

ÉCOLE DOCTORALE DES SCIENCES DE LA VIE ET DE LA SANTÉ
UMR PRC, INRA, CNRS, ÉQUIPE ÉTHOLOGIE COGNITIVE ET SOCIALE

THÈSE présentée par :

Aïcha MOHAMED BENKADA

Soutenue le : 03 décembre 2019,

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

Discipline : **Éthologie**



**Coopérer pour faire face à la compétition :
importance des liens sociaux chez une espèce coloniale
monogame, le corbeau freux (*Corvus frugilegus*)**

THÈSE dirigée par :

Dr. Valérie DUFOUR

Chargée de recherche HDR, CNRS Strasbourg

RAPPORTEURS :

Dr. Dalila Bovet

Professeure, Université de Paris Nanterre

Dr. Anne-Sophie Darmillacq

Maître de conférences, Université de Caen

EXAMINATEUR :

Dr. Jean-Patrice ROBIN

Directeur de recherche, Université de Strasbourg

À ma famille et mes amis, qui me donnent des ailes,

Remerciements

Je tiens tout d'abord à remercier Dalila Bovet, Anne-Sophie Darmaillacq et Jean-Patrice Robin pour avoir accepté d'évaluer mon travail.

Je tiens à remercier sincèrement Valérie Dufour, ma directrice de thèse. Merci, pour tellement de choses. Pour m'avoir donné ma chance et m'avoir fait confiance. Pour m'avoir encouragée et rassurée quand j'avais l'impression que tout s'écroulait. Il y a trois ans, je me suis dit que j'avais envie de travailler avec toi quand j'ai vu l'enthousiasme que tu avais en parlant du comportement des corbeaux. Tu es passionnée et j'aime ça en toi. Tu m'as donné la liberté de tester ce qui m'intéressait, de suivre mon intuition et de la traduire en questions et en expériences. Je te remercie de m'avoir donné cette liberté de me questionner et de chercher les réponses des animaux, patiemment. Merci pour ta patience. Tu as continué à croire en moi et à me pousser en avant. Même quand je n'en avais pas envie. Merci pour ton investissement et ta disponibilité. C'était fou, en discutant quelques heures avec toi, j'étais encore plus motivée à tester une question qui m'intéressait déjà et les choses devenaient bien plus claires. Je te remercie vraiment pour toutes les critiques constructives que tu m'as faites. Elles ont largement amélioré la qualité de mon travail à de nombreuses reprises. Tu m'as aidée à grandir, à voir au-delà de la magnifique pâquerette sur laquelle je gardais les yeux rivés, sans pouvoir les lever et voir qu'elle fait partie d'un tout. Merci, parce que ce n'était vraiment pas évident. Tu m'as aidée à reconnaître mon travail. Tu es une directrice de thèse formidable. J'ai eu beaucoup de chance de travailler avec toi. Bien que cette aventure ait parfois été difficile, elle m'a fait grandir. Tu y as significativement contribué. J'en garderai un beau souvenir.

Merci beaucoup à Odile Petit et Bernard Thierry. Pour les discussions riches sur les comportements sociaux et les questionnements sur les conflits chez les corvidés. Vous m'avez permis de remettre les pieds sur Terre quand je me disais que tout allait de travers. Votre regard critique et très constructif m'a poussé à voir plus loin, à ne pas m'arrêter à ce qui semble être pris pour acquis. À aller au-delà des choses admises. Merci à Bernard pour m'avoir encouragée avec une phrase simple (bien qu'elle ne m'était pas adressée mais qui m'a interpellée) : nous faisons des petits pas. Nous n'avancons pas vite mais nous avançons sûrement, un pas après l'autre. Un grand merci à Odile pour ton énergie de tous les jours et pour tes propositions d'expérience. Merci d'être toujours là.

Évidemment, merci à vous, mes amis et co-bureaux en or : Nancy Rebut et Thomas Huraux. Je savais que j'entraais dans une belle équipe mais on ne m'avait pas dit que je me ferai des amis aussi proches. Merci pour votre bienveillance et votre soutien. Vous avez été une vraie motivation pour moi. Vous m'avez permis de vivre dans une bulle de bienveillance et de bonne humeur. Je vous souhaite de continuer à être épanouis, vous le méritez tellement. Je serai toujours ravie de vous revoir. Même quand je serai loin, vous serez avec moi. Nancy, continue, crois-en toi. Tu as un potentiel immense et tu donnes toujours de ton cœur dans ton travail et dans tes relations sociales. J'ai hâte de voir la suite de ton chemin. Thomas, mon ami ornitho, merci pour m'avoir souvent dit « ça va aller » ou « ça pourrait être pire » et pour les matins motivants. Tu m'impressionnes toujours. Mais s'il te plait, arrête de regarder des arc-en-ciel et d'écouter des barques qui tanguent, ça donne trop de craquages du vendredi. Merci beaucoup à Anna Nesterova, pour ta gentillesse et tes conseils.

Je dis un énorme merci à ceux qui ne sont plus (ou pas) là en présence mais qui m'accompagnent dans le cœur et que je suis toujours heureuse de revoir : Anna Flamand, Yolande Richard, Camille Eyraud, Caroline Girard, Julie Fleitz et Manon Corbin. Vous êtes des personnes inspirantes, avec qui j'ai toujours plaisir à partager. Merci à Frédéric Mazué pour les sorties ornitho à l'aube pour suivre les corbeaux.

Évidemment, j'ai une pensée pour Benjamin Benti. Bon, j'ai fini de thèse du coup je ne pouvais pas regarder l'EuroVolley mais on se rattrapera. Merci d'avoir été un super partenaire de colloque et pour les discussions captivantes sur la vie des corbeaux. Courage, on pourra bientôt créer nos T-shirts.

Je remercie mes courageux stagiaires, qui ont toujours travaillé avec rigueur et enthousiasme. Angélique Bultelle, Mathieu Gilleron, Lucas Vogel, Maëlan Tomasek, Annaëlle Walter, Quentin Albanese et Killian Martin : les « stagiaires corbeaux ». Vous m'avez tous aidé de manière significative à réaliser cette thèse, je vous en remercie sincèrement. Vous avez été là pour questionner les corbeaux avec moi, même quand ce n'était pas évident (et même quand rien ne marchait comme prévu). Vous m'avez aidée à faire avancer ma réflexion car vous étiez sincèrement impliqués dans ce projet. Nos discussions, vos sourires, votre enthousiasme et vos idées m'accompagnent. Je vous souhaite de réaliser vos rêves, car vous avez un potentiel qui ne demande qu'à être réalisé. Félicitations Killian, je suis heureuse que tu commences ta thèse. Tu le mérites. Tu feras un super thésard. J'ai hâte de reparler des corbeaux avec toi et de lire tes résultats. La vie des corbeaux freux recèle encore beaucoup de mystères. Je suis heureuse qu'il y ait des aventuriers comme toi et Valérie pour partir en quête de leurs secrets.

J'adresse un merci global à toute l'équipe d'éthologie cognitive et sociale. C'est une équipe, mais on ne m'avait pas dit que c'était aussi une famille. Vous êtes une famille en or, tant en termes de réflexion que de bienveillance. Je suis heureuse d'avoir vécu cette aventure à vos côtés.

Merci à Christelle Scheid (qui a fait sa thèse sur la coopération chez les corbeaux freux) et à Palmyre Boucherie (qui a fait sa thèse sur les relations sociales chez cette espèce) pour la « silver spoon » qu'elles m'ont laissée.

Merci à Hélène Gachot, Aurélie Hranitzky, Sophie Calibre et Marie-Laure Rizzi pour s'être occupées des corbeaux.

Je remercie Martine Schneider, Claudine Gallone et Brigitte Gaillard, pour votre sourire et vos encouragements (surtout pendant les tempêtes de neige et les averses) à chaque fois que j'allais observer les corbeaux.

J'adresse mes remerciements à Kelly Glaesener et Jim Braun, du fond du cœur. Mes premiers amis sur Strasbourg. Mes premiers coéquipiers de volley, toujours motivés même quand il fait trop sombre pour voir la balle. Merci d'avoir été là. Merci pour votre douceur, votre joie de vivre et votre bienveillance. Vous m'inspirez.

Un grand merci à mes amis du SUC volley-ball : Véronique, Jérémy, Yvon, Stanislas, Marion, Amir, Maxime, Christian, Lisa, Lucie, Somhack, Thomas, Céline, Swan, Hichem, Thomas, Yann, Nathan, Tom et Yanis. Vous êtes formidables. Je vous porte dans mon cœur à chaque pas que je fais, pour aller plus haut.

Je tiens à remercier Marlène Normandon, mon amie du cœur malgré la distance. Merci de me pousser à croire en moi et à me donner l'envie de donner le meilleur de moi-même. Tu es un cadeau. J'ai hâte que l'on puisse voir des circaètes Jean-le-Blanc et refaire le monde ensemble.

Merci à ma grande amie qui m'a beaucoup inspirée, Nadège Aigueperse. Pour les discussions enflammées sur le comportement des oiseaux. Merci pour m'avoir soutenue et coachée avant ma thèse. Tu es pour moi un modèle de courage. Je me réjouis de te revoir bientôt.

J'adresse un immense merci à ma famille : mes parents, mon frère Lakhdar et mes sœurs Halima, Djamila, Khadidja et Meryam. Vous êtes des perles, chacun de vous. Merci de m'avoir soutenue, à tous les instants. Merci pour votre bienveillance et votre cœur. Vous m'avez toujours aidée à me relever, même quand je ne voulais plus avancer. Vous m'avez aidé à réaliser cette thèse, à escalader la montagne, de bien des manières. Vous donnez sans compter. Vous êtes formidables. J'ai une chance immense de vous avoir à mes côtés. Un merci particulier à Khadidja et Meryam, qui m'ont soutenue sans relâche dans les moments de doute et la fin de la rédaction. Merci d'être auprès de moi. Vous m'inspirez et me poussez à révéler le meilleur de moi-même. Je grandis un peu plus chaque jour auprès de vous, toujours plus haut.

Enfin, j'adresse une pensée aux corbeaux que j'ai étudiés : Bashir, Brain, Elie, Feisty, Gigi, Jonas, Kafka, Jolene, Merlin, Noah, Osiris, Pom, Siobhan et Tom, pour m'avoir fait comprendre que, si on s'arrête et que l'on prend le temps de regarder le monde dont on fait partie, on se rend compte qu'il est magique. J'espère un jour mieux comprendre ce que cela fait de vivre et de voir ce monde à travers leurs yeux.

Table des matières

INTRODUCTION GÉNÉRALE.....	1
1 Vivre en groupe social : lien social et société	2
1.1 La structure sociale.....	2
1.2 L'organisation sociale	3
1.2.1 Les différentes organisations sociales	3
1.2.2 La composition des groupes	5
1.2.3 Le degré d'ouverture et la cohésion	6
1.2.4 Le système de reproduction.....	6
2 Vivre en groupe social : avoir des partenaires de coopération	7
2.1 Les comportements de coopération : avantages de la vie en groupe	8
2.1.1 La défense contre les prédateurs	8
2.1.2 La défense du territoire	8
2.1.3 L'accès aux ressources	9
2.1.4 La reproduction	9
2.2 Les théories évolutives sur la coopération.....	9
2.2.1 La sélection de parentèle	10
2.2.2 Le mutualisme	10
2.2.3 La coercition.....	11
2.2.4 L'altruisme réciproque	11
2.3 Les mécanismes de la coopération et les contraintes s'exerçant sur son expression. 12	
2.3.1 La disponibilité des partenaires : les contraintes démographiques	12
2.3.2 La tolérance	13
2.3.3 La synchronisation des partenaires	13
2.3.4 L'impossibilité d'agir seul	14
2.3.5 Les capacités cognitives	14
3 Compétition liée à la vie en groupe et importance des liens sociaux	15
3.1 La compétition intra-groupe et les risques associés	16
3.2 L'importance des liens sociaux dans la compétition intra-groupe	18
3.2.1 Les relations de dominance	18
3.2.2 Les stratégies cognitives : la dissimulation d'information et la tromperie.....	19
3.2.3 Les modes de résolution des conflits.....	20
3.2.4 Les coalitions et les alliances	21
3.3 Pourquoi étudier les espèces coloniales monogames ?	23
3.3.1 Les sociétés coloniales monogames	23
3.3.2 Modèle d'étude : le corbeau freux.....	24

4	But de la thèse	27
	MÉTHODES GÉNÉRALES.....	30
1	Espèce étudiée	31
1.1	Les corvidés.....	31
1.2	Le corbeau freux : caractéristiques morphologiques et socio-écologiques	31
1.2.1	Caractéristiques morphologiques	31
1.2.2	Aire de répartition et habitat.....	31
1.2.3	Houspillage et défense collective	32
1.2.4	Reproduction et nidification.....	32
1.2.5	Régime alimentaire, modes de fourragement et cache de nourriture	33
1.2.6	Organisation sociale	35
1.3	Sujets et conditions d'étude.....	35
1.3.1	Le groupe étudié.....	35
1.3.2	Les conditions d'élevage et d'observation	36
2	Procédures d'observation	38
2.1	Périodes d'observation	38
2.2	Méthodes d'observation	39
2.3	Ethogramme	40
2.4	Réseaux sociaux	43
	CHAPITRE 1	45
	CHAPITRE 2	70
	CHAPITRE 3	95
	DISCUSSION	122
1	Résultats principaux	123
2	Coopérer ou non : les corbeaux freux font des coalitions mais ne coopèrent pas pour résoudre leurs conflits	124
3	Avec qui coopérer : coalitions avec l'apparié et aucun autre individu.....	128
4	Quand coopérer : surtout quand c'est nécessaire.....	130
5	Bénéfices de la coopération en situation de compétition chez les corbeaux freux ?.....	131
6	Les corbeaux freux : un modèle d'étude intéressant pour étudier les réponses coopératives à la compétition et l'importance des liens sociaux ?	133
7	Les groupes de corbeaux freux : des sociétés tolérantes ?.....	133
8	Limites.....	134
8.1	La captivité et la taille du groupe	134
8.2	La néophobie et la réaction à l'isolement.....	135
8.3	La variabilité intra-spécifique.....	136
8.4	Le manque de connaissances sur l'organisation sociale : la philopatrie et le degré d'ouverture	136

9 Conclusion.....	137
BIBLIOGRAPHIE.....	138
ANNEXES.....	156

Liste des tableaux

MÉTHODES GÉNÉRALES

Tableau 1. Composition du groupe.....	36
Tableau 2. Éthogramme.....	40

CHAPITRE 1

Table 1. Recorded behaviors.....	56
----------------------------------	----

CHAPITRE 2

Table 1. Ethogram.....	81
------------------------	----

CHAPITRE 3

Table 1. Ethogram used for caching and pilfering observations.....	107
Table A1. GLMM results investigating factors influencing the probability of coalition formation...	121

Liste des figures

MÉTHODES GÉNÉRALES

Figure 1. Colonie de corbeaux freux.....	33
Figure 2. Corbeau freux cachant un ver de terre.....	34
Figure 3. Volière.....	37
Figure 4. Plan de la volière.....	38
Figure 5. Comportements affiliatifs des corbeaux freux.....	43

