took a more mystical reflection when the titan crossed the meadow, making its way among Przewalski horses, considered as the last wild horses, and a band of red-deer. The scene was as a painting, straight from the decorated caves of our ancestors.

During the next three months, for four hours each

day, we analysed spontaneous collective movements of the bison herd, especially focusing on the initiation phase. We found that the bison is not a despotic species, ruled by one dominant individual's interests. All individuals, male or female, young or old, can initiate group movement. However, adult females initiate the most and are followed most often. This isn't wholly surprising, as adult females are involved in the leadership process in other ungulates, like elephants that are led by their matriarch. Older females have a greater experience of the environment, as well as advanced physiological status, especially lactation,



Bison voting in progress before the group moves.



which can play a major role in gaining favour as leader, as in the case of plains zebra. Being the one who initiates departure allows priority access to food resources, helpful when meeting the needs required by calving.

What is more impressive is that, although a particular leader initiates movement, they seem to take paths chosen by the majority of the herd! Are bison able to vote? This is, at least, what our study suggests. Several minutes before departure, in a phase known as pre-departure, group members show their motivation to move in the direction they want to take by orienting their body in their chosen way.

The success of the leader being followed will be higher if they take into account the choice of its group members before they initiate the movement. If they don't, the individual takes the risk of not being followed and finding itself



© Amandine RAMOS

The Best Birdwatching Optics since 1970



DBA VHD

"Smaller, Lighter, Brighter, Sharper", the new DBA VHD takes our design philosophy to a new level. The all new VHD optical system offers brighter, sharper images compared to its predecessor in a similarly compact package. 100% made in Japan. 30 year guarantee.

Available in 8x42 and 10x42 with prices starting from just £579

Opticron equipment can be tried, tested and purchased at good optical retailers nationwide. For more information and to order a Product Guide please phone 01582 726522 or visit us online at www.opticron.co.uk



Opticron. Unit 21, Titan Court, Laporte Way, Luton, Beds, LU4 8EF UK Fax: 01582 723559 Email: sales@opticron.co.uk

Share your research experiences with BIOSPHERE



INSPIRE THE NEXT GENERATION OF SCIENTISTS

info@biospheremagazine.co.uk

GREENTOURS

NATURAL HISTORY HOLIDAYS

20 Years of Wildlife Tours
Great destinations
Small Groups - Expert Guides



www.greentours.co.uk
+44 (0)1298 83563



A satellite male along with normal males of variable plumage.



moving away from its group, or splitting the group up. The decision of the individual is not negligible at group level because each member can express its preference and participate to the collective decision-making process. These mechanisms seem to be more widespread than is generally thought, also described in primates and other ungulates. The first report of a voting process in mammals was done in the 1960s in which baboon troop members were shown to decide all together in the morning where to go. Several males sat at the periphery of the group facing the direction of their choice. Then, other individuals sat behind them, forming varying length columns. The direction of departure was that corresponding to the column with the most individuals. In African Buffalo,

individuals were usually observed to be resting prior to the group's departure towards a new grazing location. To show their motivation to move, adult cows stood-up and oriented their heads and bodies in a particular direction several minutes before the group departure. The direction taken for the eventual grazing location was the most frequently observed direction notified by the female cows beforehand.

Besides the surprising parallel that we can draw with human societies, the results of this study may find application in herd management. Indeed, many herbivores are kept in enclosures or fenced reserves to prevent theft and attacks, or in the case of wild animals, to avoid conflicts with human activities.

These methods are definitively effective but represent a real cost in terms of manual labour, installation and maintenance. In addition to these technical constraints, fences constitute an obstacle not only for the target species kept in but to others that are kept out, contributing to the wild populations' isolation.

An innovative and emerging strategy of herd management is to replace traditional fences by virtual fences. This technology involves the installation of GPS collars around the necks of animals, and the determination of a certain territory. If fitted animals venture outside the virtual boundaries of the territory, the GPS collars send a signal to a satellite that will return a negative stimulus to the collars such as

sounds or electric shocks. In this way, animals will have to turn back and would be maintained in their territory, without any fence being necessary. However, fitting all members of a group would be very costly and stressful for the animals, so these investigations into leadership can play an important part. If we only equip leaders, we could control not only the movement of these individuals but also that of the entire group. In this way, the management of human-wildlife conflicts, and wildlife reintroductions like that of the European bison, could be made much more feasible and sustainable in the long term. Investigating the intricate behaviour of individuals and groups makes us better prepared to conserve them. Leaders, you have been warned!

Ramos, A., Petit, O., Longour, P., Pasquaretta, C., & Sueur, C. (2015). Collective decision making during group movements in European bison, *Bison bonasus*. *Animal Behaviour*, 109, 149-160.

Réseau social, utilisation de l'espace et processus de prise de décision collective lors des déplacements de groupe chez le bison d'Europe (*Bison bonasus*) : implication pour la gestion en milieu sauvage

Résumé

La vie en collectivité confère de nombreux avantages, mais aussi des inconvénients avec lesquels l'animal doit s'accommoder. Afin de maintenir la cohésion sociale, les membres d'un groupe doivent donc faire des compromis et résoudre rapidement les conflits d'intérêts. Comprendre comment les individus arrivent à des décisions communes et optimales permet d'en savoir plus sur l'organisation sociale, les patterns de mouvements et l'utilisation de l'habitat de l'espèce. En retour, ces informations sont essentielles au développement de nouvelles stratégies de gestion. Dans ce contexte, je me suis intéressée à la vie de groupe et aux déplacements collectifs chez le bison d'Europe, espèce expérimentant son grand retour sur son continent d'origine. Mes travaux ont pu mettre en évidence que (1) les liens matrilinéaires étaient au cœur de la vie sociale de l'espèce, (2) le bison européen, contrairement à l'idée populaire, était loin d'être un animal strictement forestier et (3) les déplacements de groupe étaient préférentiellement menés par les femelles dominantes les plus âgées et ayant un veau à leur charge. La prise en compte de ces résultats pourrait grandement améliorer la réintroduction et la gestion des populations de bisons et permettre, par là même, une meilleure cohabitation avec l'Homme.

Mots-clés : *Bison bonasus*, ongulé, relations sociales, décisions collectives, patterns de mouvements, utilisation de l'habitat, leadership, gestion des troupeaux, barrières virtuelles.

Abstract

Community life gives many advantages, but also disadvantages with which animal must accommodate. In order to maintain social cohesion, group members must therefore make compromise and resolve quickly conflicts of interest. Understanding how individuals reach common and optimal decisions helps to learn more about the social organization, movement patterns and habitat use of the species. In return, this information is essential to the development of new management strategies. In this context, I was interested in group life and collective movements of the European bison, species which experiencing its great come back on its continent of origin. My works have shown that (1) matrilineal ties were at the core of the species' social life, (2) the European bison, contrary to popular opinion, was far from a strictly forest animal and (3) group movements were preferentially lead by the oldest dominant females which had a calf. Taking into account these results could be greatly improve the reintroduction and management of bison populations and, thereby, allow a better cohabitation with humans.

Keywords: *Bison bonasus*, ungulate, social relationships, collective decisions, movement patterns, habitat use, leadership, herd management, virtual fences.