

UNIVERSITE DE STRASBOURG
ECOLE DOCTORALE VIE & SANTE

THÈSE

Pour obtenir le grade de

DOCTEUR DE L'UNIVERSITE DE STRASBOURG

Discipline : Physiologie et Biologie des Organismes et des Populations
Spécialité : Éthologie

par

Amandine RAMSEYER

**Les mécanismes collectifs de décision
dans les déplacements de groupe
chez trois espèces domestiques :
oies (*Anser domesticus*), ovins (*Ovis aries*) et bovins (*Bos taurus*)**

Soutenue publiquement le 13 mai 2009 devant la commission d'examen :

Dr Bernard THIERRY (CNRS)

Strasbourg

Co-directeur de thèse

Dr Bertrand DUMONT (INRA)

Clermont-Ferrand / Theix

Co-directeur de thèse

Pr François GAUER (UdS)

Strasbourg

Rapporteur interne

Dr Richard BON (CNRS)

Toulouse

Rapporteur externe

Dr Martine HAUSBERGER (CNRS)

Rennes

Rapporteur externe

Dr Alain BOISSY (INRA)

Clermont-Ferrand / Theix

Examinateur



A celle qui me donne la force de surmonter tous les obstacles,

A Fripoune.

A celle qui m'apporte endurance et combativité nécessaires à toute épreuve,

A Mafalda.

Remerciements

Ce doctorat a été financé par la Région Alsace et l'Institut National de la Recherche Agronomique. Je remercie les membres de ces institutions sans qui ce travail n'aurait pas pu aboutir.

Tout d'abord, je tiens à remercier Bernard Thierry, mon co-directeur de thèse, pour m'avoir accueillie dans son équipe et pour m'avoir enseigné l'éthologie. Merci de m'avoir donnée l'opportunité de réaliser cette thèse avec toute la confiance que tu as pu me donner et le temps que tu as consacré à nos discussions, à la réflexion, la lecture et la relecture de mes écrits.

Je remercie Bertrand Dumont, mon co-directeur de thèse, pour avoir accepté de partager son expérience des mécanismes collectifs et pour avoir donné de son temps même lorsque celui-ci venait à manquer. Merci d'avoir été présent et de m'avoir soutenue malgré la distance qui sépare l'Auvergne de l'Alsace.

J'aimerais également remercier Alain Boissy, membre de mon comité de thèse, pour avoir su se rendre disponible et pour s'être impliqué dans la relecture d'articles et du présent manuscrit. Tes propositions auront été constructives.

Je tiens à remercier les différents membres du jury, Martine Hausberger, Richard Bon et François Gauer, pour avoir accepté de relire et juger ce manuscrit.

Je remercie vivement Yvon Le Maho et Philippe Chemineau de m'avoir accueillie dans leurs laboratoires respectifs.

Ce travail n'aurait pas été possible sans l'aide précieuse des techniciens. Aussi, je tiens à remercier Éric Delval, avec qui j'ai passé des heures innombrables à apprendre le logiciel Observer, heureusement de manière ludique ! Merci encore aux techniciens des stations expérimentales de l'INRA : à Laqueuille sur le site des Razats et à Theix sur le site des Intrabois. En particulier, je tiens à remercier Lionel et Delphine, Patrice, Dominique, Mickael et Pascal et tous les autres pour ces bons moments passés en compagnie des vaches, des moutons et même des chevaux.

Une grande partie de ma thèse s'est déroulée sur le terrain. Ce travail a demandé énormément de patience et de concentration. Aussi, je tiens à remercier mes stagiaires pour leur présence et l'aide qu'ils m'ont apportée au cours des observations et des expérimentations : Jennifer, un modèle de courage, Antonin et esprit festif, et aussi Catherine, Jérôme et Émilien.

Merci également à Arianna De Marco grâce à qui j'ai pu découvrir Rome et ses merveilles ; Angélique Marcelin, avec qui j'ai passé des moments inoubliables... Enfin et surtout, mille mercis Cyril pour ta bonne humeur et ta joie de vivre communicatives qui ont rendu ces derniers mois très vivants ! Merci encore de m'avoir ramenée à la forêt dont j'avais tant besoin...

Une pensée pour mes parents. Merci de votre soutien et d'avoir su me montrer comment se donner les moyens de réaliser ses rêves. Aucun mot ne peut décrire la manière dont vous m'avez accompagnée jusqu'ici. Mais nous sommes tous conscients de ce que nous avons vécu dans cette aventure... Une pensée pour mes frères. Aurélien, sans peut-être le savoir, tu es et tu seras toujours mon *lièvre*. Sache que cet aboutissement te doit beaucoup, et même si je sais que je ne te rattraperai pas, je continue de courir ! Une pensée toute particulière à Arthur qui m'a montré comment dépasser ses limites tant physiques que morales et qui, d'une certaine manière, sera présent le jour J...

Enfin, une petite attention à mes oies, mes agnelles et mes génisses, sans lesquelles je n'aurais pu réaliser ce travail et qui m'ont apportée beaucoup d'affection. Je n'oublierai pas leurs salutations bruyantes à mon arrivée dans le parc le matin, ni leurs bêlements réclamant de l'attention, ni leur regard interrogateur et leur souffle reflétant leur immense curiosité lorsque j'arrivais chargée de matériel au milieu de ces paysages merveilleux d'Auvergne...

SOMMAIRE



CHAPITRE I : INTRODUCTION GENERALE1

1. LA VIE EN GROUPE.....	4
1.1. Les bénéfices de la vie en groupe	4
1.2. Les coûts de la vie en groupe.....	6
2. LES PROCESSUS DE DÉCISION	7
2.1. De l'individuel au collectif	7
2.2. Deux grandes conceptions	8
2.2.1. Un processus anonyme et des règles simples.....	9
2.2.2. La reconnaissance individuelle et les relations sociales.....	10
3. LES MÉCANISMES DE RECRUTEMENT	12
3.1. Les différents types de recrutement	12
3.1.1. Le recrutement passif	12
3.1.2. Le recrutement communicatif	13
3.1.3. Le recrutement coercitif	14
3.2. L'intentionnalité dans le recrutement	14
3.3. Processus individuel vs distribué	15
3.3.1. Processus individuel ou leadership	15
3.3.2. Processus distribué.....	17
4. LES DÉPLACEMENTS DE GROUPE	18
4.1. Les mécanismes de cohésion et de coordination	19
4.1.1. La coordination temporelle	20
4.1.2. La distribution spatiale	21
4.2. La structure des déplacements	22
4.3. Le cas particulier du pâturage.....	23

5. LES FACTEURS SOUS-JACENTS AUX PROCESSUS DE DÉCISION.....	24
5.1. Les caractères individuels.....	24
5.1.1. Le tempérament.....	24
5.1.2. Les traits de tempérament.....	25
5.2. Les relations sociales.....	26
5.2.1. L'influence des relations d'affinité.....	27
5.2.2. L'influence des relations de dominance.....	28
6. OBJECTIFS DE LA THÈSE.....	29

CHAPITRE II : SUJETS D'ETUDE33

1. LES OIES GRISES	35
1.1. L'espèce.....	35
1.2. Les sujets.....	36
1.3. Les conditions d'élevage	36
2. LES OVINS	39
2.1. L'espèce	39
2.2. Les sujets.....	40
2.3. Les conditions d'élevage	41
3. LES BOVINS.....	44
3.1. L'espèce	44
3.2. Les sujets.....	45
3.3. Les conditions d'élevage	45

CHAPITRE III : LES MECANISMES DE RECRUTEMENT ...59

1. LES PROCESSUS DE DÉCISION DANS LES DÉPLACEMENTS DE GROUPE DES OIES GRISES	61
RÉSUMÉ	63
Article 1 : Decision-making in group departures of female domestic geese	65
2. LA PRISE DE DÉCISION CHEZ LES OVINS : UN PROCESSUS CONTINU.....	87
RÉSUMÉ	89
Article 2 : Decision-making in group departures of sheep is a continuous process	91
3. UN PROCESSUS DE DÉCISION DISTRIBUÉ DANS LE TEMPS CHEZ LES BOVINS DOMESTIQUES.....	99
RÉSUMÉ	101
Article 3 : Decision-making is time-distributed in group departures of cattle	103

CHAPITRE IV : LA STRUCTURE DES DEPLACEMENTS ..125

1. LA STRUCTURE DES DÉPLACEMENTS DE GROUPE CHEZ DE JEUNES OIES GRISES.....	127
RÉSUMÉ	129
Article 4 : Patterns of group movements in juvenile domestic geese	131
2. LES DÉTERMINANTS INDIVIDUELS ET SOCIAUX DES DÉPLACEMENTS DE GROUPE SPONTANÉS CHEZ LES OVINS ET LES BOVINS.....	139
RÉSUMÉ	141

Article 5 : Individual and social determinants of spontaneous group movements in cattle and sheep	143
---	-----

CHAPITRE V : LA DYNAMIQUE DE PATURAGE.....151

LA DYNAMIQUE DE PÂTURAGE CHEZ LES OVINS ET LES BOVINS DOMESTIQUES	153
RÉSUMÉ	155
Article 6 : Recruitment process within a grazing bout in cattle and sheep	157

CHAPITRE VI : DISCUSSION GENERALE.....185

La structure des déplacements	185
Les processus de recrutement.....	190
Conclusion	200

REFERENCES203

PLANCHE 1	31
PLANCHE 2	49
PLANCHE 3	51
PLANCHE 4	53
PLANCHE 5	55
PLANCHE 6	57

CHAPITRE I

INTRODUCTION GENERALE



Les animaux vivant en groupes sociaux doivent continuellement faire face à des choix écologiques concernant les lieux et périodes de repos, de prospection alimentaire, et de déplacement. En dépit des savoirs, des motivations et des intérêts parfois divergents des individus, la cohésion du groupe repose sur une décision commune prise de manière collective. Ainsi, le groupe social se comporte comme une entité écologique autonome, douée de facultés décisionnelles qui lui permettent de réaliser des actions communes comme les déplacements, en optimisant l'exploitation des ressources de son environnement tout en conservant son intégrité sociale.

L'exploitation des ressources par les oiseaux et les mammifères est généralement étudiée à travers les comportements et les besoins individuels ou la compétition à l'échelle des individus, du groupe ou de l'espèce. Il est plus rare que les auteurs abordent l'exploitation du milieu à travers les phénomènes collectifs, en particulier chez les oiseaux et les mammifères.

A l'échelon collectif, le processus décisionnel est fondé sur les mécanismes de recrutement entre individus. Les systèmes de communication augmentent l'interdépendance des animaux dans la décision finale. Ils permettent la mise en place de processus de négociation plus ou moins complexes où les motivations et les intérêts des membres du groupe entrent en jeu. L'ensemble des individus arrive ainsi à un compromis qui permet de conserver la cohésion sociale du groupe tout en optimisant l'exploitation des ressources.

Cette introduction générale est divisée en six parties. Dans la première partie, je discuterai les bénéfices et les coûts de la vie en groupe social chez les animaux. Dans la deuxième, je présenterai les principaux modèles explicatifs concernant les processus décisionnels à l'échelle du groupe. Dans une troisième partie, j'envisagerai les différents mécanismes collectifs à travers trois grands types de recrutement : passif, communicatif et coercitif. Le rôle possible de l'intentionnalité dans les recrutements sera également appréhendé. Dans la quatrième partie, je discuterai le principe de coordination spatio-temporelle dans deux grands types de déplacements ainsi que les caractéristiques des ordres de déplacements des animaux. Dans la cinquième partie, je détaillerai les facteurs susceptibles d'affecter le processus décisionnel. Enfin, la dernière partie présentera les questions abordées dans ma thèse et qui concernent les processus collectifs de décision chez trois espèces domestiques : oies grises (*Anser domesticus*), ovins de race romane (*Ovis aries*) et bovins de race charolais (*Bos taurus*).

1. LA VIE EN GROUPE

Nombreuses sont les espèces animales vivant en groupe social. La question a souvent été posée de savoir pourquoi les animaux se rassemblent pour manger, dormir, voyager... Pour s'agréger en groupes stables et conserver l'intégrité de leurs organisations, les animaux doivent conserver leur cohésion malgré l'existence de forces centrifuges – intérêts divergents vs attraction sociale. L'agrégation est définie comme un rassemblement des individus dans l'espace qui est fonction de la distribution des ressources (voir Danchin *et al.*, 2005).

1.1. Les bénéfices de la vie en groupe

Vivre en groupe suppose une cohésion qui apparaît lorsque les membres du groupe synchronisent leurs activités (Conradt & Roper, 2000). Le groupe apporte des avantages permettant d'augmenter le taux de survie et l'efficacité de reproduction des animaux. Un des avantages évidents de la vie en groupe est la protection contre les prédateurs (Brashares *et al.*, 2000 ; Alexander, 1974; Danchin *et al.*, 2007 ; Gusset, 2007). Comme le rapportent McNamara et Houston (1992), l'augmentation de la taille du groupe se traduit par l'augmentation de la probabilité de détection d'un prédateur, combinée à l'amélioration de l'effet de dilution. L'effet de dilution intervient quand un prédateur chassant une proie se voit perturbé par la présence des congénères de cette proie, qui parasitent la perception du prédateur (Hamilton, 1971 ; Krebs & Davies, 1993 ; Krause & Ruxton, 2002). Ainsi, un animal appartenant à un groupe social a statistiquement moins de chance d'être capturé qu'un animal solitaire. Un autre avantage est la coopération dans la défense contre les prédateurs ('mobbing'). Certaines espèces d'oiseaux et de mammifères, lorsque la taille de leur groupe le permet, harcèlent le prédateur qui les pourchasse (Curio, 1978 ; Pavey & Smyth, 1998 ; Gursky, 2005 ; Krams *et al.*, 2009). Un autre avantage de la vie en groupe est l'augmentation de la vigilance globale du groupe. Plus le nombre d'individus augmente, plus la vigilance au niveau du groupe augmente. Ce 'group-size effect' correspond également à la diminution de la proportion de temps individuel passé à surveiller l'environnement immédiat, parallèlement à l'augmentation du temps dévoué à l'alimentation (Roberts, 1996 ; Krause & Ruxton, 2002 ; Beauchamp, 2008 ; Kluever *et al.*, 2008).

Un autre bénéfice apporté par la vie en groupe concerne l'alimentation. Un individu appartenant à un groupe a souvent plus de chance de découvrir un site alimentaire qu'un individu isolé, et cela grâce à la transmission d'information qui a lieu entre individus appartenant au même groupe (Danchin & Wagner, 1997). Certaines études montrent que les oiseaux tendent à se nourrir et à se déplacer vers des sites où ils peuvent voir des congénères en train de s'alimenter (e.g. Krebs *et al.*, 1972 ; Krebs, 1973 ; de Groot, 1980 ; Brown, 1986 ; Gotmark, 1990 ; Avery, 1994 ; 1996). Lorsque les distances interindividuelles diminuent dans un groupe d'étourneaux (*Sturnus vulgaris*), l'efficacité du transfert d'information augmente (Fernández-Juricic & Kacelnik, 2004). Galef et White (1997) ont réalisé une expérience permettant de mettre en évidence la transmission d'information concernant un site alimentaire. Des rats 'naïfs' sont introduits dans des colonies entraînées ou non à manger en un lieu spécifique à une heure donnée. Les animaux naïfs placés dans les colonies entraînées trouvent le site alimentaire en moyenne 5 mn après que les animaux de cette colonie soient revenus au site initial, alors que les animaux naïfs placés dans les colonies non entraînées ont besoin de 40 mn pour atteindre le site alimentaire (Galef & White, 1997). Un cas particulier d'alimentation en groupe est la chasse collective. Chez les carnivores sociaux, comme les mangoustes (*Mungos mungo*) ou les lionnes (*Panthera leo*), la chasse coopérative augmente les chances de capture et leur permet de défendre leur proie contre d'autres prédateurs (Stander, 1992 ; Gusset, 2007).

Enfin, une autre fonction de la vie en groupe concerne la coopération dans la reproduction. La reproduction coopérative correspond au partage du nid et du temps alloué à l'élevage des jeunes par des individus extérieurs au noyau parental (Danchin *et al.*, 2005). Elle permet d'augmenter le taux de survie du couple parental et de ses jeunes (Vehrencamp & coll., 1988 ; Cant & English, 2006 ; Gilchrist, 2006). On observe de la reproduction coopérative chez les insectes sociaux ainsi que chez certains oiseaux et mammifères (Wright, 1998 ; Clutton-Brock *et al.* 2001 ; Gilchrist & Russel, 2007 ; Crespi & Yanega, 1995 ; Crespi & Choe, 1997). Par exemple chez le tousseur à ailes blanches (*Corcorax melanorhamphos*), le couple parental est assisté par de jeunes oiseaux inexpérimentés et non reproducteurs qui participent à la construction du nid, à l'incubation ainsi qu'à l'élevage des jeunes (Heinsohn & Cockburn, 1994). Ces avantages liés à la vie sociale incitent les animaux à maintenir la cohésion du groupe.

1.2. Les coûts de la vie en groupe

A l'inverse des bénéfices apportés par la vie en groupe, la présence de congénères en un même site favorise la détection de leur propre groupe par les prédateurs mais aussi la transmission de maladies (Hamilton, 1987 ; Lima *et al.*, 1999 ; Beauchamp, 2007). En effet, la proximité interindividuelle et le nombre d'interactions sociales augmentent avec la taille du groupe. Ceci a pour conséquence de favoriser le développement d'affections liées à la transmission de bactéries ou de virus (Hamilton, 1987). De la même façon, les animaux se retrouvent plus facilement parasités en raison de la présence de leurs congénères (Brown & Bomberger Brown, 1986 ; Schmid-Hempel, 1998 ; Vitone *et al.*, 2004 ; Godfrey *et al.*, 2006). Ortego et Espada (2007) ont montré que la densité de population du grand-duc d'Europe, (*Bubo bubo*) est positivement corrélée à la prévalence du parasitisme sanguin. Chez l'hirondelle à front blanc (*Hirundo pyrrhonota*), le nombre de parasites par poussin et par nid augmente avec la taille de la colonie (Brown & Bomberger Brown, 1996). Il est à noter que de récentes études montrent l'effet inverse, c'est-à-dire que la taille du groupe peut-être inversement corrélée au degré de parasitisme du groupe (Brown & Brown, 2004 ; Naug & Smith, 2007 ; Ugelvig & Cremer, 2007 ; Snaith *et al.*, 2008).

Un autre désavantage résultant de la proximité entre les individus est la compétition sociale, qui peut s'observer au niveau alimentaire et spatial. Il peut y avoir compétition pour une ressource alimentaire comme c'est le cas lorsque la distribution de la nourriture est hétérogène, c'est-à-dire distribuée en amas ('patches'). Lorsque la taille du groupe augmente, les distances interindividuelles diminuent et la compétition augmente, de sorte que les individus vont maximiser leur prise alimentaire (Beauchamp & Livoreil, 1997). Stahl et collaborateurs (2001) ont montré chez les oies bernaches (*Branta leucopsis*) que les individus subordonnés, qui occupent les positions périphériques des groupes en fourragement, sont les premiers à découvrir les sites alimentaires de bonne qualité. Néanmoins ces individus sont rapidement déplacés par des congénères de statut social plus élevé. Di Bitteti & Janson (2001) relatent un résultat similaire chez les singes capucins (*Cebus apella*). Par ailleurs, le fait d'être en groupe modifie le gain alimentaire individuel en ce sens que la position des individus dans le groupe est liée à la prise alimentaire. Focardi et Pecchioli (2005) ont étudié un groupe de daims (*Dama dama*) et ont conclu à une corrélation négative entre la taille du groupe et la proportion de pâturage (voir aussi Clutton-Brock *et al.*, 1982). Les individus en périphérie pâturent plus longtemps que ceux du centre du groupe en raison d'une réduction des

interférences alimentaires. Chez les bécasseaux semi-palmés (*Calidris pusilla*), cependant, Beauchamp (2005) a montré que les individus en périphérie du groupe ont un succès de capture inférieur à celui des individus présents au centre du groupe.

Le modèle du troupeau égoïste ('selfish herd model') prédit que les animaux entrent en compétition pour une position au sein du groupe (Hamilton, 1971). Les individus cherchent à conserver une place moins exposée au risque de prédation tout en optimisant leur prise alimentaire (Bumann & Krause, 1993 ; Meadows, 2001). Généralement, les individus dominants occupent les positions centrales préférentielles. Par exemple, di Bitteti & Janson (2001) rapportent que le mâle et la femelle dominants dans un groupe de capucins bruns occupent plus fréquemment les positions centrales (voir aussi Janson, 1990 ; Stahl *et al.*, 2001). D'autres auteurs décrivent des situations comparables chez les oiseaux et les poissons (Krause, 1993 ; Öst *et al.*, 2007). Bumann et collaborateurs (1997) montrent que les poissons situés à l'avant d'un banc de mulets (*Semotilus atromaculatus*) ont un risque plus important d'être capturés que les individus positionnés à l'arrière du banc. Enfin, la compétition interindividuelle peut encore affecter le contexte reproducteur ; lorsqu'arrive la période de reproduction, les membres d'un groupe entrent en compétition afin d'obtenir l'accès au partenaire sexuel choisi (voir Jamieson *et al.*, 1994 ; Beekman *et al.*, 2003 ; Palanza *et al.*, 2005 ; Kappeler & Port, 2008).

2. LES PROCESSUS DE DÉCISION

2.1. De l'individuel au collectif

La plupart des décisions ne sont pas instantanées (Hansson, 2005). Witte (1976) écrit qu'on ne peut pas traiter des informations sans développer simultanément des solutions alternatives, ni sans évaluer ces solutions immédiatement. C'est l'ensemble de ces opérations réalisées dans le temps qui constituerait le processus de décision. Différents modèles ont été élaborés pour rendre compte des décisions individuelles chez l'être humain (Simon, 1960 ; Brim *et al.*, 1962 ; Dewey, 1978 ; 1997).

Ceci pourrait également s'appliquer aux animaux. Ne sachant pas exactement ce que perçoit un animal, la notion de décision se définit plus simplement comme un choix réalisé par l'individu entre plusieurs actions mutuellement exclusives – actions distinctes et dépendantes (Conradt & Roper, 2005). Lorsque les animaux vivent en groupes sociaux, ils

doivent régulièrement faire des choix et décider de la meilleure option alors que celle-ci n'est pas nécessairement la même pour chacun d'eux. Dans ce cas, les décisions doivent être prises d'une manière collective pour leur permettre d'exploiter ensemble leur environnement. Concrètement, chacun des membres du groupe prend individuellement une décision qui est prise en compte dans la décision finale du groupe. Malgré l'action de forces dispersives, comme les divergences de besoins et de motivations entre les individus, ceux-ci parviennent à conserver leur cohésion sociale. En d'autres termes, les membres d'un groupe social parviennent à un choix commun à l'ensemble du groupe à partir de l'une des actions proposées. Sans organisation à l'échelle collective, le groupe se fragmenterait, d'où la nécessité de prendre des décisions de manière conjointe.

Selon Conradt et Roper (2005), on peut reconnaître deux grands types de décisions collectives. Les décisions dites combinées ('combined decisions') découlent de la somme des actions individuelles. Par exemple, lorsque les fourmis fourragent, le dépôt de phéromones de piste oriente le choix de chaque individu indépendamment et c'est finalement l'ensemble du groupe qui parvient à suivre une seule des pistes indiquées (Camazine *et al.*, 2001 ; Dussutour *et al.*, 2006). Par opposition, la coordination des activités, tels le pâturage et les déplacements chez les mammifères herbivores, implique que les animaux prennent des décisions par consensus ('consensus decisions') (Conradt & Roper 2005). Dans les décisions par consensus, les individus parviennent à un accord au travers de leurs interactions (voir Couzin & Krause, 2003). Stewart et Harcourt (1994) ont montré que les gorilles émettent des vocalisations avant le départ du groupe, ce qui suggère que les individus communiquent directement les uns avec les autres afin d'atteindre un consensus. Néanmoins, la distinction entre les deux types de décision n'est pas clairement établie. En effet, dans bien des cas nous ne sommes pas en mesure de déterminer si les comportements des individus sont toujours strictement indépendants. Dans la suite de cette introduction, je parlerai de 'consensus' pour désigner des processus de décisions qui incluent des communications et des recrutements observables en particulier chez les oiseaux et les mammifères sociaux.

2.2. Deux grandes conceptions

Les décisions de groupe sont étudiées chez les animaux depuis quelques décennies. Dans la littérature qui concerne les mécanismes sous-jacents aux processus collectifs de

décision, on peut distinguer deux grandes conceptions. La première met en jeu des mécanismes d'auto-organisation entre individus qui suivent des règles simples et des processus anonymes sans reconnaissance individuelle. Une seconde conception met l'accent sur les interactions entre individus possédant des facultés de représentation élaborées et capables d'établir des relations sociales toutes différentes. Il est nécessaire d'ajouter que ces deux conceptions ne sont pas mutuellement exclusives et que les mécanismes respectifs peuvent coexister et varier au sein d'une même espèce et d'un même phénomène (Meunier *et al.*, 2006).

2.2.1. Un processus anonyme et des règles simples

Les mécanismes collectifs de décision ont été principalement étudiés chez les insectes sociaux, mais également dans les grands rassemblements de poissons, d'oiseaux et même les troupeaux de mammifères (Planche 1). On y décrit des phénomènes d'« auto-organisation » qui sont des processus d'amplification résultant de l'itération de comportements simples réalisés par les animaux et qui peuvent aboutir à des structures complexes (Camazine *et al.*, 2001). Les animaux soumis aux phénomènes d'auto-organisation répondent à des règles locales, qui sont typiquement des règles simples de mode stimulus-réponse. En outre, ils ne possèdent aucune représentation globale du phénomène (Camazine *et al.*, 2001).

Grassé (1959) proposa le mécanisme de « stigmergie » pour rendre compte du phénomène par lequel des insectes coordonnent leurs actions et construisent des formes spatiales complexes au travers d'interactions indirectes (Théraulaz & Bonabeau, 1999 ; Théraulaz *et al.*, 2003). Le principe de base est simple : les informations issues des traces chimiques déposées par des congénères agissent sur les individus par effet de rétroaction. L'ensemble de ces interactions recueilli à l'échelle de la colonie amène au comportement collectif.

De récentes études modélisent les comportements collectifs en implémentant des facteurs spatiaux et des règles simples de type 'feedback' (Deneubourg *et al.*, 2002 ; Camazine *et al.*, 2001 ; Dussutour *et al.*, 2006). Lorsque des fourmis de l'espèce *Lasius niger* doivent choisir entre deux chemins qui mènent à une ressource alimentaire, leur choix s'oriente vers le chemin le plus large, quelle qu'en soit la longueur (Dussutour *et al.*, 2006). Ces mêmes auteurs ont montré que de simples feedbacks négatifs entre les ouvrières

expliqueraient un recrutement plus efficace sur des chemins plus larges, sans pour autant utiliser un codage de l'information à l'échelle individuelle.

D'autres modèles réalisés chez les poissons montrent que les individus réagissent et adaptent leur comportement en se basant essentiellement sur la réaction de leurs proches voisins (Inada, 2001). Viscido et collaborateurs (2005) ont mis en évidence le lien existant entre la structure du groupe, la taille de la population et la proximité interindividuelle dans des groupes de quatre à huit *Danio géants* (*Danio aequipinnatus*) ; lorsque la taille de la population augmente par rapport au nombre de voisins d'un individu, alors chaque poisson utilise les informations venant de ces voisins immédiats, sans percevoir l'effet global de son comportement à l'échelle du groupe.

Chez les oiseaux et les mammifères, les simulations intégrant des facteurs spatiaux et temporels décrivent majoritairement la structure des mouvements que l'on observe (Silverman, 2003 ; List, 2004 ; Conradt & Roper, 2003 ; Couzin *et al.*, 2005 ; Conradt & Roper, 2005, 2007). Par exemple Gautrais et collaborateurs (2007) ont observé plusieurs groupes de deux à huit moutons qui leur ont permis de conclure que la probabilité d'un individu à s'engager dans une activité comme le repos augmente avec le nombre de congénères déjà engagés dans cette activité. Ce comportement d'imitation appelé « alléomimétisme » ('faire ce que l'autre fait') expliquerait une partie des phénomènes collectifs auto-organisés chez de nombreuses espèces vivant en groupe (Scott, 1945 ; 1956 ; Deneubourg & Goss, 1989 ; Camazine *et al.*, 2001 ; Conradt & Roper, 2003 ; Couzin *et al.*, 2005 ; Michelen *et al.*, 2006). Malgré l'importance de ces facteurs dans la compréhension des phénomènes collectifs, les modèles actuels n'intègrent qu'une faible diversité de mécanismes et ne tiennent pas compte des relations sociales entre les individus ni des caractéristiques individuelles de tempérament. En limitant les modèles à des mécanismes très simples comme les feedbacks positifs entre individus (Sumpter, 2006), il n'est pas possible d'expliquer l'ensemble des processus de décision. Des données empiriques et observationnelles sont nécessaires afin d'explorer d'autres mécanismes collectifs de décision.

2.2.2. La reconnaissance individuelle et les relations sociales

Dans une perspective plus intégrative que celle de l'auto-organisation, les décisions collectives ne peuvent s'envisager sans tenir compte des facultés de représentation des

individus et de leur capacité à négocier en fonction des motivations de leurs partenaires et des relations sociales qui les unissent.

Des expérimentations ont été réalisées dans le but de tester la faculté des individus à s'identifier individuellement. Deng et Rogers (2002) ont montré que les poussins (*Gallus gallus domesticus*) testés trois jours après l'éclosion sont capables de reconnaître des individus familiers, c'est-à-dire rencontrés le jour de l'éclosion, en utilisant leur expérience visuelle. La reconnaissance visuelle existe également chez les ongulés (Kendrick, 1994; Coulon *et al.*, 2009). Colombelli-Negrel et Gouat (2006) ont mis en évidence la discrimination de signatures olfactives émises par des souris (*Mus spicilegus*). Des signatures acoustiques ont également été rapportées chez différentes espèces, comme par exemple les ovins (Sèbe *et al.*, 2007). Lorsque le groupe atteint plusieurs milliers de membres, il est peu probable qu'un individu interagisse avec tous les autres membres du groupe ou se souvienne de ses interactions, mais cela ne signifie pas que la capacité à interagir avec un grand nombre de congénères soit absente (Bird & Emery, 2008).

Les oiseaux et les mammifères ont généralement la capacité de se reconnaître individuellement (oiseaux : Schimmel & Wasserman, 1991 ; Bird & Emery, 2008 ; dauphins : Sayigh *et al.*, 1999 ; Connor, 2007 ; chauve-souris : Kazial *et al.*, 2008 ; ongulés : Cassinello & Calabuig, 2008 ; Coulon *et al.*, 2009; primates : Seyfarth & Cheney, 1984 ; Dunbar, 1992 ; Biben & Symmes, 1991 ; Barton, 1996 ; Posada & Colell, 2007). Le fait que les animaux se reconnaissent et se souviennent des interactions passées permet la formation de structures sociales basées sur des relations de dominance-subordination ou d'affinité (Seyfarth & Cheney, 1984 ; Bouissou *et al.*, 2001; Engh *et al.*, 2005). Les relations sociales entre les membres du groupe aboutissent à la formation d'associations stables comme par exemple chez le mouton (Ruckstuhl, 1998), le bison (*Ovibos moschatus*) (Côté *et al.*, 1997), le cachalot (*Physeter macrocephalus*) (Christal & Whitehead, 2001) ou l'éléphant d'Afrique (*Loxodonta africana*) (Wittemyer *et al.*, 2005).

Les animaux établissent des liens durables qui les amènent à tenir compte des choix de leurs partenaires. Ceux-ci reposent sur des facteurs internes comme l'état d'éveil ou la motivation. La motivation constitue un état psychophysiologique en vue de réaliser ou non un comportement (Friend, 1989). Une divergence entre les divers états internes individuels aura pour conséquence un conflit d'intérêts pouvant ralentir le processus de décision en amenant

éventuellement les individus à un processus de négociation (Kummer, 1968 ; Prins, 1996). Les animaux peuvent communiquer à propos de leurs motivations afin d'amener leurs congénères à prendre la décision la plus proche de leur intérêt propre et d'arriver à un consensus.

Des intérêts divergents oblige les individus à communiquer pour trouver un compromis. Au cours de la période de repos précédant un déplacement de groupe par exemple, on observe généralement une augmentation du niveau d'agitation du groupe qui reflète l'état motivationnel des individus à quitter l'activité de repos ('collective mood', voir Ward & Zahavi, 1973). L'augmentation de la fréquence des comportements est un phénomène qui a été rapporté chez plusieurs espèces d'oiseaux et de mammifères (Raveling, 1969; Poole *et al.*, 1988; Stewart & Harcourt, 1994; Trillmich *et al.*, 2004). Black (1988) a décrit les phénomènes d'envol chez les cygnes (*Cygnus* sp.), montrant que la cohésion du groupe repose sur un consensus issu de l'augmentation de la fréquence des comportements de vocalisations et de battements d'ailes réalisés par tous les membres du groupe avant envol.

3. LES MÉCANISMES DE RECRUTEMENT

Un recrutement est une interaction sociale à travers laquelle le comportement d'un individu (le recruteur) entraîne un congénère (le recruté) à le suivre. L'individu recruté choisit ou non d'adhérer au comportement du recruteur. Ce dernier peut vérifier la réponse du recruté afin d'ajuster son comportement. Ces feedbacks positifs ou négatifs sont le support de compromis ('trade-offs').

3.1. Les différents types de recrutement

Le processus de recrutement peut être plus ou moins complexe et structuré. On distingue trois grands types de recrutement, qui diffèrent en fonction du mode d'influence du recruteur sur le recruté et réciproquement (Ramseyer *et al.*, 2009).

3.1.1. Le recrutement passif

Ce processus dit d'attraction et adhésion implique que l'individu recruté utilise les mouvements du corps ou la position spatiale du recruteur comme indice ('cue') pour orienter

son propre comportement (Ramseyer *et al.*, 2009). Un indice est un trait de l'environnement animé ou inanimé pouvant être utilisé par l'animal pour diriger ses futures actions (Hasson, 1994). Dans ce cas, le recruteur n'émet aucun signal. Selon Maynard-Smith et Harper (2003), un signal est un acte ou une structure altérant le comportement d'un autre organisme ; ce signal est sélectionné au cours de l'évolution en réponse à l'effet qu'il produit, et il a pour fonction d'induire chez l'individu récepteur une réponse qui elle aussi est soumise à l'action de la sélection naturelle.