CHAPITRE 1

Figure 1. Proportion of attracted and dispersed PC-MC pairs between former opponents.....	60
Figure 2. Proportion of attracted and dispersed PC-MC pairs between the victim and a third-party.....	61

CHAPITRE 2

Figure 1. Two individuals (on the left) forming a coalition to attack a third (on the right) to access the food.....	80
Figure 2. Number of attacks initiated by males and females considering dyadic conflicts only.....	83
Figure 3. Number of coalitions made with the mate or with another group member.....	85
Figure 4. Proportions of success alone and when forming a coalition.....	86
Figure 5. Sharing of coalition gains.....	87

CHAPITRE 3

Figure 1. Aggressive cache defence and aggressive pilfering according to the relative dominance status of the competitor.....	110
Figure 2. Aggressive cache defence and aggressive pilfering according to the degree of competition..	111
Figure A1. Percentage of each type of pilfering attempts.....	121

Liste des annexes

Figure A1. Réseau social 2017.....	157
Figure A2. Réseau social 2018.....	158
Figure A3. Exemple d'une séquence de comportements affiliatifs et agonistiques lors d'une coalition.....	159

INTRODUCTION GÉNÉRALE

1 Vivre en groupe social : lien social et société

Au sein d'un groupe social, les individus se reconnaissent individuellement et se comportent différemment les uns avec les autres selon leur degré de familiarité et les relations sociales qu'ils ont créées (Mitani et al. 2012). Ces relations, qu'on peut appeler liens sociaux, sont déterminantes dans la capacité des individus à coopérer et dans la manière dont ils gèrent leurs conflits d'intérêts et s'adaptent à la compétition au sein du groupe (de Waal 1986; Aureli and de Waal 2000; Aureli et al. 2002; Kappeler and van Schaik 2006; Mitani et al. 2012) En effet, chaque individu est exposé aux avantages et aux inconvénients de la vie en groupe. Coopérer avec d'autres individus va souvent lui permettre de surmonter des situations auxquelles il ne pourrait faire face seul. Cependant, ces liens sociaux sont diversifiés et distribués de manière différente selon le type de société considéré (Kappeler and van Schaik 2002; Clutton-Brock 2016; Ward and Webster 2016). La capacité à s'allier à d'autres membres du groupe, conditionnée par les patterns des liens sociaux, dépend donc fortement du type de société (ou « système social ») dans laquelle vit l'individu considéré (Mitani et al. 2012). Il est donc fondamental de prendre en compte cette caractéristique pour appréhender les causes et les fonctions des comportements sociaux des animaux.

Un système social peut être défini par ses trois composantes : la structure sociale, l'organisation sociale et le système de reproduction (Kappeler and Schaik 2002). Ces trois composantes agissent les unes sur les autres. Elles sont toutes importantes à prendre en compte pour comprendre les facteurs qui modulent les comportements des individus.

1.1 La structure sociale

La structure sociale est composée de trois niveaux : l'interaction entre deux individus, la relation qui émerge de la succession d'interactions entre ces individus, et le réseau social qui est le schéma qui résulte de l'ensemble des relations dans le groupe (Hinde 1976). Les interactions entre les individus sont des événements ponctuels qui peuvent être décrits comme des échanges de comportements affiliatifs (e. g. toilettage mutuel), agonistiques (e. g. morsure, menace), vocaux ou gestuels. Les relations se construisent entre deux individus via les interactions qu'ils ont échangées. La construction d'une relation requiert que les individus se reconnaissent mutuellement et mémorisent leurs interactions passées. Comme ces interactions peuvent être affiliatives ou agonistiques et peuvent différer par leur fréquence, la relation qui

en résulte peut être plus ou moins positive (affiliative, agonistique ou neutre), plus ou moins forte et plus ou moins stable (Hinde 1976 ; Alexander 1974). Au sein d'un même groupe, les relations entre chaque dyade ne sont donc pas égales. La structure sociale d'une espèce résulte de la répartition et de la qualité des relations entre tous les individus d'un même groupe et de la dynamique de ces relations avec le temps. Ainsi, un individu peut former des relations affiliatives fortes (ceux avec qui ils les forment sont ses « partenaires de valeur ») et qui durent dans le temps (on dit qu'ils sont « partenaires à long-terme ») avec certains membres de son groupe et dans le même temps, avoir des relations sociales faibles ou de courte durée. Ce sont là deux extrêmes mais les relations sociales peuvent bien sûr être plus ou moins fortes et de plus ou moins longue durée. Selon le type de société pris en compte, les partenaires de valeur peuvent être des individus apparentés, des partenaires de reproduction et/ou des « amis » (individus non apparentés qui peuvent ou non être des partenaires sexuels). Dans la suite de ma thèse, j'utiliserai les termes « liens sociaux » ou « partenaires de valeur » pour faire référence aux relations fortes et de longue durée, en englobant ces trois cas de figure. L'identité et le nombre de ces partenaires de valeur sont largement conditionnés par l'organisation sociale et le système de reproduction de l'espèce considérée.

1.2 L'organisation sociale

1.2.1 Les différentes organisations sociales

Les espèces peuvent être réparties selon différentes organisations sociales, qui vont contraindre les patterns des liens qu'un individu peut mettre en place avec les membres de son groupe. Le couple avec sa progéniture est l'organisation sociale la plus simple : les deux individus vivent avec leurs jeunes qu'ils élèvent dans un territoire qu'ils défendent contre les conspécifiques et ne construisent des relations qu'avec leur apparié et leurs petits. Ce mode de vie est privilégié chez les oiseaux, chez certaines espèces d'amphibiens, de reptiles et quelques primates (Bull 2000; Reichard and Boesch 2003; Brown et al. 2011; Kvarnemo 2018; Nowicki et al. 2018a) On note aussi des hardes de femelles (sans mâle résidant dans le groupe), comme chez les éléphants d'Afrique (*Loxodonta africana* ; Wittemyer and Getz 2007), des groupes uni-mâle avec un seul mâle adulte résident et plusieurs femelles, souvent non apparentées (e. g. équidés ; Klingel 1974 ; Reichard and Boesch 2003) et même des groupes eusociaux avec des systèmes de castes (e. g. abeilles mellifères, *Apis mellifera* : Roubik 2012 ; rats-taupes nus, *Heterocephalus glaber* ; Zenick and Goldsmith 1981). Historiquement, l'organisation sociale

la plus étudiée reste les groupes multimâle-multifemelles. Cependant, les systèmes coloniaux commencent à être eux aussi mieux étudiés pour mieux comprendre l'évolution de cette organisation sociale (Kotrschal et al. 2010).

Dans les groupes multimâles-multifemelles, on retrouve plusieurs mâles adultes et plusieurs femelles adultes. C'est l'organisation sociale observée chez toutes les espèces de macaques (une famille d'espèces très étudiée sur le plan du lien social ; Mitani et al. 2012). Elle est caractérisée par une certaine promiscuité : les individus se reproduisent avec plusieurs partenaires et forment des relations sociales femelle-femelle, mâle-mâle et même mâle-femelle. C'est le cas par exemple des lémurs à front roux (*Eulemur rufus*) et des bonobos (*Pan paniscus*) chez qui des liens male-femelle très forts ont été observés (Pereira and McGlynn 1997; Stevens et al. 2006). Les groupes multimâle-multifemelle peuvent être plus ou moins cohésifs.

Les groupes coloniaux se distinguent par le nombre important d'individus qu'ils comprennent, allant de plusieurs dizaines voire plusieurs dizaines de milliers. Cette organisation sociale est particulièrement observée chez les oiseaux (Coulson 2002) mais existe aussi chez les insectes (Hou et al. 2010), les poissons (Tyler 1995) et certains mammifères (e. g. maras, *Dolichotis patagonum* : Taber and Macdonald 1992). Les animaux coloniaux peuvent être polygames, monogames à court-terme ou monogames à long-terme. Chez les coloniaux monogames à long-terme (appelés « coloniaux monogames » ci-après pour faciliter la lecture), plusieurs couples (jusqu'à plusieurs dizaines) se rassemblent et vivent ensemble (Marzluff and Balda 1992 ; Taber and Macdonald 1992). Chez ces espèces, comme chez les monogames territoriaux, le lien de couple (« pair bond ») est durable et très fort (Black 2001; Emery et al. 2007; Kotrschal et al. 2010; Brandl et al. 2019). Il semblerait que les individus soient capables d'établir des relations à long-terme avec des membres du groupe autres que l'apparié dans ces sociétés (Frigerio et al. 2001; Boucherie et al. 2016, 2019; Brandl et al. 2019) mais on ne connaît encore que très peu de choses de la structure sociale de ces espèces.

On peut différencier ces organisations sociales selon plusieurs paramètres : le nombre d'individus et la composition du groupe ainsi que le degré d'ouverture du groupe ou sa cohésion. Chacun de ces paramètres peut influencer les liens sociaux entre les individus qui vivent au sein de ces groupes, et ainsi conditionner leur comportement.

1.2.2 La composition des groupes

Le nombre d'individus d'un groupe social peut varier de deux (couple monogame sans jeunes) à plusieurs centaines d'individus (dans les colonies d'oiseaux par exemple) voire à plus de 20 millions chez certains chiroptères (Bradburry and Vehrencamp 1977). Plus la taille du groupe augmente, plus les chances que ses membres se séparent et forment des sous-unités ou de nouveaux groupes est importante (Clutton-Brock 2016). La taille des groupes est régulée par les naissances, la dispersion des individus lorsqu'ils atteignent l'adolescence (ou la maturité sexuelle), la mortalité naturelle, la compétition sexuelle et l'éviction de certains individus adultes du groupe.

Outre le nombre d'individus, les groupes sociaux diffèrent en termes de sex-ratio, d'âge et de degré d'apparentement. Chez la plupart des mammifères, le sex-ratio est déséquilibré en faveur des femelles. C'est par exemple le cas des groupes uni-mâles formés par les équidés (Clutton-Brock 2016) et les gorilles des montagnes (Harcourt and Stewart 2007). Le degré d'apparentement entre les individus dépend du pattern de dispersion de l'espèce. En effet, chez la plupart des mammifères, les femelles restent dans leur groupe de naissance tandis que les mâles émigrent à l'adolescence (Clutton-Brock 2016). On dit que les femelles sont philopatrices. C'est le cas chez toutes les espèces de macaques et les hyènes tachetées par exemple (Mitani et al. 2012; van Horn et al. 2004). Ainsi, elles vivent avec leur mère, leurs sœurs, leurs jeunes, des femelles non apparentées et quelques mâles adultes non apparentés. On parle de clans matrilinéaires. Au contraire, chez d'autres espèces comme les chimpanzés, les équidés et les gorilles des montagnes, les femelles émigrent à l'adolescence, donc elles n'ont pas d'apparentés dans leur groupe social à l'âge adulte. Les mâles, quant à eux, vivent dans la majorité des cas soit seulement avec des femelles soit avec des mâles adultes non apparentés. Ils sont donc souvent contraints à former des liens sociaux avec des individus non apparentés (Connor et al. 1992). Chez les oiseaux, la dispersion est plutôt biaisée en faveur des femelles dans la plupart des cas (Greenwood 1980; Marzluff and Balda 1992) mais il existe des exceptions comme les Anatidés, chez qui les femelles sont philopatrices (Waldeck et al. 2008; Kotrschal et al. 2010). De plus, chez les oiseaux, le pattern de dispersion reste encore méconnu chez de nombreuses espèces, chez qui les deux sexes pourraient émigrer (Greenwood and Harvey 1982; Patterson and Grace 1984; Szulkin and Sheldon 2008). On sait donc encore assez peu de choses sur le degré d'apparentement au sein des groupes d'oiseaux vivant en société coloniale monogame.

1.2.3 Le degré d'ouverture et la cohésion

Un groupe peut être considéré comme plus ou moins ouvert. L'ouverture d'un groupe social peut être définie comme la facilité d'intégration de nouveaux individus et la possibilité de quitter ce groupe (Ward and Webster 2016). Chez les groupes multimâle-multifemelle stables ou les groupes eusociaux, ce degré d'ouverture est très faible : si un nouvel individu, donc un intrus, tente de s'intégrer au groupe, il risque de se faire attaquer voire même tuer (Hrdy 1974; Zhang et al. 2006; Clutton-Brock 2016). L'ouverture est typiquement très faible chez les groupes de petite taille et très cohésifs et plus grande chez les grands groupes plus ou moins instables (comme chez certains ongulés par exemple : Jarman and Jarman 1973; Fryxell and Sinclair 1988). Chez les espèces coloniales, le degré d'ouverture semble particulièrement important (Patterson and Grace 1984; Coulson 2002).

Un groupe peut être plus ou moins cohésif : les membres d'un même groupe peuvent passer tout leur temps ensemble ou se séparer temporairement, selon les activités et les saisons. Chez le colobe Guéréza (*Colobus guereza*), les membres du groupe restent ensemble pour toutes les activités. Chez d'autres espèces, comme chez les hyènes tachetées, les femelles adultes fourragent seules ou par deux (Smith et al. 2008) et se rejoignent pour les autres activités. De même, le babouin hamadryas (*Papio hamadryas*) forme de grandes troupes qui se rassemblent pour dormir ensemble mais qui se séparent en journée pour rechercher de la nourriture (Kummer 1968). Typiquement, ces deux derniers cas sont des exemples de sociétés fonctionnant en fission-fusion : la taille du groupe varie du fait de le groupe se scinde en sous-unités (appelées « parties » ou « sous-groupe ») qui se rejoignent à certains moments selon leur activité et la distribution des ressources (Kummer 1971). Plusieurs paramètres tels que le contexte, les liens sociaux et les conflits semblent influencer la manière dont les groupes se scindent et se reforment (Aureli et al. 2008; Smith et al. 2008). La composition et la taille du groupe va donc être plus ou moins stable selon l'espèce et le contexte étudiés.

1.2.4 Le système de reproduction

Quatre systèmes de reproduction existent dans les sociétés animales : la monogamie, la polygynie, la polyandrie et la polygynandrie (ou promiscuité). La polygynie et la polygynandrie sont les systèmes de reproduction les plus répandus chez les mammifères tandis que la monogamie est prédominante chez les oiseaux (plus de 85% des espèces : Greenwood 1980).

Chez les premiers, un ou plusieurs mâles se reproduisent avec plusieurs femelles tandis que chez les seconds, un seul mâle se reproduit avec une seule femelle. Ces différences de système de reproduction ont un effet important surtout dans les conflits entre mâles puisque la polygynandrie, peut engendrer une forte compétition entre eux, qui est moindre dans les cas de polygynie et de monogamie. La monogamie peut être à court (seulement pour une période de reproduction) ou long-terme (le lien entre les partenaires perdure au-delà de la période de reproduction et continue pendant plusieurs périodes de reproductions successives ; Black 2001), voire même à vie, en particulier chez les oiseaux (e. g. oies : Black 2001; Kotrschal et al. 2010 ; corvidés : Johnson 1988; Clayton and Emery 2007; Emery et al. 2007). La monogamie à long terme améliore la synchronisation des partenaires, ce qui leur permettrait d'atteindre un taux de reproduction élevé et de mieux défendre leurs ressources communes (Hall and Magrath 2007; Nowicki et al. 2018b). La monogamie à long-terme semble favoriser la mise en place d'une relation sociale de valeur entre les membres du couple. Ce qui signifie qu'en plus d'être un partenaire de reproduction privilégié, l'apparié est souvent aussi un partenaire social de valeur, donc un allié potentiel.

La vie en groupe social peut donc se décliner de nombreuses manières, conduisant ainsi à une distribution des liens sociaux différente d'une société à l'autre. Les patterns de ces liens conditionnent en grande partie les comportements des individus. En effet, lorsqu'ils entrent en interaction, les individus agissent de manière différente selon les liens qu'ils entretiennent. La prise en compte de ces liens est donc fondamentale pour comprendre l'évolution des comportements sociaux tels que les comportements de coopération et de compétition.

2 Vivre en groupe social : avoir des partenaires de coopération

On parle de coopération lorsque des individus s'aident de manière passive ou active pour atteindre un but commun ou individuel et que cela procure un bénéfice à un ou plusieurs des partenaires de coopération (Kappeler and van Schaik 2006). Dans de nombreuses situations, les animaux assurent leur survie et leur succès reproducteur en coopérant. La coopération a donc bien souvent une valeur adaptative (Silk et al. 2003, 2010; Silk 2007). Elle est l'avantage principal à la vie en groupe social. Mais elle ne se fait pas au hasard : elle est souvent conditionnée par les liens sociaux entre les individus, donc par le type de société dans laquelle ils vivent (Kappeler and van Schaik 2006). Dans cette section, je vais présenter brièvement les

situations dans lesquelles les animaux assurent leur survie et leur succès reproducteur en coopérant, puis je présenterai les principales théories visant à expliquer l'évolution de ces comportements ; enfin, j'expliciterai les contraintes qui s'exercent sur leur expression.

2.1 Les comportements de coopération : avantages de la vie en groupe

2.1.1 La défense contre les prédateurs

Le risque de prédation est une des causes majeures de la vie en groupe (Ward and Webster 2016). Il est diminué par le rassemblement des individus (effet de dilution ; e. g. Mooring and Hart 1992) et par le partage de la vigilance (Roberts 1996). Chez de nombreuses espèces d'oiseaux par exemple, les individus émettent des cris d'alarme lorsqu'ils détectent un prédateur, permettant ainsi aux autres de fuir plus vite et plus efficacement (Graw and Manser 2007; Gill and Bierema 2013). Mais les individus coopèrent aussi en attaquant de manière coordonnée un même prédateur : c'est ce que l'on appelle le houspillage (« mobing » ; suricates, *Suricata suricatta*: Graw and Manser 2007 ; pucerons du laurier rose, *Aphis nerii* : Hartbauer 2010 ; hirondelles des rochers, *Ptyonoprogne rupestris* : Shields 1984). Dans les cas de houspillage, le nombre fait la force (Arroyo et al. 2001). De cette manière, le faucon crécerelle (*Falco tinnunculus*), s'éloigne des nids de ses proies, pourtant bien plus petites que lui (Pettifor 1990).

2.1.2 La défense du territoire

Un territoire est une ressource précieuse mais parfois difficile à défendre. En vivant en groupe, les individus ont un avantage considérable : ils peuvent coopérer pour défendre ce territoire commun. En effet, lors de confrontations entre deux groupes de la même espèce, c'est le plus grand qui a le plus de chances de l'emporter (Clutton-Brock 2016). Cette défense peut se faire sous la forme de chorus ou d'attaques synchronisées. Chez les lions (*Panthera leo*) par exemple, les femelles adultes défendent efficacement leur groupe en signalant leur hostilité à des compétiteurs potentiels via des chorus (McComb et al. 1994). Chez les oiseaux territoriaux comme les grallines pie (*Grallina cyanoleuca*) et les primates monogames comme les gibbons (Hylobatidés) par exemple, le mâle et la femelle font des duets, c'est-à-dire des chants très synchronisés pour repousser les intrus (Cowlshaw 1992; Hall and Magrath 2007). Les chorus et les attaques en groupe sont répandues dans de nombreux taxons et profitent à l'ensemble du

groupe (crustacés : Tóth and Duffy 2005; oiseaux : Bossema and Benus 1985 ; poissons : Nowicki et al. 2018b ; primates : Cowlishaw 1992 ; lions : Bygott et al. 1979).

2.1.3 L'accès aux ressources

Les individus coopèrent aussi pour chasser leurs proies. La chasse coordonnée confère plusieurs avantages par rapport à la chasse en solitaire : elle permet de capturer des proies difficiles, en les rassemblant (McMahon and Evans 1992) ou en s'attaquant à plusieurs à des proies plus grosses que soi (Macnulty et al. 2011). Chez les lycaons (*Lycaon pictus*) par exemple, le succès de la chasse augmente avec le nombre d'individus impliqués (Hubel et al. 2016). La coopération pour l'accès aux ressources s'observe aussi dans des conditions expérimentales. Par exemple, deux individus sont capables de tirer de manière synchrone sur des cordes pour accéder à de la nourriture initialement hors de portée (Scheid and Noë 2010).

2.1.4 La reproduction

Bien qu'ils soient souvent en compétition pour se reproduire, les mâles de nombreuses espèces coopèrent pour attirer ou avoir accès à des femelles (poissons : Taborsky 2009 ; oiseaux : Krakauer and DuVal 2011 ; mammifères et insectes : Díaz-muñoz et al. 2014). Chez certaines espèces, une partie des individus du groupe ne se reproduit pas mais aide les reproducteurs à élever leurs jeunes. C'est le cas bien connu des insectes eusociaux comme l'abeille mellifère (*Apis mellifera*) par exemple, chez qui seule la reine se reproduit tandis que les autres individus nourrissent les larves, entretiennent et défendent la ruche (Roubik 2012). C'est aussi le cas chez les espèces pratiquant l'élevage communautaire (« cooperative breeding »), comme les suricates par exemple, chez qui le couple dominant engendre plus de 80% des jeunes, que les autres individus du groupe aident à élever (Griffin et al. 2004).

2.2 Les théories évolutives sur la coopération

Nous avons vu que les comportements coopératifs sont répandus dans les différents taxons et qu'ils remplissent des fonctions fondamentales à la survie et au succès reproducteur des individus. Cependant, les forces qui les poussent à agir de la sorte et non de manière purement égoïste sont importantes à considérer pour comprendre pourquoi ces comportements ont été

maintenus au cours de l'évolution (Kappeler and van Schaik 2006). Plusieurs théories ont été formulées dans ce but, que je présente ci-après. Le lien existant entre les individus est bien souvent impliqué dans ces mécanismes évolutifs.

2.2.1 La sélection de parentèle

La théorie de la sélection de parentèle est la plus ancienne à avoir été proposée. Elle soutient que les individus vont aider en priorité leurs apparentés car ils vont en tirer un bénéfice indirect : en les aidant, les gènes qu'ils partagent avec eux vont être transmis à la génération suivante. C'est le concept de « fitness inclusive », introduit par Hamilton (1964). Cette théorie permet d'expliquer le fait que des individus prennent des risques en coopérant avec leurs apparentés sans gagner de bénéfices apparents à l'issue de l'acte coopératif. La théorie de la sélection de parentèle a été très fortement soutenue par de nombreuses preuves expérimentales et explique bien la majeure partie des comportements coopératifs observés (Smith et al. 2010; Bissonnette et al. 2015). Elle est particulièrement vérifiée dans les groupes comprenant beaucoup d'apparentés (Clutton-Brock 2009), qui sont souvent des alliés importants. En ce sens, la relation sociale qui lie les apparentés entre eux est bien souvent une force qui les pousse à coopérer.

2.2.2 Le mutualisme

Dans certains cas, les bénéfices de la coopération sont effectifs pour chacun des deux partenaires, on parle alors de mutualisme (intra-spécifique) (Bercovitch 1988; Clutton-Brock 2009). Ainsi, il est dans l'intérêt de chacun des partenaires de coopérer. Il semblerait que la majorité des actes de coopération entre des individus non-apparentés s'explique par le mutualisme (synthèse par Clutton-Brock 2009). C'est le cas par exemple des femelles bonobos (*Pan paniscus*) qui forment des coalitions pour combattre les mâles qui harcèlent une femelle du groupe. Dans ce cas, toutes les femelles bénéficient du fait que les mâles aient peur de s'en prendre à une femelle au risque de se faire attaquer par une puissante coalition (Tokuyama and Furuichi 2016). Certains auteurs soutiennent que le mutualisme pourrait être une force qui permet aux relations à long-terme de se développer et de se maintenir entre deux individus non-apparentés (Emery et al. 2007; Clutton-Brock 2009). En ce sens, c'est la possibilité de gagner des bénéfices individuels qui pousse souvent les individus à coopérer ensemble (Shields 1984;

Chapais et al. 1991; Russell and Wright 2008; Schülke et al. 2010; Hubel et al. 2016; Tokuyama and Furuichi 2016; Nowicki et al. 2018b). Les liens sociaux peuvent être très impliqués dans cette force car ils apportent bien souvent des bénéfices mutuels aux individus qui entretiennent ce type de relation, comme c'est le cas chez les macaques d'Assam (*Macaca assamensis*), par exemple, chez qui les mâles adultes gagnent un accès privilégié à la reproduction en formant des liens sociaux forts avec d'autres mâles adultes non apparentés (Schülke et al. 2010).

2.2.3 La coercition

On qualifie de coercition les cas où le comportement des individus qui coopèrent ne permet de maximiser que les bénéfices immédiats d'un seul de ces individus, entraînant un coût et aucun bénéfice pour le ou les autres (Clutton-Brock 2009). Dans ce cas, il s'agit de coopération forcée. L'individu qui tirerait un bénéfice de la coopération utilise des stratégies coercitives telles que le harcèlement (Tebbich et al. 1996; Gilby 2006) ou la punition (Hauser 1992) pour forcer l'autre à coopérer. Ce sont souvent les dominants qui mettent en œuvre ces stratégies pour forcer les dominés à les aider (Tebbich et al. 1996; Clutton-Brock and Parker 1995). C'est donc la relation de dominance entre les individus qui conduit à la coopération et non pas un lien social au sens affiliatif. La coercition explique une partie des comportements coopératifs observés tels que le partage de nourriture (Gilby 2006; Silk et al. 2014).

2.2.4 L'altruisme réciproque

Pour expliquer la coopération entre individus non-apparentés, Trivers (1971) a proposé l'hypothèse de « l'altruisme réciproque ». Cette théorie soutient qu'un individu va effectuer un comportement particulier (comme donner de la nourriture par exemple), coûteux, sans gagner de bénéfice direct mais en vue d'un bénéfice futur qui compenserait son investissement initial. Ce bénéfice futur peut être de la même nature que l'investissement ou de nature différente (Trivers 1971). Prenons le cas du don de nourriture par exemple. Un individu A donnerait de la nourriture à un individu B qui la mangerait. A subirait donc un coût initial, la perte de nourriture. D'après la théorie de l'altruisme réciproque, A aurait fait ce don dans l'attente que B lui donne de la nourriture ou l'aide d'une autre manière, en le toilettant ou en l'aidant dans un conflit par exemple, dans un futur plus ou moins proche. La théorie de l'altruisme réciproque a été longtemps considérée comme une des explications majoritaires à la coopération entre individus

non-apparentés mais elle a été fortement remise en question (voir Clutton-Brock 2009 ; Hemelrijk et al. 2015 ; Bissonnette et al. 2015). En effet, il semblerait que, dans la grande majorité des cas, (i) les individus tirent un bénéfice, même indirect, à coopérer ou bien c'est qu'ils ont été forcés à coopérer (coercition) et (ii) que la réciprocité n'est que très rarement retrouvée (Clutton-Brock 2009). Il est désormais majoritairement admis que la plupart des cas de coopération entre des individus non apparentés reposent sur de la coercition ou du mutualisme (Chapais et al. 1991; Tebbich et al. 1996; Gilby 2006; Russell and Wright 2008; Schülke et al. 2010; Hubel et al. 2016; Tokuyama and Furuichi 2016; Nowicki et al. 2018b).

2.3 Les mécanismes de la coopération et les contraintes s'exerçant sur son expression

Au vu de ces théories, l'évolution de la coopération semble être en grande partie liée au type de liens entre les individus. Seulement, les individus ne coopèrent pas systématiquement quand ils en ont l'occasion (Melis et al. 2006), ce qui pourrait s'expliquer par l'influence de contraintes sociales et cognitives, que je présente ci-après. Ces contraintes s'expriment de manière différente selon le type de société considéré. Il est donc important de les prendre en compte pour comprendre comment le type de société module l'expression des comportements coopératifs.

2.3.1 La disponibilité des partenaires : les contraintes démographiques

L'occurrence d'actes coopératifs dépend directement de la disponibilité de partenaires potentiels. Seulement, les partenaires ne sont pas toujours présents selon le mode de vie de l'espèce. Prenons par exemple la formation de coalitions entre mâles chez les primates vivant en groupes multimâle-multifemelle. Une coalition est une attaque coordonnée faite par deux individus ou plus, les partenaires de coalition, contre un ou plusieurs opposants, appelés cibles de la coalition (Chapais 1995). La formation de coalitions est contrainte par le nombre de mâles disponibles dans le groupe (Bissonnette et al. 2014). Par exemple, les babouins chacma (*Papio ursinus*), qui forment de petits groupes, ne font pas de coalitions tandis que les babouins jaunes (*Papio cynocephalus*) et olives (*Papio anubis*), qui forment de grands groupes, en font (Henzi et al. 1999). Cette différence est supposée émerger du fait que, moins il y a de mâles dans le groupe, moins les chances d'avoir une combinaison de partenaires pour former une coalition efficace sont grandes (Noë 1994; Mitani et al. 2002).

2.3.2 La tolérance

La tolérance est un prérequis essentiel à la coopération (Melis et al. 2006). En effet, pour agir ensemble, deux individus doivent pouvoir être à proximité l'un de l'autre sans s'agresser. Ainsi, les macaques rhésus (*Macaca mulatta*), qui présentent un niveau de tolérance très faible échouent à coopérer pour soulever une pierre sous laquelle se trouve de la nourriture tandis que les macaques de Tonkéan (*Macaca tonkeana*), bien plus tolérants, y arrivent (Petit et al. 1992). Des résultats similaires ont été trouvés en comparant les performances coopératives de chimpanzés (*Pan troglodytes* ; peu tolérants) avec des bonobos (très tolérants) (Hare et al. 2007). Chez les espèces monogames à long-terme, la tolérance au sein du couple est souvent essentielle pour assurer une coopération efficace. Par exemple, chez le poisson-papillon côté du Pacifique (*Chaetodon lunulatus*) et le poisson-papillon baronne (*Chaetodon baronessa*), la capacité à défendre conjointement le territoire est fonction de l'agressivité au sein du couple. Plus la tolérance est grande et plus le couple défend efficacement son territoire contre des compétiteurs (Nowicki et al. 2018b). Chez les corbeaux freux (*Corvus frugilegus*), une espèce coloniale monogame, plus la tolérance est importante, plus les individus arrivent à coopérer pour tirer des cordes leur permettant d'accéder à une table avec de la nourriture initialement hors d'accès (Seed et al. 2008).