Dans les bancs de poissons, par exemple, les individus se déplacent de manière coordonnée grâce à la perception des variations de pression d'eau provoquées par le déplacement d'un voisin proche et détectées au niveau de la ligne latérale du poisson (Krause, 1993). Un autre exemple est celui des mouettes à tête noire (*Larus ridibundus*) où le nombre d'individus engagés dans un envol augmente lorsque les distances interindividuelles diminuent (de Schutter, 1997).

3.1.2. Le recrutement communicatif

Ce processus implique que le recruteur accomplit un acte exprimant sa motivation à effectuer une action donnée (Ramseyer *et al.*, 2009b). L'individu récepteur utilise l'information transmise par le recruteur pour orienter son propre comportement. En fonction de la perception du recruté, le comportement du recruteur peut jouer le rôle d'indice ou de signal ('display') (Danchin *et al.*, 2005). Il est souvent difficile de distinguer entre ces deux types de signes sur le terrain lorsque nous n'avons pas les moyens de savoir ce que perçoit l'animal ni comment il intègre les informations provenant de son environnement.

Les fourmis qui fourragent déposent des phéromones sur le sol, ces signaux olfactifs créent des pistes qui peuvent guider le comportement de leurs congénères et leur itération peut aboutir à des recrutements de masse (Hölldobler & Wilson, 1990 ; Kohl *et al.*, 2001 ; Couzin & Franks, 2002). D'après Kohl et collaborateurs (2001), ce serait l'acide formique sécrété par la glande à poison qui serait le signal de recrutement majeur chez les fourmis du genre *Camponotus*. Les abeilles quant à elles stimulent les autres bûtimeuses grâce à leur danse et également à l'intensité du mouvement des ailes qui a pour effet de les amener à s'envoler (Rittschof & Seeley, 2008). Un mammifère comme l'éléphant d'Afrique peut

également communiquer et recruter ses congénères par le biais de signaux chimiques et de vocalisations à basse fréquence (Loizi, 2004 ; Poole *et al.*, 1988).

3.1.3. Le recrutement coercitif

Ce processus suppose que le recruteur exerce une contrainte sur le recruté de façon à influencer son comportement. Ce mode de recrutement basé sur la pression ('push') a été rapporté de façon anecdotique chez les équidés. Les observations suggèrent que les individus dominants poussent plus souvent les subordonnés dans une direction donnée que l'inverse. L'étalon semble pousser les juments de son harem et leurs jeunes en les conduisant ('herding') depuis l'arrière dans une direction donnée (Feist & McCullough, 1976; Waring, 1983). Toutefois, aucune étude spécifique n'est encore venue démontrer l'existence de ce type de recrutement. Par ailleurs, Ginther et collaborateurs (2002) ont analysé différents facteurs influençant le comportement de l'étalon qui consiste à avancer avec la tête près du sol, l'encolure étendue et les oreilles couchées en arrière ('snaking'). Ils concluent que ce comportement est utilisé pour rassembler les juments et éloigner les mâles étrangers. Là encore, des données quantitatives seraient nécessaires pour établir la dimension intentionnelle de ce type de comportement.

3.2. L'intentionnalité dans le recrutement

L'intentionnalité est une caractéristique de la pensée qui se définit comme la faculté de l'esprit à s'appliquer à un objet (Brentano, 1874). Cette faculté de tendre vers son objet distingue les faits psychiques des faits physiques. Les états intentionnels peuvent être une croyance, un jugement, une perception ou un désir portant sur un objet. Chez l'animal, on peut assimiler l'intentionnalité à la volonté d'un individu à réaliser une action donnée. Jusqu'à aujourd'hui peu d'auteurs ont tenté de mettre en évidence l'intentionnalité du recrutement dans les processus collectifs des animaux. Il est en effet difficile de montrer qu'un individu réalise une action *dans le but* d'entraîner un certain comportement chez un congénère.

Quelques études chez les mammifères suggèrent que des animaux indiquent la direction qu'ils préfèrent en s'orientant dans cette direction avant le départ du groupe (Kummer, 1968; Stolba, 1979 ; Poole *et al.*, 1988). Il semblerait qu'un « accord » survienne entre les

individus : ils décideraient de la direction, du moment et / ou de la destination avant le départ du groupe. Chez les buffles (*Syncerus caffer*), Prins (1996) a décrit la phase précédant le départ d'un troupeau constitué de mâles, de femelles et de leurs jeunes ; certaines femelles se tiennent debout tête levée, orientées dans une direction donnée ; la direction du déplacement du groupe correspondrait à la direction moyenne de l'orientation de ces femelles. Dans les troupes de babouins hamadryas (*Papio hamadryas*) ce sont les mâles qui indiqueraient la direction qu'ils préfèrent et qui recruteraient les autres mâles, suivis de leurs femelles et de leurs jeunes ; plus le nombre d'individus orientés dans une direction donnée serait grande, plus la probabilité de partir dans cette direction serait élevée (Kummer, 1968 ; Stolba, 1979).

Chez les buffles comme chez les babouins hamadryas, les auteurs ont utilisé le terme de 'vote' pour décrire le processus de décision (Kummer, 1968 ; Prins, 1996). Cependant, l'existence d'une corrélation entre l'orientation des individus avant départ et la direction de déplacement du groupe ne suffit pas à établir qu'il y a eu déclaration d'intention à se mouvoir dans cette direction. Aucune étude n'a démontré que les individus qui démarrent les premiers ont l'intention de mener leurs congénères à un lieu précis (Stueckle & Zinner, 2008). Il est possible qu'un individu soit à l'origine du déplacement de tout un groupe par le seul fait de répondre à ses propres besoins, comme la faim ou la soif. Par exemple, certains auteurs rapportent que les femelles allaitantes, en raison de leurs plus grands besoins en eau, occupent les positions de tête pendant le mouvement du groupe lorsqu'il s'agit de se déplacer en direction d'un point d'eau (Kummer, 1968 ; Fischhoff *et al.*, 2007).

Néanmoins, la preuve de l'existence d'une intention dans l'entraînement des congénères pourrait être recherchée dans l'existence des recrutements de type coercitif. Un individu dominant pourrait pousser un congénère subordonné dans le but de déplacer ce dernier dans une certaine direction. Le dominant utiliserait son statut hiérarchique pour atteindre son objectif par la force.

3.3. Processus individuel vs distribué

3.3.1. Processus individuel ou leadership

Si un groupe social parvient à trouver un consensus à partir de la décision d'un seul individu, on parle de processus individuel ('individual' ou 'unshared decision', Conradt & Roper, 2003). Cela peut être le cas lorsque l'individu dominant (ou individu α) décide du

moment du départ et / ou du lieu de destination. Cet individu est généralement appelé 'leader'. Cependant, rares sont les exemples connus de ce type de décision dans la nature. Schaller (1963) a décrit la décision de départ chez le gorille (*Gorilla g. beringei*) comme du ressort exclusif du mâle dominant. Néanmoins, l'émission de nombreux grognements ('grunts') par certains individus, juste avant un départ, indiquerait que plusieurs membres du groupe se coordonnent et participent au processus décisionnel (Harcourt *et al.*, 1993). Dans la plupart des espèces vivant en groupes sociaux, chez les oiseaux comme chez les mammifères, on ne trouve aucun individu qui part toujours le premier de manière exclusive (buffle d'Afrique: Prins, 1996; capucin moine, *Cebus capucinus*: Leca *et al.*, 2003).

On trouve de nombreuses définitions du terme 'leadership' dans la littérature. Selon les auteurs, ce mot peut recouvrir des phénomènes très différents, que ce soit au niveau intentionnel ou spatio-temporel. Pour Scott (1945), le leader est l'individu occupant la position de tête pendant le déplacement (voir aussi Dove *et al.*, 1974 ; Escos *et al.*, 1993). Pour d'autres, le leader est l'individu qui démarre en premier plus souvent que les autres (Reinhardt, 1983 ; Schaller, 1963 ; Dumont *et al.*, 2005). D'après Arnold (1977), le leader est l'individu qui prend l'initiative d'une activité autre que celle du groupe. Sato (1982) a décrit un quatrième type de leadership qui correspond à la position de tête durant le pâturage d'un groupe d'ongulés.

Certains auteurs associent le terme de 'leader' au concept d'intention. En effet, en anglais le mot 'leader' signifie 'mener', avec potentiellement l'intention de conduire le groupe vers un lieu ou une activité donné. L'individu leader serait l'animal qui décide du moment du départ du groupe et / ou de la direction à suivre (Holekamp *et al.*, 2000 ; Fischhoff *et al.*, 2007). Or, les différentes études portant sur l'analyse des déplacements n'ont pas, jusqu'à présent, mis en évidence l'intention qu'aurait un animal à prendre la position de tête dans le but de mener le groupe (Schaller, 1963 ; Kummer, 1968 ; Holekamp *et al.*, 2000 ; Biro *et al.*, 2006 ; Fischhoff *et al.*, 2007).

Sans autre démonstration, il ne s'agirait *a priori* que d'une position qui pourrait aussi bien résulter de motivations sans intention spécifique de conduire le groupe. L'individu leader occupe *sensu stricto* la première position au départ et / ou pendant le déplacement. C'est le cas chez le zèbre des femelles allaitantes qui prennent les positions à l'avant du groupe pendant le déplacement et sont les premières à arriver au point d'eau, ce qui peut s'expliquer par leurs plus grands besoins en eau (Fischhoff *et al.*, 2007). On retrouve des exemples

similaires chez les propitèques (*Propithecus diadema edwardsi*), les lémurs bruns (*Eulemur fulvus rufus*) (Erhart & Overdorff, 1999), les gibbons (*Hylobates lar*) (Barelli *et al.*, 2008) et les singes écureuils (*Saimiri sciureus*) (Boinski, 2000). Lors de la migration des petites buses (*Buteo platypterus*), les adultes, qui sont les individus du groupe les plus expérimentés, se trouvent plus souvent à l'avant du groupe, ce qui peut participer à l'apprentissage du choix des sites d'hivernages par les jeunes (Maransky & Bildstein, 2001). Il est nécessaire de tester le fait que la position de tête ne résulte que de la motivation d'un individu à partir, motivation qui serait plus forte chez un adulte que chez un jeune né au cours de l'année. D'après les observations de Scott (1945) chez le mouton, « comme il y a une tendance des agneaux à suivre leur mère, des mâles à suivre les femelles, et des plus jeunes à suivre les plus âgés, on peut en déduire que dans la plupart des cas la plus vieille femelle devrait mener le groupe ». Néanmoins, aucune étude n'a vraiment tenté de vérifier cette hypothèse. Dans ce qui suit, je n'utiliserai les termes de 'leader' et 'leadership' qu'en citant des travaux précisant leur acceptation.

3.3.2. Processus distribué

Lorsque plusieurs individus participent à la prise de décision, on parle de processus distribué ('shared decision', Conradt & Roper, 2003 ; Leca *et al.*, 2003 ; List, 2004 ; Conradt & Roper, 2005 ; Couzin *et al.*, 2005). Chaque membre du groupe contribue en partie, de manière égale ou non, à la décision finale. Les coûts d'un consensus résultant d'une décision distribuée seraient inférieurs aux coûts d'une décision individuelle en ce sens que la décision finale tient compte des besoins et motivations de plusieurs membres du groupe (Conradt & Roper, 2003 ; 2007). En effet, une décision profitant à un seul individu comme le dominant entraînerait des conflits d'intérêt pour l'ensemble des autres animaux (Conradt & Roper, 2007) alors qu'une décision intégrant les motivations de plusieurs individus amortirait cet effet de conflit.

Chez les poissons, les études n'ont pas mis en évidence de hiérarchie sociale ni d'individu unique menant le groupe : c'est l'ensemble des individus qui participe à la décision (Partridge, 1982). De même, dans un groupe de capucins moines, Leca et collaborateurs (2003) ont montré que tous les individus sont susceptibles de partir en premier lors d'un déplacement, voire de conserver cette position pendant le déplacement. Quelques auteurs ont

également mis en évidence le fait que différents individus peuvent participer au processus de décision en recrutant leurs congénères (Kummer, 1968 ; Erhart & Overdorff, 1999). Stueckle et Zinner, (2008) ont également démontré chez un groupe d'une trentaine de babouins chacmas (*Papio hamadryas ursinus*) que le processus de décision concernant le moment du départ et la direction à suivre est distribué entre les mâles, ces derniers participant majoritairement au processus.

Jusqu'à maintenant, un processus dit distribué sous-entend l'intervention de plusieurs individus au cours du processus décisionnel. Mais qu'en est-il de l'aspect temporel ? Le processus de décision peut tout aussi bien être distribué dans le temps. En d'autres termes, il pourrait y avoir recrutement et prise de décision à différents moments du déplacement, y compris avant le départ du groupe. Le processus de décision serait dans ce cas un phénomène continu impliquant une suite de décisions. Les animaux ajusteraient leur comportement aux conditions actuelles du mouvement. Aucune étude n'a encore testé l'hypothèse d'une distribution temporelle du processus décisionnel.

4. LES DÉPLACEMENTS DE GROUPE

Les groupes d'animaux se déplacent pour plusieurs raisons. Certains déplacements ont lieu entre un site de repos et d'alimentation ou d'abreuvement (Planche 1). Les animaux s'éveillent, s'activent et se déplacent pour se nourrir ou s'abreuver, ou bien ils décident de quitter un site alimentaire pour aller se reposer (Reinhardt, 1983 ; Black, 1988 ; Stewart & Harcourt, 1994 ; voir Fisher & Matthews, 2001). D'autres déplacements sont liés directement au fourragement, c'est-à-dire à la recherche alimentaire. Par exemple, certains oiseaux et mammifères changent de site alimentaire lorsque la déplétion *in situ* et la compétition entre les individus sont devenues trop importantes (Hayslette & Mirarchi, 2002 ; Sibbald & Hooper, 2003 ; Amano *et al.*, 2006 ; Hewitson *et al.*, 2007). On peut également considérer le pâturage lui-même comme un déplacement en ce sens qu'il s'agit d'un mouvement continu au cours duquel les animaux changent de localisation sans changer d'activité (Mc Hugh, 1958 ; Kilgour *et al.*, 1975 ; Sato, 1982 ; Dumont *et al.*, 2005). Enfin, les animaux réalisent des déplacements saisonniers comme les migrations lorsqu'ils doivent changer temporairement d'habitat. Dans ce cas, il arrive que plusieurs centaines d'individus se rassemblent pour

parcourir plusieurs milliers de kilomètres (Mc Hugh, 1958 ; McLandress & Raveling, 1981 ; Zink, 2002) (Planche 1).

L'étude des déplacements de groupe amène automatiquement à la question de la coordination des individus lors du mouvement. En effet, la cohésion du groupe social repose sur la coordination temporelle (synchronisation) et spatiale des individus (Conradt & Roper, 2000). On peut également se demander si de cette coordination découle une structure stable dans les déplacements observés.

4.1. Les mécanismes de cohésion et de coordination

Les animaux utilisent différents moyens pour conserver la cohésion du groupe tout en se déplaçant. L'un des mécanismes majeurs est le grégarisme. L'agrégation, donc la vie en groupe, est définie comme un rassemblement des individus dans l'espace qui n'est pas due au hasard (voir Danchin *et al.*, 2005). Deux processus de choix génèrent la formation d'agrégats. D'une part, le choix du lieu de vie par l'animal, lorsque l'environnement est hétérogène. Les animaux décident alors individuellement de s'installer dans le meilleur habitat disponible. D'autre part, le choix du partenaire de reproduction et l'attraction mutuelle entre individus de la même espèce (Danchin *et al.*, 2005).

Les espèces grégaires conservent leurs distances interindividuelles au cours de leurs activités. On constate que les membres d'un groupe se reposent, mangent et se déplacent ensemble. Mais ce mécanisme ne garantit pas la pérennité de la composition démographique du groupe social. Chez les animaux capables de reconnaissance individuelle, l'attachement entre congénères assure la stabilité sociale par la formation de relations d'affinité qui structurent le groupe.

Pour garantir la cohésion d'un groupe, lors des déplacements par exemple, les animaux doivent également se coordonner. La coordination des déplacements implique des interactions – et donc des actions réciproques – qui véhiculent les informations entre les individus. Dans ce contexte, l'un des principaux mécanismes employés par les animaux pour conserver leur cohésion est l'allélomimétisme. Un autre mécanisme de coordination décrit dans la plupart des études est l'utilisation de vocalisations permettant aux animaux de se situer les uns par rapport aux autres (Poole *et al.*, 1988 ; Boinski, 1991 ; Boinski & Campbell, 1995). Par exemple, Leong et collaborateurs (2003) ont étudié chez l'éléphant d'Afrique le rôle de

certaines vocalisations émises par les femelles qui forment des groupes distincts des groupes de mâles. Les mâles parviennent à localiser les groupes de femelles grâce à l'augmentation de la fréquence des vocalisations émises par celles-ci à l'approche de l'œstrus.

Pour se déplacer ensemble, donc conserver leur cohésion sociale, les individus d'un groupe doivent parvenir à s'entraîner les uns les autres. Selon certains auteurs, les comportements de recrutement surviennent avant départ (Raveling, 1969; Black, 1988; Boinski, 1996; Prins, 1996; Holekamp *et al.*, 2000) ou pendant le déplacement (Kummer, 1968; Trillmich *et al.*, 2004; Meunier *et al.*, 2008). Chez les capucins moines (*Cebus capucinus*), les individus à l'avant d'un groupe en mouvement réalisent fréquemment des pauses et des coups d'œil vers l'arrière ce qui leur permet de vérifier la présence de suiveurs ; plus il y a de suiveurs, plus le mouvement sera accompli rapidement (Leca *et al.*, 2003; Meunier *et al.*, 2008).

4.1.1. La coordination temporelle

La dimension temporelle est un aspect important des processus décisionnels. Pitkowsky et collaborateurs (2003) définissent la synchronisation comme un phénomène d'ajustement des rythmes individuels au travers d'interactions directes ou indirectes. Afin de conserver les avantages liés à la vie en société, les animaux doivent se reposer, s'alimenter et se reproduire durant des fenêtres temporelles similaires. Michelena et collaborateurs (2008) ont montré que la cohésion d'un groupe de moutons repose sur la synchronisation des activités des individus. La mise en évidence de cette coordination temporelle peut être perçue au moment de la migration, lorsque les animaux synchronisent leurs mouvements en raison de besoins spécifiques liés à des facteurs environnementaux. Lors des grandes migrations d'oies ou de gnous par exemple, on peut voir plusieurs groupes se rassembler et voyager ensemble sur des centaines de kilomètres (McLandress & Raveling, 1981 ; Camazine *et al.*, 2001).

Alors que certaines espèces communiquent en transmettant diverses informations visuelles ou auditives, d'autres se synchronisent au travers d'interactions simples qui traduisent la tendance d'un individu à imiter le comportement d'un congénère. L'allélomimétisme apparaît ici encore comme l'un des principaux mécanismes de décision par consensus (Camazine *et al.*, 2001; Conradt & Roper, 2003; Couzin *et al.*, 2005). Il se retrouve fréquemment dans l'étude des bancs de poissons ou des vols d'oiseaux (Krause &

Ruxton, 2002). Ce comportement existe également chez les primates. King (1994) a observé la tendance des jeunes babouins à manger au même moment que leur mère. Un cas extrême de synchronisation peut être observé chez les hirondelles à front blanc (*Hirundo pyrrhonota*), lorsque celles-ci se nourrissent sur les mêmes sites à forte concentration d'insectes, pendant généralement moins de 30 minutes (Brown, 1986).

Dans le cas d'une coordination et / ou d'une synchronisation insuffisante entre les individus, on constate la fission du groupe en plusieurs sous-unités (Michelena *et al.*, 2008). On observe alors la formation de nouvelles associations qui peuvent être temporaires (Kerth & König, 1999 ; Viscido *et al.*, 2005).

4.1.2. La distribution spatiale

La distribution spatiale des animaux dans leur environnement influence la coordination des individus en déplacement. En effet, plus les distances interindividuelles sont faibles, plus la transmission de l'information relative à l'état actuel d'un individu est rapide et efficace et peut agir sur le comportement d'un congénère (Lima & Zollner, 1996 ; Beauchamp & Livoreil, 1997 ; Fernandez-Juricic & Kacelnik, 2004 ; Fernandez-Juricic *et al.*, 2007). Par exemple, Fernandez-Juricic et Kacelnik (2004) ont réalisé des expériences chez les étourneaux (*Sturnus vulgaris*) où étaient placés un individu observateur dans une cage centrale et deux congénères dans deux cages situées de part et d'autre de l'individu observateur. La distance entre ces deux cages et l'individu observateur variait entre 0 et 3 m. Les auteurs ont montré que l'individu observateur regardait et copiait le comportement de fourragement de ses deux congénères, principalement lorsque ces derniers étaient proches de lui. Chez les mouettes à tête noire, le nombre d'oiseaux qui s'engagent dans une action commune, l'envol, augmente avec la proximité spatiale observée entre les individus (de Schutter, 1997). Cependant, il est nécessaire d'ajouter que dans le cas de grands groupes sociaux, la coordination des individus se restreint probablement à la communication locale entre voisins spatialement proches puisque les animaux n'ont pas accès à l'information globale concernant le groupe (Couzin *et al.*, 2005 ; List, 2004 ; Seeley & Visscher, 2004).

L'alignement des individus participe également à la cohésion du groupe social. D'après Michelena et collaborateurs (2008), les moutons en activité sont mieux alignés que lorsqu'ils sont au repos, ce qui suggère que les mouvements contribuent à l'alignement et à la cohésion

sociale. Cette polarisation résulterait de la tendance des individus à s'aligner avec leurs voisins ou de la tendance à approcher d'un voisin par attraction sociale, ce qui requiert de se déplacer parallèlement à ce dernier. On sait, par des études d'observation et de modélisation, que les paramètres tels l'orientation, la localisation et l'ensemble de la distribution spatiale des individus avant départ affectent la décision finale du groupe (Inada, 2001 ; Aubé & Shield, 2004 ; Ballerini *et al.*, 2008). Chez les oiseaux et les mammifères, plusieurs auteurs ont montré que les animaux se trouvant en périphérie du groupe sont les premiers à partir et recrutent plus de congénères (Kummer, 1968 ; Boinski & Garber, 2000 ; Aubé & Shield, 2004 ; Bourjade *et al.*, 2009). Toutefois, les individus présents au centre du groupe recrutent parfois plus de congénères (capucins moines : Leca *et al.*, 2003).

4.2. La structure des déplacements

La synchronisation dans les activités et la coordination dans les mouvements sont continus et permanents chez les animaux vivant en groupes sociaux stables. De nombreuses études ont mis en évidence une coordination entre les individus d'un groupe en mouvement, suggérant l'existence de positions individuelles préférentielles et la stabilité potentielle de l'ordre de déplacement. Certaines études réalisées chez les oiseaux et mammifères montrent que les animaux tendent à occuper des positions similaires dans les déplacements spontanés. Selon Reinhardt (1983), plusieurs individus dans un groupe de zébus (*Bos indicus*) peuvent prendre l'initiative d'un départ, même si certains animaux se retrouvent plus fréquemment dans ce rôle. Dumont et collaborateurs (2005) sont arrivés aux mêmes conclusions après avoir observé un groupe de quinze génisses au pâturage : plusieurs individus peuvent prendre la première position au moment du départ, mais une génisse prend plus souvent l'initiative du déplacement que les autres membres de son groupe. Certains auteurs rapportent également une stabilité relative des ordres de déplacement chez les chèvres (*Capra hircus* : Escos *et al.*, 1993), les moutons (Scott, 1945) ou les gibbons à mains blanches (*Hylobates lar* : Barelli *et al.*, 2008).

Cette relative stabilité des ordres de déplacement ne signifie pas que chaque individu occupe toujours la même position. Chez certains mammifères comme les ongulés ou les primates, les individus peuvent changer de position au cours d'un déplacement (Reinhardt, 1983 ; Leca *et al.*, 2003). De même, les animaux en tête du groupe varient parfois d'un

déplacement à l'autre (*Columbia livia*: Wagner, 1975; *Cygnus columbianus*: Rees, 1987; *Anser indicus*: Lamprecht, 1992). A l'extrême, certains auteurs rapportent que les ordres enregistrés lors de déplacements spontanés ne montrent aucun pattern régulier (cochon, *Sus scrofa* : Meese & Ewbank, 1973 ; mouton : Dove *et al.*, 1974).

Il existe un cas particulier de mouvement où les animaux occupent généralement des positions similaires : les déplacements forcés. Lorsque les animaux sont poussés par l'homme dans une direction donnée (pour la traite ou les vaccinations, par exemple), les individus dominants occupent les positions de tête chez les zébus (Reinhardt, 1983) ou les positions centrales chez les moutons (Dove *et al.*, 1974). Au moment de la traite, les individus conservent généralement des positions semblables d'un jour à l'autre (vaches : Dickson *et al.*, 1967; moutons : Villagra *et al.*, 2007; chèvres : Gorecki & Wojtowski, 2004).

4.3. Le cas particulier du pâturage

Un cas particulier de déplacement est celui du pâturage ('grazing') chez les mammifères. En effet, un groupe d'herbivores au pâturage est continuellement en mouvement. Certains auteurs ont montré que les bovins et les ovins se rassemblent en formant des groupes de mâles et femelles distincts qui se retrouvent à la période de reproduction, en raison de différences dans les besoins alimentaires des individus (Ruckstuhl, 1998). Au sein d'un groupe au pâturage ces animaux se disperseraient en fonction de leurs relations d'affinité. Les individus ayant des relations préférentielles se trouvent à proximité les uns des autres en constituant des sous-groupes (e.g., Estes, 1974; Poole & Moss, 1989; Sibbald & Hooper, 2003 ; Nituch *et al.*, 2008). Boissy et Dumont (2002) ont mis en évidence, par le biais d'expérimentations, le fait que les moutons s'éloignent plus facilement de leur groupe pour pâturer lorsqu'ils sont accompagnés par des congénères avec lesquels ils ont des relations d'affinité préférentielles. En d'autres termes, la distribution spatiale des animaux au pâturage dépend de l'organisation sociale.

5. LES FACTEURS SOUS-JACENTS AUX PROCESSUS DE DECISION

Différents facteurs peuvent influencer les choix d'un individu. Tout d'abord, les caractères comportementaux propres à l'individu qui définissent son tempérament. Par ailleurs, un groupe social est constitué d'un réseau social qui relie chaque individu plus ou moins directement avec les autres. Ces relations peuvent avoir une intensité plus ou moins prononcée. En fonction des caractères individuels et des facteurs sociaux, les choix des individus et donc du groupe peuvent se voir modifiés (Thierry *et al.*, 1999; Kerth *et al.*, 2006; Meunier *et al.*, 2008).

5.1. Les caractères individuels

5.1.1. Le tempérament

On trouve de nombreuses définitions du tempérament dans la littérature. On peut définir ce phénomène comme « l'ensemble des différences biologiques dans les tendances comportementales des individus, présentes dès le jeune âge et qui tendent à rester stables au cours du temps et dans des circonstances variées » (Bates, 1987 ; Goldsmith *et al.*, 1987 ; Boissy, 1995). D'après Mason (1984), le tempérament est « une disposition individuelle stable à travers les variations de l'environnement ». Je retiendrai la définition simplifiée de Carere et Eens (2005) qui définit le tempérament comme un ensemble de comportements associés qui s'exprime au travers de différentes situations. La principale particularité du tempérament réside dans sa stabilité. Ceci implique la possibilité de prédire le comportement d'un individu dans une situation donnée, chaque individu ayant des prédispositions comportementales spécifiques. Une grande partie des traits comportementaux serait en effet héritable, c'est-à-dire transmise génétiquement d'une génération à l'autre (van Oers *et al.*, 2005). Selon certains auteurs, il faut nuancer cette stabilité par le fait qu'elle puisse être influencée par le développement et l'expérience (Rothbart & Derryberry, 1981 ; Dingemans & Réale, 2005 ; van Oers *et al.*, 2005).

Il est possible d'évaluer le tempérament à partir de l'observation d'un individu dans son milieu habituel ou par des tests expérimentaux (Maestripieri, 2000 ; Dingemans & Réale, 2005). L'étude du tempérament à l'échelle individuelle est importante puisque dans une

situation expérimentale donnée ou dans des conditions écologiques identiques, des individus aux tempéraments très différents peuvent réagir différemment (Gosling, 2001 ; Carere & Eens, 2005).

5.1.2. Les traits de tempérament

Les traits de tempérament individuels forment les composantes du tempérament. Ils peuvent varier en fonction du développement et de l'expérience de l'animal dans son environnement. Néanmoins, ces traits de tempérament ne mesurent pas des aspects individuels *sensu stricto* puisqu'on ne peut faire abstraction de la part sociale lorsqu'on les mesure dans des tests expérimentaux où l'individu est généralement isolé de son groupe. Un test couramment utilisé pour mesurer les traits individuels est celui de l'« open-field » (Hall, 1934). Ce test consiste à isoler l'animal dans un parc inconnu où sont parfois ajoutés des objets ou des stimuli soudains. Parfois appelé « arena test », il a été adapté pour évaluer la réactivité, l'activité exploratoire ou encore la peur chez de nombreuses espèces (oiseaux : Jones *et al.*, 1991 ; ongulés : Kilgour, 1975, 1998 ; Moberg & Wood, 1982 ; Boissy & Bouissou, 1995 ; Forkman *et al.*, 2007 ; Dingemanse *et al.*, 2002 ; carnivores : Harri *et al.*, 1995).

Le tempérament des individus peut influencer les processus de recrutement. Jusqu'à aujourd'hui, nous n'avons aucune indication concernant l'influence du tempérament individuel sur la dynamique du recrutement. Les quelques études réalisées décrivent une relation entre la position des individus dans les déplacements et leur tempérament. Beauchamp (2000) montre que dans un couple de mandarins (*Taenopygia guttata*), l'individu le plus actif atteint la ressource alimentaire le premier. Dans un petit groupe d'agnelles, les individus qui émettent le plus de vocalisations lorsqu'ils sont séparés de leurs congénères se retrouvent plus fréquemment en queue du déplacement (Syme, 1981). Cependant dans le premier cas, le groupe est limité à deux individus et les traits sociaux ne sont pas mesurés ; dans le second cas, il s'agit de déplacements forcés et donc non spontanés. Par ailleurs, Sibbald et collaborateurs (2006) ont montré que les individus qui sont observés comme les plus proches voisins d'autres membres du groupe sont également les moins enclins à s'éloigner du groupe. Dans une autre étude, Michelena et collaborateurs (2009) ont montré qu'un groupe constitué expérimentalement d'individus « timides » a tendance à conserver sa

cohésion, tandis qu'un groupe constitué d'individus « téméraires » se scinde plus facilement en sous-groupes. De plus, les individus téméraires quittent plus facilement leur groupe pour atteindre une nouvelle ressource alimentaire. Bien que les aspects de recrutement n'aient pas été étudiés, on peut penser que le tempérament des animaux influence la décision du groupe.

Il faut rappeler que les motivations et besoins des individus entrent également en jeu dans le processus de décision. Par exemple, dans des groupes de mammifères, les femelles allaitantes occupent fréquemment les positions de tête lorsqu'il s'agit de se déplacer vers un point d'eau (babouins hamadryas: Kummer, 1968; zèbres: Fischhoff *et al.*, 2007). Ceci peut s'expliquer par le fait qu'elles ont un besoin supérieur et donc une motivation plus forte à s'abreuver que leurs partenaires. Chez d'autres espèces, comme les singes écureuils, les femelles suitées occupent les positions centrales plutôt que les positions de tête (Boinski, 2000).

5.2. Les relations sociales

Comme il a été mentionné plus haut, dans les groupes stables, c'est-à-dire avec reconnaissance individuelle et établissement de relations sociales, les individus sont susceptibles de coordonner leurs déplacements en tenant compte des liens sociaux qui les unissent. Une relation entre deux individus résulte des interactions sociales qui existent entre ces deux individus qui se connaissent (Hinde, 1983). Certains individus ont des relations d'affinité (ou relations préférentielles), c'est-à-dire qu'ils échangent un plus grand nombre de contacts positifs entre eux qu'avec d'autres membres du groupe (Bouissou & Andrieu, 1977a; Boissy *et al.*, 2001; Fisher and Matthews, 2001). Ce réseau de relations préférentielles construit par un individu est également appelé réseau social proximal par Berman (1982). Un autre type de lien social unit les individus d'un groupe : les relations de dominance-subordination ou relations hiérarchiques. Elles résultent des interactions agonistiques entre partenaires (Bouissou, 1974; Bouissou & Andrieu, 1977b; Chalmers, 1979; Gouzoules *et al.*, 1982; Boissy *et al.*, 2001).

Les relations sociales qui unissent les membres d'un groupe induisent une structuration socio-spatiale de ce groupe. En effet, les individus peuvent s'associer spatialement en fonction de leurs relations d'affinité (moutons : Boissy & Dumont, 2002; vaches : Bouissou & Andrieu, 1978; équidés : Kimura, 1998; Ginther *et al.*, 2002; girafes, *Giraffa*

camelopardalis : Bashaw *et al.*, 2007) ou avec des congénères de rang hiérarchique proche (capucins bruns : Janson, 1990 ; chevaux domestiques, *Equus ferus caballus* : van Dierendonck *et al.*, 2004 ; éléphants d'Afrique : Wittemyer & Getz, 2007).

5.2.1. L'influence des relations d'affinité

Au sein des troupeaux d'ongulés sauvages, on trouve communément des sous-groupes constitués de femelles apparentées qui conservent leur unité (e.g., Estes, 1974 ; Poole and Moss, 1989 ; Leong *et al.*, 2003). La synchronisation entre individus ayant des relations préférentielles peut influencer le comportement de leurs congénères en apportant un poids particulier dans la prise de décision.