2.3.3 La synchronisation des partenaires

Que ce soit pour accéder à une nourriture hors d'accès seul (Melis et al. 2006; Hirata and Fuwa 2007), ou pour défendre un territoire commun (Hall and Magrath 2007), la synchronisation des partenaires est souvent indispensable. Plus les individus sont synchrones, plus ils vont agir de manière efficace. Par exemple, chez la gralline pie, plus la synchronisation temporelle entre les vocalisations du mâle et celles de la femelle est grande, plus les compétiteurs les évitent (Hall and Magrath 2007). De même, chez les poissons-papillon, plus la nage des deux membres du couple est coordonnée, plus ils arrivent à éloigner leurs compétiteurs (Nowicki et al. 2018b). Certains auteurs suggèrent que lorsque deux partenaires agissent de manière synergique, la force de la coalition surpasse la somme des forces de chaque individu (Noë 1994; Bissonnette et al. 2015). Seulement, la synchronisation des partenaires n'est pas toujours observée et peut ainsi conduire à un « échec » de la coopération (e. g. Seed et al. 2008). Il semblerait que la durée du lien social déterminerait la capacité à agir de manière synchrone (Hall and Magrath 2007; Nowicki et al. 2018b). Ainsi, les individus entretenant une

relation sociale à long-terme serait plus à même d'agir de manière synergique, donc plus efficaces.

2.3.4 L'impossibilité d'agir seul

Si les individus ont la possibilité d'accéder à la ressource par eux-mêmes, ils ne coopèrent pas systématiquement, en particulier quand il s'agit d'accéder à une ressource alimentaire (Bullinger et al. 2011). Mais dans certains cas, la difficulté de la tâche peut forcer les individus à coopérer. C'est le cas par exemple si on teste un individu avec de la nourriture inaccessible sur une table munie d'une corde mais que, lorsqu'il tire sur une des extrémités, il lui est impossible d'amener la table assez près de lui pour prendre la nourriture (« string-pulling task »). Cette tâche nécessite d'être à deux, un à chaque extrémité de la corde, et de tirer de manière synchrone (Hirata and Fuwa 2007). Si on teste un chimpanzé seul face à un tel dispositif, qu'il n'arrive pas à saisir et tirer les deux extrémités à lui seul, il va ouvrir une porte pour qu'un autre individu puisse entrer et tirer l'autre extrémité de la corde pour accéder à la nourriture (Melis et al. 2006). De manière similaire, pour s'attaquer à un individu plus dominant qu'eux, contre lequel ils n'auraient aucune chance de gagner, les animaux recourent parfois au recrutement de partenaires de coalitions puissants, plus dominants qu'eux (Berghänel et al. 2010).

2.3.5 Les capacités cognitives

Dans les cas de nourrissage et de toilettage mutuel, les échanges de services ou de biens ne semblent pas faire appel à des capacités cognitives très élaborées. Interagir de manière répétée avec les individus les plus proches en termes de liens sociaux suffit à faire émerger de la coopération. Les capacités cognitives pourraient cependant conditionner la formation de coalitions (Harcourt 1992 ; Connor 2007). Dans certains cas, les individus choisissent préférentiellement un partenaire de coalition dominant par rapport à leur cible (e. g. macaques à bonnet, *Macaca radiata* : Silk 1999 ; capucins moines, *Cebus capucinus* : Perry et al. 2004). Ainsi, la formation de coalitions impliquerait de connaître les relations entre les autres membres du groupe et non pas seulement les siennes propres (« triadic awareness » de Waal and Harcourt 1992) pour faire le choix le plus judicieux. Ce choix serait donc basé sur une connaissance de l'asymétrie de pouvoir entre les membres du groupe. L'hypothèse d'une base

cognitive qui sous-tendrait la coopération s'appuie sur ce concept de « triadic awareness » et stipule que la formation de coalition nécessite des capacités cognitives poussées, que l'on retrouverait majoritairement chez les grands singes (Harcourt 1992). Cependant, en testant 86 groupes de primates de 38 espèces différentes, Bissonnette et collaborateurs (2014) ont montré que les différences de capacités cognitives n'expliquent pas à elles seules la variabilité dans l'utilisation de coalition. Cette variabilité semble mieux expliquée par le nombre de mâles dans le groupe et le degré de compétition (Bissonnette et al. 2014). D'après certains auteurs, les individus se baseraient sur des règles de base simples pour former des coalitions efficaces, comme choisir, parmi les individus disponibles, le plus dominant du groupe (Perry et al. 2004 ; Range and Noë 2005 ; Bissonnette et al. 2009). Les coalitions peuvent même résulter, selon certains auteurs, d'un apprentissage de l'avantage à joindre ses forces (Chapais 1995) et être favorisées par la proximité spatiale entre les individus dans une situation compétitive (Hemelrijk and Puga-Gonzalez 2012).

Ainsi, les individus coopèrent souvent entre eux mais pas systématiquement : ils choisissent avec qui coopérer dans leur groupe et quand coopérer ou agir seul. Les patterns de coopération dépendent de nombreux facteurs sociaux qui sont en partie régis par le type de liens entre les individus, donc par le type de société dans laquelle ils vivent. Le type de société va donc conditionner la capacité des individus à coopérer quand ils en ont besoin pour faire face au défi de la vie en groupe social : la compétition intra-groupe.

3 Compétition liée à la vie en groupe et importance des liens sociaux

La vie en groupe social implique de cohabiter avec des individus dont les intérêts ne coïncident pas toujours. Dans certains cas, les conflits d'intérêts peuvent conduire à des conflits ouverts, c'est-à-dire à des agressions entre les individus d'un même groupe. En effet, vivre en groupe n'apporte pas seulement des bénéfices à l'individu, elle implique aussi une compétition accrue car les membres du groupe sont aussi des compétiteurs potentiels, que ce soit pour l'accès à des partenaires sexuels, à des ressources alimentaires ou à un site de repos ou de nidification. Ces éléments sont essentiels à la survie et au succès reproducteur de l'individu, l'enjeu est donc fort. Seulement, les conflits peuvent avoir des conséquences graves pour l'individu et la pérennité du groupe qui est elle aussi déterminante pour sa survie. Prendre en compte les enjeux et les coûts liés aux conflits au sein des groupes sociaux est essentiel pour comprendre le fonctionnement des sociétés et le rôle des liens sociaux. Ainsi, j'expliquerai

brièvement les risques liés à ces conflits puis je montrerai en quoi les liens sociaux et le type de société jouent un rôle déterminant dans la minimisation de ces impacts négatifs de la vie en groupe.

3.1 La compétition intra-groupe et les risques associés

Chez les espèces montrant une certaine promiscuité, les conflits entre mâles conditionnent l'accès à la reproduction et conduisent à des conflits fréquents et de forte intensité. C'est le cas par exemple chez les éléphants de mer (*Mirounga angustirostris*), chez qui seul un tiers des mâles a accès à la reproduction (Le Boeuf 1974). Du fait de cette compétition, certains mâles meurent avant même d'avoir pu se reproduire. La présence de compétiteurs conditionne aussi l'accès à un site de reproduction favorable, comme l'emplacement d'un nid ou d'un terrier. Chez le canard branchu (*Aix sponsa*), les femelles doivent quitter leur nid et leurs œufs quand elles perdent un conflit contre une autre femelle (Semel and Sherman 2001). Chez les oiseaux coloniaux, la compétition pour les nids est soutenue (Coombs 1960; Kokko et al. 2004) et peut conduire à de nombreux échecs de la reproduction ou à un succès reproducteur moindre, en particulier pour les individus les plus petits (Coulson 1968; Burger and Shisler 1978; Burger 1979; Trivelpiece and Volkman 1979). Le nombre de compétiteurs réduit aussi l'accès à la nourriture. En effet, chez le manchot pygmée (*Eudyptula minor*), par exemple, la masse corporelle des poussins est inversement corrélée à la taille de la colonie dans laquelle ils vivent (Dann and Norman 2006). Chez les oiseaux cacheurs, il serait plus risqué que la cache de nourriture (donc la réserve destinée à être consommée par le cacheur ultérieurement) soit trouvée par un membre du groupe et il est plus difficile de défendre une cache chez les espèces vivant en grands groupes que chez les espèces vivant en groupes réduits (Balda and Kamil 1998). Ainsi, plus le groupe est grand, plus il y a de compétiteurs potentiels. Bien souvent, certains membres du groupe, les dominés, vont être exclus de la zone de nourrissage par les agressions des dominants (e. g. hyènes tachetées : Frank 1986; coatis : Hirsch 2011). La compétition pour la nourriture conduit donc à nombreux conflits. Chez le capucin brun (*Cebus apella*), les conflits pour la nourriture peuvent être 10 fois plus intenses que les conflits inter-groupes (Janson 1985).

Une compétition forte au sein du groupe peut donc avoir des effets très délétères pour l'individu. En effet, si elle est trop importante, elle peut conduire à l'exclusion (Berghänel et

al. 2010; Higham and Maestriperi 2010) ou à la mort de certains individus (Gros-Louis et al. 2003; Campbell 2006). De manière plus générale, elle peut conduire à un stress accru (Castles and Whiten 1998; Wascher et al. 2010), et à la fragilisation des relations sociales (Aureli & de Waal 2000). La fragilisation, ou l'endommagement d'une relation sociale se traduit par une augmentation des conflits, une diminution de la tolérance et des interactions affiliatives entre les opposants à court (Aureli et al. 2002; Patzelt et al. 2009; Fraser and Bugnyar 2011; Cordoni and Palagi 2015; Yamamoto et al. 2015) et à long-terme (Koyama 2001). Les macaques japonais (*Macaca fuscata*) restent ainsi à distance des individus avec lesquels ils sont entrés en conflit, les toilettent moins et les agressent plus souvent, même s'il s'agit de leurs amis ; et ces effets négatifs sont effectifs pendant au moins 10 jours suite au conflit initial (Koyama 2001). L'endommagement des relations sociales avec des partenaires de valeur peut ainsi être durable et il peut être délétère pour l'individu car il mènerait à une perte des bénéfices liés à cette relation de valeur, comme la possibilité d'être toiletté ou de pouvoir manger sans être agressé (Aureli and de Waal 2000) ou encore d'avoir un allié pour former une coalition (Harcourt and de Waal 1992). Quand un conflit a lieu dans le groupe, ce ne sont pas seulement l'agresseur (celui qui émet le premier comportement agressif) et la victime (celui qui reçoit le premier comportement agressif) qui en pâtissent mais souvent toute une partie du groupe (Aureli and van Schaik 1991; Aureli et al. 1992; Watts 1995; Aureli and de Waal 2000). Suite à un conflit, la victime s'attaque souvent à un autre membre du groupe, qui n'était pas impliqué dans le conflit : elle redirige l'agression (Furuichi and Tokuyama 2014). L'agression est souvent redirigée vers un individu affilié ou apparenté à l'agresseur (Aureli et al. 1992; Emery et al. 2007) ou vers un individu dominé (Aureli et al. 1993). Les conflits ponctuels entraînent aussi une augmentation de la tension dans le groupe, conduisant à la multiplication des conflits, même entre les individus qui n'étaient initialement pas impliqués. De cette manière, les conflits peuvent souvent escalader et engendrer des blessures graves ou la fission des groupes (Aureli and de Waal 2000), conduisant ainsi à une perte des bénéfices liés à la vie en groupe social. Les individus ont donc un intérêt à minimiser les impacts négatifs de la compétition dans leur groupe. Plusieurs mécanismes comportementaux peuvent limiter les effets négatifs de cette compétition et parmi eux, la mise en place d'une hiérarchie de dominance, une tolérance accrue, les stratégies de dissimulation d'information, mais principalement la coopération à travers les stratégies de résolution de conflits, et la formation d'alliance. La mise en œuvre de ces stratégies

repose en grande partie sur les liens sociaux entre les individus, qui peuvent être un réel avantage pour surmonter la compétition.

3.2 L'importance des liens sociaux dans la compétition intra-groupe

Les individus peuvent agir seuls ou coopérer pour limiter les impacts négatifs de la compétition au sein de leur groupe. Un haut degré de tolérance (Hare et al. 2007 ; Thierry 2013 ; Melis et al. 2006 ; Emery et al. 2007) et l'établissement de relations de valeur (Aureli and de Waal 2000 ; Aureli et al. 2002 ; Fraser et al. 2009 ; Mitani 2006 ; Connor et al. 1992 ; Berghänel et al. 2011) devraient favoriser les stratégies coopératives telles que les coalitions et les mécanismes de résolution des conflits.

3.2.1 Les relations de dominance

La dominance conditionne en grande partie l'issue des conflits. Comme pour d'autres liens sociaux, il s'agit d'une relation sociale mais cette celle-ci est fondée sur l'issue d'interactions agonistiques successives entre deux individus. Elle est caractérisée par la prévisibilité de l'issue des interactions au profit du même individu (Drews 1993). L'individu qui est vainqueur est « dominant » par rapport à l'autre, qui est alors appelé « dominé ». La dominance est une mesure relative, qui est basée sur l'asymétrie des rapports de force entre les individus, et non une caractéristique qui leur est intrinsèque (de Waal 1986). Le réseau émergent des relations de dominance entre toutes les paires d'individus possibles dans le même groupe permet de définir la hiérarchie de dominance. On parle de rang de dominance pour traduire la position de l'individu dans la hiérarchie du groupe (Drews 1993). Le rang de dominance d'un individu permet donc de prédire sa priorité d'accès aux ressources. S'il a un rang élevé, il fera partie des premiers individus à accéder à une ressource. Ainsi, la mise en place d'une hiérarchie de dominance permet de définir l'ordre d'accès aux ressources et donc de limiter grandement les conflits ouverts au sein du groupe (Aureli and de Waal 2000). La dominance structure de manière importante les rapports de coopération entre les individus en situation conflictuelle. En effet, dans la grande majorité des cas, dans un conflit entre deux individus, c'est le plus dominant des deux qui est soutenu par les autres (e. g. Smith et al. 2010; Loretto et al. 2012). Ce sont aussi les individus dominants qui sont souvent les plus sollicités pour former des coalitions pour remettre en cause la dominance du mâle alpha chez certaines espèces de

primates (Noë 1992; Perry et al. 2004; Young et al. 2014). Ainsi, de par leur rang de dominance, les individus vont avoir plus ou moins de chances d'avoir des alliés et/ou d'être des alliés demandés. Cela est d'autant plus vrai que la hiérarchie est rigide dans le groupe et que la compétition concerne les rangs hiérarchiques eux-mêmes (Harcourt and de Waal 1992). Seulement, la dominance n'est pas le seul fruit des caractéristiques intrinsèques des individus, elle est bien souvent conditionnée par les liens qu'ils entretiennent avec leurs partenaires sociaux. De cette manière, le rang hiérarchique d'un individu est conditionné par le clan matrilinéaire dont il fait partie (plupart des primates et hyènes tachetées : Irwin and Ehardt 1985; Chapais 1995; Vulllioud et al. 2019) ou par le fait qu'il soit en couple ou non (plupart des oiseaux monogames : Lamprecht 1985; Emery et al. 2007; Braun and Bugnyar 2012). Cela serait dû au fait que ces partenaires de valeur (les apparentés dans les clans matrilinéaires ou l'apparié) peuvent aussi être des alliés puissants en cas de conflits ouverts (Lamprecht 1985; Kikkawa et al. 1986; Harcourt and de Waal 1992; Scheiber et al. 2009).

Bien qu'elle minimise la fréquence des conflits, la dominance est une contrainte pour les dominés. En effet, l'accès aux ressources est restreint pour eux dans de nombreux contextes comme lorsque la nourriture est rare et/ou monopolisable par exemple. Dans ces cas-là, les dominés peuvent tout de même tenter d'accéder aux ressources. S'ils font partie d'une espèce peu tolérante, ils risquent d'être agressés et repoussés en dehors de la zone de nourrissage tandis que dans le cas d'une espèce très tolérante, le risque est moindre et les dominants peuvent les laisser manger à leurs côtés (Rebout et al. 2017). La tolérance permet ainsi de limiter l'occurrence de conflits au sein du groupe et donc d'éviter les conséquences négatives qu'ils peuvent engendrer.

3.2.2 Les stratégies cognitives : la dissimulation d'information et la tromperie

L'individu peut aussi agir seul pour contourner la compétition. En effet, certains comportements permettent d'accéder à une ressource sujette à compétition, tout en évitant les conflits. C'est le cas de la dissimulation d'information et de la tromperie. La dissimulation consiste à ne pas transmettre au reste du groupe une information qui pourrait profiter aux autres mais qui, souvent, causerait une compétition (Byrne and Whiten 1992). En présence de compétiteurs potentiels, l'individu peut dissimuler la présence de nourriture en inhibant ses cris (Hauser 1992), en modifiant son trajet vers la nourriture (Ducoing and Thierry 2003; Hirata &

Matsuzawa 2001) ou cherchant un endroit hors de vue pour cacher de la nourriture à laquelle il a eu accès (Dally et al. 2005b; Grodzinski and Clayton 2010). L'individu contourne ainsi la compétition directe en modifiant son comportement en réponse à la présence de compétiteurs potentiels. C'est précisément ce que font les capucins bruns, les macaques crabiers (*Macaca fascicularis*) et les singes-araignée de Geoffroy (*Ateles geoffroyi*) (Amici et al. 2009).

La compétition directe peut aussi être évitée en émettant de faux signaux de communication pour détourner les autres membres du groupe de la compétition en cours. Par exemple, les individus émettent de faux cris d'alarme pour accéder à la nourriture ou à un partenaire sexuel pendant que les autres cherchent le prédateur ou fuient (Møller 1990, 1998; Wheeler 2009). Il est important de noter que ces stratégies peuvent être mises en œuvre par des individus faibles physiquement et/dominés dans le groupe (Ducoing and Thierry 2003; Brown et al. 2012; Shaw and Clayton 2012). C'est-à-dire des individus qui ont généralement du mal à accéder aux ressources. C'est le cas par exemple des individus dominés chez les corvidés, qui ne peuvent gagner la compétition contre un cacheur plus dominant qu'eux. Dans ce cas, ils espionnent et attendent que ce dernier parte pour piller sa cache, sans risquer de se faire attaquer (de Kort et al. 2006; Grodzinski and Clayton 2010; Shaw and Clayton 2012). De même, chez les chimpanzés, si on teste deux individus dans une situation de compétition alimentaire et que seul le dominé est capable de voir où se trouve la nourriture, il va courir pour l'attraper avant le dominant (Call 2001).

3.2.3 Les modes de résolution des conflits

Les conflits ou leur renouvellement peuvent être évités en s'éloignant les uns des autres (Aureli et al. 1995), en se soumettant (Kutsukake and Clutton-Brock 2008) ou en évitant un individu potentiellement hostile (Sommer et al. 2002; Kutsukake and Clutton-Brock 2008). Mais, après un conflit, les individus peuvent aussi recourir à des stratégies de résolution de conflits qui vont faire intervenir une affiliation avec un autre individu. On parle de réconciliation lorsqu'une affiliation entre deux opposants est observée juste après un conflit (de Waal & van Roosmalen 1979). La réconciliation est le mode de résolution des conflits le plus étudié et semble être utilisée par de nombreuses espèces (Demaria and Thierry 2001; Wahaj et al. 2001; Aureli et al. 2002; Leca et al. 2002; Weaver 2003; Palagi et al. 2004; Cordoni and Palagi 2008; Thierry et al. 2008). Elle permet de restaurer la relation entre les opposants après un conflit (Aureli et al. 1989; Wittig and Boesch 2005; Aureli and Schaffner 2006), en

diminuant le risque de renouvellement d'agression entre eux (Aureli and de Waal 2000; Aureli et al. 2002). Le risque de renouvellement d'agression ainsi que le stress des opposants peuvent aussi être diminués par l'affiliation avec un tiers (parfois appelée « consolation ») (Fraser et al. 2009). On parle d'affiliation avec un tiers quand, suite au conflit, un des opposants est engagé dans des interactions affiliatives avec un autre individu, non impliqué dans le conflit (de Waal and van Roosmalen 1979). La coopération avec un tiers peut permettre de stopper un conflit. On parle alors d'intervention agressive quand deux individus se battent ou se menacent et qu'un troisième individu, non impliqué, intervient de manière agressive (Watts et al. 2000) et d'intervention pacifique lorsque l'intervention d'un tiers est pacifique (Ren et al. 1991; Petit et al. 1997). Par exemple, chez les macaques de Tonkéoan, un individu peut stopper le conflit en enlaçant un des opposants (Petit and Thierry 1994).

Les conflits n'ont pas les mêmes patterns et les mêmes impacts selon le type société considérée. Donc l'impact des conflits sur les relations varie d'une espèce à l'autre. Cette variabilité explique en partie les différences dans les mécanismes de résolution des conflits. En effet, chez les espèces peu tolérantes telles que les macaques japonais (*Macaca fuscata*), les conflits sont peu fréquents mais de forte intensité (Petit et al. 1997). Les conséquences des conflits peuvent donc être lourdes : un stress accru, des blessures et des relations sociales abimées. A l'opposé, chez les tamarins, les conflits sont rares et de faible intensité. Ils ne semblent pas avoir d'impact sur les individus ni affecter leurs relations (Schaffner et al. 2005). Ainsi, les enjeux ne sont pas les mêmes selon que les conflits soient dangereux ou non pour les individus et leurs relations. Il est donc important de prendre en compte l'intensité des conflits dans une espèce, voire même dans un groupe pour pouvoir poser des hypothèses sur les comportements qui pourraient probablement être mis en œuvre pour limiter les conflits ou réparer leurs effets négatifs. Malheureusement, cette information n'est pas toujours citée dans la littérature et il est difficile de comparer l'intensité des comportements agonistiques d'une espèce à l'autre, surtout quand elles sont de taxons très éloignés, comme les primates et les oiseaux par exemple.

3.2.4 Les coalitions et les alliances

Dans de nombreux cas, il est plus efficace de se battre à plusieurs plutôt que seul (Harcourt and de Waal 1992), que ce soit pour accéder à de la nourriture (Hubel et al. 2016; Schmelz and

Call 2016), à un partenaire sexuel (Schülke et al. 2010; Díaz-muñoz et al. 2014) ou pour défendre un territoire (Heinsohn and Packer 1995; Nowicki et al. 2018b), en particulier contre des individus dominants ou quand le degré de compétition est important (Mitchell 1994; Szykman et al. 2003; Higham and Maestripieri 2010). Dans la grande majorité des cas, les coalitions sont faites par deux individus contre une seule cible (Bissonnette et al. 2015). On retrouve des coalitions chez de nombreuses espèces, quel que soit leur taxon (Scott 1980; Harcourt and Stewart 1989; Chapais et al. 1991; Connor et al. 1992; Noë and Sluijter 1995; Vogel et al. 2007; Scheiber et al. 2009; Smith et al. 2010a; Higham and Maestripieri 2010; Schülke et al. 2010; Berghänel et al. 2011; Loretto et al. 2012; Tokuyama and Furuichi 2016; Surbeck et al. 2017). Les coalitions peuvent démarrer de différentes manières : les partenaires peuvent attaquer une victime commune, ou bien un individu peut se joindre à un conflit déjà en cours, après avoir été sollicité par un des combattants ou non (Chapais 1995; Schülke et al. 2010; Bissonnette et al. 2015). Les coalitions peuvent être opportunistes, c'est-à-dire temporaires (Bissonnette et al. 2009), ou aboutir à des relations durables, on parle alors d'alliance (de Waal and Harcourt 1992). Une alliance est une relation qui se construit entre deux individus formant des coalitions ensemble de manière répétée et sur le long terme (de Waal & Harcourt 1992 ; Tomasello & Call 1997).

La valeur du lien joue un rôle fondamental dans de nombreux aspects du comportement social tels que la réconciliation (Aureli and de Waal 2000), l'affiliation avec un tiers (Fraser et al. 2009) et la formation de coalitions (Connor et al. 1992). Elle peut ainsi être un véritable avantage pour lutter contre la compétition intra-groupe. Les individus se réconcilient plus avec des partenaires avec qui ils ont une relation de qualité qu'avec d'autres individus du groupe (Cords and Thurnheer 1993; Aureli and Schaffner 2006; Patzelt et al. 2009; Peterson 2015). L'hypothèse de la relation de valeur soutient que si un conflit perturbe une relation de qualité entre deux individus, alors la probabilité que ces deux individus se réconcilient est forte (Aureli et al. 2002). C'est aussi le cas pour l'affiliation avec un tiers car la probabilité qu'un individu entre en affiliation avec un autre après avoir été impliqué dans un conflit dépend de la qualité de la relation sociale qu'il entretient avec ce tiers (Fraser et al. 2009). Comme nous l'avons vu plus tôt, les coalitions peuvent être temporaires (Boesch and Boesch-Achermann 2000 ; Smith et al. 2010) ou à long-terme (Connor et al. 1992). Le choix de l'allié repose majoritairement sur la qualité de la relation sociale entre les individus. En effet, chez les dauphins, par exemple, les mâles forment des alliances stables avec leurs amis (Connor et al. 1992). Ces relations à long-

terme apportent un avantage considérable à l'individu : du fait de la simple présence de ses alliés dans le groupe, son rang hiérarchique peut augmenter (Emery et al. 2007; Braun and Bugnyar 2012), les autres individus peuvent être dissuadés d'entrer en compétition avec lui (Chapais 1995). Cela signifie aussi que ne pas avoir d'alliés, quel que soit la force de l'individu et ses chances de gagner en un-contre-un, peut être un véritable handicap dans une situation compétitive (Schülke et al. 2010). Ainsi, plus un individu a d'alliés potentiels dans son groupe, plus ses relations avec ses partenaires sont stables et plus il va pouvoir faire face à la compétition intra-groupe, en coopérant avec eux (Scheiber et al. 2009). La capacité à former et maintenir des relations sociales de qualité, stables et durables, a donc généralement une valeur adaptative (Silk et al. 2003).

Ainsi, nous avons vu que les partenaires de valeur sont des alliés potentiels dans les situations de compétition intra-groupe : ce sont des partenaires de coopération potentiels qui permettent bien souvent de surmonter et de limiter les impacts négatifs de la vie en groupe social. La coopération est une clé pour faire face à la compétition intra-groupe. Pour activer cette clé, il est nécessaire d'avoir des alliés potentiels, ce qui est déterminé par la mise en place de liens sociaux forts et à long-terme, eux-mêmes conditionnés en grande partie par le système social dans lequel vivent les individus considérés.

3.3 Pourquoi étudier les espèces coloniales monogames ?

3.3.1 Les sociétés coloniales monogames

Au vu des travaux présentés ici, il apparaît que le lien social est la pierre angulaire de la vie en groupe : il conditionne en grande partie les interactions entre les individus. Seulement, pour comprendre dans quelle mesure et de quelles manières les liens sociaux modulent les comportements de coopération en situation de compétition chez les animaux, il est nécessaire de tester des espèces vivant dans des sociétés très différentes. La majorité des études effectuées à ce jour ont été menées sur des espèces vivant en groupes multimâle-multifemelle. Ce type de société est minoritaire dans le règne animal et est surtout représenté chez les primates tandis que de nombreuses espèces d'insectes, d'oiseaux et de poissons vivent en groupes coloniaux (Coulson, 2002; Mitani et al. 2012). Seulement, les comportements sociaux de ces animaux sont encore très peu connus en comparaison avec ceux vivant en groupe multimâle-multifemelle. Les sociétés coloniales se distinguent de ces derniers en ce qu'elles comptent de

nombreux individus, présentent un degré d'ouverture souvent élevé (de nouveaux individus peuvent souvent rejoindre la colonie) et un degré de cohésion plus ou moins faible. Les individus vivent donc dans un environnement social hautement imprévisible (Boucherie et al. 2019). Cela signifie aussi que ces sociétés tolèrent de nouveaux individus facilement, contrairement à ce qui est observé chez la plupart des sociétés multimâle-multifemelle. Les liens sociaux au sein de ces sociétés sont encore peu connus mais il apparaît que, chez les espèces coloniales monogames, la structure sociale soit basée sur le lien de couple et parfois sur l'unité familiale (Kotrschal et al. 2010). Du fait du nombre d'individus, cet environnement social pourrait faire face à une compétition intra-groupe importante. Dans cette compétition, les individus auraient toujours la possibilité de faire appel à leur(s) partenaire(s) de valeur, comme leurs parents, leur apparié et/ou leurs amis. Seulement, nous savons encore très peu comment les individus limitent les impacts négatifs de la compétition intra-groupe chez ces espèces et s'ils mettent effectivement en œuvre leurs relations de valeur soit de manière systématique soit en fonction du degré de compétition. Les mécanismes de résolution des conflits et de formation d'alliances sont encore largement méconnus chez ces espèces. De même, le recours aux coalitions a été très peu documenté alors que les conditions favorables à leur utilisation (compétition intra-groupe et présence de partenaires de valeur) semblent présentes. On ne sait pas encore dans quelle mesure les patterns de dominance, de tolérance, de conflits et d'affiliation peuvent influencer la mise en œuvre de ces réponses à la compétition dans ces sociétés. On ne sait pas, pour la majorité d'entre elles, si les individus forment des relations seulement au sein du couple ou aussi en dehors et si ces relations peuvent être de qualité comparable à celles que l'on retrouve chez les groupes multimâle-multifemelle ou uni-mâles. Il est donc particulièrement compliqué de tester l'influence des facteurs identifiés chez ces espèces dont on ne connaît que très peu la structure sociale. Quelques espèces font cependant exception : les oies ainsi que les corvidés sociaux. Ces espèces vivent en groupe toute l'année, que ce soit pour se nourrir, former des dortoirs, ou se reproduire et forment des relations sociales de qualité (Emery et al. 2007).