Dans les colonies d'oiseaux comme les oies et les cygnes, les individus appartenant à la même famille sont regroupés et les familles ayant des relations préférentielles nichent à proximité (*Branta canadensis* : Raveling, 1969 ; *Cygnus* sp. : Black, 1988 ; *Anser indicus* : Lamprecht, 1992 ; *Anser anser* : Lorenz, 1989). Black (1988) a montré que dans un groupe de cygnes le recrutement de congénères est plus efficace lorsque le mâle et la femelle d'un couple synchronisent leurs mouvements de tête et de bec avant l'envol, montrant l'importance des relations d'affinité dans la prise de décision. Chez les mouettes à tête noire, l'information liée à la motivation interne d'un individu est d'abord transmise aux voisins proches (de Schutter, 1997). Comme les individus ayant des relations préférentielles se trouvent généralement proches spatialement, ce sont eux qui sont recrutés plus rapidement.

On peut penser que le processus de décision dans les colonies d'oiseaux repose en grande partie sur des règles locales simples du type stimulus-réponse ainsi que sur des règles plus complexes faisant intervenir les relations sociales. On ne sait rien quant à l'existence d'une relation entre les liens interindividuels et la structure des déplacements au sol ou en vol. Chez les mammifères, cependant, certains auteurs ont décrit et analysé la structure des ordres de déplacement. Par exemple dans un groupe de zébus en mouvement, les individus ayant des relations d'affinité préférentielles tendent à se rassembler et à se suivre (Reinhardt, 1983). Reinhardt et Reinhardt (1981) ajoutent que la femelle ayant le plus grand nombre de partenaires au pâturage, mesuré par les proximités entre individus, prend plus fréquemment la première position lors du déplacement. Stueckle et Zinner (2008) ont trouvé que les babouins

mâles initient plus souvent les déplacements et sont plus souvent suivis par les femelles allaitantes avec lesquelles ils ont des relations préférentielles.

Il semble que les relations d'affinités jouent un rôle important, expliquant les ordres de déplacements des groupes sociaux d'animaux. On peut ajouter que les liens de parenté pourraient jouer un rôle dans la structure des mouvements. D'après Escos et collaborateurs (1993), les chèvres le plus souvent en tête des déplacements ont un plus grand nombre d'apparentés dans le groupe.

5.2.2. L'influence des relations de dominance

Comme les relations d'affinités, les relations de dominance-subordination peuvent influencer la décision d'un animal qui se trouve face à un choix. Chez certaines espèces, l'individu dominant choisirait le moment du départ, la direction du mouvement et / ou le lieu d'arrivée et se trouverait plus fréquemment en position de tête durant le déplacement du groupe (Schaller, 1963 ; Rhine & Westlund, 1981 ; Rasa, 1987 ; Radford, 2004). Les auteurs qui ont étudié des espèces aux organisations sociales différentes, rapportent que différentes catégories d'individus décident et prennent l'initiative des déplacements de groupe. Chez les mangoustes (*Helogale parvula*), la femelle alpha prend les décisions concernant la direction, la distance à parcourir et le site à atteindre (Rasa, 1987). Dans les groupes de gorilles des montagnes (*Gorilla g. beringei*), c'est le mâle dominant qui déciderait des déplacements (Schaller, 1963). Chez l'irrisor moqueur (*Phoeniculus purpureus*), les individus dominants sont les premiers à quitter les sites d'alimentation qu'ils exploitent : ils initient les vols vers de nouveaux sites alimentaires plus souvent que les subordonnés (Radford, 2004). Néanmoins, ces études ne permettent pas de déterminer comment la décision est prise par le premier animal qui se déplace.

L'ordre des individus au cours du déplacement peut être corrélé avec leurs positions hiérarchiques dans le groupe. Chez les babouins (*Papio ursinus*), les mâles adultes dominants se trouveraient plus souvent en tête et les subordonnés à l'arrière du groupe (Rhine & Westlund, 1981). Waring (1983) rapporte que l'étalon et les juments dominantes occupent les positions de tête lors du déplacement de la manade. Cependant, pour la plupart des espèces, aucune corrélation significative n'a été mise en évidence entre les relations hiérarchiques et

les positions individuelles que ce soit au départ ou au cours du déplacement (vaches, *Bos taurus* : Sato, 1982 ; zébu, *Bos indicus* : Reinhardt, 1983 ; mouton : Dove *et al.*, 1974).

6. OBJECTIFS DE LA THÈSE

L'objectif de cette thèse est d'étudier les mécanismes collectifs de décision à travers l'analyse des déplacements de groupe chez des animaux domestiques. Sur un plan appliqué, la compréhension des facteurs gouvernant la prise de décision permettrait une meilleure optimisation de l'exploitation des ressources herbagères par les troupeaux.

Une approche comparative a été conduite sur trois espèces domestiques : les oies grises (*Anser domesticus*), les ovins de race Romane (*Ovis aries*) et les bovins de race Charolais (*Bos taurus*). Il s'agissait de rechercher si des mécanismes de décision très généraux peuvent se retrouver chez des espèces différant par leurs facultés cognitives et leurs organisations sociales, et d'évaluer la part de l'influence des caractères individuels et des relations sociales spécifiques sur le processus décisionnel. L'étude d'espèces domestiques a permis de contrôler des facteurs liés à l'environnement comme le type et la distribution des ressources alimentaires en facilitant les méthodes d'observation. De plus, l'influence du tempérament individuel ne peut être mis en évidence qu'en contrôlant l'effet de variables telles que l'âge ou le sexe des animaux.

Le choix de ces espèces domestiques s'appuie sur les similitudes et les différences observées chez ces animaux. Comme la plupart des animaux domestiques, les trois espèces étudiées sont grégaires et forment des groupes reposant sur des relations sociales stables. Les individus se reconnaissent les uns les autres (Fischer, 1965 ; Shillito *et al.*, 1981 ; Poindron & Lévy, 1990 ; Barfield *et al.*, 1994 ; Kendrick, 1994 ; Ligout *et al.*, 2004 ; Weiß & Kotrschal, 2004 ; Coulon *et al.*, 2009). Tandis que les ongulés à l'état sauvage 'ségrégent' naturellement, c'est-à-dire qu'ils constituent des groupes de mâles et de femelles distincts (Scott, 1945 ; McHugh, 1958 ; Fisher & Matthews, 2001 ; Bouissou *et al.*, 2001), les oies vivent en familles constituées d'un couple et de leur progéniture de l'année, et s'assemblent en colonies (Lorenz *et al.*, 1978 ; Lamprecht, 1987). Quelle que soit l'espèce, la structure sociale est représentée par des relations de dominance-subordination clairement définies, ainsi que des relations d'affinité plus ou moins marquées entre certains membres du groupe (oies : Lorenz *et al.*, 1978 ; Frigerio *et al.*, 2001 ; ovins : Dumont & Boissy, 2000 ; Fisher & Matthews, 2001 ;

Favre *et al.*, 2008 ; bovins : Reinhardt & Reinhardt, 1981 ; Bouissou & Boissy, 2005). Les femelles sont unies par des liens forts dans les trois espèces, mais alors que les oies ne montrent aucun contact physique dans leurs interactions affiliatives, les ovins et les bovins expriment leurs relations d'affinité à travers des contacts comme les léchages et les frottements (Lorenz *et al.*, 1978 ; Lamprecht, 1987 ; Bouissou & Boissy, 2005).

Dans un premier chapitre, j'ai étudié les mécanismes de recrutement dans le contexte des déplacements de groupe pour comprendre comment les différents membres du groupe parviennent à une décision commune. Le processus de décision pourrait reposer sur des règles simples comme la distribution spatiale du groupe et / ou sur des phénomènes plus complexes liés aux relations sociales des animaux. J'ai analysé les comportements qu'engagent les animaux au cours de la période précédant le départ pour déterminer si les individus se préparent et s'il est possible de prédire le départ de l'ensemble du groupe. Une question fondamentale est de savoir dans quelle mesure le processus de décision est distribué entre les individus et dans le temps. En outre, j'ai cherché à savoir si les recrutements pouvaient être intentionnels. Ces recherches ont été conduites chez chacune des espèces étudiées et sont présentées sous forme de trois articles, le premier sur les oies (publié), le second sur les ovins (en correction) et le troisième sur les bovins (soumis).

Dans un deuxième chapitre, j'ai analysé les facteurs susceptibles de structurer les déplacements spontanés. Pour ce faire, j'ai testé la stabilité des positions des individus au moment du départ puis au cours du déplacement. J'ai alors étudié l'ordre des individus afin de déterminer si certains individus se retrouvent plus fréquemment en tête du groupe au moment du départ et pendant le déplacement. Enfin, j'ai voulu savoir dans quelle mesure les caractères individuels, les relations d'affinité, et les relations de dominance affectaient la structure du groupe en mouvement. Ces analyses ont donné lieu à deux articles, l'un sur les oies (publié) et l'autre sur les ovins et bovins (soumis).

Dans un troisième et dernier chapitre, j'ai comparé les mouvements de pâturage chez les ovins et bovins dans le but d'évaluer la généralisation des résultats obtenus. L'étude comparative repose sur les analyses des mécanismes de recrutement et de l'influence des caractères individuels et des relations sociales. En outre, afin de prendre en compte la dynamique de pâturage, les processus de recrutement ont été mis en relation avec la forme du groupe et la répartition des individus en sous-groupes. Ce dernier chapitre de la thèse fait l'objet d'un article en cours de soumission.

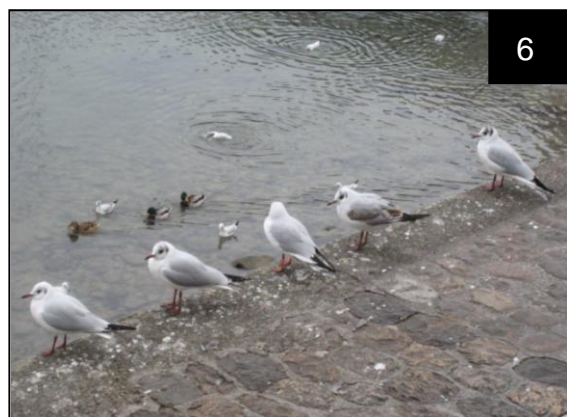


Planche 1 : Différents types de comportements de groupe : (1) déplacement lors de la migration des gnous (*Connochaetes gnou*), (2) pâturage en groupe chez les moutons (*Ovis aries*), (3) envol de jaseurs boréaux (*Bombycilla garrulus*) (4) abreuvement d'un troupeau de zèbres (*Equus zebra*), (5) maintien de la température corporelle chez les manchots empereurs (*Aptenodytes forsteri*), (6) rassemblement de mouettes (*Larus ridibundus*). Ces comportements résultent en partie de processus d'auto-organisation tels qu'ils sont décrits par Camazine et collaborateurs (2001). Crédit photos : CNRS-IPEV, Gérard David, Amandine Ramseyer.

CHAPITRE II

SUJETS D'ETUDE



1. LES OIES GRISES

1.1. L'espèce

L'espèce *Anser domesticus* appartient à la sous-famille des *Anserinae*, la famille des *Anatidae*, l'ordre des *Anseriformes* et la classe *Aves*. Il s'agit d'une variété domestiquée il y a des milliers d'années, issue de l'oie cendrée (*Anser anser*) et de l'oie cygnoïde (*Anser cygnoides*). L'oie cendrée a été un animal particulièrement étudié par les premiers éthologues, notamment Oskar Heinroth (1911) et Konrad Lorenz (1935) qui ont développé le concept d'empreinte à partir de l'étude de cette espèce.

L'aire de répartition des oies sauvages est très étendue. Elles occupent une grande variété de zones humides de la région paléarctique. On les trouve dans le nord et l'est de l'Europe, jusqu'en Chine, en Russie et en Amérique du Nord et du Sud. En ce qui concerne les oies domestiques, on les trouve en Europe, en Asie et en Amérique du Nord essentiellement. En majorité migratrice, l'oie sauvage descend dans le sud de ces régions pour passer l'hiver. Lors de la migration, les oiseaux volent bruyamment, en formation en V, les individus restant à proximité de leur partenaire sexuel. La période de reproduction et d'éclosion s'étale de mars à mai. Chez l'oie domestique, une deuxième période de ponte survient courant octobre. Les oies sauvages atteignent leur maturité sexuelle vers 3 ans contre 1 à 2 ans chez les individus domestiqués.

Les oies vivent en groupe sociaux stables. Elles sont monogames avec des liens familiaux forts (Lorenz *et al.*, 1978; Lamprecht, 1987). Lors du décès d'un des partenaires, le conjoint peut rester seul pendant plusieurs années, voire le restant de sa vie (Lorenz, 1989). Les familles s'assemblent pour former des colonies de plusieurs dizaines à centaines d'individus, en particulier durant les périodes de migration. Les groupes sont structurés par des relations préférentielles entre les membres d'une même famille et en particulier entre oisons d'une même couvée (Frigerio *et al.*, 2001).

La structure hiérarchique est souvent triangulaire, c'est-à-dire qu'un individu A peut dominer B, B peut dominer C et C peut en retour dominer A. Les familles occupent un rang hiérarchique supérieur aux couples, qui dominent les individus 'célibataires' (Raveling, 1969; Black & Owen, 1986; Lamprecht, 1986; Kotrschal *et al.*, 1993).

Plusieurs études montrent que les oies sont capables de se reconnaître individuellement. Dès 10 à 15 jours après l'éclosion, la mère reconnaît ses jeunes et réciproquement, en particulier grâce aux caractéristiques des vocalisations (Ramsay, 1951 ; Fischer, 1965 ; Prevet & MacInnes, 1980 ; Lorenz *et al.*, 1988). De plus, lors de conflits les individus sont capables de tenir compte du nombre d'opposants et ils forment des coalitions avec leurs apparentés (Lorenz *et al.*, 1988; Weiß & Kotrschal, 2004; Scheiber *et al.*, 2005). Divers traits de tempérament ont été décrit chez les oies (Pfeffer *et al.*, 2002; Dingemanse & Réale, 2005).

Les oies passent beaucoup de temps à se reposer et se toiletter. Au repos, les individus sont soit couchés, soit debout sur une patte, avec ou non la tête calée sous une aile. Le lissage des plumes permet de conserver la qualité hydrophuge et imperméable du plumage. Plusieurs fois par jour si les conditions le permettent, les oies se baignent pour se toiletter, chercher des algues ou jouer (Lorenz, 1989). Elles se nourrissent d'herbes, de graines, bulbes, racines et d'algues. Par opportunisme, les oies sont capables de capturer de temps à autre un petit animal aquatique. Généralement, elles se nourrissent en début de matinée et en fin de soirée.

Les individus communiquent en émettant de nombreux types de vocalisations. Un cri appelé « gog » par Lorenz (1989) est émis spécifiquement lorsque les individus apparaissent prêts à quitter un lieu de repos ou un site d'alimentation.

1.2. Les sujets

Le groupe d'étude était constitué de vingt femelles de même âge, élevées ensemble depuis l'éclosion (Planche 2). Les individus se connaissaient donc depuis la naissance. Les observations ont débuté lorsque les animaux étaient âgés de 3 mois, juste avant leur première mue d'automne. Chaque individu était identifié grâce à des bagues de couleur fixées au niveau de chacune des pattes et nommé dans la thèse par une lettre de l'alphabet (Planche 2, Tableau 1).

1.3. Les conditions d'élevage

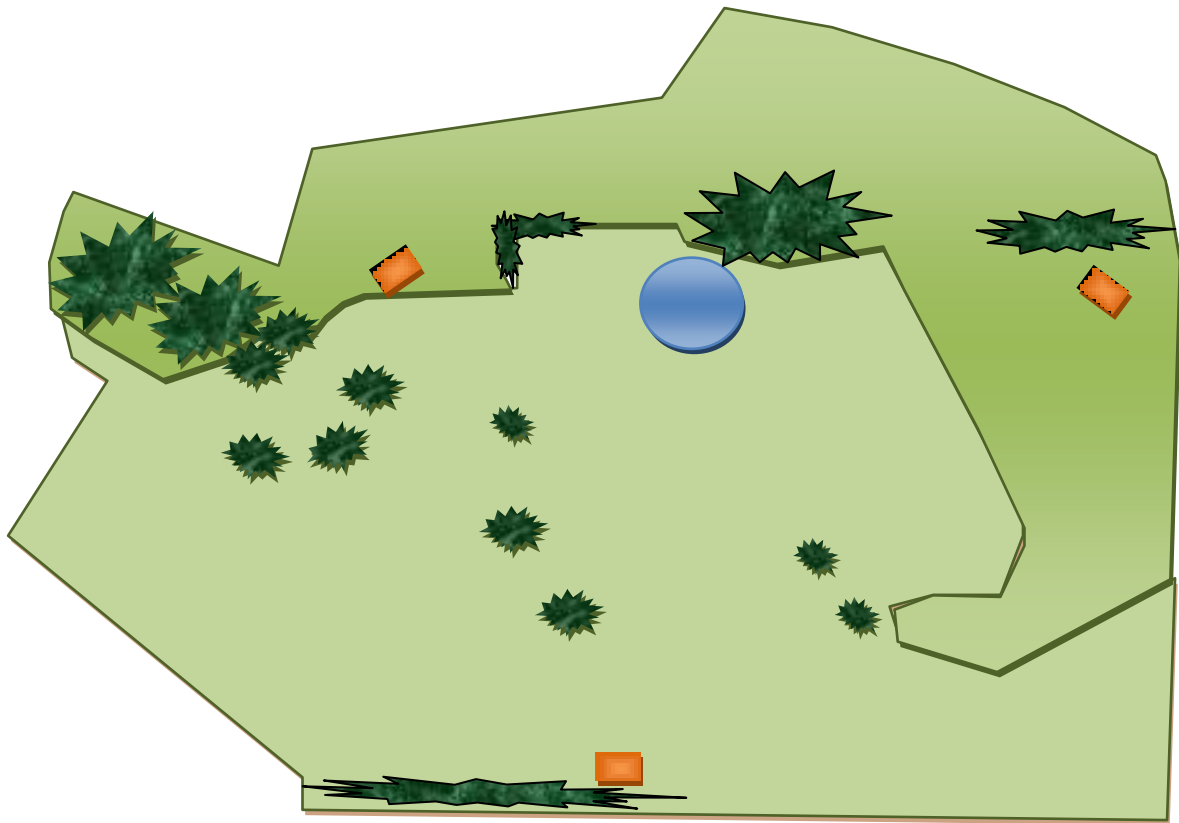
Jusqu'à l'âge de 2 mois, les oisons étaient maintenus dans une courette au Département d'Ecologie, Physiologie et Ethologie du CNRS à Strasbourg (48°35'N, 7°45'E). En juin 2004,

les oisons ont été libérés dans un parc clôturé de 2 630 m² (Figure 1, Planche 3). Le parc comportait différentes zones de couvert végétal : boisée et herbacée. Une mare centrale de 5 m de diamètre permettait aux animaux de s'abreuver et de se baigner. Les oies avaient accès *ad libitum* à des grains de blé qui constituent leur alimentation de base. Les grains étaient disponibles dans trois bacs d'alimentation, distants de 30 m les uns des autres et arrangés en une forme triangulaire. Des pierres de couleur disposées tous les 5 m sur le sol formaient une grille permettant d'estimer les distances sur les images vidéo.

Tableau 1 : Identification des oies grises.

Nom	Lettre
Ada	A
Biskit	B
Caramelle	C
Dakota	D
Epile	E
Frivole	F
Guinness	G
Hippie	H
Indienne	I
Justy	J
Kanaille	K
Lucky	L
Mystic	M
Nonnette	N
Oléane	O
Pitchoune	P
Quozette	Q
Rainbow	R
Sumka	S
Timea	T

Figure 1 : Plan du parc utilisé par les oies grises.



Zone à couvert végétal arbustif



Zone à couvert végétal herbacé



Arbuste



Bac d'alimentation (grains de blé)



Mare

2. LES OVINS

2.1. L'espèce

L'espèce *Ovis aries* appartient à la sous-famille des *Caprinae*, la famille des *Bovidae*, l'ordre des *Artiodactyla* et la classe des *Mammalia*. Il s'agit d'animaux domestiqués il y a environ 10 000 ans et qui seraient issus du mouton sauvage appelé mouflon méditerranéen (*Ovis orientalis*). Encore aujourd'hui, les scientifiques discutent du statut taxonomique de ces espèces et sous-espèces, la dénomination du mouflon n'étant pas clairement établie (*O. musimon*, *O. orientalis* ou *O. gmelini* selon les auteurs).

Les ovins sauvages vivent dans des environnements divers, souvent montagneux, et ils sont capables de s'adapter à des climats chauds en méditerranée comme à des climats froids en Sibérie et en Alaska. Les formes sauvages originelles vivent aux alentours de la Méditerranée, en Asie, en Amérique du Nord et au Mexique. On trouve des moutons domestiques dans pratiquement tous les pays et c'est un des animaux domestiques les plus importants pour l'économie humaine puisqu'il est élevé pour sa laine, sa viande, son lait et sa peau.

Dans la nature, les mouflons forment des groupes stables et distincts de mâles et de femelles au sein desquels existent des relations préférentielles (Scott, 1945 ; Lawrence, 1990 ; Festa-Bianchet, 1991 ; Ruckstuhl, 1998 ; Fisher & Matthews, 2001). Les groupes de femelles sont constitués de brebis apparentées (Festa-Bianchet, 1991). Elles passent plus de temps à pâturer et en locomotion que les mâles, qui eux, se reposent plus longtemps (Ruckstuhl, 1998). Les individus qui ont des relations préférentielles avec leurs congénères se frottent, se lèchent et restent à proximité les uns des autres en formant des sous-groupes (Lawrence, 1990 ; Dumont & Boissy, 2000 ; Fisher & Matthews, 2001).

Chez les moutons domestiques, les relations de dominance-subordination sont hiérarchisées mais pas strictement linéaires, puisque certaines relations peuvent être triangulaires comme chez les oies (Favre *et al.*, 2008). Ces relations semblent intervenir lorsque les moutons exploitent leur environnement (voir Stolba *et al.*, 1990). Hewitson et collaborateurs (2007) ont entraîné individuellement des moutons à pâturer dans un enclos contenant un « patch stable » en qualité et un second patch, caché et de qualité variable – faible ou haute. Les moutons ont été testés par paires. Les auteurs ont conclu que l'individu

dominant suivait le dominé lorsque ce dernier quittait le patch stable, quel que soit l'entraînement des deux individus.

Plusieurs études montrent que les moutons sont capables de se reconnaître individuellement (Lawrence & Wood-Gush, 1988 ; Ligout *et al.*, 2004 ; Ligout & Porter, 2004). Il a été montré que la reconnaissance s'appuie sur des indices visuels (Alexander & Shillito, 1977a,b ; Kendrick, 1994), olfactifs (Poindron & Lévy, 1990 ; Porter *et al.*, 1991) ou auditifs (Shillito *et al.*, 1981). Grâce aux vocalisations, la mère est capable de reconnaître son jeune 24 heures après la mise bas et le jeune reconnaît sa mère 48 heures après sa naissance (Sèbe *et al.*, 2007).

De nombreuses recherches portant sur le tempérament chez le mouton (Vandeheede *et al.*, 1998 ; Forkman *et al.*, 2007) ont permis de caractériser des traits comportementaux comme la réactivité à un événement soudain (Greiveldinger *et al.*, 2007), la peur (Boissy, 1998 et Forkman *et al.*, 2007), la témérité (Réale *et al.*, 2000) ou encore la sociabilité (Boissy & Dumont, 2002 ; Sibbald *et al.*, 2005, 2006). Certains traits comportementaux, comme la témérité et la sociabilité, ainsi que la distribution des ressources alimentaires, influencent la distribution spatiale des animaux au pâturage (Dumont & Boissy, 2000 ; Sibbald & Hooper, 2003, 2004 ; Pérez-Barberia *et al.*, 2007 ; Michelena *et al.*, 2009).

Au champ, les moutons domestiques se reposent dans des zones spécifiques. Lorsque le groupe est au repos, les animaux se couchent ou chôme, c'est-à-dire qu'ils restent debout la tête près du sol, en particulier lors de fortes chaleurs. Après une période de repos, les moutons se déplacent généralement pour aller pâturer, de préférence des graminées. Les deux principales périodes de pâturage ont lieu à l'aube et en fin de soirée. Ce sont des ruminants, c'est-à-dire qu'ils possèdent des pré-estomacs leur permettant de digérer la cellulose. En élevage, la présence d'une pierre à sel apporte aux animaux un complément sodique.

2.2. Les sujets

Le groupe d'étude était originellement composé de 20 agnelles de même âge sans lien de parenté (Planche 4). Les animaux ont été élevés ensemble en troupeau depuis la naissance. Le groupe d'étude a été formé trois mois avant le début des observations, afin de stabiliser les relations sociales. Au début de l'étude, les animaux étaient âgés d'un an ($45,2 \text{ kg} \pm 4,6$). Au

cours des observations une agnelle ayant succombé à une chute, les résultats ne concernent que le groupe de 19 agnelles. Chaque agnelle était identifiée par un numéro de couleur bleu ou rouge peint sur chaque flanc ainsi que sur la croupe et nommé dans la thèse par une lettre (E pour 'ewe') accompagnée d'un chiffre de 1 à 19 (Planche 5, Tableau 2).

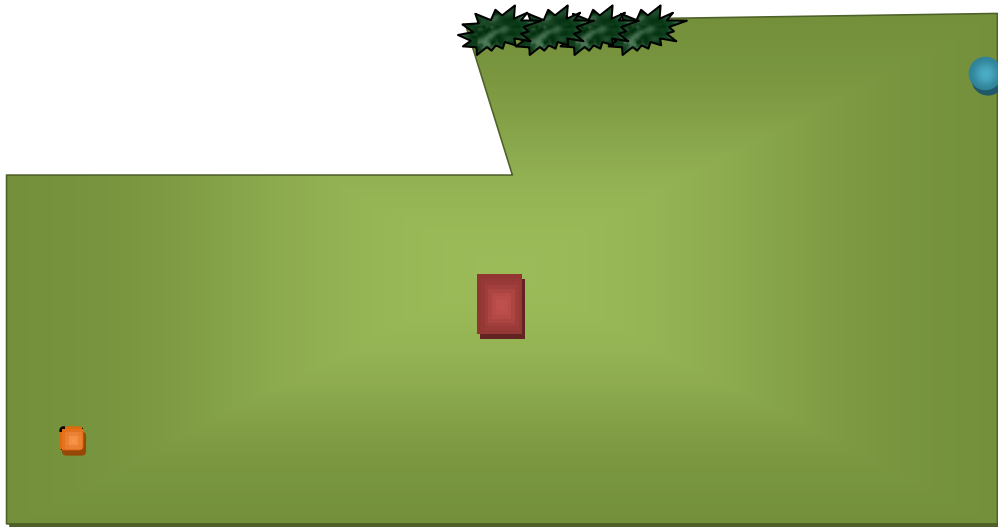
2.3. Les conditions d'élevage





Trois mois avant les observations, les animaux étaient maintenus en stabulation libre sur le site des Intrabois du centre INRA de Theix (45°43'N, 3°01'E). A la mi-mai 2007, le groupe fut libéré dans un pré de 5 ha (Figure 2, Planche 5). Un abreuvoir automatique et une pierre à sel étaient localisés à deux extrémités du parc afin de favoriser les déplacements de groupe. Une plateforme montée au centre du pré permettait aux observateurs d'enregistrer les comportements des animaux sans les perturber (Planche 5).

Tableau 2 : Identification des agnelles.

Nom	Appellation
Alma	E6
Bene	E7
Crevette	E18
Donau	E4
Ebène	E16
Furie	E13
Gaby	E5
Holly	E19
Isis	E14
Jin	E17
Kitzel	E11
Lilou	E8
Micha	E3
Nix	E9
Oups	E15
Pilou	E1
Quila	E12
Rosty	
Schatz	E2
Tibie	E10

Figure 2 : Plan du pré de 5 ha utilisé par les agnelles.



-  Zone herbacée
-  Arbustes
-  Plateforme
-  Pierre à sel
-  Abreuvoir automatique

3. LES BOVINS

3.1. L'espèce

L'espèce *Bos taurus* appartient à la sous-famille des *Bovinae*, la famille des *Bovidae*, l'ordre des *Artiodactyla* et la classe des *Mammalia*. Il s'agit de bovins domestiques issus de l'aurochs (*Bos primigenius*) aujourd'hui disparu. Les bovins domestiques sans bosse de l'espèce *Bos taurus* seraient issues de populations orientales d'aurochs (Edwards *et al.*, 2007). La domestication aurait débuté au cours du sixième millénaire avant J.C., au Moyen-Orient et en Inde (Bouissou & Boissy, 2005).

Des bovins sauvages sont présents dans plusieurs régions du globe comme en Amérique du Nord, en Afrique et en Asie. Les bovins domestiques sont présents dans pratiquement tous les pays d'Europe, d'Asie, d'Australie et d'Amérique. Comme les moutons, les vaches sont d'une grande importance économique (viande, lait, peau, travail de bât). L'être humain a également sélectionné des variétés spécifiques (races) adaptées à la production de viande (vaches allaitantes) et de lait (vaches laitières).

Les bovins sauvages constituent des groupes de mâles et femelles stables et distincts, comme chez les ovins, avec parfois constitution de troupeaux mixtes surtout en période de reproduction (Sinclair, 1974 ; Hafer & Bouissou, 1975 ; Bouissou & Boissy, 2005). En plus des associations de type mère-jeune, les jeunes de même âge forment des groupes qui durent plusieurs mois (Hafez & Bouissou, 1975 ; Hall, 1979 ; Reinhardt & Reinhardt, 1981). Le lien mère-jeune se construit dès les premières heures de vie (Edwards & Broom, 1982 ; Sluckin & Herbert, 1986 ; Weary & Chua, 2000 ; Flower & Weary, 2001). Chez les individus sauvages comme domestiques, les animaux qui ont des relations préférentielles restent à proximité les uns des autres au cours de leurs activités (Sinclair, 1974 ; Hafez & Bouissou, 1975 ; Reinhardt & Reinhardt, 1981). Les comportements affiliatifs échangés entre deux congénères comme les léchages, les frottements et les petits coups de tête révèlent des liens préférentiels entre ces partenaires (Bouissou & Boissy, 2005 ; Val-Laillet *et al.*, 2009).

Les relations de dominance-subordination sont hiérarchisées et tendent à être linéaires mais elles peuvent parfois être complexes avec des relations triangulaires comme chez les oies et les ovins (Sinclair, 1974 ; Bouissou, 1974 ; Hafez & Bouissou, 1975 ; Bouissou & Boissy, 2005). Les animaux pré-pubères (jeunes âgés de 6 mois) établissent rapidement des relations

hiérarchiques nettes et relativement stables, qui peuvent parfois être remises en question à la puberté, vers 9 mois d'âge (Bouissou, 1974 ; Bouissou & Andrieu, 1977b).

La reconnaissance du jeune envers la mère s'effectue dans les 3 à 5 premières semaines de vie (Barfield *et al.*, 1994). Plusieurs études ont mis en évidence l'existence de traits comportementaux stables chez les bovins, comme l'exploration, la peur ou la sociabilité (Boissy & Bouissou, 1995 ; Sibbald *et al.*, 2005, 2006 ; Forkman *et al.*, 2007).

Le comportement des bovins domestiques au champ est comparable à celui des ovins domestiques. Ils se reposent dans des zones spécifiques. Lorsque le groupe est au repos, les animaux sont généralement couchés. Après une période de repos, les vaches se déplacent généralement pour aller pâturer, de préférence des graminées. Les deux principales périodes de pâturage ont lieu à l'aube et en fin de soirée. Ce sont des ruminants comme les ovins, ils sont capables de digérer la cellulose. En élevage, une pierre à sel disponible en permanence leur apporte un complément sodique.

3.2. Les sujets

Le groupe d'étude était constitué de 15 génisses de même âge sans lien de parenté (Planche 6). Les animaux ont été élevés ensemble en troupeau depuis la naissance. Le groupe d'étude a été formé six mois avant le début des observations, afin de stabiliser les relations sociales. Au début de l'étude, les animaux étaient âgés de 18 mois ($333,5 \text{ kg} \pm 8,7$). Chaque génisse était identifiée par un collier de couleur placé autour de l'encolure et nommé dans la thèse par une lettre (H pour 'heifer') accompagnée d'un chiffre de 1 à 15 (Planche 6, Tableau 3).

3.3. Les conditions d'élevage

Six mois avant les observations, les animaux étaient maintenus en stabulation libre sur le site des Razats du centre INRA de Laqueuille ($45^{\circ}39'N$, $2^{\circ}46'E$). A la mi-mai 2006, le groupe a été libéré dans une prairie permanente. Deux prés de 6 et 18 ha ont été utilisés afin de limiter la déplétion des ressources (Figures 3 et 4, Planche 6). Un abreuvoir (ou un

ruisseau) et une pierre à sel étaient localisés à différents endroits du parc afin de favoriser les déplacements de groupe.

Tableau 3 : Identification des génisses.

Nom	Appellation
Akène	H5
Alaska	H12
Amandine	H10
Bella	H9
Daisy	H4
Eva	H8
Falda	H15
Gaba	H1
Haldose	H2
Janie	H7
Kakola	H11
Léa	H13
Marelle	H3
Nakashi	H6
Ocane	H14

Figure 3 : Plan du pré de 6 ha utilisé par les génisses.

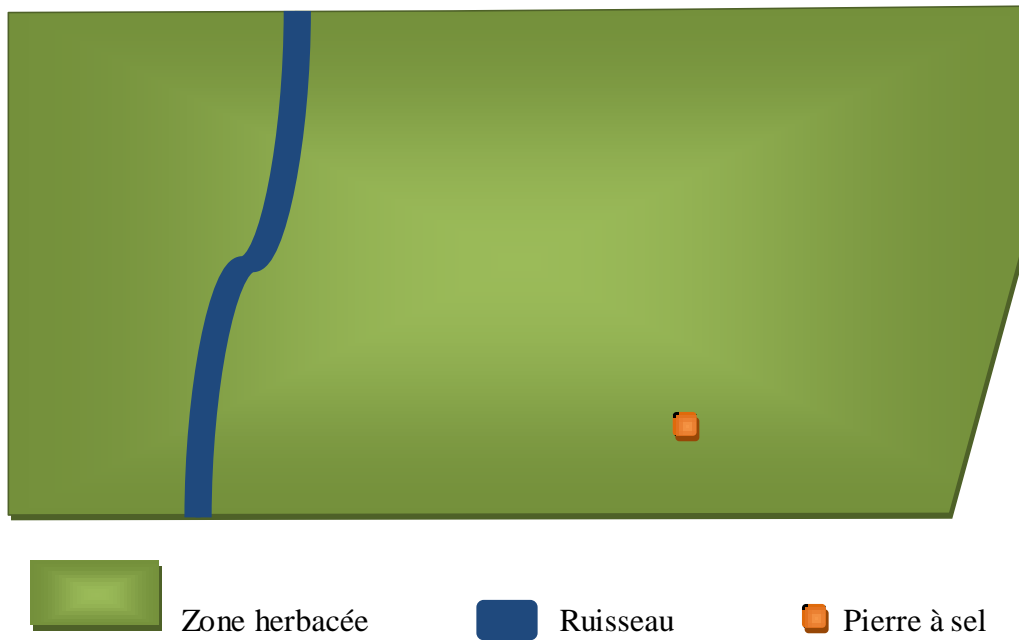


Figure 4 : Plan du pré de 18 ha utilisé par les génisses.

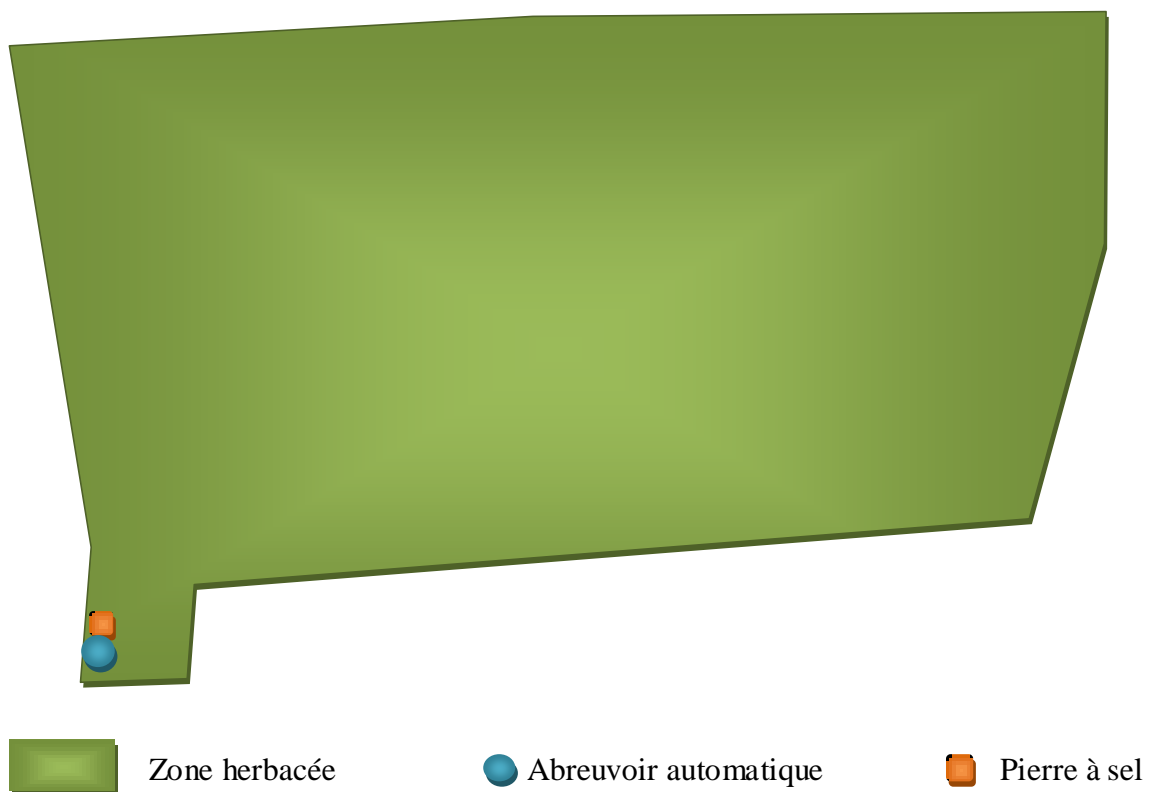


Planche 2 : photos 1 et 2 : groupe d'oies au repos couché et debout tête sous l'aile ; photo 3 : toiletteage avec lissage des plumes ; photo 4 : départ du groupe ; photos 5 et 6 : déplacement du groupe ; photo 7 : alimentation au bac de grains ; photo 8 : fourragement ; photo 9 : conflit entre deux individus et encouragements de deux oies spectatrices ; photo 10 : marquage des pattes avec des bandes de couleur.



Planche 3 : photo 1 : zone herbacée ; photo 2 : couvert arboré et arbustes ; photo 3 : bac d'alimentation ; photo 4 : mare.



Planche 4 : photo 1 : groupe d'agnelles au repos (agnelles couchées et agnelles chômeant) ; photos 2 et 3 : départ du groupe en pâture, après une période de repos ; photo 4 : départ du groupe en file, après une période de repos ; photos 5 et 6 : déplacement du groupe ; photo 7 : pâturage en amas ; photo 8 : pâturage en front.



Planche 5 : photo 1 : numéros d'identification des animaux ; photo 2 : pré de 5 ha avec plateforme d'observation ; photos 3 et 4 : enregistrement vidéo depuis la plateforme.



Planche 6 : photo 1 : groupe de génisses au repos ; photo 2 : départ du groupe avec la tête levée, après une période de repos (la flèche rouge indique le premier individu qui a démarré) ; photo 3 : comportement coercitif, le premier individu parti pousse un congénère couché qui se lève et va le suivre (la flèche rouge indique le premier individu qui a démarré) ; photo 4 : déplacement du groupe ; photo 5 : pâturage ; photo 6 : colliers de couleur permettant l'identification des animaux ; photo 7 : pré de 18 ha ; photo 8 : enregistrement vidéo.



CHAPITRE III

LES MECANISMES DE RECRUTEMENT



Article 1

**LES PROCESSUS DE DÉCISION
DANS LES DÉPLACEMENTS DE GROUPE
DES OIES GRISES**

Article publié dans *Behaviour*, 146: 351-371, 2009

RÉSUMÉ

Introduction

L'étude a pour but de comprendre les mécanismes de recrutement dans les départs collectifs chez un groupe d'oies domestiques. Peut-on prédire un déplacement de groupe à partir de l'analyse de la période précédant le départ ? Dans quelle mesure la distribution spatiale et les comportements des individus influencent les processus de recrutement ? Le processus de décision est-il distribué entre les membres du groupe et dans le temps ? Les oies recrutent-elles leurs congénères de manière intentionnelle ?

Méthodes

J'ai observé un groupe constitué de 20 oies grises femelles (*Anser domesticus*) âgées de 16 mois, élevées en semi-liberté dans un parc herbacé clôturé. Deux observateurs ont enregistré les activités de ce groupe à l'aide de caméras vidéo. J'ai analysé les images vidéos à l'aide du logiciel *The Observer XT*. Les statistiques ont utilisé des tests de régression multiple, des tests de corrélation de matrices et des tests non paramétriques (Spearman, Wilcoxon, Friedman).

Résultats

- Le moment du départ est précédé d'une phase de préparation au cours de laquelle s'accroît le niveau d'éveil et d'activité des membres du groupe.
- L'orientation des individus avant départ ainsi que les comportements des animaux accomplis avant et après départ permettent de prédire la direction et le nombre de participants dans le déplacement à venir.
- Certains individus parviennent plus souvent à recruter l'ensemble du groupe, mais chaque oie peut prendre l'initiative d'un déplacement.
- Le premier individu parti recrute plus de congénère lorsqu'il a un grand nombre de voisines.
- Les premiers suiveurs sont les voisines et les partenaires préférentiels du premier individu parti.

- Les comportements des premiers suiveurs influencent le processus de recrutement.
- On ne relève chez les oies aucun signe d'une intention de recruter des congénères.

Conclusions

Cette étude montre que le processus les mécanismes de recrutement qui mènent aux déplacements collectifs reposent sur la synchronisation et l'ajustement des motivations des oiseaux les uns par rapport aux autres, qui dépendent eux-mêmes de leur distribution spatiale du groupe et de leurs relations sociales. Le processus de décision chez les oies grise est un phénomène distribué. Il apparaît en outre comme un phénomène continu qui se poursuit sur les différentes étapes du mouvement.

Signalement bibliographique ajouté par le :

UNIVERSITÉ DE STRASBOURG
Service Commun de Documentation

Decision-making in group departures of female domestic geese

RAMSEYER Amandine, PETIT Odile, THIERRY Bernard

Behaviour, 2009, vol. 146, n° 3, pages 351-371

Pages 65-85 :

La publication présentée ici dans la thèse est soumise à des droits détenus par un éditeur commercial.

Les utilisateurs de l'UdS peuvent consulter cette publication sur le site de l'éditeur :

<http://dx.doi.org/10.1163/156853909X410955>

La version imprimée de cette thèse peut être consultée à la bibliothèque ou dans un autre établissement via une demande de prêt entre bibliothèques (PEB) auprès de nos services :

<http://www-sicd.u-strasbg.fr/services/peb/>

Article 2

**LA PRISE DE DÉCISION CHEZ LES OVINS :
UN PROCESSUS CONTINU**

Article publié dans *Animal Behaviour*, 2009

DOI 10.1016/j.anbehav.2009.03.017

RÉSUMÉ

Introduction

L'étude a pour but de comprendre les mécanismes de recrutement dans les départs collectifs chez un groupe de moutons. Les comportements observés avant départ permettent-ils de prédire le moment un déplacement de groupe ? Le processus de décision est-il un phénomène continu ? Les relations sociales influencent-elles les mécanismes de recrutement ? Peut-on mettre en évidence des comportements de recrutement intentionnels chez les ovins ?

Méthodes

J'ai observé un groupe composé de 19 agnelles de race Romane (*Ovis aries*) âgées de 12 mois et sans liens de parenté dans un parc de 5 ha. Deux observateurs ont enregistré les activités du groupe à l'aide de caméras vidéo. Les observateurs étaient situés sur une plateforme placée au centre du pré. J'ai analysé les images à l'aide du logiciel *The Observer XT*. Les statistiques ont utilisé des tests de régression multiple, des tests de corrélation de matrices et des tests non paramétriques (Spearman, Wilcoxon, Friedman).

Résultats

- Le nombre d'individus éveillés, le nombre d'individus orientés dans la direction du déplacement, et la fréquence des comportements augmentent à l'approche du départ.
- La majorité des variables spatiales et comportementales enregistrées avant et après départ permettent de prédire le nombre d'individus qui vont être recrutés dans le déplacement à venir.
- Une position périphérique et un grand nombre de voisines pour l'individu qui part en premier favorise le phénomène de recrutement.
- Les comportements du premier parti et des suiveurs influencent le nombre d'individus recrutés dans le mouvement.
- Les suiveurs du premier parti sont plus souvent ses voisines et ses partenaires préférentiels.

- Des comportements coercitifs où un individu pousse un partenaire à se déplacer ont été observés.

Conclusions

Les paramètres relatifs à la distribution spatiale et à l'activité du groupe de moutons avant départ permettent de prédire l'amplitude du recrutement. Les comportements des individus et leurs relations sociales influencent également le nombre de participants dans le mouvement de groupe. L'existence de comportements coercitifs indique que les individus peuvent entraîner leurs congénères de manière intentionnelle. Le processus de décision dans le groupe étudié apparaît comme un phénomène continu, en ce sens qu'il a lieu au cours de la phase avant départ, au départ et après départ. En outre, le processus de décision est distribué entre les membres du groupe puisque plusieurs individus participent au recrutement.

Signalement bibliographique ajouté par le :

UNIVERSITÉ DE STRASBOURG
Service Commun de Documentation

Decision making in group departures of sheep is a continuous process

Amandine RAMSEYER, Alain BOISSY, Bertrand DUMONT and Bernard THIERRY

Animal Behaviour, 2009, vol. 78, n° 1, pages 71-78

Pages 90-98 :

La publication présentée ici dans la thèse est soumise à des droits détenus par un éditeur commercial.

Les utilisateurs de l'UdS peuvent consulter cette publication sur le site de l'éditeur :

<http://dx.doi.org/10.1016/j.anbehav.2009.03.017>

La version imprimée de cette thèse peut être consultée à la bibliothèque ou dans un autre établissement via une demande de prêt entre bibliothèques (PEB) auprès de nos services :

<http://www-sicd.u-strasbg.fr/services/peb/>

Article 3

**UN PROCESSUS DE DÉCISION
DISTRIBUÉ DANS LE TEMPS
CHEZ LES BOVINS DOMESTIQUES**

Article publié dans *Ethology*, 2009, sous presse.

RÉSUMÉ

Introduction

L'étude a pour but de comprendre les mécanismes de recrutement dans les départs collectifs chez un groupe de bovins domestiques. Le processus de décision est-il un phénomène distribué dans le temps ? Dans quelle mesure la distribution spatiale et les comportements des génisses permettent-ils de prédire l'amplitude du recrutement dans le déplacement à venir ? Les bovins recrutent-ils leurs congénères de manière intentionnelle ?

Méthodes

J'ai observé un groupe composé de 15 génisses (*Bos taurus*) âgées de 18 mois et sans liens de parenté dans deux parcs herbacés de 6 ha et 18 ha. Les activités du groupe ont été enregistrées par deux observateurs à l'aide de caméras vidéo. J'ai analysé les images à l'aide du logiciel *The Observer XT*. Les statistiques ont utilisé des tests de régression multiple, des tests de corrélation de matrices et des tests non paramétriques (Spearman, Wilcoxon, Friedman).

Résultats

- Avant déplacement, le niveau d'activité globale du groupe augmente significativement à l'approche du départ.
- La distribution spatiale des individus influence le processus de décision : plus le nombre de génisses orientées dans la direction du déplacement est important, plus le nombre de partenaires recrutés augmente.
- Le nombre de voisins et les comportements des premiers individus qui partent prédisent l'amplitude du recrutement.
- Les premiers suiveurs sont généralement les partenaires préférentiels de l'individu qui part le premier mais pas nécessairement ses voisins, ce qui souligne le rôle majeur des relations d'affinité dans le phénomène d'entraînement.
- Les facteurs étudiés dans les phases avant, pendant et après départ ont un effet sur le nombre de participants au déplacement.

- Les génisses utilisent parfois des comportements coercitifs qui mènent au recrutement de leurs congénères.

Conclusions

Les résultats de cette étude montrent que le processus de décision est un phénomène distribué entre les membres du groupe, plusieurs individus pouvant être à l'origine d'un déplacement. La distribution spatiale et les comportements des bovins au cours de la phase de préparation, au moment du départ et après le départ permettent de prédire l'amplitude du mouvement collectif. Le processus de décision est distribué dans le temps dans le groupe étudié, en ce sens qu'il survient au cours des différentes phases du mouvement. L'observation de comportements coercitifs chez les bovins indique qu'ils peuvent recruter leurs congénères de manière intentionnelle.

Signalement bibliographique ajouté par le :

UNIVERSITÉ DE STRASBOURG
Service Commun de Documentation

Decision-making processes in group departures of cattle

Amandine RAMSEYER, Bernard THIERRY, Alain BOISSY, Bertrand DUMONT

Ethology, 2009, sous presse

Pages 103-123 :

La publication présentée ici dans la thèse est soumise à des droits détenus par un éditeur commercial.

La version imprimée de cette thèse peut être consultée à la bibliothèque ou dans un autre établissement via une demande de prêt entre bibliothèques (PEB) auprès de nos services :

<http://www-sicd.u-strasbg.fr/services/peb/>

CHAPITRE IV

LA STRUCTURE DES DEPLACEMENTS



Article 4

**LA STRUCTURE DES DÉPLACEMENTS DE GROUPE
CHEZ DE JEUNES OIES GRISES**

Article publié dans *Journal of Ethology*, 2009

DOI 10.1007/s10164-008-0128-6

RÉSUMÉ

Introduction

J'ai étudié la structure des déplacements collectifs dans un groupe d'oies grises. Les oiseaux occupent-ils des positions stables au cours d'un déplacement ? Si oui, quels facteurs individuels et / ou sociaux permettent d'expliquer la structure du groupe en mouvement ? Quelles sont les caractéristiques du premier individu qui démarre et des individus qui occupent la position de tête dans les déplacements de groupe ?

Méthodes

J'ai observé un groupe constitué de 20 oies grises femelles (*Anser domesticus*) de même âge, élevées en semi-liberté dans un parc herbacé clôturé. Deux observateurs ont enregistré les activités de ce groupe en continu à l'aide de caméras vidéo. Les statistiques ont utilisé le test du Chi² et des tests de corrélation de Pearson et de régression multiple.

Résultats

- Bien que les positions des individus puissent se modifier, les oies tendent à occuper des positions semblables d'un déplacement à l'autre.
- Les traits de tempérament des individus influencent leur position dans les déplacements de groupe : les oies dont l'indice d'association, mesuré par le nombre de voisins au repos, est le plus élevé sont plus souvent à l'origine d'un déplacement ; celles dont l'indice de réactivité est le plus haut se trouvent plus fréquemment en tête pendant les déplacements.
- Les partenaires préférentiels restent à proximité les uns des autres durant les déplacements, formant des sous-groupes. A l'inverse, les relations de dominance n'affectent pas significativement les positions des individus pendant le déplacement.

Conclusions

Les ordres de déplacement d'un groupe d'oies grises domestiques sont relativement stables et structurés par les relations d'affinité entre individus. Les traits de tempérament influencent la position des individus durant les déplacements. L'influence des relations d'affinité est à mettre en relation avec les capacités de reconnaissance individuelle des animaux.

Signalement bibliographique ajouté par le :

UNIVERSITÉ DE STRASBOURG
Service Commun de Documentation

Patterns of group movements in juvenile domestic geese

Amandine RAMSEYER, Odile PETIT and Bernard THIERRY

Journal of Ethology, 2008, published online : 21 November 2008

Publication 4 : pages 130-... :

La publication présentée ici dans la thèse est soumise à des droits détenus par un éditeur commercial.

Les utilisateurs de l'UdS peuvent consulter cette publication sur le site de l'éditeur :

<http://dx.doi.org/10.1007/s10164-008-0128-6>

La version imprimée de cette thèse peut être consultée à la bibliothèque ou dans un autre établissement via une demande de prêt entre bibliothèques (PEB) auprès de nos services :

<http://www-sicd.u-strasbg.fr/services/peb/>

Article 5

**LES DÉTERMINANTS INDIVIDUELS ET SOCIAUX
DES DÉPLACEMENTS DE GROUPE SPONTANÉS
CHEZ LES OVINS ET LES BOVINS**

Article publié dans *Animal*, 2009

DOI 10.1017/S1751731109004790

RÉSUMÉ

Introduction

J'ai étudié la structure des déplacements collectifs dans deux groupes de moutons et de vaches. Les ovins et les bovins occupent-ils des positions préférentielles au cours d'un déplacement spontané ? Les traits de tempérament et les relations sociales des individus ont-ils une influence sur la structure du groupe en mouvement ?

Méthodes

Deux groupes composés de 15 génisses et 19 agnelles ont été observés. Les relations sociales et les traits de tempérament de chaque individu ont été mesurés. Les animaux ont été ensuite libérés dans des pâtures de plusieurs hectares. Deux observateurs ont enregistré les activités de ce groupe en continu à l'aide de caméras vidéo. J'ai analysé les images à l'aide du logiciel *The Observer XT*. Les statistiques ont utilisé des tests de Spearman, des tests de corrélation partielle et des analyses de régression multiple.

Résultats

- Dans les deux groupes, la majorité des individus peut être à l'origine d'un déplacement de groupe, mais quelques individus sont plus efficaces dans le recrutement de leurs congénères.
- Les ovins, et dans une moindre mesure les bovins, occupent des positions assez stables dans leurs déplacements.
- Les individus qui ont des relations préférentielles occupent généralement des positions spatialement proches lorsqu'ils se déplacent. A l'inverse, on ne trouve pas de corrélation significative entre l'ordre de déplacement et la hiérarchie de dominance.
- Les génisses qui ont un indice de cohésion et un nombre de partenaires préférentiels limité, tout comme les agnelles qui ont un indice d'indépendance spatiale élevé, sont plus

souvent les premières à partir. Pendant le déplacement, les agnelles qui ont un indice de cohésion élevé occupent plus souvent les positions de tête.

- Les traits émotionnels (réactivité, assurance, anxiété) n'apparaissent pas significativement corrélés aux positions des individus.

Conclusions

Les ordres de déplacements apparaissent relativement stables chez les ovins et les bovins. Cette stabilité s'explique principalement par les relations d'affinité entre les animaux, les partenaires préférentiels occupant des positions proches pendant le déplacement. Les traits de tempérament individuels qui reflètent l'indépendance sociale sont liés à l'initiation des déplacements.

Signalement bibliographique ajouté par le :

UNIVERSITÉ DE STRASBOURG
Service Commun de Documentation

Individual and social determinants of spontaneous group movements in cattle and sheep

A. RAMSEYER, A. BOISSY, B. THIERRY and B. DUMONT

Animal, 2009, published online by Cambridge University Press : 22 May 2009

Publication 5 : pages 142- ...:

La publication présentée ici dans la thèse est soumise à des droits détenus par un éditeur commercial.

Les utilisateurs de l'UdS peuvent consulter cette publication sur le site de l'éditeur :

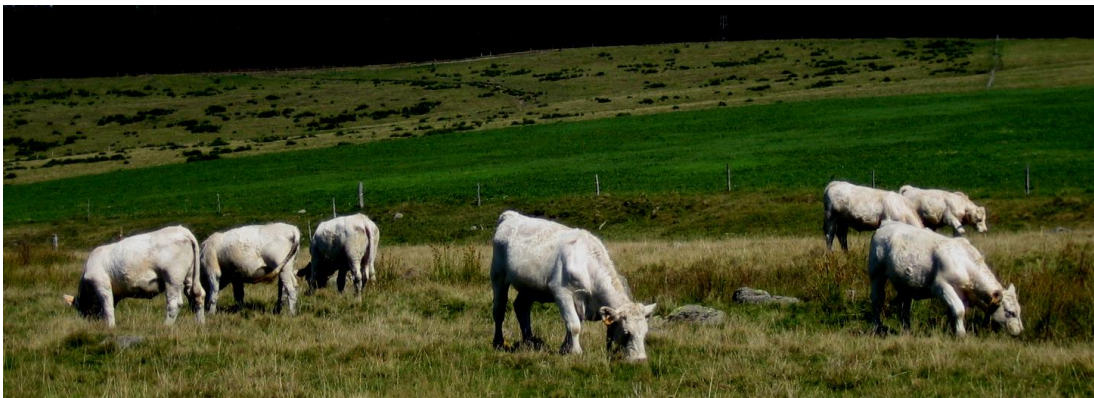
<http://dx.doi.org/10.1017/S1751731109004790>

La version imprimée de cette thèse peut être consultée à la bibliothèque ou dans un autre établissement via une demande de prêt entre bibliothèques (PEB) auprès de nos services :

<http://www-sicd.u-strasbg.fr/services/peb/>

CHAPITRE V

LA DYNAMIQUE DE PÂTURAGE



Article 6

**LA DYNAMIQUE DE PÂTURAGE
CHEZ LES OVINS ET LES BOVINS DOMESTIQUES**

Article soumis à publication

RÉSUMÉ

Introduction

J'ai étudié la dynamique de recrutement dans deux groupes de moutons et de vaches au pâturage. Peut-on prédire un déplacement de groupe à partir de la distribution spatiale des individus ? Le nombre d'individus recrutés dépend-t-il du nombre de sous-groupes ? Les relations préférentielles et le tempérament individuel influencent-ils le processus de recrutement ?

Méthodes

Deux groupes composés de 15 génisses et 19 agnelles ont été observés. Les activités des groupes à la pâture ont été enregistrées en continu par deux observateurs à l'aide de caméras vidéo. J'ai analysé les images à l'aide du logiciel *The Observer XT*. Les statistiques ont utilisé des tests de régression multiple, des tests de corrélation de matrices et des tests non paramétriques (Spearman, Wilcoxon, Friedman).

Résultats

- Les animaux pâturent plus souvent en amas qu'en front.
- Une faible dispersion du groupe favorise le recrutement.
- Les agnelles recrutent plus de congénères lorsqu'elles pâturent en plusieurs sous-groupes. Cet effet n'a pas été mis en évidence chez les génisses.
- Dans les deux groupes, les partenaires préférentiels ont tendance à se suivre lors des déplacements.
- Le statut de dominance n'est pas significativement corrélé avec le nombre de fois où un individu démarre en premier.
- Les individus qui prennent plus souvent l'initiative d'un départ se caractérisent par un indice d'indépendance élevé chez les agnelles, et un indice d'anxiété faible chez les génisses.

Conclusions

La distribution spatiale des animaux influence la dynamique de pâturage des deux groupes d'ovins et de bovins étudiés, qu'il s'agisse de la configuration du groupe ou de la dispersion des individus. Les relations d'affinité structurent les mouvements des groupes, elles ont plus d'importance que les relations de dominance. Les individus les plus indépendants et les moins anxieux sont plus disposés à s'éloigner du groupe, et on les trouve plus souvent à l'origine des mouvements collectifs.

Recruitment process within a grazing bout in cattle and sheep

Amandine Ramseyer^{1,2}, Bertrand Dumont¹, Alain Boissy¹, Bernard Thierry²

1 INRA, UR 1213 Herbivores, 63122 Saint-Genès-Champanelle, France

2 CNRS, Département Ecologie, Physiologie et Ethologie, IPHC, Université de Strasbourg, France

ABSTRACT

Group-living animals have to reach consensus decisions through recruitment processes, while collectively exploiting food resources in heterogeneous environments. We investigated recruitment processes at grazing in a group of 15 heifers and a group of 19 ewe-lambs. Two observers videotaped social interactions and group movements occurring within a grazing bout. We analyzed the effect of initial group dispersion and the behaviour of the first moving animal, which was also characterized by its main social or emotional traits. In both species, preferential partners held close positions in movements, which confirmed the importance of inter-individual relationships in the grouping patterns of animals. Conversely, individual dominance status and frequency of movement initiation were not correlated. The most independent animals were those more frequently observed as first movers in sheep but not in cattle, which suggests that compared with sheep the grazing behaviour of cattle could be less influenced by the social context. Cattle expressed some particular behaviours. When heifers grazed in multiple-cluster formation, the first mover was more efficient in recruiting others when approaching another subgroup, those individuals acting more frequently as first mover being also characterized by a lesser anxiety index. These observations extend those made when animals initiated a movement from a resting position, and this although the cost of making a wrong decision within a grazing bout was much lesser than that of making a wrong decision when moving to a new feeding site.

KEYWORDS: Collective decision; Group movement; Grazing; Temperament; Social behaviour; Domestic herbivores

Implications

Feeding decisions are usually addressed by focusing on the behaviour of individuals. In group-living species, however, decision-making is made through collective processes. Such processes remain largely unexplored, although social interactions have been shown to interact with food preferences and environmental factors to determine the distribution of sheep and cattle on pastures. Lack of data is especially prejudicial for the management of grazing distribution in domestic herbivores. Herds often use heterogeneous grasslands unevenly, which can lead to resource degradation. This study investigates how spatial distribution of animals, social relationships and individual traits affect grazing patterns in domestic cattle and sheep.

Introduction

Animals living in groups maintain social cohesion to obtain information about resources and benefit from advantages such as defence of resources and protection from predators (Alexander, 1974; Danchin et al., 2007). In group-living herbivores, animal distribution depends on both environmental factors and social factors. Increased daily grazing time and inter-individual distance while grazing are classical adjustments illustrating response to a decrease in forage availability (Arnold and Dudzinski, 1978; Dumont et al., 2007). Kilgour et al. (1975) reported that the speed of dispersion in a flock of sheep at the start of a grazing bout considerably varied between breeds. More recently, Sibbald et al. (2006) showed that individuals with a higher cohesion index were the most reluctant to move away from their flock to reach preferred food items at pasture. Vegetation mosaics can lead to a conflict between the motivation to stay close to other group members and the motivation to move towards better food patches. Scott et al. (1995) and Boissy and Dumont (2002) observed a clear relationship between flocking tendency and familiarity in sheep; animals grazed closer to familiar peers than to unfamiliar ones; they were also more likely to split from the core group when accompanied by familiar peers. Observations in free-ranging cattle confirmed that animal distribution during a grazing bout was affected by the locations of their dam, progeny or by that of familiar yearling peers (Reinhardt and Reinhardt, 1981; Howery et al., 1998).

The spatial distribution of group members is also dependent on inter-individual relationships. When foraging, dominant individuals holding central positions often push subordinate animals to the periphery of the group (Janson, 1990; Hall and Fedigan, 1997; Stahl et al., 2001; Christman and Lewis, 2005). In birds, more aggressive female eiders (*Somateria mollissima*) keep central positions in brood-rearing coalitions (Öst et al., 2007), and dominant barnacle geese (*Branta canadensis*) exploit the information held by subordinates by following and displacing them from newly-discovered food patches (Stahl et al., 2001). A similar conclusion was drawn from a competitive test in which dominant sheep were seen to use information from the behaviour of subordinates expecting environmental quality when deciding whether to move to another food patch (Hewitson et al., 2007). Different positions within the group can also result in different activities, with individuals on the edge of the group spending more time moving than those in the centre. In fallow deer (*Dama dama*), Focardi and Pecchioli (2005) found that the movements of peripheral animals were less synchronized than those of central individuals.

Coordination of activities, including foraging, implies that animals reach a consensus through recruitment processes (Conradt and Roper, 2005). We define recruitment as an interaction through which the behaviour of an individual induces another to follow it. The study of decision-making at group departure in sheep and cattle has shown that the orientation of individuals is a crucial factor for recruiting conspecifics (Ramseyer et al., 2009c,e), and this also applies to other species (hamadryas baboon, *Papio hamadryas*: Kummer, 1968; African buffalo, *Syncerus caffer*: Prins, 1996; geese, *Anser domesticus*: Ramseyer et al., 2009a). Moreover, ewe-lambs with a high spatial-independency index, i.e. those that more frequently split from the core group within a grazing bout, acted more frequently as ‘first movers’, as did heifers with a low cohesion index (*sensu* Sibbald et al., 2005) and those which were less frequently involved in affiliative interactions (Ramseyer et al., 2009d).

Diet selection implies a great number of decisions about where and what animals graze along the grazing route. We hypothesize that consensus decisions related to grazing are an endless process; individuals are liable to recruit each other each time they modify their location, pace and/or direction. Comparing the identity of heifers found in the front of a moving group between long-distance movements to a new feeding site and short-distance movements within a grazing bout, Dumont et al. (2005) observed that animal ranking was

quite similar but that the frequency distribution of front animals between the two types of movements differed. They proposed that the cost of making a wrong decision when changing feeding site was indeed higher than that of making a wrong decision within a grazing bout, which could result in less animals being likely to lead a movement toward a new feeding site. This raises the question of whether the same social or emotional traits are relevant when animals departed from a resting position, and if this could have an effect on decisions taken within a grazing bout, i.e. for short-distance movements within a feeding site. We investigated the dynamics of food exploitation in sheep and cattle at grazing to test whether: 1) group shape affects recruitment mechanisms; 2) partition of the group in clusters influences the efficiency of the next recruitment; 3) individual temperament and social relationships influence recruitment patterns.

Materials and methods

Animals and environment

A group of heifers and a group of ewe-lambs were studied. The first group was composed of fifteen Charolaises heifers without family ties. Animals were reared in a single group at the INRA farm of Laqueuille (45°39'N, 2°46'E) six months before the study began. Animals were 18-months old when observations started (liveweight: 334 +/- 8.7 kg). Each subject was identified by a coloured collar. From mid-May heifers were released in permanent grassland pastures containing an automatic watering dispenser located along one side of the field with a salt stone at the opposite side. We used two fields of 6 and 18 ha to limit grass depletion.

The second group was composed of nineteen Romane ewe-lambs without family ties. Animals were reared as a single flock at the INRA farm in Theix (45°43'N, 3°01'E) three months before the study began. They were 1-yr old when observations started (liveweight: 45 +/- 4.6 kg, i.e. in both species the animals were at approximately two-thirds of their adult weight). They were identified using blue and red painted numbers applied on both sides of the body and on the rump. From mid-June, ewe-lambs were released in a permanent grassland pasture of 5 ha. An automatic water dispenser was located along one side of the field with a salt stone at the opposite side.

Video processes

Both groups were observed during grazing between 0630 h and 2100 h, excluding rainy days. The group of heifers was observed from May to October 2006. We completed a total of 234 h of observation over 39 recording days. We recorded 211 movements from a grazing bout, six of them involving all group members. The group of ewe-lambs was observed from June to September 2007. We completed a total of 256 h of observations over 36 recording days, which was similar to the duration of observations made in heifers. We recorded 229 movements, 12 of them involving all group members.

Two observers continuously videotaped grazing periods. When observing the heifers, observers remained motionless in the field at least 30 m away from the group. As ewe-lambs were quite reactive to the presence of humans, the observers filmed from a 3-m high platform located in the centre of the field.

Grazing patterns

We distinguished three different types of grazing patterns. In single clusters, animals grazed as one group; the smallest width exceeding the length of two individuals. In multiple clusters animals grazed in two, three or four subgroups; each subgroup contained at least two individuals and two subgroups were separated by at least 10 m. As animals rarely grazed in four subgroups, we compared groups composed of two subgroups with those composed of three and four subgroups. A third pattern was called abreast lines when animals grazed next to one another, the width of the front line not exceeding the length of two individuals.

Group movements

The study focused on group movements occurring within a grazing bout. Measurements could start when all animals had been observed grazing for at least 30 s without walking more than two steps with their heads raised. Departure was defined to take place as of the movement of the first mover, i.e. the first individual to take three steps head up without stopping, with the additional constraint that none of the animals had moved during the 10 s preceding the start of

the first mover. We identified the end of a movement as the time when all individuals had stopped for at least 30 sec. In the analysis, we only considered movements separated by a minimum interval of 2 minutes.