3.3.2 Modèle d'étude : le corbeau freux

Mon travail s'est donc attaché à étudier les comportements de coopération en situation de compétition intra-groupe chez une espèce de corvidé coloniale monogame à long-terme : le corbeau freux. Les corvidés sont connus pour leurs capacités cognitives, dans le domaine de la

cognition physique (Kenward et al. 2006; Seed et al. 2006; Raby et al. 2007; Bird and Emery 2009a, b; Auersperg et al. 2011) et sociale (Bednekoff and Balda 1996a, b; Emery and Clayton 2001; Bond et al. 2003; Dally et al. 2005a, 2010; Bugnyar and Heinrich 2006; Shaw and Clayton 2012; Legg and Clayton 2014; Bugnyar et al. 2016). Ils sont très attentifs aux comportements les uns des autres et l'intègrent pour produire les réponses les plus à même de leur faire gagner la compétition (de Kort et al. 2006). Les corvidés forment des groupes ouverts qui semblent démontrer une certaine complexité sociale (Clayton and Emery 2007; Boucherie et al. 2019). Cependant, pour le moment, les réponses à la compétition ont été majoritairement étudiées chez des corvidés vivant en couples (territoriaux) et non pas chez espèces coloniales monogames. Parmi les espèces de corvidés coloniaux monogames, le corbeau freux semble particulièrement intéressant pour comprendre comment les facteurs sociaux peuvent influencer les réponses à la compétition. En effet, les corbeaux freux forment des couples à long-terme (voire à vie) et vivent toute l'année en groupe social, nichant dans des colonies de plusieurs dizaines voire plusieurs centaines d'individus dont la composition peut beaucoup varier (Coombs 1961a, b). Chez le corbeau freux, les individus d'un même groupe sont en compétition pour les sites de nidification et la nourriture, directement accessible ou sous forme de caches. En effet, la compétition pour l'emplacement des nids (de préférence en hauteur) dans la colonie entraîne de nombreux conflits de forte intensité chez cette espèce (Coombs 1960, 1961b). Ces oiseaux fourragent en groupe et se battent souvent pour accéder à une ressource trouvée par un autre individu (vers de terre par exemple), bien qu'il s'agisse d'une espèce omnivore et opportuniste. Comme la majorité des corvidés, les corbeaux freux cachent une partie de la nourriture qu'ils trouvent, c'est-à-dire qu'ils placent de la nourriture dans un trou, une crevasse ou autre endroit pour ensuite revenir la récupérer et la consommer (ou nourrir un autre individu avec) (Goodwin 1976; Waite 1985; de Kort and Clayton 2006; Källander 2007). Comme ils vivent en permanence en groupe, les corbeaux freux sont aussi soumis à la présence de potentiels compétiteurs lorsqu'ils cachent et subissent des pillages régulièrement (Källander 2007). Ils peuvent tous être à la fois pilleurs et cacheurs dans un même groupe. Ainsi, dans leur vie de tous les jours, les corbeaux freux doivent faire face aux conséquences négatives de la présence d'autres individus. Cependant, ils en tirent aussi des bénéfices car ils coopèrent pour repousser des compétiteurs potentiels en faisant du houspillage et se regroupent en dortoirs l'hiver (Coombs 1961b; Swingland 1977), limitant ainsi notamment la mortalité due au froid. Ils gagnent aussi probablement de nombreux avantages dans la localisation de sites de nourrissage

de qualité et dans la vigilance mais ces aspects n'ont pas encore été formellement testés. De plus, les corbeaux freux sont capables de coopérer pour accéder à une ressource difficile d'accès lorsqu'ils sont testés en captivité.

Avant la maturité sexuelle, les corbeaux freux forment des liens sociaux avec leurs apparentés et des individus de même sexe (Clayton and Emery 2007). Ils se nourrissent et se toilettent entre eux et peuvent coopérer ensemble (Emery et al. 2007; Scheid et al. 2008). Au fur et à mesure, les corbeaux freux interagissent plus avec des partenaires de sexe opposé (Emery et al. 2007) puis de plus en plus sélectivement avec un seul partenaire, avec qui ils formeront un couple (Emery et al. 2007). Chez les corbeaux freux adultes, la structure sociale est centrée sur le lien de couple. Le lien intra-paire est très fort, stable et durable et l'agression intra-paire est rare voire inexistante (Logan et al. 2012; Seed et al. 2007). Au sein du couple, les interactions affiliatives sont très fréquentes : les individus passent la majeure partie de leur temps ensemble, ils se nourrissent directement dans le bec, mutuellement, se toilettent, vocalisent ensemble et coopèrent pour la construction du nid et l'élevage des jeunes (Coombs 1960; Clayton and Emery 2007; Emery et al. 2007). Les liens sociaux hors-couple sont encore très peu connus chez le corbeau freux mais il semblerait que, même à l'âge adulte, les relations sociales puissent exister en dehors de la paire, avec un ou plusieurs individus (Boucherie et al. 2016). Ainsi, ces oiseaux peuvent avoir des interactions affiliatives avec les autres membres du groupe, même s'il ne s'agit pas de leur apparié (e. g. toilettage mutuel, nourrissage ; Boucherie et al. 2016). De plus, les corbeaux freux semblent montrer une tolérance importante vis-à-vis des autres membres du groupe (Scheid 2008), exacerbée au sein du couple (Emery et al. 2007).

Les conflits pourraient être limités par l'établissement d'une hiérarchie de dominance chez cette espèce mais les études qui ont tenté de le montrer ont donné des résultats divergents et suggèrent que les interactions agonistiques ne sont pas ou très peu conditionnées par des relations de dominance (linéarité faible voire absente, renversements de rangs fréquents, « steepness » absente: Emery et al. 2007; Logan et al. 2012; Jolles et al. 2013; Boucherie, unpublished data). Les études sur les mécanismes de résolution des conflits ont elles aussi apportés des résultats contradictoires sur l'utilisation de l'affiliation avec un tiers. On ne sait donc pas encore comment les corbeaux freux résolvent leurs conflits. Enfin, il semblerait que ces oiseaux puissent coopérer avec leurs partenaires de valeur en formant des coalitions en cas de conflits avec d'autres membres du groupe (Emery et al. 2007). Seulement, les facteurs conditionnant l'utilisation de stratégies coopératives restent encore très peu connus chez cette

espèce. Au vu de ces différentes caractéristiques réunies, les corbeaux freux semblent être un modèle intéressant pour comprendre dans quelle mesure et de quelles manières les liens sociaux modulent les comportements de coopération en situation de compétition chez les animaux vivant en société coloniale monogame. En testant les comportements de coopération en situation de compétition chez cette espèce, je pourrai aider à mieux comprendre comment le système social peut conditionner les comportements sociaux des individus.

4 But de la thèse

Le but de ma thèse est de déterminer quelles réponses les corbeaux freux adoptent pour lutter contre la compétition au sein de leur groupe social et dans quelle mesure les liens sociaux influencent les comportements de coopération dans des situations conflictuelles. Cela permettra de savoir si l'on retrouve les mêmes mécanismes de résolution des conflits et les mêmes patterns de formation de coalitions que chez des espèces vivant dans d'autres sociétés et ayant des structures sociales différentes afin de mieux comprendre l'influence des contraintes sociales sur ces comportements.

Pour ce faire, j'ai testé les corbeaux freux dans 3 contextes :

Dans le premier chapitre, je les ai observés en condition spontanée. J'ai observé les patterns des conflits et les comportements des victimes après les conflits. Le but de ce chapitre est de déterminer comment les conflits sont résolus dans un groupe de corbeaux freux. J'ai testé si les victimes se réconciliaient avec leur agresseur et/ou s'affiliaient avec leur apparié après un conflit ou s'ils recouraient plutôt à des stratégies alternatives, telles que l'évitement de l'agresseur pour mettre fin aux renouvellements d'agression.

Dans le second chapitre, j'ai testé les corbeaux dans une situation de compétition alimentaire très contrôlée dans laquelle les ressources étaient monopolisables. J'ai répété cette expérience pendant trois ans. Le but de ce chapitre est de déterminer si les corbeaux freux adultes forment des coalitions pour accéder à la nourriture et si oui, avec quel(s) partenaire(s), si la formation de coalition leur donne vraiment un avantage compétitif et s'ils gagnent des bénéfices directs (accès à la nourriture) et équitables en coopérant.

Dans le troisième chapitre, j'ai testé les corbeaux freux dans un contexte de compétition alimentaire auquel ils sont fréquemment confrontés en conditions de vie naturelle : la cache de

nourriture. Tous les individus pouvant être à la fois cacheurs et pilleurs et la nourriture pouvant être dissimulée ou visible, la compétition au sein du groupe dans cette situation peut donner lieu à de nombreuses stratégies et complexifier l'accès à la nourriture. Le but ici était d'évaluer si les corbeaux freux choisissent avec qui et quand former des coalitions pour avoir les meilleures chances de surmonter la compétition et d'identifier l'efficacité des stratégies choisies. En particulier, j'ai testé si les patterns de coalitions étaient affectés par le degré de compétition dans le groupe. J'ai donc testé les corbeaux selon deux conditions : une où les ressources (nourriture disponible pour mettre en place des caches) étaient éparpillées et une où les ressources étaient monopolisables. Le but de ce chapitre est de déterminer l'influence du degré de compétition sur la formation de coalitions.

Au vu des caractéristiques sociales des corbeaux freux et de leur propension à coopérer, on pourrait s'attendre à ce qu'ils coopèrent en situation de compétition, à ce que cette coopération se fasse de manière sélective, donc majoritairement avec l'apparié du fait de la force du lien de couple dans ces sociétés, à ce que cette coopération apporte un avantage compétitif commun (aux partenaires de coopération de manière générale et pas seulement aux membres du couple). Au vu de la tolérance qui semble liée au mode de vie colonial de l'espèce, Je m'attendais également à ce que les individus bénéficient de manière équitable des gains de leur coopération. Je détaille ci-après les prédictions j'ai faites pour chaque étude. Premièrement, au vu des études faites sur les corvidés adultes et du fait que les conflits sont quasi-inexistants au sein du couple, la réconciliation devrait être absente chez les corbeaux freux. Des résultats contradictoires ont été trouvés concernant la mise en œuvre de l'affiliation avec un tiers chez les corbeaux freux, très présente dans un groupe mais visiblement rarement utilisée dans un autre et surtout non efficace pour protéger la victime des renouvellements d'agression de la part de l'agresseur. Les corbeaux freux n'auraient donc aucun intérêt à utiliser cette stratégie, mais pourraient utiliser des stratégies alternatives. Les renouvellements d'agression étant fréquents et la dispersion étant aisée chez cette espèce, les individus pourraient par exemple recourir à l'évitement pour mettre fin aux conflits. Deuxièmement, étant donné que les corbeaux freux ont des partenaires de coopération potentiels dans leur groupe, ils devraient former des coalitions avec ces individus dans une situation compétitive où ils sont hautement motivés. Les coalitions devraient être majoritairement biaisées en faveur de l'apparié puisque le lien de couple est la relation la plus forte au sein du groupe et que la force des relations détermine bien

souvent le choix du partenaire de coalition chez de nombreuses espèces dans les sociétés multimâle-multifemelle ainsi que chez les oies cendrées, qui vivent aussi en société coloniale monogame. Les individus devraient avoir des chances de victoire accrues quand ils font des coalitions par rapport aux cas où ils combattent seuls pour l'accès à la nourriture. Enfin, dans la majorité des cas de coopération entre individus non-apparentés, chacun des partenaires de coopération gagne un bénéfice direct suite à la coalition (mutualisme). Ce devrait aussi être le cas chez les corbeaux freux : ils devraient manger ensemble en se tolérant mutuellement. Enfin, au vu des résultats sur d'autres espèces de corvidés monogames cacheuses et les patterns de coalition observés chez les mammifères, les corbeaux freux devraient former des coalitions principalement avec leur apparié mais aussi dans certains cas avec d'autres individus, plus puissants, lorsque le rang du compétiteur est élevé et/ou lorsque le degré de compétition est fort. Les coalitions devraient être majoritairement formées pour piller et protéger les caches quand le besoin de coopération est fort : quand le compétiteur est de rang trop élevé pour que l'individu puisse le battre seul et/ ou quand la nourriture est rare (donc quand la compétition est forte). Enfin, les coalitions devraient augmenter les chances de victoire dans les conflits et ainsi donner un meilleur accès aux caches de nourriture que quand les individus tentent de protéger ou de piller les caches seuls contre les autres membres du groupe.

MÉTHODES GÉNÉRALES

1 Espèce étudiée

1.1 Les corvidés

Les corbeaux freux sont des oiseaux de l'ordre des Passeriformes, de la famille des corvidés. Cette famille regroupe les geais, les pies, les choucas, les cassenoix, les corneilles et les corbeaux. Elle est constituée de plus de 120 espèces, présentes sur tous les continents hormis les pôles (Goodwin 1976). Les corvidés sont caractérisés par une longue durée de vie et un rapport cerveau/taille corporelle parmi les plus importants chez les oiseaux (Emery et al. 2007). La plupart des corvidés sont monogames à long terme (Clayton and Emery 2007) et cachent de la nourriture pour la consommer plus tard (de Kort and Clayton 2006).

1.2 Le corbeau freux : caractéristiques morphologiques et socio-écologiques

1.2.1 Caractéristiques morphologiques

Le corbeau freux a le plumage entièrement noir et présente un bec droit et gris. Il a une poche sublinguale qui lui permet de transporter de la nourriture. Il est l'un des plus gros passereaux. Il mesure 44 à 46 cm pour une envergure de 81 à 99 cm et un poids compris entre 460 et 520 g (Hume et al. 2013). Il n'y a pas de dimorphisme sexuel chez cette espèce. Les corbeaux freux peuvent vivre jusqu'à 20 ans. La maturité sexuelle est atteinte à deux ans (Dunnet et al. 1969).

1.2.2 Aire de répartition et habitat

Le corbeau freux est largement répandu en Europe et en Asie. Il a été introduit en Nouvelle-Zélande. Il est considéré comme migrateur partiel. Il est sédentaire dans la majeure partie de l'Europe, comme en France par exemple (Hume et al. 2013). Il occupe des habitats variés tels que la campagne cultivée avec bosquets, les champs, les prairies, les forêts ainsi que les agglomérations. Les plantations de platanes et de peupliers sont très favorables à l'installation de colonies de corbeaux freux, en particulier dans les agglomérations proches de zones agricoles (Oliosio 2016). Le corbeau freux est considéré comme non menacé par l'UICN.

1.2.3 Houspillage et défense collective

Les corbeaux freux harcèlent et attaquent collectivement les prédateurs potentiels ou compétiteurs (e. g. buse variable, *Buteo buteo* ; faucon pèlerin, *Falco peregrinus* ; renard roux, *Vulpes vulpes*) qui s'approchent de leur colonie (Coombs 1960; Röell and Bossema 1982). On observe ainsi fréquemment plusieurs corbeaux qui attaquent en vol une même buse variable par exemple. Chez les corbeaux freux, les vocalisations d'alarme émises lors de tels événements alertent rapidement toute la colonie, ce qui provoque les cris et l'arrivée d'autres individus, parfois par centaines. Le houspillage permet ainsi de prévenir les autres individus de la présence d'une éventuelle menace et de décourager des potentiels prédateurs ou compétiteurs d'attaquer le groupe ou de s'en approcher.