For movements involving all group members, we determined the position of each animal at departure. We assessed the immediate predecessor and follower of each individual, and we built a succession matrix in which each cell provided the number of times an individual followed or preceded a given conspecific.

Social relationships

We used the direction of agonistic interactions (an individual threatens or blows another who withdraws) to recognize dominance relationships between pairs of heifers in the field using all-occurrence sampling. Since agonistic interactions between ewe-lambs were rare in the field, we used a food competition test indoors to determine the dominance hierarchy (see Ramseyer et al., 2009d). All tests were videotaped. The higher-ranking individual in a dyad was recognized as the animal showing the most agonistic behaviours (threatening, blowing, preventing access to food; Erhard et al., 2004). For two dyads no agonistic interactions occurred, but only one individual was observed feeding and was thus considered to be the dominant. We ranked individuals in a dominance hierarchy using Matman from the higher- to the lower-ranking individual (Noldus ©) (de Vries, 1995); we verified the linearity of the dominance hierarchy with the linearity coefficient (Appleby, 1983).

To assess affiliative relationships between pairs of individuals, we used positive interactions in the field, e.g. licking and rubbing for cattle (Bouissou and Andrieu, 1977), and rubbing for sheep (Fisher and Matthews, 2001). We collected 792 positive interactions in heifers over 39 days, and 107 in ewes over 36 days (all-occurrence sampling, Altmann, 1974). A matrix of affinity was built in which each cell contained the number of time each individual licked or rubbed another.

Social traits

Three behavioural indices were measured from behaviours collected in the field.

Friendship index. The friendship index of an individual was defined based on the total number of positive interactions between individuals. To define close partners, we required that at least 10 positive interactions occurred between two heifers and at least one between two ewes. These criteria were chosen according to the average number of interactions recorded in each group.

Cohesion index. Cohesion was measured at pasture during grazing periods. During a one-hour observation period, we recorded the closest neighbour of each individual every 5 min (scan sampling, Altmann, 1974). Observation periods were conducted over ten days to ensure independence of data, yielding 120 scans. We defined the cohesion index from the number of times a subject was seen as the nearest neighbour of another divided by 100, which is equivalent to the “sociability index” defined by Sibbald et al. (2005). We opted for the term “cohesion index” as it is more neutral when recording proximities between individuals.

Spatial independence index. Independence was measured at pasture during grazing periods. We identified the first individual which grazed away from the group during at least 30 s without expressing any monitoring posture, which means that the individual kept its head down. We arbitrarily decided that heifers had to graze at least 10 m away from other group members and that ewe-lambs only had to graze 5 m away. We only considered events separated by an interval of at least 30 min. This index measured the willingness of animals to move away from their conspecifics.

Emotional traits

Three indices were measured from behaviours observed in indoor trials. Each animal was individually tested in an arena test used to assess emotional reactions (see Forkman et al., 2007). The arena measured 6 x 6 m for heifers and 3 x 3 m for ewe-lambs. Ground coverage was divided into nine equal squares to measure locomotor behaviours. A corridor system gave moving animals access to the arena which was surrounded by opaque fences. When an individual was inside the pen, the door was closed. All tests were videotaped.

Anxiety index. Animals entered the room for the first time. We measured individual responses to an unknown environment and social isolation by recording the number of monitoring postures shown (i.e. raising head over horizontal line) for 5 min.

Novelty index. For the following tests we accustomed animals to the room with a familiarization period; in a collective phase five individuals were placed in the room for 30 min for ewe-lambs and 2 h for heifers, then in an individual phase animals entered the room individually three times for 5 min, where they should feed on grain for a minimum of 30 s. After familiarization, animals entered the room after a pyramidal cone unknown to animals had been placed facing the door, inside the room. We measured the degree of boldness of subjects by recording their number of contacts with the cone. Subjects which avoided contact scored zero.

Reactivity index. After a further individual familiarization phase, animals entered the room to feed on grain in the trough placed facing the door inside the room. We measured the degree of reactivity from latency to feed after emission of an acoustic or visual stimulus. Thirty seconds after heifers had begun to eat, a whistle was blown. If heifers did not eat again, the period was equal to the length of the test (60 s). As ewe-lambs could overreact to the whistle, we used a panel falling behind the trough 15 s after animals began eating (Greiveldinger et al., 2007); we recorded subjects' responses to this sudden event as the number of monitoring postures until they came back to eat. If ewe-lambs did not eat again, the period was equal to the length of the test (300 s).

Statistical Analyses

We used R software (RFSC, version 2.6.2: <http://www.R-project.org>) to perform Generalized Linear Models, Spearman tests and Friedman tests followed by post-hoc Wilcoxon matched-paired tests with Bonferroni correction.

In GLMs, the dependent variable was the number of individuals participating in the movement. As it was a discrete variable (count data) with Poisson errors, so we applied a Poisson law. Independent variables were related to group patterns, individual position, locomotion and expressive behaviours, as defined in Table 1. We tested models related to single and multiple clusters by adding the identity of first movers as an independent variable

(see Côté and Festa-Bianchet, 2001). We verified the lack of colinearity between independent variables using the Variance Inflation Factor test. We considered group movements as independent events in the analyses. To account for the number of models tested in each group ($N = 6$), we applied a Bonferroni correction which set the significance level at 0.0083.

We used Spearman tests to test for the effect of dominance relationships and behavioural traits on the number of time each individual was first mover. To assess the influence of affiliative relationships on individual positions at departure, we performed matrix correlation analyses using *Kr* tests (Hemelrijk 1990a, b; de Vries et al. 1993) between two matrices: the matrix of succession at departure and the matrix of affinity. We used Kendall's row-wise matrix correlation coefficients (τ) and tests of significance based on 10 000 permutations. We computed them using MatMan software (Noldus[©]).

Results

In both species, most movements involved a limited number of animals: 75% of movements involved one to three individuals in heifers, and 72% involved one to five individuals in ewes (Figure 1).

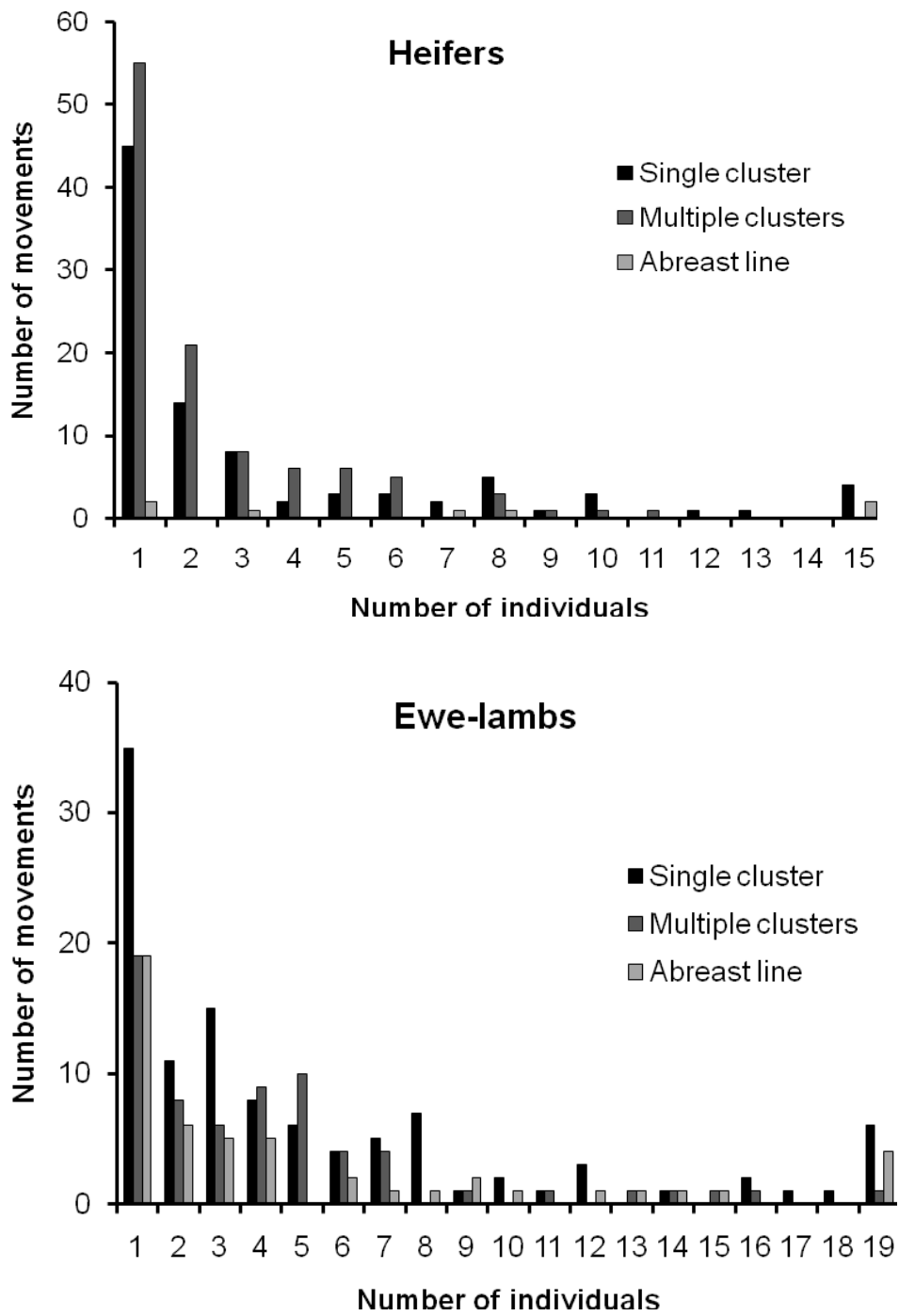
The effect of the number of sub-groups

To assess whether grouping patterns during grazing influenced the efficiency of the recruitment process, we compared the number of individuals recruited when animals were clustered in one, two or more sub-groups while grazing. In heifers the number of individuals recruited did not significantly differ between single-cluster and multiple-cluster patterns (Friedman test, $\chi^2 = 2.10$, $N = 15$, d.f. = 2, $P = 0.370$). In ewe-lambs, analyses revealed a significant difference between grouping patterns (Friedman test, $\chi^2 = 6.94$, $N = 12$, d.f. = 2, $P = 0.030$). Post-hoc tests showed that the number of individuals recruited was significantly higher when animals grazed in a single cluster than in multiple clusters (1 cluster vs. 2 clusters: $z = 2.35$, $P = 0.016$; 1 cluster vs. 3- 4 clusters: $z = 2.51$, $P = 0.008$). No significant difference appeared between multiple clusters ($z = 1.65$, $P = 0.105$).

Table 1. First mover and group variables used in multiple regression analyses.

Independent variable	Definition	Type
Time of departure		
Group dispersion	Maximal distance between the most distant individuals in the group at departure (m)	Continue
Group orientation	Number of individuals oriented inside an angular sector of 45°, bisecting line being the direction of the movement	Discrete
Head posture	The head of the first mover is under the horizontal (0) or raised at least on the horizontal line (1)	Categorical
Orientation	The first mover is oriented inside an angular sector of 45°, bisecting line being the direction of movement (1) or not (0)	Categorical
Direction	The first mover started towards the centre (0) or started away from the centre (1)	Categorical
Approach a subgroup	The first mover started towards another subgroup (1) or not (0)	Categorical
Number of clusters	Number of subgroups formed by animals during grazing (1 = 1 cluster, 2 = 2 clusters, 3 = 3 clusters, 4 = 4 clusters)	Categorical
After departure		
Number of immediate followers	Number of individuals involved in the movement within 30 s after departure of the first mover	Discrete
Number of steps	Number of steps walked with the head raised by the first mover until it stopped	Continue

Fig 1. Number of participants in movements according to initial group distribution: single-cluster, multiple clusters or abreast line.



The effect of group distribution and of the first mover's behaviour

To assess which factors could affect the recruitment process during grazing, we analysed variables related to the group state and the first mover's behaviour. We tested models built from variables related to group distribution (group orientation, group dispersion, number of clusters), and the behaviour of the first mover (direction, orientation, number of steps, approach of a subgroup) or of its followers (number of immediate followers) (Table 1).

Single cluster. We recorded a total of 92 movements initiated while heifers were grazing in a single cluster. When the number of steps of the first mover was higher, the number of individuals recruited increased (GLM: Akaike Information Criterion, AIC = 499.6, d.f. = 91, $P < 0.001$) (Table 2). Group orientation and the number of followers recruited within 30 s after the start of the first mover were positively related to the total number of heifers recruited in the movement, whereas group dispersion was negatively related to the dependent variable (GLM, AIC = 362.3, d.f. = 91, $P < 0.001$) (Table 2).

We recorded a total of 108 of these movements in ewe-lambs. When the number of steps taken by the first mover was higher, and when this mover was oriented in the direction of the movement, the number of individuals recruited increased (GLM, AIC = 751.7, d.f. = 107, $P < 0.004$) (Table 2). Group orientation and the number of immediate followers were positively related to the total number of ewes recruited in the movement (GLM, AIC = 541.9, d.f. = 107, $P < 0.001$) (Table 2).

Multiple clusters. In heifers, we recorded 76 movements initiated while individuals were grazing in two clusters, 28 movements in which they were in three clusters and five movements in which they were in four clusters. When the first mover started by approaching another subgroup, it significantly recruited a higher number of mates (GLM, AIC = 444.7, d.f. = 108, $P = 0.002$) (Table 3). Group orientation and number of followers recorded within 30 s after the start of the first mover were positively related to the number of heifers recruited in the movement (GLM, AIC = 327, d.f. = 108) (Table 3).

Table 2. The effect of group distribution and of the first mover's behaviour and its immediate followers on recruitment success when groups grazed in a single cluster.

Model	Heifers		Ewe-lambs	
	Z	P	Z	P
First mover				
Head posture	- 0.75	0.454	- 1.54	0.125
Orientation	- 1.56	0.120	2.88	0.004
Direction	0.73	0.467	1.37	0.172
Number of steps	6.93	< 0.001	5.11	< 0.001
Group				
Group dispersion	- 4.37	< 0.001	- 0.54	0.589
Group orientation	4.81	< 0.001	3.22	0.001
Number of followers in 30 s	5.75	< 0.001	13.6	< 0.001

Significance level after Bonferroni adjustment = 0.0083

In ewe-lambs, we recorded 50 movements in which individuals were grazing in two clusters, 17 movements in which they were in three clusters and four movements in which they were in four clusters. When the first mover started by moving away from the group, it significantly recruited a higher number of mates (GLM, AIC = 388.4, d.f. = 70, $P = 0.005$) (Table 3). The number of immediate followers was positively related to the total number of ewe-lambs recruited in the movement (GLM, AIC = 312.4, d.f. = 70, $P < 0.001$) (Table 3).

Abreast lines. We recorded 10 movements initiated while heifers were grazing in an abreast line. Due to this low number, only models built from two variables could be tested. We selected variables associated to the time of departure: dispersion and orientation for the group model, and orientation and head posture for the first mover model. At the time of departure, the number of heifers recruited significantly increased when the first mover was oriented in a direction different than that of the movement ($P < 0.001$) and when its head was raised at time of departure (GLM, AIC = 68.6, d.f. = 9, $P = 0.002$) (Table 4). Group orientation was positively related to the number of heifers recruited in the movement (GLM, AIC = 51.7, d.f. = 9, $P < 0.001$) (Table 4).

We recorded 50 movements of this type in ewe-lambs. We found that the first mover recruited a higher number of individuals when its head was raised at the time of departure (GLM, AIC = 397.9, d.f. = 49, $P = 0.004$), but we did not find any significant effect of its orientation (Table 4). Group orientation was positively related to the number of ewe-lambs recruited in the movement, while group dispersion was negatively related to the dependent variable (GLM, AIC = 373.5, d.f. = 49, $P = 0.005$) (Table 4).

The effect of social relationships and emotional traits

In heifers, each individual could be the first mover but only four of them were observed to recruit the whole group. In ewe-lambs, each individual could be the first mover but only eight were observed to recruit the whole group.

We did not find evidence of significant correlations between dominance status and mean position of individuals in group movements (Spearman test; heifers: $N = 6$, $r_s = 0.17$, $P = 0.547$; ewe-lambs: $N = 10$, $r_s = 0.17$, $P = 0.477$).

Table 3. The effect of group distribution and of first mover's behaviour and its immediate followers on recruitment success when groups grazed in multiple clusters.

Model	Heifers		Ewe-lambs	
	Z	P	Z	P
First mover				
Head posture	0.26	0.794	1.13	0.261
Orientation	- 0.18	0.856	- 2.51	0.012
Direction	0.23	0.822	2.82	0.005
Number of steps	0.35	0.730	1.34	0.179
Approach subgroup	3.06	0.002	2.17	0.030
Group				
Group dispersion	- 0.19	0.847	1.80	0.072
Group orientation	2.74	0.006	2.11	0.035
Number of clusters	0.80	0.423	- 0.70	0.483
Number of followers in 30 s	8.07	< 0.001	8.39	< 0.001

Significance level after Bonferroni adjustment = 0.0083

Table 4. The effect of group distribution and of the first mover's behaviour and its immediate followers on recruitment success when groups grazed in abreast line.

Model	Heifers		Ewe-lambs	
	Z	P	Z	P
First mover				
Head posture	3.18	0.002	2.86	0.004
Orientation	- 3.31	< 0.001	0.97	0.330
Group				
Group dispersion	- 1.49	0.138	- 2.79	0.005
Group orientation	4.35	< 0.001	5.03	< 0.001

Dashes stand for constant variables deleted from the analysis using R software

Significance level after Bonferroni adjustment = 0.0083

Table 5. The effect of social and emotional traits on the frequency at which each individual was seen as first mover.

Behavioural traits	Heifers		Ewe-lambs	
	r_s	P	r_s	P
Social traits				
Friendship	0.03	0.925	0.08	0.736
Cohesion	0.32	0.242	- 0.04	0.864
Spatial independence	- 0.17	0.547	0.69	0.001
Emotional traits				
Anxiety	- 0.53	0.044	- 0.36	0.126
Novelty	0.48	0.068	0.31	0.197
Reactivity	0.35	0.202	0.20	0.409

Correlations between the affinity matrix and the succession matrix showed that individuals with preferential relationships more frequently followed each other in both species (heifers: $\tau_{rwXY,Z} = +0.61$, $P < 0.001$; ewe-lambs: $\tau_{rwXY,Z} = +0.27$, $P < 0.001$).

Lastly, we found that heifers with the lowest anxiety indices acted significantly more often as first mover ($N = 6$, $r_s = -0.53$, $P = 0.044$) (Table 5). Ewe-lambs with the highest spatial independency indices were more frequently seen to act as first mover ($N = 10$, $r_s = 0.69$, $P = 0.001$) (Table 5).

Discussion

The majority of short-distance movements initiated while the group was grazing involved only a few individuals in both cattle and sheep. Animals grazed more often in cluster formation than in abreast lines. Although they never ran any predation risk, animals could be under greater threat when grazing in abreast line, which offers more exposed surface to predators. This suggests that domestic herbivores could still express ancestral behaviours correlated with levels of perceived danger of predation (Price, 1984; Penning et al., 1993; Dumont and Boissy, 2000). We also found that ewes forage more often in a single cluster and heifers in multiple clusters, possibly because sheep, due their smaller size, would be more exposed to danger. The tendency to space out, like sub-grouping in cattle, could lead to a decrease of foraging interferences (Thouless, 1990), which is consistent with the stronger expression of dominance relationships in cattle (Bouissou et al., 2001; Fisher and Matthews, 2001). This difference in the basis of grouping patterns between the two species could reveal the different adaptive functions – foraging or anti-predatory – of gregariousness in domestic herbivores.

We found that the spatial distribution of individuals at departure time can predict the number of animals involved in the subsequent movement. Grazing in a single cluster promoted the recruitment of more peers in sheep. This could be due to better information transmission between group members when they graze closer to each other as previously reported for foraging birds (Galef and White, 1997; Fernández-Juricic and Kacelnik, 2004). In heifers, the number of individuals recruited did not depend on the number of clusters, suggesting that group distribution might be less crucial in the recruitment process. When heifers were initially grazing in a single cluster, however, group dispersion was negatively

related to the number of individuals involved in the subsequent movement. This indicates that reduced distances between heifers promoted recruitment in grazing cattle, as it had also been observed for heifers starting from a resting position (Ramseyer et al., 2009e).

Regardless of the initial grouping pattern, the higher number of ewes or heifers oriented in the direction of the subsequent movement, the more individuals were seen to be recruited in this movement. This could result from a simple process like inertia, that is, recruitment for a movement would be passively influenced by the orientation of individuals at the time of departure. Polarisation of body orientation during a movement would favour cohesion, whereas diverging ways would lead to group fission (Huth and Wissel, 1992; Gueron et al., 1996; Conradt and Roper, 2005; Focardi and Pecchioli, 2005). We may conclude that coordination of group members is partly based on the orientation of animals. Similar orientation facilitates information transmission and an individual can quickly react to the behaviour of its neighbours (birds: de Schutter, 1997; Galef and White, 1997; Fernández-Juricic and Kacelnik, 2004; fishes: Inada, 2001). In cattle and sheep, orientation was found effective in recruiting conspecifics, both in short-distance movements within a grazing bout, and at the start of meals when animals make a long-distance movement toward a new feeding site (Ramseyer et al., 2009c,e).

In both species, each individual could be the first mover. But only four heifers and eight ewes were observed to recruit the whole group. Some authors previously reported observing continual change of front position animals during grazing movements in the American bison (*Bison bison*: McHugh, 1958) and the domesticated pig (*Sus scrofa domesticus*; Meese and Ewbank, 1973). In grazing cattle, the distribution of animals located in the front position during collective movements was more balanced for short-distance movements within a grazing bout compared with long-distance movements to a new feeding site (Dumont et al., 2005). However, none of these studies documented the behaviours and traits of the first moving individuals.

When animals were grazing in a single group, models built on the behaviour of the first mover showed that in both species, the first moving animal recruited more partners when it initially walked a longer distance. In ewes, its success was also greater when it accelerated in the direction of the general group movement, or when it departed towards the periphery of its sub-group in the case of multiple clusters. This is consistent with our finding that the most

independent individuals were also those more frequently observed as first mover. When we studied how animals from the same group behaved when starting from a resting position, we came to the same conclusion that ewe-lambs with a high spatial independency index acted more frequently as first mover (Ramseyer et al., 2009d). Individuals that are more likely to move away from their social group should also be less dependent from the activity and position of their peers, these individuals being probably less cohesive. Arnold (1977) found that initiation of movements in a small flock of grazing sheep was performed by individuals that were both less gregarious and more independent, "frequently grazing with their backs to other sheep or at a greater distance from other sheep than is usual". Our findings are consistent with recent observations by Sibbald et al. (2006) showing that sheep with lower sociability indices were more willing to move away from parked peers to reach preferred food patches. Interestingly, spatial independency did not permit characterization of the first moving animals either at the start of (Ramseyer et al., 2009d) or within a grazing bout in heifers, suggesting that compared with sheep, the grazing behaviour of cattle could be less influenced by the social context (Dumont et al., 2007). Cattle expressed some particular behaviours. When heifers grazed in multiple-cluster formation, the first mover was more efficient in recruiting others when approaching another subgroup, and those individuals acting more often as first mover also had a lower anxiety index. This last emotional trait did not allow, however, to characterize the first individual moving from a resting position (Ramseyer et al., 2009d).

Other similarities allow us to conclude that similar processes occurred when animals made short-distance movements within a grazing bout compared with departures from a resting position. First, group departures can be seen as a continuous and distributed process, as in both species the number of animals departing immediately after the start of the first mover influenced the total number of group members recruited in the movement. Thus, the first mover did not appear to be the only individual involved in taking the decision, the adhesion of followers affecting the final group decision. Apparently, the decision to move within a grazing bout was mainly taken during the first 30 s following departure, which is much shorter than the time required for the whole group to move from a resting area (Ramseyer et al., 2009c,e).

Within a grazing bout, changes in the shape of the group appeared continuous. Grazing could thus be seen as a dynamic process, based on continuous splitting and fusion of sub-

groups (Couzin and Krause, 2003). When individuals cluster in sub-groups, affiliative relationships could influence the composition of these sub-groups, related or familiar partners being frequently observed stay in the same sub-groups when the herd splits, and to graze close together (sheep: Arnold and Dudzinski, 1978; Ruckstuhl, 1998; Fisher and Matthews, 2001; Boissy and Dumont, 2002; cattle: Hafez and Bouissou, 1975; Reinhardt and Reinhardt, 1981; Lazo, 1992; Howery et al., 1998; Bouissou et al., 2001). Moreover, in both sheep and cattle, individuals with preferential relationships followed each other during movements, as it had also been observed when starting from a resting site (Ramseyer et al., 2009d).

The dominance status of animals in both species was not related to their position in group movements, which amplifies our previous observations (Ramseyer et al., 2009d) of short-distance movements within a grazing bout (see also Reinhardt, 1983, in cattle, and Ramseyer et al., 2009b, in geese). When exploiting food patches, animals could however use coercive behaviours to displace a conspecific from a preferred food resource. In fallow deer and red deer (*Cervus elaphus*), dominant stags often displaced subordinates and took over the best feeding patches (Appleby, 1980; Focardi and Pecchioli, 2005). In sheep, higher-ranking individuals could also supplant lower-ranking ones (Hewitson et al., 2007). In our context of spontaneous short-distance movements during grazing, however, we did not record any coercive behaviour addressed to the first mover.

In conclusion, this study brings new insights on the decision process within a foraging bouts in social groups of domestic sheep and cattle. Group spatial distribution, the first mover's behaviour and its immediate followers allowed us to predict recruitment amplitude. In both species, preferential partners held close positions in movements, which confirms the importance of affinities in the grouping patterns of domestic herbivores. Conversely, individual dominance status and frequency of initiation were not correlated. When heifers grazed in multiple-cluster formation, the first mover was more efficient in recruiting others when approaching a subgroup, individuals acting more frequently as first mover being also characterized by a lower anxiety index. In sheep, the most independent animals were also those more frequently observed as first mover. Most of these observations amplify those made when animals initiated a collective movement from a resting position, and this despite the fact that the cost of making a wrong decision within a grazing bout was much lower than that of making a wrong decision when moving to a new feeding site.

In the present study, both study groups were homogeneous in age and sex, and this may have favoured cohesiveness during grazing. When animals differ in experience, kinship and needs, they can constitute subgroups according to their partnership and their foraging choices (Scott et al., 1995; Fischhoff et al., 2007), thus influencing the decision-making process. The present results hold for two groups only. Future works should extend this study to further groups of different breed and demographic structure to assess the generality of our conclusions. If these studies confirm that the individuals most likely to initiate collective group movements are those exhibiting higher levels of social independence and lesser levels of anxiety, we could manipulate the composition of social groups and test this effect on the grazing patterns of the whole herd in heterogeneous environments (Bailey et al., 1998).

Acknowledgements

We thank A. Blaison, J. Devillechabrolle and E. Nottelet for their assistance in collecting data. We are grateful to the staff of the INRA farm of Laqueuille (UEMA) and Theix (URH) for providing us with excellent research facilities. The doctoral work of A. Ramseyer was funded by a grant from the *Région Alsace* and the *Animal Physiology and Livestock Systems Division* of INRA. The study also benefited from a financial support by the *Groupement de Recherche d'Ethologie* (GDR 2822).

References

- Alexander 1974. The evolution of social behavior. *Annual Review of Ecology and Systematics* 5, 326-383.
- Altmann J 1974. Observational study of behaviour: sampling methods. *Behaviour* 49, 227-265.
- Appleby MC 1980. Social rank and food access in red deer stags. *Behaviour* 74, 294-309.
- Appleby MC 1983. The probability of linearity in hierarchies. *Animal Behaviour* 31, 600-608.
- Arnold GW 1977. An analysis of spatial leadership in a small field in a small flock of sheep. *Applied Animal Ethology* 3, 263-270.
- Arnold GW and Dudzinski ML 1978. *Ethology of free-ranging domestic animals*. Elsevier, Amsterdam.

- Bailey DW, Dumont B and WallisDeVries MF 1998. Utilization of heterogeneous grasslands by domestic herbivores: Theory to management. *Annales de Zootechnie* 47, 321-333.
- Boissy A and Dumont B 2002. Interactions between social and feeding motivations on the grazing behaviour of herbivores: sheep more easily split into subgroups with familiar peers. *Applied Animal Behaviour Science* 79, 233-245.
- Bouissou MF and Andrieu S 1977. Etablissement des relations préférentielles chez les bovins domestiques. *Behaviour* 114, 148-157.
- Bouissou MF, Boissy A, Le Neindre P and Veissier I 2001. The social behaviour of cattle. In *Social behaviour in farm animals* (ed. HW Gonyou and LJ Keeling), pp. 113-146. CAB International, Wallingford, UK.
- Christman MC and Lewis D 2005. Spatial distribution of dominant animals within a group: comparison of four statistical tests of location. *Animal Behaviour* 70, 73-82.
- Conradt L and Roper TJ 2005. Consensus decision making in animals. *Trends in Ecology and Evolution* 20, 449-456.
- Côté SD and Festa-Bianchet M 2001. Offspring sex ratio in relation to maternal age and social rank in mountain goats (*Oreamnos americanus*). *Behavioural Ecology and Sociobiology* 49, 260-265.
- Couzin ID and Krause J 2003. Self-organization and collective behavior in vertebrates. *Advances in the Study of Behavior* 32, 1-75.
- Danchin E, Giraldeau LA and Cézilly F 2007. *Behavioral Ecology*. Oxford University Press, Oxford, UK.
- de Schutter G 1997. Collective intelligence among unrelated: how to share collective benefits or what do gulls do at night? In *Auto-organisation et comportement* (ed. G. Theraulaz and F Spitz), pp. 157-168. Hermès, Paris.
- de Vries H 1995. A improved test of linearity in dominance hierarchies containing unknown or tied relationships. *Animal Behaviour* 50, 1375-1389.
- de Vries H, Netto WJ and Hanegraaf PLH 1993. Matman: a program for the analysis of sociometric matrices and behavioural transition matrices. *Behaviour* 125, 157-175.
- Dumont B and Boissy A 2000. Grazing behaviour of sheep in a situation of conflict between feeding and social motivations. *Behavioral Processes* 49, 131-138.

- Dumont B, Boissy A, Achard C, Sibbald AM and Erhard HW 2005. Consistency of animal order in spontaneous group movements allows the measurement of leadership in a group of grazing heifers. *Applied Animal Behaviour Science* 95, 55-66.
- Dumont B, Garel JP, Ginane C, Decuq F, Farruggia A, Pradel P, Rigolot C and Petit M 2007. Effect of cattle grazing a species-rich mountain pasture under different stocking rates on the dynamics of diet selection and sward structure. *Animal* 1, 1042-1052.
- Erhard HW, Fabrega E, Stanworth G, Elston DA 2004. Assessing dominance in sheep in a competitive situation: level of motivation and test duration. *Applied Animal Behaviour Science* 85, 277-292.
- Fernández-Juricic E and Kacelnik A 2004. Information transfer and gain in flocks: the effects of quality and quantity of social information at different neighbour distances. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 55, 502-511.
- Fisher A and Matthews L 2001. The social behaviour of sheep. In *Social behaviour in farm animals* (ed. LJ Keeling and HW Gonyou), pp. 211-245. CAB International, Wallingford, UK.
- Fischhoff IR, Sundaesan SR, Cordingley J, Larkin HM, Sellier MJ and Rubenstein DI 2007. Social relationships and reproductive state influence leadership roles in movements of plains zebra, *Equus burchellii*. *Animal Behaviour* 73, 825-831.
- Focardi S and Pecchioli E 2005. Social cohesion and foraging decrease with group size in fallow deer (*Dama dama*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 59, 84-91.
- Forkman B, Boissy A, Meunier-Salaün MC, Canali E and Jones RB 2007. A critical review of fear tests used in cattle, pigs, sheep, poultry and horses. *Physiology & Behaviour* 92, 340-374.
- Galef BG Jr and White DJ 1997. Socially acquired information reduces Norway rats' latencies to find food. *Animal Behaviour* 54, 705-714.
- Greiveldinger L, Veissier I and Boissy A 2007. Emotional experience in sheep: predictability of a sudden event lowers subsequent emotional responses. *Physiology & Behaviour* 92, 675-683.
- Gueron S, Levin SA and Rubenstein DI 1996. The dynamics of herds: from individuals to aggregations. *Journal of Theoretical Biology* 182, 85-98.
- Hafez ESE and Bouissou MF 1975. The behaviour of cattle. In *The Behaviour of Domestic Animals* (ed. ESE Hafez), pp. 203-245. Bailliere Tindall, London, UK.

- Hall CL and Fedigan LM 1997. Spatial benefits afforded by high rank in white-faced capuchins. *Animal Behaviour* 53, 1069-1082.
- Hemelrijk CK 1990a. A matrix partial correlation test used in investigations of reciprocity and other social interaction patterns at group level. *Journal of Theoretical Biology* 143, 405-420.
- Hemelrijk CK 1990b. Models of, and tests for, reciprocity, unidirectionality and other social interaction patterns at a group level. *Animal Behaviour* 39, 1013-1029.
- Hewitson L, Gordon IJ and Dumont B 2007. Social context affects patch-leaving decisions of sheep in a variable environments. *Animal Behaviour* 74, 239-246.
- Howery LD, Provenza FD, Banner RE and Scott CB 1998. Social and environmental factors influence cattle distribution on rangeland. *Applied Animal Behaviour Science* 55, 231-244.
- Huth A and Wissel C 1992. The simulation of the movement of fish schools. *Journal of Theoretical Biology* 156, 365-385.
- Inada Y 2001. Steering mechanism of fish schools. *Complexity International* 8, 1-9.
- Janson CH 1990. Social correlates of individual spatial choice in foraging groups of brown capuchin monkeys, *Cebus apella*. *Animal Behaviour* 40, 910-921.
- Kilgour R, Pearson AJ and de Langen H 1975. Sheep dispersal patterns on hill country: techniques for study and analysis. *Proceedings of the New Zealand Society of Animal Production* 35, 191-197.
- Kummer H 1968. *Social Organization of Hamadryas Baboons*. Karger, Basel.
- Lazo A 1992. Facteurs déterminants du comportement grégaire de bovins retournés à l'état sauvage. *Revue d'Ecologie (Terre et Vie)* 47, 51-66.
- McHugh T 1958. Social behavior of the American buffalo (*Bison bison bison*). *Zoologica* 43, 1-40.
- Meese GB and Ewbank R 1973. Exploratory behaviour and leadership in the domesticated pig. *British Veterinary Journal* 129, 251-259.
- Öst M, Jaatinen K and Steele B 2007. Aggressive females seize central positions and show increased vigilance in brood-rearing coalitions of eiders. *Animal Behaviour* 73, 239-247.
- Penning PD, Parsons AJ, Newman JA, Orr RJ and Harvey A 1993. The effects of group size on grazing time in sheep. *Applied Animal Behaviour Science* 37, 101-109.

- Price EO 1984. Behavioral aspects of animal domestication. *Quarterly Review of Biology* 59, 1-32.
- Ramseyer A, Petit O and Thierry B 2009a. Decision-making in group departure of female domestic geese. *Behaviour*, 146, 351-371.
- Ramseyer A, Petit O and Thierry B 2009b. Patterns of group movements in juvenile domestic geese. *Journal of Ethology*, in press DOI 10.1007/s10164-008-0128-6.
- Ramseyer A, Boissy A, Dumont B and Thierry B 2009c. decision-making in group departures of sheep is a continuous process. *Animal Behaviour*, in press DOI 10.1016/j.anbehav.2009.03.017.
- Ramseyer A, Boissy A, Thierry B and Dumont B 2009d. Individual and social determinants of spontaneous group movements in cattle and sheep. *Animal*, in press DOI 10.1017/S1751731109004790.
- Ramseyer A, Thierry B, Boissy A and Dumont B 2009e. Decision-making processes in group departures of cattle. *Ethology*, in press.
- Reinhardt V 1983. Movement orders and leadership in a semi-wild cattle herd. *Behaviour* 83, 251-264.
- Reinhardt V and Reinhardt A 1981. Cohesive relationships in a cattle herd (*Bos indicus*). *Behaviour* 77, 121-151.
- Ruckstuhl KE 1998. Foraging behaviour and sexual segregation in bighorn sheep. *Animal Behaviour* 56, 99-106.
- Scott CB, Provenza FD and Banner RE 1995. Dietary habits and social interactions affect choice of feeding location by sheep. *Applied Animal Behaviour Science* 45, 225-237.
- Sibbald AM, Elston DA, Smith DJF and Erhard HW 2005. A method for assessing the relative sociability of individuals within groups: an example with grazing sheep. *Applied Animal Behaviour Science* 91, 57-73.
- Sibbald AM, Erhard HW, Hooper RJ, Dumont B and Boissy A 2006. A test for measuring individual variation in how far grazing animals will move away from a social group to feed. *Applied Animal Behaviour Science* 98, 89-99.
- Stahl J, Tolsma PH, Loonen MJJE and Drent RH 2001. Subordinates explore but dominants profit: resource competition in high Arctic barnacle goose flock. *Animal Behaviour* 61, 257-264.

Thouless CR 1990. Feeding competition between grazing red deer hinds. *Animal Behaviour* 40, 105-111.

CHAPITRE VI

DISCUSSION GENERALE



L'étude des mouvements de groupe chez les oies, ovins et bovins a permis de mettre en évidence l'influence de différents facteurs dans la structure des déplacements, ainsi que les mécanismes de recrutement collectifs de ces trois espèces domestiques.

La structure des déplacements

Chaque espèce animale étudiée n'étant représentée que par un seul groupe, on doit rester prudent lorsqu'il s'agit d'attribuer les variations observées à d'éventuelles différences interspécifiques. En revanche, lorsque l'on rencontre des similitudes dans les trois groupes, il est permis de penser que l'on rencontre là quelques aspects fondamentaux du phénomène de déplacements collectifs chez des espèces formant des associations fondées sur les relations sociales entre individus.

La forte grégarité qui définit la plupart des animaux utilisés en élevage, s'observe dans l'organisation des activités fondamentales. Notamment, après une période de repos impliquant l'ensemble des membres du groupe, les animaux tendent à se déplacer en groupe pour aller se nourrir et / ou s'abreuver. Une coordination de leurs activités est nécessaire pour maintenir la cohésion du groupe. L'analyse des positions des individus au départ et pendant un déplacement ainsi que plusieurs paramètres individuels et sociaux permettent de discerner des structures relativement stables dans les groupes en mouvement.

Dans chacune des trois espèces animales étudiées, la plupart des déplacements implique soit très peu d'individus soit au contraire la totalité du groupe. Cela signifie que les animaux se déplacent peu en sous-groupes. Si les ordres de déplacement sont stables, les positions des individus ne sont pas strictement identiques d'un déplacement à l'autre. De même au moment du départ, bien qu'une majorité de déplacements soit initiée par deux ou trois individus, chaque animal a été au moins une fois à l'origine du départ durant nos observations. Il est intéressant de noter cependant que seuls quelques individus sont suivis par l'ensemble de leurs congénères lorsqu'ils prennent l'initiative d'un départ. Les individus les plus souvent initiateurs d'un déplacement sont également ceux qui sont à l'origine du plus grand nombre de déplacements de groupe. D'une manière générale on

remarque que les premiers individus à partir ne se retrouvent pas forcément en tête du groupe au cours du déplacement.

Dans les trois espèces, les ordres de déplacement sont restés relativement stables. Les individus occupent donc des positions préférentielles. Les données de la littérature concernant les ordres de déplacement ne concernent que les mammifères. Certains auteurs rapportent une régularité de l'ordre de déplacement des animaux lors de déplacements entre sites d'alimentation (zébus : Reinhardt, 1983 ; génisses : Dumont *et al.*, 2005), alors que des changements fréquents en tête de groupe sont observés chez le buffle africain (Prins, 1996). Toutefois, la plupart des auteurs ont concentré leurs observations sur les positions situées à l'avant du groupe en mouvement. Certaines catégories d'individus occupent régulièrement les positions de tête pendant le déplacement (Schaller, 1963 ; Rhine & Westlund, 1981 ; Boinski, 2000 ; Holekamp *et al.*, 2000). D'autres auteurs ont étudié les mouvements durant les phases de pâturage et ont mis en évidence des changements fréquents dans les positions à l'avant du groupe (*Bison bison* : McHugh, 1958 ; *Sus scrofa* : Meese & Ewbank, 1973).

Le terme 'leader' peut faire référence à l'individu qui occupe la position de tête au départ ou pendant le déplacement. Alors que l'individu qui se trouve en tête du groupe est généralement appelé 'leader', un individu peut déterminer la direction du déplacement en 'poussant' ses congénères ('pushing' ou 'herding'), c'est-à-dire en les forçant à se déplacer dans une certaine direction depuis l'arrière du groupe (Kummer, 1968 ; Leyhausen, 1971 ; Waring, 1983). On ne peut donc pas déduire de rôle éventuel d'un individu dans la conduite du groupe d'après sa seule position spatiale dans le déplacement. Il est nécessaire d'explorer la pertinence d'autres caractéristiques individuelles et sociales pour tenter de comprendre les processus impliqués dans les déplacements collectifs.

Des observations ont été réalisées sur les groupes étudiés dans cette thèse pour tenter de relier les relations sociales de dominance/subordination et les relations d'affinités avec l'ordre des animaux au cours des déplacements collectifs. Dans chacun des trois groupes étudiés, les relations de dominance n'ont pas influencé de manière significative la structure des ordres de déplacement. Différents auteurs sont arrivés à différentes conclusions chez différentes espèces en ce qui concerne l'effet des relations de dominance sur l'ordre de déplacement. Aucune relation n'apparaît entre le statut de dominance et les positions des

individus au cours de déplacements spontanés chez le mouton (Dove *et al.*, 1974) et le zébu (Reinhardt, 1983), alors que la hiérarchie sociale semble jouer un rôle lors des déplacements forcés chez les herbivores domestiques (Beilharz & Mylrea, 1963 ; Syme, 1981). De même, les mâles dominants d'un groupe de babouins (*Papio cynocephalus*) occupent plus fréquemment les positions de tête pendant les phases de déplacement collectif (Rhine & Westlund, 1981).

Lorsqu'ils exploitent leur environnement, les animaux utilisent parfois des comportements agonistiques pour s'approprier une ressource alimentaire. Certains auteurs ont ainsi étudié l'influence des relations de dominance sur la dynamique d'exploitation de l'environnement. Chez le cerf (*Cervus elaphus*), les animaux dominants monopolisent les ressources préférées lorsqu'elles sont agrégées en parcelles de taille réduite (Appleby, 1980). Stahl *et al.* (2001) rapportent que les relations de dominance chez les oies bernaches (*Branta leucopsis*) affectent les processus liés à la découverte et l'exploitation des ressources ; les oiseaux dominants occupent prioritairement les positions centrales du groupe alors que les subordonnés restent en périphérie du groupe. Ainsi, ces derniers sont-ils souvent les premiers à découvrir de nouvelles ressources dont ils sont ensuite chassés par les dominants. Des effets similaires ont été rapportés chez plusieurs espèces (*Cebus apella* : Janson, 1990 ; *Macaca fuscata* : Nakagawa, 1990 ; *Dama dama* : Focardi & Pecchioli, 2005 ; *Ovis aries* : Hewitson *et al.*, 2007). Cependant, dans le contexte des mouvements de pâturage étudiés dans cette thèse, aucun comportement coercitif n'a été observé.

Contrairement aux relations de dominance/subordination, les relations d'affinité structurent les déplacements tant chez les oies que chez les ovins ou les bovins. Les animaux se déplacent en fonction de leurs relations préférentielles, c'est-à-dire que les individus qui ont de fortes affinités se retrouvent à proximité les uns des autres dans les déplacements, formant ainsi des sous-groupes à l'intérieur du groupe. De même, lorsque les animaux pâturent, les relations d'affinité peuvent influencer la structure sociale des sous-groupes : les individus ayant des relations préférentielles se retrouvent généralement à proximité les uns des autres (ovins : Scott, 1945 ; Ruckstuhl, 1998 ; Fisher & Matthews, 2001 ; Boissy & Dumont, 2002 ; bovins : Sinclair, 1974 ; Hafez & Bouissou, 1975 ; Reinhardt & Reinhardt, 1981 ; Lazo, 1992 ; Howery *et al.*, 1998).

D'après la littérature, les individus qui ont des relations préférentielles occupent des positions spatialement proches au cours de diverses activités (Estes, 1974 ; Poole & Moss, 1989 ; Boissy & Dumont, 2002 ; Nituch *et al.*, 2008). Mais seules quelques études montrent que les animaux ayant des relations préférentielles occupent des positions spatialement proches pendant les déplacements de groupe (mouton : Scott, 1945 ; chevaux : Wells & von Goldschmidt-Rothschild, 1979). Chez les bernaches et les cygnes sauvages, les membres d'une même famille s'envolent généralement ensemble (Raveling, 1969 ; Black, 1988) mais leurs positions pendant le vol restent hypothétiques.

Une partie du travail réalisé dans cette thèse a porté sur la mesure des traits de tempérament individuels pour tenter de rendre compte de la position des animaux dans les mouvements de groupe. Il s'agit de traits sociaux et émotionnels. Au moment du départ chez les oies, la fréquence avec laquelle un individu démarre en premier est liée à l'indice d'association : plus un individu est entouré par un grand nombre de voisines lorsqu'il est au repos, plus il a tendance à partir en premier. La motivation à partir en premier pourrait être liée au nombre de partenaires préférentiels qui sont présents à proximité d'une oie lors du départ et susceptibles de favoriser la décision. Chez les zébus, Reinhardt et Reinhardt (1981) ont remarqué également que la femelle ayant le plus grand nombre de partenaires au pâturage – mesurés via les distances interindividuelles – se trouvait plus fréquemment à l'origine des déplacements collectifs. Cependant, les observations réalisées sur les bovins aboutissent à des résultats opposés : les génisses qui démarrent le plus souvent en premier à partir d'une position de repos, sont généralement celles qui ont le moins de partenaires préférentiels. Les individus les moins sociables, c'est-à-dire ceux dont les interactions affiliatives n'impliquent qu'un nombre réduit de partenaires, seraient ainsi plus enclins à s'éloigner de leur congénères. Ce résultat conforte les conclusions de deux études antérieures sur les ovins. Arnold (1977) a observé que l'initiative du mouvement dans un petit groupe de moutons au pâturage était généralement le fait des individus les plus socialement indépendants. Plus récemment, Sibbald et collaborateurs (2006) ont observé que, pour satisfaire leurs préférences alimentaires, les moutons le moins souvent comptés en tant que plus proche voisin d'un autre – et donc avec un faible indice de sociabilité – prenaient plus souvent l'initiative de s'éloigner de leurs partenaires.

De plus, il apparaît que les agnelles avec un indice d'indépendance spatiale élevé initient plus fréquemment les déplacements et sont plus souvent suivies de l'ensemble du groupe, et ceci aussi bien lors des départs à partir d'une position de repos, que lors des petits déplacements durant une phase de pâturage. Chez les génisses, ce sont les individus caractérisés soit par un faible indice de cohésion, soit par un faible indice d'anxiété qui sont à l'origine de chacun des deux types de déplacement. Au pâturage, les animaux sont en activité et la différence entre leur état de vigilance pourrait être plus marquée qu'en période de repos ; ceci peut expliquer l'influence de l'indice d'anxiété dans les départs qui ont lieu durant une période de pâturage.

Prendre l'initiative d'un départ nécessite en effet une certaine indépendance vis-à-vis de l'activité et de la position des partenaires sociaux. L'animal qui s'éloigne du groupe ne doit pas craindre l'isolement social, ce qui explique que ce soit le fait des individus les plus assurés ('bold'). Alors que les oies qui ont un indice d'association élevé partent plus fréquemment en premier, les ovins et les bovins qui occupent cette position de départ sont caractérisés par une forte indépendance sociale ou spatiale. Le fait d'avoir moins de partenaires préférentiels n'empêche pas ces individus d'être plus souvent suivis par l'ensemble de leurs congénères. Chez les bovins, il se pourrait que la force de l'association qui unit deux individus soit un facteur de recrutement plus important que le nombre de partenaires préférentiels en tant que tel.

Une fois que le groupe a démarré, l'ordre des individus dans le déplacement a pu être modifié et d'autres traits de tempérament sont susceptibles d'influencer cette structure du groupe en mouvement. Les observations montrent que les positions de tête sont occupées par des individus particuliers. Les oies les plus réactives prennent la tête du déplacement, ce qui peut s'expliquer par une réponse rapide de ces individus au démarrage de leurs congénères. Chez les ovins, les individus avec les plus forts indices de cohésion sociale occupent plus souvent les positions de tête. Ces animaux, qui sont plus souvent observés comme le plus proche voisin d'un congénère, pourraient être suivis plus facilement par les autres membres du groupe. Les traits caractérisant la dépendance sociale des bovins (cohésion, indépendance spatiale) ainsi que les indices émotionnels (réactivité, assurance, anxiété) ne sont pas significativement corrélés avec la position des individus pendant le déplacement. Globalement, ce sont les indices sociaux qui expliquent majoritairement la structure des ordres de déplacement.

Les traits de tempérament liés à la dépendance sociale, comparés aux indices émotionnels, expliquent en grande partie la structure des ordres de déplacement. L'influence des traits individuels et des facteurs sociaux pourrait néanmoins varier avec les perturbations environnementales. En pleine nature, les animaux sont soumis à la pression de prédation ; les traits de tempérament émotionnels pourraient alors avoir une plus grande influence que les facteurs sociaux dans les processus de décision individuels et collectifs (Boissy & Le Neindre, 1997 ; Réale & Festa-Bianchet, 2003).

Les processus de recrutement

Chez les oies, les ovins et les bovins, les résultats obtenus au travers de cette thèse montrent qu'il est possible de prédire la direction et le moment du départ d'un groupe à partir de l'état du groupe avant départ. Le déplacement est précédé d'une phase au cours de laquelle le niveau d'agitation du groupe s'accroît et on peut y reconnaître une phase de préparation au départ (Lorenz, 1989 ; Black, 1988).

A l'approche du départ, les oies réalisent de plus en plus de comportements expressifs tels les battements d'ailes et les vocalisations, ce qui indique une augmentation de leur motivation à partir. Raveling (1969) a obtenu des résultats similaires concernant les mouvements de tête et les vocalisations chez les oies bernaches (*Branta canadensis*), tandis que Black (1988) a rapporté une augmentation du nombre de mouvements de tête et de battements d'ailes chez les cygnes (*Cygnus* sp.). Chez les moutons et les génisses, le nombre de mouvements de tête et la durée de la posture debout immobile dans la direction du déplacement s'élèvent à l'approche du départ. De même, la durée moyenne des petits déplacements – moins de six pas – réalisés par les agnelles dans la direction du déplacement augmente au cours de la phase précédant un départ. Les animaux pourraient indiquer la direction qu'ils préfèrent en orientant leur corps dans cette direction. Les mouvements de tête vers l'arrière pourraient servir à vérifier l'adhésion des autres membres du groupe et/ou à les recruter. L'augmentation de la fréquence des comportements expressifs indique que les animaux deviennent de plus en plus actifs à l'approche d'un départ. Une telle variation de la fréquence des activités avant départ a été

remarquée chez les primates et les carnivores sociaux quoique rarement quantifiée (Stewart & Harcourt, 1994 ; Boinski & Garber, 2000 ; Holekamp *et al.*, 2000). Elle correspondrait à un processus de synchronisation des membres du groupe (voir Lorenz, 1989).

Un ensemble de facteurs incluant le nombre d'individus en activité, les comportements et la distribution spatiale des membres du groupe permet de prédire l'ampleur du déplacement qui va suivre (Tableau 4). L'importance de ces différents éléments dans le processus de recrutement a été analysée au cours de la phase de préparation au départ, au moment du départ et pendant plusieurs secondes après le départ. J'ai considéré un recrutement comme d'autant plus efficace que le nombre de participants au déplacement était élevé.

Quelle que soit l'espèce étudiée, le nombre d'individus recrutés dans le déplacement augmente avec le nombre d'individus en activité avant départ (Tableau 4). Chez les oies, il est intéressant de noter que ce résultat est valable lorsque le groupe est au repos pendant la période précédant le départ. Cependant, lorsque le groupe est en activité le nombre d'individus recrutés est d'autant plus important que l'état d'agitation du groupe est faible, c'est-à-dire que le nombre de comportements réalisés avant le départ (incluant les battements d'ailes et les petits déplacements de moins de trois pas) est faible. Ceci suggère que les animaux ralentiraient ou stopperaient leur activité avant de prendre la décision de se déplacer. On peut penser que les animaux limitent ainsi l'occurrence des comportements qui pourraient 'parasiter' la coordination du groupe. Au moment du départ, l'état d'agitation du groupe influence encore le processus de recrutement chez les oies et les ovins, mais pas chez les bovins. Il se pourrait que le nombre de génisses en activité soit relativement grand au moment du départ, ce qui implique que la variation de cette variable ne soit pas suffisante pour avoir un effet sur le recrutement.

Lorsque le nombre de comportements expressifs augmente avant le départ, le nombre d'individus engagés dans le déplacement augmente tant chez les oies que chez les ovins. Chez les oies, ce sont les vocalisations, les petits déplacements et les battements d'ailes qui prédisent le nombre d'individus recrutés, tandis que chez les moutons, ce sont les mouvements de tête et les petits déplacements réalisés avant départ. Chez les bovins, les mouvements de tête et la durée des petits déplacements n'ont pas d'effet significatif sur le processus de recrutement, indiquant que ces comportements expressifs réalisés avant

départ ne sont pas le principal facteur expliquant le recrutement. Le fait que ce soit différents comportements qui contribuent aux déplacements collectifs peut résulter de différences dans les répertoires comportementaux de ces espèces. Il est possible que ces comportements agissent comme des signaux de communication, qui induisent une réponse comportementale des congénères ; ces derniers adhèrent au mouvement et suivent les premiers individus du groupe qui se déplacent. Cependant ces comportements pourraient également être interprétés comme des indices car nous n'avons pas de certitude sur la manière dont ils sont perçus par les individus. Il est intéressant de noter qu'au cours de la période d'observation analysée, les moutons n'ont émis ni vocalisation ni aucun autre signal expressif.

La distribution spatiale du groupe au cours de la phase de préparation, en l'occurrence l'orientation et la dispersion des individus, a un effet systématique sur le processus de recrutement. Dans les trois groupes étudiés, le nombre d'individus orientés dans la direction du déplacement, avant le départ et au moment du départ, est positivement corrélé au nombre de participants au déplacement. L'orientation des individus pourrait être interprétée comme un indice sur lequel les animaux se basent pour prendre la décision de se déplacer dans la direction indiquée. Alors qu'il est possible de prédire la direction d'un déplacement deux minutes avant le départ chez les oies, les résultats indiquent que dès 30 minutes avant le départ on pourrait chez les ovins et les bovins connaître la direction que va prendre le groupe au cours du mouvement qui suit. Ces observations suggèrent que le déplacement du groupe résulte d'un recrutement passif basé sur l'orientation des individus avant départ.

La dispersion des individus influence le processus de recrutement dans les trois espèces étudiées. Plus le groupe est rassemblé avant le départ, c'est-à-dire plus les distances interindividuelles sont faibles, plus le recrutement est efficace en ce sens que le nombre d'individus recrutés est élevé. Cependant, ce n'est que chez les oies et les ovins que la dispersion du groupe au moment du départ influence le succès de recrutement. Il est probable que ces animaux étant particulièrement grégaires, les proximités entre les individus restent faibles jusqu'au moment du départ. Dans les colonies de mouettes à tête noire (*Larus ridibundus*) au repos, de Shutter (1997) a établi que le nombre d'individus engagés dans l'envol est d'autant plus élevé que les distances entre les individus sont initialement faibles. Ce n'est pas le cas chez les bovins, probablement parce que les

Tableau 4 : Tableau récapitulatif des facteurs prédictifs du succès de recrutement chez les trois espèces étudiées.

Variables	Oies grises	Agnelles	Génisses
Nombre d'individus en activité	+	+	+
Distribution spatiale du groupe	Orientation, Dispersion	Orientation, Dispersion	Orientation, Dispersion
Alléominétisme	+	+	+
Premier parti	Tous les individus	17 sur 19	Tous les individus
Individus capables de recruter l'ensemble du groupe	55 %	58 %	60 %
Déplacements de groupe initiés par les 3 individus qui partent le plus souvent en premier	50 %	55 %	64 %
Nombre de tentatives de départ	Une seule	Plusieurs	Plusieurs
Effet du premier parti	Comportements locomoteurs et expressifs, Position périphérique, Nombre de voisins	Comportements locomoteurs et expressifs, Position périphérique, Nombre de voisins	Comportements locomoteurs, Nombre de voisins
Caractéristiques des suiveurs	Voisines, Partenaires préférentiels	Voisines, Partenaires préférentiels	Partenaires préférentiels
Effet des suiveurs	Comportements locomoteurs et expressifs, Nombre de voisins	Comportements locomoteurs et expressifs, Nombre de voisins	Comportements locomoteurs, Position périphérique
Effet des relations d'affinité	+	+	+
Effet des relations de dominance	-	-	-
Qui exprime des comportements expressifs ?	Premier individu parti, Sui veurs	Sui veurs	-
Comportements coercitifs	-	+	+
Déplacements de groupe	10 %	36 %	39 %
Durée du recrutement de l'ensemble du groupe (3/4 des déplacements)	2 min	15 min	25 min

individus ont déjà accompli de petits déplacements et ont commencé à s'éloigner les uns des autres durant la phase de préparation, provoquant la dispersion du groupe.

Au pâturage, les agnelles forment plus souvent un amas unique, tandis que les génisses forment généralement des sous-groupes et pâturent sous la forme d'amas multiples. Les formations de front où les animaux sont alignés les uns à côté des autres sont rares. En effet, lorsqu'ils pâturent de front, les individus exposent une plus grande surface aux prédateurs, ce qui suggère que les herbivores domestiques peuvent encore exprimer des comportements ancestraux vis-à-vis du risque de prédation (Price, 1984 ; Penning *et al.*, 1993 ; Dumont & Boissy, 2000). Pâture en amas unique reflèterait une plus grande grégarité des ovins comparés aux bovins. Les bovins, en pâturent en sous-groupes, diminueraient quant à eux les effets directs de la compétition alimentaire entre individus (Thouless, 1990), ce qui est cohérent avec une organisation hiérarchique plus marquée chez les bovins permettant de canaliser l'agressivité latente en situation de conflit (Bouissou *et al.*, 2001 ; Fisher & Matthews, 2001). Ainsi, les bases des phénomènes de fusion/scission de groupe pourraient-elles résulter en priorité des fonctions adaptatives de la vie en groupe qui peuvent différer selon l'espèce considérée : la protection vis-à-vis des prédateurs pour les ovins plus exposés de par leur taille, le coût relatif occasionné par la compétition alimentaire pour les bovins.

Des processus simples d'inertie et de dispersion des individus influencent le processus de recrutement d'une manière différente selon l'espèce. La proximité entre les membres d'un groupe pourrait favoriser la transmission de l'information et la perception des indices comportementaux préalables au départ (Ward & Zahavi, 1973; Galef & White, 1997 ; Inada, 2001 ; Fernández-Juricic & Kacelnik, 2004). Il en résulterait une meilleure coordination des individus. Alors que le recrutement est plus efficace quand les ovins sont rassemblés et pâturent en un amas unique, le nombre d'individus recrutés ne dépend pas du nombre de sous-groupes chez les bovins. Chez ces derniers, la distribution spatiale n'est donc pas le facteur majeur qui influence le processus de décision.

Dans les trois espèces étudiées, chaque individu peut être à l'origine d'un déplacement, mais seuls certains individus sont suivis par l'ensemble du groupe (Tableau 4). Les individus qui démarrent en premier et sont plus souvent suivis par l'ensemble de

leurs congénères, ne conservent pas pour autant la tête du groupe au cours du déplacement qui s'ensuit.

Le premier individu qui part a une influence sur le processus de décision dans les trois espèces. Ses comportements ainsi que sa position au sein du groupe permettent de prédire le nombre de congénères qui vont être recrutés. Lorsque le premier individu démarre, il se déplace et accomplit divers comportements expressifs, qui diffèrent entre les espèces et au sein d'une même espèce en fonction de l'état initial des animaux. Ainsi, chez les oies, le premier animal qui se déplace peut soit approcher du centre du groupe, soit s'en éloigner. Au repos, le fait de démarrer en direction du centre du groupe pourrait déranger les congénères et ainsi favoriser l'adhésion de ces derniers au mouvement. Quand le groupe est déjà en activité, le fait de démarrer en changeant d'orientation – donc en tournant – pourrait apporter des indices visibles sur la motivation du premier parti, alors que les animaux fourragent ou se toilettent. Chez les ovins, cependant, le premier parti est plus efficace dans le recrutement lorsqu'il démarre en s'éloignant du centre du groupe, quel que soit le contexte. S'éloigner du groupe requiert un certain degré d'indépendance spatiale. Le premier parti doit en outre avoir la motivation de quitter la protection du groupe, ce qui peut expliquer le rôle majeur de l'indépendance sociale dans la détermination de la fréquence avec laquelle les ovins initient les déplacements. Chez les bovins au pâturage, à l'inverse, le premier qui démarre recrute plus de congénères en s'approchant d'un autre sous-groupe. Ce comportement a pour résultat d'amener au rassemblement des individus. Après le départ, les comportements expressifs du premier parti (e.g., vocalisations, mouvements de tête, redémarrages, pauses dans la direction du déplacement, nombre de pas) permettent de prédire le nombre d'individus qui vont être recrutés dans le déplacement. Là encore, il semble que ces comportements apportent des indices quant à la motivation de l'animal à s'engager dans un déplacement.

L'efficacité du recrutement peut également être liée à la position spatiale du premier individu parti. Chez les oies et les ovins, un individu qui démarre depuis la périphérie du groupe aura plus de chance d'être suivi. Un lien entre l'efficacité du recrutement et une position périphérique du premier parti avait déjà été rapporté chez plusieurs espèces d'oiseaux et de mammifères (Kummer, 1968 ; Boinski & Garber, 2000 ; Bourjade *et al.*, 2009). Le modèle de Dyer *et al.* (2009) montre que dans un groupe d'être humains, les premiers à partir se trouvent en périphérie et sont alors plus efficaces pour recruter les

autres membres du groupe. Cependant, il existe des contre-exemples pour lesquels les individus démarrant depuis le centre du groupe sont plus souvent suivis par l'ensemble de leurs congénères (capucins moines : Leca *et al.*, 2003). Les modèles d'Aubé et Shield (2004) et de Dyer et collaborateurs (2009) portant sur l'humain montrent que les positions spatiales des premiers individus à démarrer ont un effet sur les processus de décision collective. Contrairement à ce qui est relevé chez les oies et les ovins, aucun effet significatif des paramètres de distribution spatiale (orientation et position) du premier parti sur le processus de recrutement n'a pu être mis en évidence chez les bovins. Dans ce groupe, d'autres facteurs que les comportements expressifs et la distribution spatiale des animaux ont influencé le processus décisionnel, comme les comportements locomoteurs et le nombre de voisins.

Le premier individu qui se déplace recrute un plus grand nombre de congénères lorsqu'il a un grand nombre de congénères dans son voisinage immédiat au moment du départ. Ce résultat est vrai pour chacune des trois espèces étudiées. Cela indique l'intervention probable d'un processus allélomimétique en ce sens que les animaux imiteraient le comportement de leur voisin. Dans les groupes d'oies grises et d'agnelles, on constate que les voisins et les partenaires préférentiels du premier parti sont généralement parmi les trois premiers individus à suivre. En d'autres termes, les proximités entre les membres du groupe et les relations d'affinité interviennent dans le processus de recrutement. Des résultats similaires sont rapportés chez les bernaches et les cygnes sauvages, où les membres d'une même famille (constituées d'un couples et des jeunes de l'année) se trouvent à proximité les uns des autres et s'envolent ensemble (Raveling, 1969 ; Black, 1988). Boissy et Dumont (2002) ont également montré que les moutons se séparent plus volontiers du troupeau pour aller pâturer en sous-groupes lorsqu'ils sont accompagnés de partenaires familiers. Scott et collaborateurs (1995) ont montré que l'attraction relative des partenaires sociaux et des sites préférés d'alimentations dépendent non seulement des liens qui existent au sein d'un groupe d'ovins, mais aussi de leur connaissance de l'environnement dans lequel ils évoluent.

Quant aux bovins, les suiveurs de l'individu qui part le premier ne sont pas nécessairement ses voisins. En fait, la première génisse qui démarre est suivie par ses partenaires préférentiels, qui peuvent être situés à l'opposé du groupe. Ces résultats diffèrent de ceux relevés sur les deux autres espèces et peuvent être dus au fait que la

première génisse s'est déplacée de quelques pas en s'éloignant de ses partenaires pendant la phase de préparation. Ils indiquent que les relations d'affinité jouent un rôle majeur dans la prise de décision collective chez les bovins.

Les premiers suiveurs sont par définition les second, troisième et quatrième individus qui se déplacent. Le comportement et la position au sein du groupe des second et troisième individus ont également un rôle dans la définition du nombre d'individus engagés dans le déplacement à venir. En revanche, ni les comportements expressifs et locomoteurs, ni la position spatiale du quatrième individu qui démarre n'ont d'effet significatif sur le nombre d'individus recrutés. Après le départ, les comportements expressifs (e.g. mouvements de tête, petits déplacements, vitesse de déplacement) sont également corrélés positivement au nombre d'individus engagés dans le déplacement à venir chez les oies et les ovins. Mais encore une fois chez les bovins, les comportements expressifs réalisés avant et après le départ n'influencent pas de manière significative le processus de recrutement.

Chez les trois espèces, la position des suiveurs dans le groupe affecte également le processus de recrutement. Plus leur nombre de voisins immédiats est grand, plus le nombre de congénères recrutés augmente. Les individus qui adhèrent au mouvement des suiveurs sont principalement leurs voisins et leurs partenaires préférentiels. Les résultats obtenus pour les suiveurs confirment l'implication de processus allélomimétiques et des relations d'affinité dans le recrutement rapportés précédemment.

Le processus de décision apparaît distribué dans les trois espèces puisque plusieurs individus, au travers de leurs comportements et de leur distribution spatiale, sont impliqués dans le recrutement de l'ensemble du groupe. Ces résultats ne signifient pas pour autant que les individus réagissent de manière indépendante les uns des autres. En effet, bien que le premier parti apparaisse comme l'acteur principal du processus de décision, il pourrait encore influencer le recrutement à travers l'effet de ses comportements sur la réaction des individus qui le suivent. Il faut souligner que le fait d'étudier des groupes homogènes, constitués de femelles de même âge, a pu favoriser des processus distribués en ce sens que les individus auraient sensiblement le même poids dans la décision (Conradt & Roper, 2007).

La modélisation des processus de décision considère généralement qu'un consensus repose majoritairement sur des mécanismes d'auto-organisation dans les grands groupes sociaux, et sur la communication directe entre individus dans les petits groupes (Conradt & Roper, 2005). Les résultats issus de cette thèse montrent que les deux types de mécanismes coexistent chez les trois espèces étudiées. De plus, la distribution spatiale du groupe, les comportements expressifs ainsi que les relations sociales entre les individus prédisent l'ampleur du recrutement (Tableau 4). Le processus de décision repose donc à la fois sur des règles simples de type inertie et des règles plus complexes basées sur la communication directe et la reconnaissance individuelle.

On peut prédire l'amplitude du recrutement à partir de l'analyse de la phase de préparation au départ, du moment du départ et de la période suivant le départ. Il en résulte que le processus de décision concernant l'issue d'un déplacement de groupe n'est pas un phénomène instantané mais qu'il s'agit plutôt d'un processus continu. La période d'adhésion au déplacement apparaît plus longue chez les bovins et les ovins que chez les oies, qui ont des périodes d'activité plus courtes. Alors que l'ensemble des membres du groupe est généralement recruté dans les deux minutes suivant le départ chez les oies, le groupe démarre la plupart du temps en 15 minutes chez les ovins et en 25 minutes chez les bovins. La durée du processus de décision n'est donc pas la même d'un groupe à l'autre. Une plus grande durée du processus de décision chez les bovins pourrait résulter d'un phénomène plus complexe, basé sur les relations sociales et des processus de négociation.