1.2.4 Reproduction et nidification

Les corbeaux freux sont reconnaissables aux colonies qu'ils forment pendant la période de reproduction (Figure 1), regroupant de nombreux nids (Benchley 1986). La période de reproduction s'étend de mars à fin mai (Owen 1959; Macdonald and Whelan 1986). Dès la fin du mois de février et le début du mois de mars, les corbeaux commencent la construction ou la rénovation d'un nid, à la cime d'un grand arbre (souvent un platane ou un peuplier), généralement près d'un point d'eau. Le nid est fait de branches, d'herbes sèches, de feuilles et de mousse. Il semblerait que les corbeaux freux soient fidèles à leur colonie voire à leur nid (Goodwin 1976; Richardson et al. 1979). Les deux membres du couple le construisent ensemble. Au mois de mars, la femelle pond 3 à 6 œufs. Elle les couve seule pendant toute la période d'incubation (17 à 20 jours ; Olioso 2016). Durant cette période, la femelle ne quitte quasiment jamais le nid et se fait nourrir par le mâle (Coombs 1960; Røskaft 1983). Les jeunes sont nidicoles et s'envolent 35 jours après l'éclosion. Leurs parents continuent à les nourrir jusqu'à ce qu'ils soient nutritionnellement indépendants, en général en juillet de la même année (Owen 1959). Une fois l'indépendance nutritionnelle atteinte, les jeunes se regroupent en bandes d'une trentaine d'individus (Dunnet et al. 1969; Henderson and Hart 1991).



Figure 1. Colonie de corbeaux freux. Strasbourg. *Source* : Aïcha Mohamed Benkada

1.2.5 Régime alimentaire, modes de fourragement et cache de nourriture

Le corbeau freux a une alimentation très variée, il est omnivore et opportuniste. Il se nourrit de graines, de céréales, de racines, de cadavres de petits rongeurs, de glands, de noix, de fruits et d'invertébrés (Purchas 1980; Hume et al. 2013). Les corbeaux freux se regroupent souvent dans les champs à l'aube et fourragent en groupes, souvent accompagnés par des corneilles noires, (*Corvus corone*), des choucas des tours (*Corvus monedula*) et des pigeons ramiers (*Columba palumbus*) ou colombins (*Columba oenas*). En général, les corbeaux freux fourragent en petits groupes d'environ dix ou vingt individus (Patterson et al. 1971; East 1988) mais ces groupes de fourragement peuvent occasionnellement compter plusieurs centaines d'oiseaux (Kaprzykowi 2003). Le fait de fourrager en groupe permet aux corbeaux freux d'avoir un meilleur apport alimentaire que s'ils mangeaient seuls (Feare et al. 1974).

Comme la grande majorité des espèces de corvidés, les corbeaux freux cachent une partie de la nourriture qu'ils trouvent (Figure 2 ; Goodwin 1976; de Kort and Clayton 2006; Källander 2007). Les caches sont espacées les unes des autres, la nourriture étant ainsi dispersée (« scatter-hoarding ») et non pas regroupée dans une seule cache (« larder-hoarding ») (Waite 1985). Les

corbeaux freux sont considérés comme des cacheurs modérés, c'est-à-dire qu'ils font des caches occasionnellement et ne sont jamais complètement dépendants de la nourriture cachée pour survivre (de Kort and Clayton 2006). Pour faire une cache, un corbeau freux creuse un petit trou dans la terre et y place la nourriture (e. g. vers de terre, glands, noix) ou la place directement dans une crevasse puis la recouvre de divers matériaux tels que des feuilles mortes, de l'herbe ou des pierres par exemple (Waite 1985). La nourriture est en général cachée dans la terre, de préférence dans des hautes herbes (Källander 2007). L'activité de cache de nourriture est particulièrement intense de septembre à novembre, elle décroît en hiver et devient rare au printemps et en été (Purchas 1980; Källander 2007). Les corbeaux freux semblent capables de retrouver les caches qu'ils ont faites (Purchas 1980; Källander 2007). Elles sont en général récupérées dans la journée ou dans les mois qui suivent la cache (Purchas 1980; Källander 2007). Le pillage de caches semble être commun chez cette espèce (Källander 2007).



Figure 2. Corbeau freux cachant un ver de terre. S'arrête derrière le pied d'un perchoir avec un ver de terre dans le bec (a), l'enterre (b), puis saisit une pierre (c) et recouvre la cache avec (d).
Source : Aïcha Mohamed Benkada

1.2.6 Organisation sociale

Les corbeaux freux vivent en groupe tout l'année (Coombs 1961a, b). La composition d'un groupe varie constamment, dans la journée (séparation des individus en sous-groupes pour aller sur les sites de nourrissage) et d'une saison à l'autre (Patterson et al. 1971; Purchas 1980). Les corbeaux freux forment des dortoirs et nichent en colonie. Les dortoirs comptent plusieurs dizaines de milliers d'individus, comprenant aussi des choucas des tours (Coombs 1961a; Swingland 1977).

Les colonies de corbeaux freux comprennent un nombre variable d'individus et sont des groupes ouverts : de nouveaux individus peuvent intégrer la colonie ou la quitter. La taille de la colonie dépend de la distribution des ressources alimentaires et de la compétition avec les colonies voisines (Griffin and Thomas 2000). Les colonies peuvent compter plusieurs dizaines à plus de 6000 individus (synthétisé par Patterson et al. 1971). Elles sont majoritairement constituées de couples mais peuvent aussi comporter des individus adultes célibataires et des juvéniles (Coombs 1961b; Patterson and Grace 1984; Rytönen et al. 1993 ; Olioso 2016). Le pattern de dispersion de l'espèce est encore méconnu. Durant leur première année de vie, les jeunes peuvent disperser à plus de 50 voire 100 km de leur colonie natale (Dunnet et al. 1969; Patterson and Grace 1984). L'observation de corbeaux freux sauvages a montré que certains individus reviennent dans leur colonie pour y nicher, une fois la maturité sexuelle atteinte (Patterson et al. 1971; Patterson and Grace 1984). Ainsi, il serait possible que des individus apparentés fassent partie de la même colonie à l'âge adulte, mais cela nécessite d'être évalué par des études supplémentaires. Les colonies de corbeaux freux intègrent aussi des individus provenant d'autres colonies (Patterson and Grace 1984).

1.3 Sujets et conditions d'étude

1.3.1 Le groupe étudié

Le groupe étudié est constitué de 14 individus : 8 mâles et 5 femelles. Le groupe a été constitué en 2006. Sur les 14 individus étudiés ici, 8 ont été capturés en 2006 à l'âge de deux semaines, dans leur nid, dans une colonie sauvage à Cronembourg à Strasbourg (France) puis élevés à la main. Quatre ont été sauvés de pièges agricoles dans le sud de l'Alsace et intégrés au groupe en Octobre 2013 (trois étaient adultes et un avait environ un an : Bashir). Deux ont

été récupérés après l’envol (en mai) dans une colonie sauvage locale aussi, à Cronembourg, à Strasbourg, et intégrés au groupe en juin 2016.

Pendant la durée de ma thèse, le groupe comptait 5 couples (4 mâle-femelle, 1 mâle-mâle ; Tableau 1). Un couple s’est formé pendant la première année de ma thèse (Jolene - Osiris) et une triade s’est formée pendant ma troisième année (Feisty s’est appariée à Elie et Tom qui étaient déjà en couple ensemble depuis plus de 10 ans). Trois individus étaient seuls. Parmi les 14 individus du groupe, seuls deux sont apparentés (Elie et Jonas). Tous les oiseaux sont équipés de bagues de couleur aux pattes pour permettre la reconnaissance individuelle. Chaque oiseau possède une combinaison unique. Le groupe est habitué à la présence d’observateurs humains.

Tableau 1. Composition du groupe

Individu	Sexe	Couple	Année de capture
Bashir	M	1	2013
Brain	M	NA	2006
Elie	M	2	2006
Feisty	F	NA/2*	2016
Gigi	F	1	2013
Jonas	F	3	2006
Kafka	M	4	2006
Jolene	F	NA/5**	2016
Merlin	M	3	2006
Noah	M	NA	2006
Osiris	M	5	2006
Pom***	F	4	2013
Siobhan	F	NA	2013
Tom	M	2	2006

* seule de 2016 à mars 2018 puis en couple avec Elie et Tom

** seule de 2016 à mars 2017 puis en couple avec Osiris

***individu blessé à la patte pendant la thèse (engendrant des difficultés de déplacement)

1.3.2 Les conditions d’élevage et d’observation

Les oiseaux ont un accès *ad libitum* à l'eau et sont nourris avec un régime composé de granulés (BeoBird), de produits laitiers, d'œufs et de fruits. La nourriture leur est distribuée une

fois par jour, répartie sur deux tables dans la volière. Pendant les périodes d'expérimentation, les oiseaux sont privés de nourriture de 16h à 9h le lendemain. Après la fin de chaque test, ils ont de nouveau accès à leur nourriture habituelle. Pendant les expérimentations, ils sont nourris avec des glands, du fromage et des biscuits pour chiens (Mini Frolic©) en complément de leur régime de base.

Les oiseaux sont logés ensemble dans une grande volière extérieure (18 m x 6 m x 3,5 m ; Figure 3) située sur le campus CNRS de Cronenbourg, à Strasbourg (France). La volière est composée de 2 grands compartiments et de 3 petits compartiments (Figure 4). Toute la volière est délimitée par un grillage. Tous les accès entre les compartiments sont laissés ouverts en permanence pour permettre la circulation libre des oiseaux. La volière est accolée à un bungalow (Figure 4), depuis lequel les observations sont faites. Toutes les parties de la volière sont visibles depuis le bungalow et les oiseaux sont habitués à être observés depuis cet endroit. La volière est enrichie de perchoirs, d'arbres, de plateformes, de cordes, de brindilles et de bassins. Le sol de la volière est constitué de terre recouverte de cailloux, de sable et d'herbe.



Figure 3. Volière

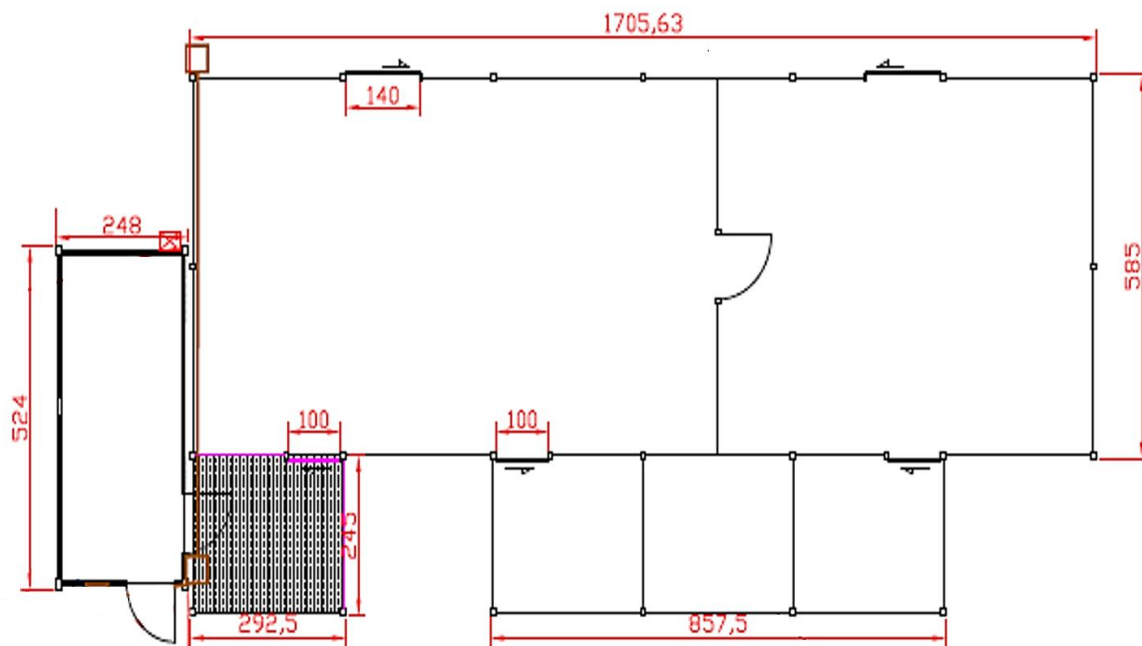


Figure 4. Plan de la volière

2 Procédures d'observation

2.1 Périodes d'observation

La période totale d'observation s'étend d'Octobre 2016 à Mars 2019. Les observations faites par une étudiante en Master 2 (Florence Pontier) ont été incluses dans les chapitres 1 et 2 pour la période de Janvier à Avril 2016. Les périodes d'observations sont les suivantes :

- Chapitre 1 : Janvier - Avril 2016 (FP) ; Octobre 2016 - Février 2017
- Chapitre 2 : Février - Mars 2016 (FP) ; Octobre 2016 ; Février 2017 ; Juin 2017 ; Février 2018 ; Juin-Juillet 2018 ; Mars 2019

- Chapitre 3 : Décembre 2017-Février 2018 ; Janvier-Février 2019

En dehors de ces périodes, les oiseaux sont observés quasiment tous les jours d'Octobre 2016 à Mars 2019, majoritairement pour mettre en place de nouvelles expériences et pour les habituer à de nouvelles procédures et dispositifs (les corbeaux freux sont néophobes) ainsi que pour suivre les relations sociales dans le groupe (Janvier 2017 à Novembre 2018).

2.2 Méthodes d'observation

Les données ont été enregistrées à l'aide d'un dictaphone pour les chapitres 1 et 3 pour pouvoir suivre simultanément tous les oiseaux dans toute la volière. Pour le chapitre 2, les données ont été récoltées par enregistrement vidéo, ce qui a été possible car la zone d'expérimentation est très restreinte. Les méthodes d'observation utilisées sont les suivantes :

- L'échantillonnage par sujet (« focal animal sampling » ; Altmann 1974) : l'observateur se focalise sur un seul individu et enregistre tous les comportements émis pendant une durée de temps donnée. **Chapitre 1**
- L'échantillonnage par comportement (« all occurrence sampling » ; Altmann 1974) : l'observateur sélectionne un ou plusieurs comportements précis et les relève à chaque fois qu'ils sont émis, chez tous les individus à la fois. Ce mode de relevé est particulièrement utile pour l'étude des comportements peu fréquents ou rares. **Chapitre 1, 2 et 3**
- L'échantillonnage en instantané (« scan sampling » ; Altmann 1974) : l'observateur enregistre le comportement et/ou la position d'un ou plusieurs individus en même temps à intervalles de temps réguliers. **Construction du réseau social (Annexes 1 et 2)**
- La technique d'observation contrôlée (de Waal 1991) : l'observateur suit un individu qui vient d'être impliqué dans un conflit pendant une durée de temps donnée, la « période post-conflit ». L'observateur enregistre tous les comportements de l'individu pendant la période post-conflit. La même observation, de même durée, sur le même sujet, en l'absence de conflit, est réalisée le jour suivant : c'est la « période d'observation contrôle ». La comparaison du comportement de l'individu au cours de deux périodes permet de déterminer si le conflit a une influence sur le comportement de l'individu ou non. **Chapitre 1**

2.3 Ethogramme

Les observations sont centrées sur les comportements agonistiques (**Chapitres 1, 2, 3** ; Tableau 2 ; Figure 6), les comportements affiliatifs (**Chapitres 1 et 2** ; Tableau 2 ; Figure 5) et les comportements de cache et de pillage de nourriture (**Chapitre 3**). Les proximités spatiales sont utilisées pour déterminer les relations sociales affiliatives entre les individus (Annexes 1 et 2).