La continuité de la décision peut être encore plus marquée au pâturage. En effet, la distribution spatiale des animaux change continuellement au cours de cette activité – amas unique, amas multiples et front. Le pâturage étant un processus dynamique qui repose sur la fusion-scission de sous-groupes, les animaux doivent alors faire des choix et prendre des décisions d'une manière continue.

Le nombre d'individus engagés dans le processus de décision déterminerait en partie la durée du phénomène : plus les individus participant au processus décisionnels sont nombreux, plus la décision prend du temps (Conradt & Roper, 2005). En effet, les animaux doivent communiquer au sujet de leurs propres besoins et motivations, ce qui peut ralentir

le processus de décision. Par ailleurs, on peut s'attendre à ce que des décisions soient prises non seulement au cours des périodes étudiées ici, mais aussi tout au long d'un déplacement. La continuité dans le processus de décision pourrait se retrouver de façon commune chez les espèces vivant en groupe social.

L'effet de l'orientation des animaux sur le processus de recrutement peut être interprété comme une indication d'une direction particulière par les individus. Plusieurs auteurs suggèrent que les individus dans les groupes de mammifères indiqueraient intentionnellement la direction qu'ils préféreraient prendre en s'orientant dans cette direction (buffles : Prins, 1996 ; babouins hamadryas : Kummer, 1968 ; Sigg & Stolba, 1981). Ces mêmes auteurs emploient le terme de 'vote' en précisant que la probabilité qu'un groupe parte dans une direction donnée est proportionnelle au nombre d'individus déjà orientés dans cette direction. Néanmoins, aucune étude n'a encore démontré de façon quantitative l'existence de comportements intentionnels relatifs au signalement de la direction du départ.

Un individu pourrait réaliser certains comportements avec l'objectif de recruter ses congénères. Dans les trois espèces, lorsqu'un individu se déplace sans être suivi, il réalise des pauses plus fréquentes et finit généralement par retourner en direction du centre du groupe. Alors que les oies tentent rarement d'initier un second départ, les ovins peuvent effectuer un second, voire un troisième départ et finalement parvenir au recrutement de l'ensemble du groupe. Ceci suggère que les ovins sont capables de recruter activement leurs congénères sans pour autant permettre d'affirmer qu'il s'agit d'un comportement intentionnel.

L'intentionnalité des recrutements peut également être inférée de l'observation de comportements de type coercitifs. Il est possible qu'un individu déplace un congénère pour l'entraîner dans le déplacement. Tandis qu'aucun comportement coercitif n'a été enregistré chez les oies, j'ai relevé plusieurs occurrences de ce type chez les ovins et les bovins : un individu pousse un congénère qui est parfois entraîné dans le déplacement. L'ensemble de ces observations indique que ces animaux seraient capables de recruter intentionnellement leurs congénères pour effectuer des déplacements. Les seules études rapportant ce type de comportement ont été réalisées chez les chevaux (Feist & McCullough, 1976; Waring, 1983 ; Bourjade *et al.*, 2009).

Conclusion

Les différentes études réalisées au cours de cette thèse montrent que les mécanismes de recrutement diffèrent d'une espèce à l'autre bien que l'on retrouve un nombre important de similitudes. Les résultats ont mis en évidence l'influence de deux mécanismes différents non exclusifs dans le processus de décision : des mécanismes basés sur l'inertie, donc liés à la distribution initiale et à l'orientation du groupe au moment où le déplacement est engagé, et des mécanismes basés sur les relations d'affinité entre les membres du groupe. La position dans le groupe et les comportements du premier individu qui démarre et de ses suiveurs immédiats affectent le processus de décision. Les résultats suggèrent qu'un consensus découle de la synchronisation et de l'ajustement des comportements des individus les uns aux autres, quel que soit le contexte du déplacement. Les comportements et la distribution des individus pourraient avoir un effet causal sur le processus de recrutement.

Les mécanismes de recrutement utilisés par les bovins et les ovins semblent plus complexes que ceux rapportés chez les oies. En effet, les relations préférentielles ont un rôle plus marqué chez les bovins tandis que les mécanismes passifs seraient majoritaires dans le processus de décision chez les oies grises. De plus, l'existence de comportements coercitifs chez les bovins et les ovins amène à la question de l'intentionnalité dans le recrutement. Ce résultat (et ceux rapportés chez le cheval) indique que les ongulés domestiques seraient capables de se recruter intentionnellement via des mécanismes de communication différents et plus complexes que les oies et met en évidence l'importance des relations sociales dans le processus de décision. De nouvelles études sont néanmoins nécessaires pour confirmer cette hypothèse.

Le processus de décision apparaît distribué dans le temps. Des facteurs complexes basés sur la reconnaissance individuelle, comme les relations sociales peuvent ralentir le processus de décision, suggérant alors l'existence d'un processus de négociation. La durée du processus de décision dépendrait du type de mécanismes de communication utilisés et des relations sociales spécifiques de l'espèce. On peut également s'attendre à ce que le processus de décision soit un phénomène continu qui s'étendrait au cours des différentes activités chez les espèces vivant en groupe social.

Alors que beaucoup d'études font le postulat que des processus anonymes sous-tendent la structure des mouvements dans des groupes d'oiseaux et des troupeaux de mammifères, les ordres de déplacement spontanés dans les trois groupes étudiés apparaissent stables. Ce résultat montre que la position des individus n'est pas aléatoire mais repose en majorité sur les relations d'affinité des animaux et également sur des traits individuels comme l'indépendance sociale ; les individus les plus indépendants socialement sont à l'origine de la plupart des déplacements collectifs. Ces facteurs interviennent également dans la dynamique de pâturage, c'est-à-dire dans la structure des déplacements qui ont lieu au cours de cette activité.

Ces études ont été réalisées dans des conditions d'environnement homogènes sur des groupes d'espèces domestiques constitués de femelles de même âge. Il est possible que la composition démographique des groupes et les conditions du milieu influencent le processus de décision. Il est nécessaire de mettre en place des protocoles d'observation sur des groupes d'animaux d'âges différents et unis par des liens de parenté, ainsi que chez d'autres espèces et dans des conditions naturelles, afin d'identifier d'éventuels facteurs de décision qui pourraient être communs aux espèces vivant en groupes sociaux. Ces nouvelles observations nous permettront de confirmer ou d'infirmer les hypothèses élaborées à l'occasion de cette thèse sur l'importance relative des différents types de mécanismes, allélomimétisme et relations sociales, impliqués dans le processus de décision selon les caractéristiques socio-écologiques des espèces.

L'observation de groupes structurés par l'âge et les liens de parenté permettrait d'étudier la fonction du processus de décision, c'est-à-dire de montrer l'existence d'un lien entre les mécanismes de décision et le type d'environnement. On pourrait ainsi analyser la durée du processus de négociation en fonction du type de déplacement à venir ; de récentes études montrent que le processus de décision chez les chevaux serait plus long lorsque le groupe est sur le point de faire un long déplacement avec changement d'environnement. En outre, on pourrait rechercher par quels moyens les animaux transmettent les informations qu'ils possèdent sur la distribution des ressources et si la justesse de leurs décisions concernant l'utilisation de ces ressources dépend du nombre d'individus qui y prennent part.

L'étude de la dynamique d'exploitation du milieu par des animaux de rente peut permettre d'optimiser la gestion de l'élevage. Le fait que l'initiative d'un départ repose sur

certaines traits de tempérament autorise l'hypothèse que des groupes composés d'individus caractérisés par un indice d'exploration élevé, exploiteraient de manière différente un environnement hétérogène par rapport à des groupes composés d'animaux au tempérament moins explorateur. Les éleveurs pourraient alors constituer des groupes dans le but de faire exploiter l'ensemble de leurs parcelles par les animaux, ce qui améliorerait le rendement d'un point de vue végétal et animal. Les résultats présents ouvrent la voie à de multiples recherches, en milieu naturel comme en situation d'élevage, sur la fonction et les mécanismes collectifs de la décision.

REFERENCES



- Abegglen, J.J. 1984.** *On socialization in hamadryas baboon*. Associated University Press, London.
- Alexander, R.D. 1974.** The evolution of social behavior. *Annual Revue of Ecology and Systematics*, 5, 326-383.
- Alexander, G. & Shillito, E.E. 1977a.** The importance of visual cues from various body regions in maternal recognition of the young in merino sheep (*Ovis aries*). *Applied Animal Ethology*, 3, 137-143.
- Alexander, G. & Shillito, E.E. 1977b.** The importance of odour, appearance and voice in maternal recognition of the young in merino sheep (*Ovis aries*). *Applied Animal Ethology*, 3, 127-135.
- Altmann, J. 1974.** Observational study of behaviour: sampling methods. *Behaviour*, 49, 227-265.
- Amano, T., Ushiyama, K., Fujita, G. & Higuchi, H. 2006.** Foraging patch selection and departure by non-omniscient foragers: a field example in White-Fronted geese. *Ethology*, 112, 544-553.
- Appleby, M.C. 1980.** Social rank and food access in red deer stags, *Behaviour*, 74, 294-309.
- Appleby, M.C. 1983.** The probability of linearity in hierarchies. *Animal Behaviour*, 31, 600-608.
- Arnold, G.W. 1977.** An analysis of spatial leadership in a small field in a small group of sheep. *Applied Animal Ethology*, 3, 263-270.
- Arnold, G.W. & Dudzinski, M.L. 1978.** *Ethology of free-ranging domestic animals*. Elsevier, Amsterdam.
- Aubé, F. & Shield, R. 2004.** Modeling the effect of leadership on crowd flow dynamics. *Lecture Notes in Computer Science*, 3305, 601-611.
- Avery, M.L. 1994.** Finding good food and avoiding bad food: does it help to associate with experienced flock mates? *Animal Behaviour*, 48, 1371-1378.
- Avery, M.L. 1996.** Food avoidance by adult house finches, *Carpodacus mexicanus*, affects seed preference of offspring. *Animal Behaviour*, 51, 1279-1283.
- Ballerini, M., Cabibbo, N., Candelier, R., Cavagna, A., Cisbani, E., Giardina, I., Lecomte, V., Orlandi, A., Parisi, G., Procaccini, A., Viale, M. & Zdravkovic, V. 2008.** Interaction ruling animal collective behavior depends on topological rather than metric distance: Evidence from a field study. *Proceedings of the National Academy of Science*, 105, 1232-1237.
- Barelli, C., Boesch, C., Heistermann, M. & Reichard U.H. 2008.** Female white-handed gibbons (*Hylobates lar*) lead group movements and have priority of access to food resources. *Behaviour*, 145, 965-981.

- 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.
- Barton, R.A. 1996.** Neocortex size and behavioural ecology in primates. *Proceedings of the Royal Society B*, 263, 173-177.
- Bashaw, M.J., Bloomsith, M.A., Maple, T.L. & Bercovitch, F.B. 2007.** The Structure of Social Relationships Among Captive Female Giraffe (*Giraffa camelopardalis*). *Journal of Comparative Psychology*, 121, 46-53.
- Bates, J.E. 1987.** Temperament in infancy. In: *Handbook of infant development* (Ed. by J.D. Osofsky), pp. 1101-1149. New York, Wiley.
- Beauchamp, G. 2000.** Individual differences in activity and exploration influence leadership in pairs of foraging zebra finches. *Behaviour*, 137, 301-314.
- Beauchamp, G. 2005.** Low foraging success of semipalmated sandpipers at the edges of groups. *Ethology*, 111, 785-798.
- Beauchamp, G., 2007.** Competition in foraging flocks of migrating semipalmated sandpipers. *Oecologia*, 154, 403-409.
- Beauchamp, G., 2008.** What is the magnitude of the group-size effect on vigilance? *Behavioral Ecology*, 19, 1361-1368.
- Beauchamp, G. & Livoreil, B. 1997.** The effect of group size on vigilance and feeding rate in spice finches (*Lonchura punctulata*). *Canadian Journal of Zoology*, 75, 1526-1531.
- Beekman, M., Komdeur, J. & Ratnieks, F.L.W. 2003.** Reproductive conflicts in social animals: who has power? *Trends in Ecology and Evolution*, 18, 277-282.
- Beilharz, R.G. & Mylrea, P.J. 1963.** Social position and movement orders of dairy heifers. *Animal Behaviour* 11, 529-533.
- Berman, C.M. 1982.** The ontogeny of social relationships with group companions among freeranging infant rhesus monkeys I. Social networks and differentiation. *Animal Behaviour*, 30, 149-162.
- Biben, M. & Symmes, D. 1991.** Playback studies of affiliative vocalizing in captive squirrel monkeys: familiarity as a cue to response. *Behaviour*, 117, 1-19.
- Bird, C.D. & Emery, N.J. 2008.** Using video playback to investigate the social preferences of rooks, *Corvus frugilegus*. *Animal Behaviour*, 76, 679-687.
- Biro, D., Sumpter, D.J.T., Meade, J. & Guilford, T. 2006.** From compromise to leadership in pigeon homing. *Current Biology*, 16, 2123-2128.
- Black, J.M. 1988.** Preflight signaling in swans: a mechanism for group cohesion and flock formation. *Ethology*, 79, 143-157.
- Black, J.M. & Owen, M. 1986.** Determinants of social rank in goose flocks: acquisition of social rank in young geese. *Behaviour*, 102, 129-146.

- Boinski, S. 1991.** The coordination of spatial position: a field study of the vocal behavior of adult female squirrel monkeys. *Animal Behaviour*, 41, 89-102.
- Boinski, S. 1996.** Vocal coordination of troop movement in squirrel monkey (*Saimiri oerstedii* and *S. sciureus*) and white-faced capuchins (*Cebus capucinus*). In: *Adaptive Radiations of Neotropical Primates* (Ed. by M.A. Norconk, A.L. Rosenberger & P.A. Garber), pp. 251-269. New York, Plenum Press.
- Boinski, S. 2000.** Social manipulation within and between troops mediates primate group movement. In: *On the Move* (Ed. by S. Boinski & P. Garber), pp. 421-469. Chicago, Chicago University Press.
- Boinski, S. & Campbell, A.F. 1995.** Use of trill vocalizations to coordinate troop movement among white-faced capuchins - a 2nd field-test. *Behaviour*, 132, 875-901.
- Boinski, S. & Garber, P.A. 2000.** *On the Move*. University of Chicago Press, Chicago.
- Boissy, A. 1995.** Fear and fearfulness in animals. *The Quarterly Review of Biology*, 70, 165-191.
- Boissy, A. 1998.** Fear and fearfulness in determining behavior. In: *Genetics and the Behavior of Domestic Animals* (Ed. by T. Grandin), pp. 67-111. San Diego, Academic Press.
- Boissy, A. & Bouissou, M.F. 1995.** Assessment of individual differences in behavioural reactions of heifers exposed to various fear-eliciting situations. *Applied Animal Behaviour Science*, 46, 17-31.
- Boissy, A. & Dumont, B. 2002.** Interactions between social and feeding motivations on the grazing behaviour of herbivores: sheep more easily split into subgroups with familiar peers. *Applied Animal Behaviour Science*, 79, 233-245.
- Boissy, A. & Le Neindre, P. 1997.** Behavioral, cardiac and cortisol responses to brief peer separation and reunion in cattle. *Physiology & Behaviour*, 61, 693-699.
- Boissy, A., Nowak, R., Orgeur, P. & Veissier, I. 2001.** Les liens sociaux chez les ruminants d'élevage : limites et moyens d'action pour favoriser l'intégration de l'animal dans son milieu. *Productions Animales*, 14, 79-90.
- Bouissou, M.F. 1974.** Établissement des relations de dominance-soumission chez les bovins domestiques – Rapidité et mode d'établissement. *Annals of Biology, Animal Biochemistry and Biophysics*, 14, 757-768.
- Bouissou, M.F. & Andrieu, S. 1977a.** Établissement des relations préférentielles chez les bovins domestiques. *Behaviour*, 114, 1-2.
- Bouissou, M.F. & Andrieu, S. 1977b.** Établissement des relations de dominance-soumission chez les bovins domestiques – Établissement des relations chez les jeunes. *Biology of Behaviour*, 2, 97-107.
- Bouissou, M.F. & Andrieu, S. 1978.** Établissement des relations préférentielles chez les bovins domestiques. *Behaviour*, 64, 148-157.

- Bouissou, M.F., Boissy, A., Le Neindre, P. & Veissier, I., 2001.** The social behaviour of cattle. In: *Social Behaviour in Farm Animals* (Ed. by H. Gonyou & L. Keeling), pp. 113-146. Wallingford, CAB International.
- Bourjade, M., Thierry, B., Hausberger, M. & Petit, O. 2009.** Decision-making processes in collective movements of Przewalski horses (*Equus ferus Przewalskii*) I. Influence of the decision content. *Ethology*, in press.
- Brashares, J.S., Garland, T.Jr. & Arcese, P. 2000.** Phylogenetic analysis of coadaptation in behavior, diet, and body size in the African antelope. *Behavioral Ecology*, 11, 452-463.
- Brentano, F. 1874.** *Psychologie vom empirischen Standpunkte*. Dunker & Humblot, Leipzig.
- Brim, O.G., Glass, D.C., Lavin, D.E. & Goddman, N. 1962.** *Personality and decision processes, studies in the social psychology of thinking*. Stanford University Press, Stanford.
- Brown, C.R.K. 1986.** Cliff swallow colonies as information centers. *Science*, 234, 83-85.
- Brown, C.R. & Bomberger Brown, M.B. 1986.** Ectoparasitism as a cost of coloniality in cliff swallows *Hirundo pyrrhonota*. *Ecology*, 67, 1206-1218.
- Brown, C.R. & Bomberger Brown, M. 1996.** *Coloniality in the Cliff Swallow. The Effect of Group Size on Social Behavior*. University of Chicago Press, Chicago.
- Brown, C.R. & Brown, M.B. 2004.** Group size and ectoparasitism affect daily survival probability in a colonial bird. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 56, 498-511.
- Bumann, D. & Krause, J. 1993.** Front individuals lead in shoals of three-spined sticklebacks (*Gasterosteus aculeatus*) and juvenile roach (*Rutilus rutilus*). *Behaviour*, 125, 189-198.
- 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.
- Camazine, S., Deneubourg, J.L., Franks, N.R., Sneyd, J., Théraulaz, G. & Bonabeau, E. 2001.** *Self-Organization in Biological Systems*. Princeton University Press, Princeton.
- Campan, R. & Scapini, F. 2002.** *Ethologie. Approche systémique du comportement*. De Boeck Université, Paris.
- Cant, M.A., English, S. 2006.** Stable group size in cooperative breeders: the role of inheritance and reproductive skew. *Behavioral Ecology*, 17, 560-568.
- Carere, C. & Eens, M. 2005.** Unravelling animal personalities: how and why individuals consistently differ. *Behaviour*, 142, 1149-1157.
- Cassinello, J. & Calabuig, G. 2008.** Spatial association in a highly inbred ungulate population: evidence of fine-scale kin recognition. *Ethology*, 114, 124-132.
- Chalmers, N. 1979.** Dominance and subordinacy. In: *Social Behaviour in Primates* (Ed. by E.J. Barrington, A.J. Willis & M.A. Sleigh), pp. 160-184. London, Edward Arnold.
- Christal, J. & Whitehead, H. 2001.** Social affiliations within sperm whale (*Physeter macrocephalus*) groups. *Ethology*, 107, 323-340.

- Christman, M.C. & Lewis, D. 2005.** Spatial distribution of dominant animals within a group: comparison of four statistical tests of location. *Animal Behaviour*, 70, 73-82.
- Clutton-Brock, T.H., Albon, S.D. & Guinness, F.E. 1982.** Competition between female relatives in a matrilineal mammal. *Nature*, 300, 178-180.
- 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.
- Colombelli-Negrel, D. & Gouat, P. 2006.** Male and female mound-building mice, *Mus spicilegus*, discriminate dietary and individual odours of conspecifics. *Animal Behaviour*, 72, 577-583.
- Connor, R.C. 2007.** Dolphin social intelligence: complex alliance relationships in bottlenose dolphins and a consideration of selective environments for extreme brain size evolution in mammals. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 362, 587-602.
- Conradt, L. & Roper, T.J. 2000.** Activity synchrony and social cohesion: a fission-fusion model. *Proceedings of the Royal Society B*, 267, 2213-2218.
- Conradt, L. & Roper, T.J. 2003.** Group decision-making in animals. *Nature*, 421, 155-158.
- Conradt, L. & Roper, T.J. 2005.** Consensus decision making in animals. *Trends in Ecology and Evolution*, 20, 449-456.
- Conradt, L. & Roper, T.J. 2007.** Democracy in animals: the evolution of shared group decisions. *Proceedings of the Royal Society B*, 274, 2317-2326.
- Cooke, F., Findlay, C.S., Rockwell, R.F. & Abraham, K.F. 1983.** Life history studies of the lesser snow goose (*Anser caerulescens caerulescens*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 12, 153-159.
- Côté, S.D. & Festa-Bianchet, M. 2001.** Offspring sex ratio in relation to maternal age and social rank in mountain goats (*Oreamnos americanus*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 49, 260-265.
- Côté, S.D., Schaefer, J.A. & Messier, F. 1997.** Time budgets and synchrony of activity in muskoxen: the influence of sex, age and season. *Canadian Journal of Zoology*, 75, 1628-1635.
- Coulon, M., Deputte, B.L., Heyman, Y. & Baudoin, C. 2009.** Individual recognition in domestic cattle (*Bos taurus*): evidence from 2D-images of heads from different breeds. *PLoS ONE*, 4, 1-8.
- Couzin, I.D. & Franks, N.R. 2002.** Self-organized lane formation and optimized traffic flow in army ants. *Proceedings of the Royal Society B*, 270, 139-146.
- Couzin, I.D. & Krause, J. 2003.** Self-organization and collective behaviour in vertebrates. *Advances in the Study of Behavior*, 32, 1-75.
- Couzin, I.D., Krause, J., Franks, N.R. & Levin, S.A. 2005.** Effective leadership and decision-making in animal groups on the move. *Nature*, 433, 513-516.

- Crespi, B.J. & Choe, J.C. 1997.** Explanation and evolution of social systems. In: *The evolution of social behavior in insects and arachnids* (Ed. by J.C. Choe & B.J. Crespi), pp. 499-524. Cambridge, Cambridge University Press.
- Crespi, B.J. & Yanega, D. 1995.** The definition of eusociality. *Behavioral Ecology*, 6, 109-115.
- Curio, E. 1978.** The adaptive significance of avian mobbing. I. Teleonomic hypotheses and predictions. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, 48, 175-183.
- Danchin, E. & Wagner, R.H. 1997.** The evolution of coloniality: the emergence of new perspectives. *Trends in Ecology and Evolution*, 12, 342-347.
- Danchin, E., Giraldeau, L.A. & Cézilly, F. 2005.** *Ecologie comportementale*. Dunod, Paris.
- Danchin, E., Giraldeau, L.A. & Cézilly, F. 2007.** *Behavioral Ecology*. Oxford University Press, Oxford.
- de Groot, P. 1980.** Information transfer in a socially roosting weaver bird (*Quelea quelea*: Ploceinae): an experimental study. *Animal Behaviour*, 28, 1249-1254.
- Deneubourg, J.L. & Goss, S. 1989.** Collective patterns and decision making. *Ethology, Ecology and Evolution*, 1, 295-311.
- Deneubourg, J.L., Lioni, A. & Detrain, C. 2002.** Dynamics of aggregation and emergence of cooperation. *The Biological Bulletin*, 202, 262-267.
- Deng, C. & Rogers, L.J. 2002.** Social recognition and approach in the chick: lateralization and effect of visual experience. *Animal Behaviour*, 63, 697-706.
- de Schutter, G. 1997.** Collective intelligence among unrelated: how to share collective benefits or what do gulls do at night? In: *Auto-organisation et Comportement* (Ed. by G. Theraulaz & F. Spitz), pp. 157-168. Paris, Hermès.
- de Vries, H. 1995.** A improved test of linearity in dominance hierarchies containing unknown or tied relationships. *Animal Behaviour*, 50, 1375-1389.
- de Vries, H., Netto, W.J. & Hanegraaf, P.L.H. 1993.** Matman: a program for the analysis of sociometric matrices and behavioural transition matrices. *Behaviour*, 125, 157-175.
- Dewey, J. 1978.** How We Think. In: *John Dewey: The Middle Works* (Ed. by J.B. Boydston), pp. 177-356. Carbondale, Southern Illinois University Press.
- Dewey, J. 1997.** *How We Think*. Mineola, Dover.
- Dickson, D.P., Barr, G.R. & Wieckert, D.A. 1967.** Social relationship of dairy cows in a feed lot. *Behaviour*, 29, 195-203.
- di Bitteti, M.S. & Janson, C.H. 2001.** Social foraging and the finder's share in capuchin monkeys, *Cebus apella*. *Animal behaviour*, 62, 47-56.
- Dingemans, N.J., Both, C., Drent, P.J., van Oers, K. & van Noordwijk, A.J. 2002.** Repeatability and heritability of exploratory behavior in great tits from the wild. *Animal Behaviour*, 64, 929-937.

- Dingemans, N.J. & Réale, D. 2005.** Natural selection and animal personality. *Behaviour*, 142, 1159-1184.
- Dostálková, I. & Špinka, M. 2007.** Synchronization of behaviour in pairs: the role of communication and consequences in timing. *Animal Behaviour*, 74, 1735-1742.
- Dove, H., Beilharz, R.G. & Black, J.L. 1974.** Dominance patterns and positional behavior of sheep in yards. *Animal Production*, 19, 157-168.
- Dumont, B. & Boissy, A. 1999.** Relations sociales et comportement alimentaire au pâturage. *Productions Animales*, 12, 3-10.
- Dumont, D. & Boissy, A. 2000.** Grazing behaviour of sheep in a situation of conflict between feeding and social motivations. *Behavioral Processes*, 49, 131-138.
- 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. *Applied Animal Behaviour Science*, 95, 55-66.
- Dumont, B., Garel, J.P., Ginane, C., Decuq, F., Farruggia, A., Pradel, P., Rigolot, C. & Petit, M. 2007.** Effect of cattle grazing a species-rich mountain pasture under different stocking rates on the dynamics of diet selection and sward structure. *Animal*, 1, 1042-1052.
- Dunbar, R.I.M. 1992.** Neocortex size as a constraint on group size in primates. *Journal of Human Evolution*, 22, 469-493.
- Dussutour, A., Nicolis, S.C., Deneubourg, J.L. & Fourcassié, V. 2006.** Collective decisions in ants when foraging under crowded conditions. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 61, 17-30.
- Dyer, J.R.G., Johansson, A., Helbing, D., Couzin, I.D. & Krause, J. 2009.** Leadership, consensus decision making and collective behaviour in humans. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 364, 781-789.
- Edwards, C.J., Bollongino, R., Scheu, A., Chamberlain, A., Tresset, A., Vigne, J.D., Baird, J., Larson, G., Ho, S.Y.W., Heupink, T.H., Shapiro, B., Freeman, A.R., Thomas, M.G., Arbogast, R.M., Arndt, B., Bartosiewicz, L., Benecke, N., Budja, M., Chaix, L., Choyke, A.M., Coqueugniot, E., Döhle, H.J., Göldner, H., Hartz, S., Helmer, D., Herzig, B., Hongo, H., Mashkour, M., Özdoğan, M., Pucher, E., Roth, G., Schade-Lindig, S., Schmölcke, U., Schulting, R.J., Stephan, E., Uerpmann, H.P., Vörös, I., Voytek, B., Bradley, D.G. & Burger, J. 2007.** Mitochondrial DNA analysis shows a Near Eastern Neolithic origin for domestic cattle and no indication of domestication of European aurochs. *Proceedings of the Royal Society B*, 274, 1377-1385.
- Edwards, S.A. & Broom, D.M. 1982.** Behavioural interactions of dairy cows with their newborn calves and the effects of parity. *Animal Behaviour*, 30, 525-535.
- Engh, A.L., Siebert, E.R., Greenberg, D.A. & Holekamp, K.E. 2005.** Patterns of alliance formation and post-conflict aggression indicate spotted hyenas recognize third party relationships. *Animal Behaviour*, 69, 209-217.

- Erhard, H.W., Fabrega, E., Stanworth, G. & Elston, D. A. 2004.** Assessing dominance in sheep in a competitive situation: level of motivation and test duration. *Applied Animal Behaviour Science*, 85, 277-292.
- Erhart & Overdorff, 1999.**
- Escos, J., Alados, C.L. & Boza, J. 1993.** Leadership in a domestic goat herd. *Applied Animal Behaviour Science*, 38, 41-47.
- Estes, R.D. 1974.** Social organization of the African Bovidae. In: *The behaviour of ungulates and its relations to management* (Ed. by V. Geist & E. Walther), pp 166-205. Morges, IUCN.
- Favre, M., Martin, J.G.A. & Festa-Bianchet, M. 2008.** Determinants and life-history consequences of social dominance in bighorn ewes. *Animal Behaviour*, 76, 1373-1380.
- Feist, J.D. & McCullough, D.R. 1976.** Behaviour patterns and communication in feral horses. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, 41, 337-373
- Fernández-Juricic, E. & Kacelnik, A. 2004.** Information transfer and gain in flocks: the effects of quality and quantity of social information at different neighbour distances. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 55, 502-511.
- Fernández-Juricic, E., Beauchamp, G. & Bastain, B. 2007.** Group-size and distance-to-neighbour effects on feeding and vigilance in brown-headed cowbirds. *Animal Behaviour*, 73, 771-778.
- Festa-Bianchet, M. 1991.** The social system of bighorn sheep: grouping patterns, kinship and female dominance rank. *Animal Behaviour*, 42, 71-82.
- Fischer, H. 1965.** Das Triumphgeschrei der Graugans (*Anser anser*). *Zeitschrift für Tierpsychologie*, 22, 247-304.
- Fischhoff, I.R., Sundaresan, S.R., Cordingley, J., Larkin, H.M., Sellier, M.J. & Rubenstein, D.I. 2007.** Social relationships and reproductive state influence leadership roles in movements of plains zebra, *Equus burchellii*. *Animal Behaviour*, 73, 825-831.
- Fisher, A. & Matthews, L. 2001.** The social behaviour of sheep. In: *Social behaviour in farm animals* (Ed. by L.J. Keeling & H.W. Gonyou), pp. 211-245. Wallingford, CAB International.
- Flower, F.C. & Weary, D.M. 2001.** Effects of early separation on the dairy cow and calf. 2. Separation at 1 day and 2 weeks after birth. *Applied Animal Behaviour Science*, 70, 275-284.
- Focardi, S. & Pecchioli, E. 2005.** Social cohesion and foraging decrease with group size in fallow deer (*Dama dama*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 59, 84-91.
- Forkman, B., Boissy, A., Meunier-Salaün, M.C., Canali, E. & Jones, R.B. 2007.** A critical review of fear tests used in cattle, pigs, sheep, poultry and horses. *Physiology and Behaviour*, 92, 340-374.
- Friend, T. 1989.** Recognizing behavioural needs. *Applied Animal Behaviour Science*, 22, 151-158.

- Frigerio, D., Weiss, B. & Kotrschal, K. 2001.** Spatial proximity among adult siblings in greylag geese (*Anser anser*): evidence for female bonding. *Acta Ethologica*, 3, 121-125.
- Galef, B.G.Jr & White, D.J. 1997.** Socially acquired information reduces Norway rats' latencies to find food. *Animal Behaviour*, 54, 705-714.
- Gautrais, J., Michelena, P., Sibbald, A., Bon, R. & Deneubourg, J.L. 2007.** Allelomimetic synchronization in Merino sheep. *Animal Behaviour*, 74, 1443-1454.
- Gilchrist, J.S. 2006.** Reproductive success in a low skew, communal breeding mammal: the banded mongoose, *Mungos mungo*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 60, 854-863.
- Gilchrist, J.S. & Russel, A.F. 2007.** Who cares? Individual contributions to pup care by breeders vs non-breeders in the cooperatively breeding banded mongoose (*Mungos mungo*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 61, 1053-1060.
- Ginther, O.J., Lara, A., Leoni, M. & Bergfelt, D.R. 2002.** Herding and snaking by the harem stallion in domestic herds. *Theriogenology*, 57, 2139-2146.
- 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*. *Parasitology Research*, 99, 223-230.
- Goldsmith, H.H., Buss, H.H., Plomin, R., Rothbart, M.K., Thomas, A., Chess, S., Hinde, R.A. & Mccall, R.B. 1987.** What is temperament? Four approaches. *Child Development*, 58, 505-529.
- Gorecki, M.T. & Wojtowski, J. 2004.** Stability of milking order in goat over a long period. *Archiv für Tierzucht*, 47, 203-208.
- Gosling, S.D. 2001.** From mice to men: what can we learn about personality from animal research? *Psychology Bulletin*, 127, 45-86.
- Gotmark, F. 1990.** A test of the information-centre hypothesis in a colony of sandwich terns, *Sterna sandvicensis*. *Animal Behaviour*, 39, 487-495.
- Gouzoules, H., Gouzoules, S. & Fedigan, L. 1982.** Behavioural dominance and reproductive success in female Japanese monkeys (*Macaca fuscata*). *Animal Behaviour*, 30, 1138-1150.
- Grassé, P.P. 1959.** La reconstruction du nid et les coordinations interindividuelles chez *Bellicositermes Natalensis* et *Cubitermes* sp. La théorie de la stigmergie: essai d'interprétation du comportement des termites constructeurs. *Insectes Sociaux*, 6, 41-81.
- Greiveldinger, L., Veissier, I. & Boissy, A. 2007.** Emotional experience in sheep: predictability of a sudden event lowers subsequent emotional responses. *Physiology and Behaviour*, 92, 675-683.
- Gueron, S., Levin, S.A. & Rubenstein, D.I. 1996.** The dynamics of herds: from individuals to aggregations. *Journal of Theoretical Biology*, 182, 85-98.
- Gursky, S. 2005.** Predator Mobbing in *Tarsius spectrum*. *International Journal of Primatology*, 26, 207-221.

- Gusset, M. 2007.** Banded together: a review of the factors favouring group living in a social carnivore, the banded mongoose *Mungos mungo* (Carnivora: Herpestidae). *Mammalia*, 71, 80-82.
- Hafez, E.S.E. & Bouissou, M.F. 1975.** The behaviour of cattle. In: *The behaviour of domestic animals* (Ed. by E.S.E. Hafez), pp. 203-245. London, Bailliere Tindall.
- Hall, M. 1934.** Emotional behavior in the rat. I. Defecation and urination as measures of individual differences in emotionality. *Journal of Comparative Psychology*, 18, 385-403.
- Hall, S.J.G. 1979.** Breed of the month – Studying the Chillingham wild cattle. *The Auk*, 6, 72-79.
- Hall, C.L. & Fedigan, L.M. 1997.** Spatial benefits afforded by high rank in white-faced capuchins. *Animal Behaviour*, 53, 1069-1082.
- Hamilton, W.D. 1971.** Geometry for the selfish herd. *Journal of Theoretical Biology*, 31, 295-311.
- Hamilton, W.D. 1987.** Kinship, recognition, disease and intelligence. In: *Animal Societies: Theories and Facts* (Ed. by Y. Ito, J.L. Brown & J. Kikkawa), pp. 81-102. Tokyo, Japan Scientific Societies Press.
- Hansson, S.O. 2005.** *Decision Theory: A Brief Introduction*. Manuscript incomplet.
- Harcourt, A.H., Stewart, K.J. & Hauser, M. 1993.** Functions of wild gorilla 'close' calls. I. Repertoire, context, and interspecific comparison. *Behaviour*, 124, 89-122.
- Harri, M., Rekila, T., & Mononen, J. 1995.** Factor analysis of behaviour tests in farmed silver and blue foxes. *Applied Animal Behaviour Science*, 42, 217-230.
- Hasson, O. 1994.** Cheating signals. *Journal of Theoretical Biology*, 167, 223-238.
- Hayslette, S.E. & Mirarchi, R.E. 2002.** Foraging-patch use and within-patch diet selectivity in mourning doves, *Zenaida macroura*. *Ecology*, 83, 2637-2641.
- Heinroth, O.A. 1911.** *Beitrage zur Biologie, insbesondere Psychologie und Ethologie der Anatiden*. Verhandlungen des internationalen Ornithologenkongresses, Berlin.
- Heinsohn, R.G. & Cockburn, A. 1994.** Helping is costly to young birds in cooperatively breeding white-winged coughs. *Proceedings of the Royal Society B*, 256, 299-303.
- Hemelrijk, C.K. 1990a.** A matrix partial correlation test used in investigations of reciprocity and other social interaction patterns at group level. *Journal of Theoretical Biology*, 143, 405-420.
- Hemelrijk, C.K. 1990b.** Models of, and tests for, reciprocity, unidirectionality and other social interaction patterns at a group level. *Animal Behaviour*, 39, 1013-1029.
- Hewitson, L., Gordon, I.J. & Dumont, B. 2007.** Social context affects patch-leaving decisions of sheep in a variable environment. *Animal Behaviour*, 74, 239-246.
- Hinde, R. 1983.** *Primates social relationships. An integrated approach*. Blackwell Scientific Publications, Oxford.

- Holekamp, K.E., Boydston, E.E. & Smale, L. 2000.** Group travel in social carnivores. In: *On the Move* (Ed. by S. Boinski & P.A. Garber), pp. 587-627. Chicago, University of Chicago Press.
- Hölldobler, B. & Wilson, E.O. 1990.** *The Ants*. Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge.
- Howery, L.D., Provenza, F.D., Banner, R.E. & Scott, C.B. 1998.** Social and environmental factors influence cattle distribution on rangeland. *Applied Animal Behaviour Science*, 55, 231-244.
- Huth, A. & Wissel, C. 1992.** The simulation of the movement of fish schools. *Journal of Theoretical Biology*, 156, 365-385.
- Inada, Y. 2001.** Steering mechanism of fish schools. *Complexity International*, 8, 1-9.
- Jamieson, I.G., Quinn, J.S., Rose, P.A. & White, B.N. 1994.** Shared paternity among non-relatives is a result of an egalitarian mating system in a communally breeding bird, the pukeko. *Proceedings of the Royal Society B*, 257, 271-277.
- Janson, C.H. 1990.** Social correlates of individual spatial choice in foraging groups of brown capuchin monkeys, *Cebus apella*. *Animal Behaviour*, 40, 910-921.
- Jones, R.B., Mills, A.D., & Faure, J. 1991.** Genetic and experiential manipulation of fear-related behavior in Japanese quail chicks (*Coturnix coturnix japonica*). *Journal of Comparative Psychology*, 105, 15-24.
- Kappeler, P.M. & Port, M. 2008.** Mutual tolerance or reproductive competition? Patterns of reproductive skew among male redfronted lemurs (*Eulemur fulvus rufus*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 62, 1477-1488.
- Kazial, K.A., Kenny, T.L. & Burnett, S.C. 2008.** Little brown bats (*Myotis lucifugus*) recognize individual identity of conspecifics using sonar calls. *Ethology*, 114, 469-478.
- Kendrick, K.M. 1994.** Neurobiological correlates of visual and olfactory recognition in sheep. *Behavioral Processes*, 33, 89-112.
- Kerth, G., Ebert, C. & Schmidtke, C. 2006.** Group decision making in fission-fusion societies: evidence from two-field experiments in Bechstein's bats. *Proceedings of the Royal Society B*, 273, 2785-2790.
- Kerth, G. & König, B. 1999.** Fission, fusion and nonrandom associations in female bechstein's bats (*myotis bechsteinii*). *Behaviour*, 136, 1187-1202.
- Kilgour, R. 1975.** The open-field test as an assessment of the temperament of dairy cows. *Animal Behaviour*, 23, 615-624.
- Kilgour, R.J. 1998.** Arena behaviour is a possible selection criterion for lamb-rearing ability; it can be measured in young rams and ewes. *Applied Animal Behaviour Science*, 57, 81-89.

- Kilgour, R., Pearson, A.J. & de Langen, H. 1975.** Sheep dispersal patterns on hill country: techniques for study and analysis. *Proceedings of the New Zealand Society of Animal Production*, 35, 191-197.
- Kimura, R. 1998.** Mutual grooming and preferred associate relationships in a band of freeranging horses. *Applied Animal Behaviour Science*, 59, 265-276.
- King, B.J. 1994.** *The Information Continuum*. SAR Press, Santa Fe.
- 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. *Rangeland Ecology and Management*, 61, 321-328.
- Kohl, E., Hölldobler, B. & Bestmann, H.J. 2001.** Trail and recruitment pheromones in *Camponotus socius* (Hymenoptera: Formicidae). *Chemoecology*, 11, 67-73.
- Kotrschal, K., Hemetsberger, J. & Dittami, J. 1993.** Food exploitation by a winter flock of greylag geese: behavioral dynamics, competition and social status. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 33, 289-295.
- Krams, I., Berzins, A. & Krama, T. 2009.** Group effect in nest defence behaviour of breeding pied flycatchers, *Ficedula hypoleuca*. *Animal Behaviour*, 77, 513-517.
- Krause, J. 1993.** The relationship between foraging and shoal position in a mixed shoal of roach (*Rutilus rutilus*) and chub (*Leuciscus cephalus*): a field study. *Oecologia*, 93, 356-359.
- Krause, J. & Ruxton, G.D. 2002.** *Living in groups*. Oxford University Press, Oxford.
- Krebs, J.R. 1973.** Social learning and the significance of mixed-species flocks of chickadees (*Parus* spp.). *Canadian Journal of Zoology*, 51, 1275-1288.
- Krebs, J.R., MacRoberts, M.H. & Cullen, J.M. 1972.** Flocking and feeding in the great tit *Parus major*: an experimental study. *Ibis*, 114, 507-530.
- Krebs, J.R. & Davies, N.B. 1993.** *An Introduction to Behavioural Ecology*. Blackwell Scientific Publication, Oxford.
- Kummer, H. 1968.** *Social Organization of Hamadryas Baboons*. Karger, Basel.
- Lamprecht, J. 1986.** Structure and causation of the dominance hierarchy in a flock of bar-headed geese *Anser indicus*. *Behaviour*, 96, 28-48.
- Lamprecht, J. 1987.** Female reproductive strategies in bar-headed geese (*Anser indicus*) - why are geese monogamous. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 21, 297-305.
- Lamprecht, J. 1992.** Variable leadership in bar-headed geese (*Anser indicus*): an analysis of pair and family departures. *Behaviour*, 122, 105-120.
- Lawrence, A.B. 1990.** Mother-daughter and peer relationships of Scottish hill sheep. *Animal Behaviour*, 39, 481-486.
- Lawrence, A.B. & Wood-Gush, D.G.M. 1988.** Home-range behavior and social-organization of scottish blackface sheep. *Journal of Applied Ecology*, 25, 25-40.

- Lazo, A. 1992.** Facteurs déterminants du comportement grégaire de bovins retournés à l'état sauvage. *Revue d'Ecologie (Terre Vie)*, 47, 51-66.
- Leca, J.B., Gunst, N., Thierry, B. & Petit, O. 2003.** Distributed leadership in semi-free ranging white-faced capuchin monkeys. *Animal Behaviour*, 66, 1045-1062.
- Leong, K.M., Ortolani, A., Graham, L.H. & Savage, A. 2003.** The use of low-frequency vocalizations in African elephant (*Loxodonta africana*) reproductive strategies. *Hormones and Behavior*, 43, 433-443.
- Leyhausen, P. 1971.** Dominance and territoriality as complemented in mammalian social structure. In: *Behaviour and environment* (Ed. by A.H. Esser), pp. 22-33. New York, Plenum Press.
- Ligout, S., Sèbe, F. & Porter, R.H. 2004.** Vocal discrimination of kin and non-kin agetates among lambs. *Behaviour*, 141, 355-369.
- Ligout, S. & Porter, R.H. 2004.** The role of visual cues in lambs' discrimination between individual agetates. *Behaviour*, 141, 617-632.
- Lima, S.L. & Zollner, P.A. 1996.** Anti-predatory vigilance and the limits to collective detection: visual and spatial separation between foragers. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 38, 355-363.
- Lima, S.L., Zollner, P.A. & Bedneko, P.A. 1999.** Predation, scramble competition, and the vigilance group size effect in dark-eyed juncos (*Junco hyemalis*). *Behavioral Ecology Sociobiology*, 46, 110-116.
- List, C. 2004.** Democracy in animal groups: a political science perspective. *Trends in Ecology and Evolution*, 19, 168-169.
- Loizi, H. 2004.** The development of chemosensory behaviors in African elephants (*Loxodonta africana*) and male responses to female urinary compounds. Master of science, Statesboro, Georgia.
- Lorenz, K. 1935.** Der Kumpan in der Umwelt des Vogels. *Journal für Ornithologie*, 83, 137-213.
- Lorenz, K. 1989.** *Les oies cendrées*. Albin Michel, Paris.
- Lorenz, K., Kalas, S. & Kalas, K. 1978.** *Das Jahr der Graugans*. Piper Verlag, München.
- Lorenz, K., Martys, M. & Tipler, A. 1988.** *Hier bin ich! Wo bist du? Ethologie der Graugans*. Piper Verlag, München.
- Maestriperi, D. 2000.** Measuring temperament in rhesus macaques: consistency and change in emotionality over time. *Behavioural Processes*, 49, 167-171.
- Mason, W.A. 1984.** Animal learning experience, life modes and cognitive style. *Verhandlungen Deutsche Zoologische Gesellschaft*, 77, 45-56.
- McHugh, T. 1958.** Social behavior of the American buffalo (*Bison bison bison*). *Zoologica* 43, 1-40.

- McLandress, M.R. & Raveling, D.G. 1981.** Hyperphagia and social behavior of Canada geese prior to spring migration. *Wilson Bulletin*, 93, 310-324.
- McNamara, J.M. & Houston, A.I. 1992.** Evolutionarily stable levels of vigilance as a function of group size. *Animal Behaviour*, 43, 641-658.
- Maransky, B.P. & Bildstein, K.L. 2001.** Follow your elders: age-related differences in the migration behavior of broad-winged hawks at hawk mountain sanctuary, Pennsylvania. *Wilson Bulletin*, 113, 350-353.
- Maynard-Smith, J. & Harper, D. 2003.** *Animal signals*. Oxford University Press, Oxford.
- Meadows, D.W. 2001.** Centre-edge differences in behaviour, territory size and fitness in clusters of territorial damselfish: patterns, causes, and consequences. *Behaviour*, 138, 1085-1116.
- Meese, G.B. & Ewbank, R. 1973.** Exploratory behaviour and leadership in the domesticated pig. *British Veterinary Journal*, 129, 251-259.
- Menzel, E.W. 1974.** A group of young chimpanzees in a one-acre field. In: *Behavior of non-human primates* (Ed. by A.M. Schrier & F. Stollnitz), pp. 83-153. New York, Academic Press.
- 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. *Behavior*, 143, 1511-1527.
- Meunier, H., Deneubourg, J.L. & Petit, O. 2008.** How many for dinner? Recruitment and monitoring by glances in capuchins. *Primates*, 49, 26-31.
- Michelena, P., Noël, S., Gautrais, J., Gerard, J.F., Deneubourg, J.L. & Bon, R. 2006.** Sexual dimorphism, activity budget and synchrony in sheep group. *Oecologia*, 148, 170-180.
- Michelena, P., Gautrais, J., Gérard, J.F., Bon, R. & Deneubourg, J.L. 2008.** Social cohesion in groups of sheep: Effect of activity level, sex composition and group size. *Applied Animal Behaviour Science*, 112, 81-93.
- Michelena, P., Sibbald, A.M., Erhard, H.W. & McLeod, J.E. 2009.** Effects of group size and personality on social foraging: the distribution of sheep across patches. *Behavioral Ecology*, doi:10.1093/beheco/arn126.
- Moberg, G.P. & Wood, V.A. 1982.** Effect of differential rearing on the behavioral and adrenocortical response of lambs to a novel environment. *Applied Animal Ethology*, 8, 269-279.
- Nakagawa, N., 1990.** Decisions on time allocation to different food patches by Japanese monkeys (*Macaca fuscata*). *Primates*, 31, 459-468.
- Naug, D. & Smith, B. 2007.** Experimentally induced change in infectious period affects transmission dynamics in a social group. *Proceedings of the Royal Society B*, 274, 61-65.

- Nituch, L.A., Schaefer, J.A. & Maxwell, C.D. 2008.** Fine-scale spatial organization reflects genetic structure in sheep. *Ethology*, 114, 711-717.
- Ortego, J. & Espada, F. 2007.** Ecological factors influencing disease risk in Eagle Owls *Bubo bubo*. *Ibis*, 149, 386-395.
- Öst, M., Jaatinen, K. & Steele, B. 2007.** Aggressive females seize central positions and show increased vigilance in brood-rearing coalitions of eiders. *Animal behaviour*, 73, 239-247.
- Palanza, P., Della Seta, D., Ferrari, P.F. & Parmigiani, S. 2005.** Female competition in wild house mice depends upon timing of female/male settlement and kinship between females. *Animal Behaviour*, 69, 1259-1271.
- Partridge, B.L. 1982.** The structure and function of fish schools. *Scientific American*, 246, 90-99.
- Pavey, C.R. & Smyth, A.K. 1998.** Effects of avian mobbing on roost use and diet of powerful owls, *Ninox strenua*. *Animal Behaviour*, 55, 313-318.
- Penning, P.D., Parsons, A.J., Newman, J.A., Orr, R.J. & Harvey, A. 1993.** The effects of group size on grazing time in sheep. *Applied Animal Behaviour Science*, 37, 101-109.
- Pérez-Barberia, F.J., Walker, D.M. & Marion, G. 2007.** Maximizing intake under challenging foraging conditions at two spatial scales in Soay sheep. *Animal Behaviour*, 73, 339-348.
- Pfeffer, K., Fritz, J. & Kotrschal, K. 2002.** Hormonal correlates of being an innovative greylag goose, *Anser anser*. *Animal Behaviour*, 63, 687-695.
- Pitkowsky, A., Rosenblum, M. & Kurths, J. 2003.** *Synchronisation: A universal concept in non linear sciences*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Poindron, P. & Lévy, F. 1990.** Physiological, sensory, and experiential determinants of maternal behaviour in sheep. In: *Maternal Parenting* (Ed. by N.A. Krasnegor & R.S. Bridges), pp. 133-156. Oxford, Oxford University Press.
- Poole, J.H. & Moss, C.J. 1989.** Elephant mate searching: group dynamics and vocal and olfactory communication. *Symposia of the Zoological Society of London*, 6, 111-125.
- Poole, J.H., Payne, K., Langbauer, W.R. & Moss, C.J. 1988.** The social contexts of some very low frequency calls of African elephants. *Behavioural Ecology and Sociobiology*, 22, 385-392.
- Porter, R.H., Levy, F., Poindron, P., Litterio, M., Schaal, B. & Beyer, C. 1991.** Individual olfactory signatures as major determinants of early maternal discrimination in sheep. *Developmental Psychobiology*, 24, 151-158.
- Posada, S. & Colell, M. 2007.** Another gorilla (*Gorilla gorilla gorilla*) recognizes himself in a mirror. *American Journal of Primatology*, 69, 576-583.
- Prevett, J.P. & MacInnes, C.D. 1980.** Family and other social groups in snow geese. *Wildlife Monograph*, 71, 1-46.

- Price, E.O. 1984.** Behavioral aspects of animal domestication. *The Quarterly Review of Biology*, 59, 1-32.
- Prins, H.H.T. 1996.** *Ecology and Behaviour of the African Buffalo*. Chapman & Hall, London.
- Radford, A.N. 2004.** Vocal coordination of group movement by green woodhoopoes (*Phoeniculus purpureus*). *Ethology*, 110, 11-20.
- Ramsay, A.O. 1951.** Familial recognition in domestic birds. *Auk*, 68, 1-16.
- Ramseyer, A., Petit, O. & Thierry, B. 2009.** Decision-making in group departures of female domestic geese. *Behaviour*, 351-371.
- Ramseyer, A., Boissy, A., Dumont, B. & Thierry, B.** Decision-making in group departure of ewe-lambs. *Animal Behaviour*, submitted.
- Rasa, O.A.E. 1987.** The dwarf mongoose: a study of behaviour and social structure in a small social carnivore. *Advances in the Study of Behavior*, 17, 121-163.
- Raveling, D.G. 1969.** Preflight and flight behavior of Canada geese. *Auk*, 86, 671-681.
- Raveling, D.G. 1970.** Dominance relationships and agonistic behaviour of Canada geese in winter. *Behaviour*, 37, 291-319.
- Réale, D. & Festa-Bianchet, M. 2003.** Predator-induced natural selection on temperament in bighorn ewes. *Animal Behaviour*, 65, 463-470.
- Réale, D., Gallant, B.Y., Leblanc, M. & Festa-Bianchet, M. 2000.** Consistency of temperament in bighorn ewes and correlates with behaviour and life history. *Animal Behaviour*, 60, 589-597.
- Rees, E.C. 1987.** Conflict of choice within pairs of Bewick's swans regarding their migratory movement to and from the wintering grounds. *Animal Behaviour*, 35, 1685-1693.
- Reinhardt, V. 1983.** 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, 121-151.
- Rhine, R.J. & Westlund, B.J. 1981.** Adult male positioning in baboon progressions: order and chaos revisited. *Folia Primatologica*, 35, 77-116.
- Rittschof, C.C. & Seeley, T.D. 2008.** The buzz-run: how honeybees signal 'Time to go!' *Animal Behaviour*, 75, 189-197.
- Roberts, G. 1996.** Why individual vigilance declines as group size increases. *Animal Behaviour*, 51, 1077-1086.
- Rothbart, M.K. & Derryberry, D. 1981.** Development of individual differences in temperament. In: *Advances in developmental psychology* (Ed. by M.E. Lamb & A.L. Brown), pp. 37-86. Hillsdale, Erlbaum.

- Ruckstuhl, K.E. 1998.** Foraging behavior and sexual segregation in bighorn sheep. *Animal Behaviour*, 56, 99-106.
- Sato, S. 1982.** Leadership during actual grazing in a small herd of cattle. *Applied Animal Ethology*, 8, 53-65.
- Sayigh, L.S., Tyack, P.L., Wells, R.S., Solow, A., Scott, M. & Irvine, A.B. 1999.** Individual recognition in wild bottlenose dolphins: a field test using playback experiments. *Animal Behaviour*, 57, 41-50.
- Schaller, G.B. 1963.** *The mountain gorilla*. Chicago University Press, Chicago.
- Scheiber, I.B.R., Weiss, B.M., Frigerio, D. & Kotrschal, K. 2005.** Active and passive social support in families of greylag geese (*Anser anser*). *Behaviour*, 142, 1535-1557.
- Schimmel, L. & Wasserman, F. 1991.** An interspecific comparison of individual recognition in the passerines *Turdus migratorius* and *Cyanocitta cristata*. *Behaviour*, 118, 115-126.
- Schmid-Hempel, P. 1998.** *Parasites in social insects*. Princeton University Press, Princeton.
- Scott, J.P. 1945.** Social behavior, organization and leadership in a small flock of domestic sheep. *Comparative Psychology Monographs*, 18, 1-29.
- Scott, J.P. 1956.** The analysis of social-organization in animals. *Ecology*, 37, 213-221.
- Scott, C.B., Provenza, F.D. & Banner, R.E. 1995.** Dietary habits and social interactions affect choice of feeding location by sheep. *Applied Animal Behaviour Science*, 45, 225-237.
- Sèbe, F., Nowak, R., Poindron, P. & Aubin, T. 2007.** Establishment of vocal communication and discrimination between ewes and their lamb in the first two days after parturition. *Developmental psychobiology*, 49, 375-386.
- Seeley, T.D. & Visscher, P.K. 2004.** Group decision making in nest-site selection by honey bees. *Apidologie*, 35, 101-116.
- Seyfarth, R.M. & Cheney, D.L. 1984.** Grooming, alliances and reciprocal altruism in vervet monkeys. *Nature*, 308, 541-543.
- Shillito Walser, E., Hague, P. & Walters, E. 1981.** Vocal recognition of recorded lambs voices by ewes of three breeds of sheep. *Behaviour*, 78, 260-272.
- Sibbald, A.M., Elston, D.A., Smith, D.J.F. & Erhard, H.W. 2005.** A method for assessing the relative sociability of individuals within groups: an example with grazing sheep. *Applied Animal Behaviour Science*, 91, 57-73.
- Sibbald, A.M., Erhard, H.W., Hooper, R.J., Dumont, B. & Boissy, A. 2006.** A test for measuring individual variation in how far grazing animals will move away from a social group to feed. *Applied Animal Behaviour Science*, 98, 89-99.
- Sibbald, A.M. & Hooper, R.J. 2003.** Trade-offs between social behavior and foraging by sheep in heterogeneous pastures. *Behavioural Processes*, 61, 1-12.

- Sibbald, A.M. & Hooper, R.J. 2004.** Sociability and the willingness of individual sheep to move away from their companions in order to graze. *Applied Animal Behaviour Science*, 86, 51-62.
- Sigg, H. & Stolba, A. 1981.** Home range and daily march in a hamadryas baboon troop. *Folia Primatologica*, 36, 40-75.
- Silverman, E.D. 2003.** A group movement model for waterfowl aggregation. *Ecological Modelling*, 175, 411-424.
- Simon, H.A. 1960.** *The New Science of Management Decision*. Harper and Row, New York.
- Sinclair, A.R.E. 1974.** The social organization of the East African Buffalo (*Syncerus caffer* Sparrman). I.U.C.N. Publication New Series, 24, 676-689.
- Sluckin, W. & Herbert, M. 1986.** *Parental Behaviour*. Blackwell Publishers, Oxford.
- Snaith, T.V., Chapman, C.A., Rothman, J.M. & Wasserman, M.D. 2008.** Bigger groups have fewer parasites and similar cortisol levels: a multi-group analysis in red colobus monkeys. *American Journal of Primatology*, 70, 1072-1080.
- Stahl, J., Tolsma, P.H., Ionen, M.J.J.E. & Drent, R.H. 2001.** Subordinates explore but dominants profit: resource competition in high Arctic barnacle goose flocks. *Animal Behaviour*, 61, 257-264.
- Stander, P.E. 1992.** Cooperative hunting in lions: the role of the individual. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 29, 445-454.
- Stewart, K.J. & Harcourt, A.H. 1994.** Gorilla's vocalizations during rest periods: signals of impending departure? *Behaviour*, 130, 29-40.
- Stolba, A. 1979.** *Entscheidungsfindung in Verbänden von Papio hamadryas*. PhD Thesis, University of Zürich (unpublished).
- Stolba, A., Hinch, G.N., Lynch, J.J., Adams, D.B., Munro, R.K. & Davies, H.I. 1990.** Social organization of Merino sheep of different ages, sex and family structure. *Applied Animal Behaviour Science*, 27, 337-349.
- Stueckle, S. & Zinner, D. 2008.** To follow or not to follow: decision making and leadership during the morning departure in chacma baboons. *Animal Behaviour*, 75, 1995-2004.
- Sueur, C. & Petit, O. 2008.** Shared or unshared consensus decision in macaques? *Behavioural Processes*, 78, 84-92.
- Sumpter, D.J.T. 2006.** The principles of collective animal behavior. *Philosophical Transactions of The Royal Society B*, 361, 5-22.
- Syme, L.A. 1981.** Social disruption and forced movement orders in sheep. *Animal Behaviour*, 29, 283-288.
- Théraulaz, G. & Bonabeau, E. 1999.** A brief history of stigmergy. *Artificial Life*, 5, 97-116.

- Théraulaz, G., Gautrais, J., Camazine, S. & Deneubourg, J.L. 2003.** The formation of spatial patterns in social insects: from simple behaviours to complex structures. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 361, 1263-1282.
- Thierry, B., Drapier, M. & Ducoing, A.M. 1999.** La fonction cognitive du groupe social chez les primates. In: *Eléments d'Ethologie Cognitive* (Ed. by J. Gervet & M. Pratte), p. 261-274. Paris, Hermès.
- Thouless, C.R. 1990.** Feeding competition between grazing red deer hinds. *Animal Behaviour*, 40, 105-111.
- Trillmich, J., Fichtel, C. & Kappeler, P.M. 2004.** Coordination of group movements in wild Verreaux's sifakas (*Propithecus verreauxi*). *Behaviour*, 141, 1103-1120.
- Ugelvig, L.V. & Cremer, S. 2007.** Social prophylaxis: group interaction promotes collective immunity in ant colonies. *Current Biology*, 17, 1967-1971.
- Val-Laillet, D., Guesdon, V., von Keyserlingk, M.A.G., de Passillé, A.M. & Rushen, J. 2009.** Allogrooming in cattle: Relationships between social preferences, feeding displacements and social dominance. *Applied Animal Behaviour Science*, 116, 141-149.
- Vandenheede, M., Bouissou, M.F. & Picard, M. 1998.** Interpretation of behavioural reactions of sheep towards fear-eliciting situations. *Applied Animal Behaviour Science*, 58, 293-310.
- van Dierendonck, M.C., Sigurjonsdottir, H., Colenbrander, B. & Thorhallsdottir, A.G. 2004.** Differences in social behaviour between late pregnant, post-partum and barren mares in a herd of Icelandic horses. *Applied Animal Behaviour Science*, 89, 283-297.
- van Oers, K., de Jong, G., van Noordwijk, A.J., Kempenaers, B. & Drent, P.J. 2005.** Contribution of genetics to the study of animal personalities: a review of case studies. *Behaviour*, 142, 1185-1206.
- van Schaik, C.P. 1983.** Why are diurnal primates living in groups? *Behaviour*, 87, 120-147.
- Vehrencamp, S.L., Koford, R.R. & Bowen, B.S. 1988.** The effect of breeding-unit size on fitness components in groove-billed anis. In: *Reproductive success: studies on individual variation in contrasting breeding systems* (Ed. by T.H. Clutton-Brock), p.291-304. Chicago, University of Chicago press.
- Villagra, A., Balasch, S., Peris, C., Torres, A. & Fernandez, N. 2007.** Order of sheep entry into the milking parlour and its relationship with their milkability. *Applied Animal Behaviour Science*, 108, 58-67.
- Viscido, S.V., Parrish, J.K. & Grünbaum, D. 2005.** The effect of population size and number of influential neighbors on the emergent properties of fish schools. *Ecological Modelling*, 183, 347-363.
- Vitone, N.D., Altizer, S. & Nunn, C.L. 2004.** Body size, diet and sociality influence the species richness of parasitic worms in anthropoid primates. *Evolutionary Ecology Research*, 6, 183-199.

- Wagner, G. 1975.** Zur Frage des Flugführens in heimkehrenden Brieftaubengruppen. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, 39, 61-74.
- Ward, P. & Zahavi, A. 1973.** The importance of certain assemblages of birds as 'information-centres' for food finding. *Ibis*, 115, 517-534.
- Waring, G.H. 1983.** *Horse Behavior*. Noyes Publication, Park Ridge.
- Weary, D.M. & Chua, B. 2000.** Effects of early separation on the dairy cow and calf. 1. Separation at 6 h, 1 day and 4 days after birth. *Applied Animal Behaviour Science*, 69, 177-188.
- Weiß, B.M. & Kotrschal, K. 2004.** Effects of passive social support in juvenile greylag geese (*Anser anser*): a study from fledging to adulthood. *Ethology*, 110, 429-444.
- Wells, S.M. & von Goldschmidt-Rothschild, B. 1979.** Social behaviour and relationships in a herd of Camargue horses. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, 49, 363-380.
- Witte, E. 1976.** Field research on complex decision-making processes – the phase theorem. *International Studies of Management and Organization*, 2, 156-182.
- 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.
- Wittemyer, G. & Getz, W.M. 2007.** Hierarchical dominance structure and social organization in African elephants, *Loxodonta africana*. *Animal Behaviour*, 73, 671-681.
- Wittig, R.M. & Boesch, C. 2003.** "Decision-making" in conflicts of wild chimpanzees (*Pan troglodytes*): an extension of the relational model. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 54, 491-504.
- Wrangham, R.W. 1980.** An ecological model of female-bonded primate groups. *Behaviour*, 75, 262-300.
- Wright, J. 1998.** Helping-at-the-nest and group size in the Arabian babbler *Turdoides squamiceps*. *Journal of Avian Biology*, 29, 105-112.
- Zink, R.M. 2002.** Towards a framework for understanding the evolution of avian migration. *Journal of Avian Biology*, 33, 433-436.

Les mécanismes collectifs de décision dans les déplacements de groupe chez trois espèces domestiques : oies (*Anser domesticus*), ovins (*Ovis aries*) et bovins (*Bos taurus*)

RESUME

Les animaux vivant en groupes doivent arriver à un consensus afin de se déplacer et d'exploiter leur environnement tout en conservant leur cohésion sociale. J'ai étudié les processus collectifs de décision dans le contexte des déplacements chez trois groupes d'animaux appartenant à des espèces domestiques : les oies grises (*Anser domesticus*), les agnelles de race Romane (*Ovis aries*) et les génisses de race Charolais (*Bos taurus*). Les résultats montrent qu'il est possible de prédire la direction et le moment du départ d'un groupe à partir de la distribution spatiale des animaux avant départ et de l'élévation de leur niveau d'activité. Le processus de décision apparaît distribué entre les membres du groupe. Il est également distribué dans le temps, en ce sens que le nombre de participants au déplacement est déterminé par des facteurs intervenant aussi bien au cours de la phase avant départ, que lors du départ et après le départ. Dans les trois groupes étudiés, le processus de décision repose à la fois sur des mécanismes simples comme le comportement allélomimétique et des mécanismes plus élaborés qui mettent en jeu les relations sociales entre les membres du groupe. Les processus de recrutement apparaissent plus simples chez les oies où ils sont fondés en majeure partie sur la distribution spatiale des individus, alors que les relations sociales jouent un rôle plus important dans les deux autres espèces. On peut rendre compte de la structure du groupe en déplacement et des positions des individus à partir de des relations d'affinité entre individus et de leurs traits de tempérament. Par ailleurs, l'existence de comportements coercitifs chez les ovins et les bovins indique qu'ils peuvent entraîner leurs congénères de manière intentionnelle. La compréhension des facteurs qui gouvernent la prise collective de décision chez les animaux domestiques doit permettre une meilleure optimisation de l'exploitation des ressources de l'environnement par les troupeaux.

MOTS-CLES : groupe social, collectif, décision, recrutement, déplacement, pâturage, relation sociale, tempérament, anatidés, ongulés, animaux domestiques

Collective mechanisms underlying decision-making processes in the group movements of three domestic species: geese (*Anser domesticus*), sheep (*Ovis aries*) and cattle (*Bos taurus*)

ABSTRACT

Group-living animals have to reach consensus decisions to travel and exploit their environment whilst retaining social cohesion. I studied collective decision processes in the context of movements in three groups of domestic animals: greylag geese (*Anser domesticus*), Romane ewe-lambs (*Ovis aries*) and Charolais heifers (*Bos taurus*). Results show that we can predict the direction and departure time of a group movement from the spatial distribution and activity rates of individuals before departure. The decision process is distributed between group members. It is also time-distributed since the number of individuals taking part in the group movement depends on factors observed in the periods before, during and after departure time. In the three groups studied, decision-making is based on simple mechanisms such as allelomimetic behaviours and more elaborated processes involving social relationships between group members. Recruitment mechanisms appear simpler in geese, where they are primarily related to the spatial distribution of animals, whereas social relationships play a more important role in sheep and cattle. Group order during movement may be accounted by affinitive relationships between individuals and their temperament traits. Besides, the occurrence of coercive behaviours in sheep and cattle indicates their ability to intentionally recruit their conspecifics. The understanding of factors prompting collective processes of decision-making in domestic animals should lead to a better optimization and exploitation of food resources by flocks and herds.

KEY-WORDS: social group, collective, decision, recruitment, movement, grazing, social relationship, temperament, anatids, ungulates, domestic animals