Un conflit est défini comme l'émission d'un comportement agressif par un individu (l'agresseur) et la réponse, agressive ou non, de son adversaire (la victime) (Tableau 2 ; Figure 6).

Une coalition est définie comme une attaque conjointe de deux individus ou plus (les partenaires de coalition) contre un (ou plusieurs) même individus (la ou les cibles de la coalition) (Tableau 2 ; Figure 6).

Tableau 2. Éthogramme

Rôle	Comportement	Description
<i>Comportements agonistiques</i>		
Agresseur		
<i>Intensité faible</i>		
	Menace	Marche lentement et nettement vers un autre individu le corps droit et la tête dirigée vers l'autre, le regard fixe sur l'autre, sans agitation des ailes, sans saut(s). Le plumage est gonflé.
	Coup de bec	Déplace rapidement son bec vers un autre oiseau. Il peut le toucher ou non.
	Charge	Un oiseau se déplace rapidement vers un autre, les ailes ouvertes, la tête dirigée vers l'autre, le cou tendu. Il n'y a pas de contact entre les deux individus.
<i>Intensité élevée</i>		
	Poursuite	Un oiseau en poursuit un autre en vol. Cela peut durer plus de 10 s.
	Tirage de plumes	Saisit une ou plusieurs plumes d'un autre oiseau avec son bec et tire vigoureusement.
	Saisie	Saute et en saisit un autre oiseau avec ses griffes. L'oiseau attaquant est sur l'autre, l'immobilisant et le plaquant au sol.

Attaque aérienne	Saute ou vole vers un autre oiseau, les pattes orientées vers lui. Il donne des coups de pattes et de bec en vol. L'autre peut répondre de la même manière ou pas.
------------------	--

Victime

Reste	Reste à moins de 50 cm de son agresseur et ne recule pas, ne s'envole après avoir reçu l'agression. Il peut reculer la tête. Il peut émettre un cri.
Recule	Fait un ou plusieurs pas en arrière après avoir reçu une agression de la part d'un autre oiseau. Il peut émettre un cri.
Fuit	S'enfuit en s'envolant après avoir reçu une agression. Il s'éloigne d'au moins 2 m de son agresseur.
Contre-attaque	La victime réagit à l'agression en manifestant un comportement agressif envers son agresseur.

Comportements d'approche et d'évitement

Approche	Se déplace vers un autre oiseau, soit en marchant soit en volant. L'oiseau est à moins de 2 m de l'autre.
Evitement	Reculé ou s'envole en réponse à l'approche d'un autre individu en moins de 3 s. Il s'éloigne d'au moins 2 m de l'oiseau qui l'approche.
Approche acceptée	Ne se déplace pas en réponse à l'approche d'un autre oiseau, il reste à moins de 2 m de l'autre.

Comportements affiliatifs

Entrée en contact	Marche ou atterrit près d'un autre individu. La distance qui les sépare est inférieure à 10 cm.
Toilettage social	Un oiseau en toilette un autre. Il fait passer son bec à travers les plumes de l'autre.
Duo vocal	Deux oiseaux vocalisent en courbant leur corps et en éventant leur queue en alternance.
Jumelage des becs	Deux oiseaux tiennent leur bec alternativement.
Nourrissage	Met de la nourriture dans le bec ou la gorge d'un autre oiseau.

Comportements de cache et de pillage de nourriture

Cacheur

Cache	Creuse un petit trou et y met de la nourriture. Il couvre les aliments avec divers matériaux (e. g. herbe, branches, terre) et quitte le site de cache.
Arrête de cacher	Cache la nourriture et la couvre éventuellement en partie mais, avant de finir la cache, ramasse la nourriture et repart avec.
Récupère sa cache	Retourne à sa cache, récupère la nourriture de la cache et repart avec.

Défense agressive	Reste près de sa cache ou y retourne et menace et/ou attaque agressivement les congénères qui s'approchent de la cache.
Pilleur	
Espionne	Déplace la tête d'un côté et fixe un individu en train de cacher.
Pille	S'approche d'une cache faite par un autre individu, prend la nourriture de la cache et s'en va avec la nourriture et/ou la mange.
Pillage agressif	S'approche d'une cache alors que le cacheur est encore présent, en train de cacher, ou à moins d'un mètre de la cache, et l'attaque puis vole la nourriture dans la cache et la s'en va ou mange.
Pillage différé	Attend que le cacheur quitte le site de la cachette (à plus de 2 m du site de la cachette), puis s'approche de la cachette et récupère la nourriture et l'emporte ou mange la nourriture sur place.
<i>Proximités spatiales</i>	
En contact	Les individus sont espacés de 10 cm ou moins.
Proximité au perchoir	Les individus sont espacés de 10 cm à 50 cm sur le perchoir.
Proximité au sol	Les individus sont situés à une distance de 10 cm à 1 m les uns des autres au sol.



Figure 5. Comportements affiliatifs des corbeaux freux. De gauche à droite : Toilettage, nourrissage, jumelage des becs et duo vocal. *Source* : Aïcha Mohamed Benkada

2.4 Réseaux sociaux

Nous avons relevé les distances interindividuelles entre les 14 individus du groupe afin de construire des réseaux sociaux (Annexes 1 et 2). Les distances interindividuelles (« en contact », « proximité au perchoir » et « proximité au sol » ; Tableau 2) ont été relevés entre tous les oiseaux du groupe en utilisant la méthode du « scan sampling » (Atmann 1974) toutes les 15 min pendant des périodes d'observation d'une durée totale de 1h30. Les périodes d'observation ont été faites tout au long des années 2017 (de janvier à décembre ; 63 de collecte de données) et 2018 (de janvier à novembre ; 64 jours de collecte de données). Les observations

étaient alternées entre le matin et l'après-midi. Elles étaient toujours faites en dehors des périodes de nourrissage et de nettoyage pour éviter toute perturbation. Les observations étaient faites seulement en l'absence de perturbations extérieures (passage de rapaces, cris d'alarme de corvidés, vent fort) et quand les oiseaux étaient tous calmes (les scans n'étaient pas pris si les corbeaux étaient en situation d'alerte car ils se rassemblent tous sur les même perchoirs quand ils émettent des cris et des comportements d'alarme).

Les proximités relevées ont toutes été rassemblées dans une seule matrice de proximités par année. J'ai compilé les trois types de proximités dans une même matrice. J'ai construit le réseau social de tout le groupe (un par année) à partir de cette matrice sur le logiciel Gephi (version 0.9.1 ; Bastian et al. 2009). Cette représentation permet de visualiser les liens entre les différents individus du groupe. Le réseau de 2016 a été basé sur 426 scans et celui de 2017 a été basé sur 441 scans.

CHAPITRE 1

**Conflict management in rooks (*Corvus frugilegus*):
victims do not display post-conflict affiliation but avoid
their former aggressor**

Aïcha Mohamed Benkada^{1,2}, Florence Pontier² and Valérie Dufour¹

¹UMR Physiologie de la Reproduction et des Comportements, Equipe Ethologie Cognitive et Sociale, INRA – CNRS – Université de Tours – IFCE, Nouzilly, France

²Université de Strasbourg, France

Soumis à Aggressive Behavior

Synthèse du chapitre 1

Gestion des conflits chez les corbeaux freux (*Corvus frugilegus*) : les victimes ne font pas d'affiliation post-conflit mais évitent leur agresseur

Objectif de l'étude

De nombreuses espèces sociales utilisent des comportements post-conflit pour atténuer les conséquences négatives des conflits (augmentation du stress, risque de renouvellements d'agression et endommagement des relations sociales) au sein de leur groupe. De nombreuses études ont montré que la réconciliation et l'affiliation avec un tiers (parfois appelée « consolation ») sont les principaux mécanismes de résolution des conflits chez les mammifères. Cependant, la manière dont les oiseaux résolvent leurs conflits reste très peu étudiée donc très peu connue. Les études sur les mécanismes de résolution des conflits chez les oiseaux concernent principalement les corvidés, et plus particulièrement les corbeaux freux (*Corvus frugilegus*). Chez cette espèce coloniale monogame, la relation sociale la plus forte est celle avec l'apparié. Elle est rarement conflictuelle et, par conséquent, la réconciliation ne semble pas être nécessaire. Néanmoins, des conflits peuvent survenir avec d'autres partenaires sociaux et l'affiliation avec un tiers pourrait être le principal comportement post-conflit dans ces sociétés. Mais les études précédentes fournissent des résultats contradictoires quant à l'utilisation de ce comportement. Cette étude a donc pour but d'étudier plus en détail les patterns des conflits et les comportements post-conflits des victimes chez les corbeaux freux pour mieux savoir comment les conflits sont résolus dans ces sociétés. Les objectifs de l'étude étaient triples : examiner (i) si les corbeaux freux recourent à la réconciliation et/ou (ii) à l'affiliation avec un tiers et/ou (iii) s'ils utilisent une stratégie alternative telle que l'évitement suite à un conflit.

Prédictions :

- (i) La réconciliation devrait être absente conformément aux observations faites chez tous les groupes de corvidés adultes ;
- (ii) L'affiliation avec un tiers ne devrait pas être utilisée car elle ne permettrait pas de réduire efficacement le risque de renouvellement d'agression envers la victime ;
- (iii) La victime devrait éviter son agresseur suite à un conflit et ainsi échapper aux renouvellements d'agression.

Méthodes

L'étude a été effectuée sur un groupe captif de 14 corbeaux freux. Les comportements des victimes ont été observés au cours de 116 heures. Nous avons relevé 254 conflits, impliquant tous les individus du groupe. L'occurrence de réconciliation, d'affiliation avec un tiers ou d'évitement a été évaluée en utilisant la méthode « post-conflict-matched control » (« PC-MC »). Cela consiste à comparer les comportements affiliatifs et agonistiques des victimes entre la période suivant un conflit (pendant 10 minutes : période post-conflit ou « PC ») et une période de même durée, dans des conditions similaires, mais en situation sans conflit (période contrôle : « MC »). Nous avons récolté 120 PC-MCs.

Résultats principaux

Les conflits au sein du couple étaient très rares tandis qu'ils étaient fréquents et souvent renouvelés avec les autres membres du groupe. Les agressions étaient en très grande majorité de faible intensité et n'ont jamais causé de blessures. La victime est restée à proximité de son agresseur dans 39% des conflits. Les comportements d'affiliation des victimes n'ont pas été affectés par la survenue de conflits. Nos résultats montrent que les victimes n'ont pas fait de réconciliation ou d'affiliation avec un tiers, mais qu'elles ont évité leur ancien agresseur, ce qui leur a permis d'échapper aux renouvellements d'agression.

Conclusion

Nos résultats confirment que (i) la réconciliation est absente chez les corvidés adultes et que (ii) l'affiliation avec un tiers n'est pas nécessairement utilisée dans toutes les colonies de corbeaux freux. De plus, nos résultats montrent que (iii) les corbeaux freux recourent à une stratégie simple : l'évitement. Pris dans leur ensemble, nos résultats suggèrent que le simple éloignement entre les opposants serait suffisant pour résoudre les conflits chez cette espèce coloniale. Le faible degré de cohésion et la taille de ce type de sociétés semble favoriser l'utilisation de stratégies dispersives.

Abstract

Many social species use post-conflict behaviors to mitigate the consequences of conflicts within their group. Numerous publications have studied reconciliation and third-party affiliation (sometimes called consolation) in mammals. These two behaviors are employed to alleviate stress and/or help restore relationships damaged by conflict. Studies of conflict management strategies in birds mostly concern corvids, and more specifically rooks (*Corvus frugilegus*). In this colonial pair-bonded species, the most valuable relationship is with the mate. It is rarely conflictual and subsequently reconciliation should not be needed. Still, conflict can occur with other social partners and third-party affiliation could be the main post-conflict behavior. But previous studies provide contradictory results and the picture remains blurred concerning conflict management in rooks. The present study seeks to shed light on this issue by investigating the post-conflict behaviors used by victims of aggression. We recorded conflicts and post-conflict behaviors in a captive group of rooks using the standard post-conflict matched control method. Our results show that the victims did not perform reconciliation or third-party affiliation, but did avoid their former aggressor. Our results confirm that post-conflict affiliations are not necessarily used in all rook colonies and that avoidance of the former aggressor may be a more commonly used strategy than previously thought, as it is an efficient means to cope with renewed aggression.

Keywords: aggression; reconciliation; third-party affiliation; former aggressor avoidance; corvids

Introduction

Living in social groups generates conflicts of interests among group members, meaning that individuals sometimes fight to protect their own interest (Aureli & de Waal, 2000). Aggression is a natural aspect of life in social animals, but unresolved conflicts and renewed aggression can escalate into severe injuries or damage relationships between allies or kin (Koyama, 2001; Aureli & de Waal, 2000). Aggression can impact the social structure of the group, causing the separation of group members (Smith, Kolowski, Graham, Dawes, & Holekamp, 2008), or even the exclusion of certain individuals from the group (Berghänel, Schülke, & Ostner, 2010; Alberts & Altmann, 1995). To alleviate the consequences of aggression, many species deploy conflict management strategies like post-conflict behaviors. These behaviors are mainly used to restore relationships damaged by conflicts (Aureli, van Schaik, & van Hooff, 1989; Wittig & Boesch, 2005; Aureli & Schaffner, 2006) and to reduce stress and the risk of renewed aggression for the victim following a conflict (Aureli, Cords, & van Schaik, 2002; Fraser, Koski, Wittig, & Aureli, 2009).

Reconciliation, i.e. an affiliation between former opponents after a conflict (de Waal & van Roosmalen, 1979), is one of the most widely studied post-conflict behaviors to date. It has been described in many species (e.g. chimpanzees – *Pan troglodytes*, de Waal & van Roosmalen, 1979; Tonkean macaques – *Macaca tonkeana*, Demaria & Thierry, 2001; domestic goats – *Capra hircus*, Schino, 1998; spotted hyenas – *Crocuta crocuta*, Wahaj, Guse, & Holekamp, 2001; wolves – *Canis lupus*, Cordoni & Palagi, 2008; ravens – *Corvus corax*, Fraser & Bugnyar, 2011; carrion crows – *Corvus corone*, Sima, Matzinger, Bugnyar, & Pika, 2018; and budgerigars – *Melopsittacus undulates*, Ikkatai, Watanabe, & Izawa, 2016). Another post-conflict behavior is third-party affiliation, i.e. an affiliation between the victim and an individual that was not involved in the conflict (this behavior is sometimes called *consolation*; see de Waal & van Roosmalen, 1979). Third-party affiliation may occur when the risk of renewed aggression when approaching the former opponent is too high (Wittig & Boesch, 2003). Although third-party affiliation is less common than reconciliation, it also plays a role in alleviating distress and/or protecting victims (Fraser, Koski, Wittig, & Aureli, 2009) in some mammal species (chimpanzees – *Pan troglodytes*, de Waal & van Roosmalen, 1979; bonobos – *Pan paniscus*, Palagi, Paoli, & Tarli, 2004; wolves, Cordoni & Palagi, 2015; dolphins –

Tursiops truncatus, Yamamoto et al., 2015) and in several species of corvids (ravens, Fraser & Bugnyar, 2010; carrion crows, Sima, Matzinger, Bugnyar, & Pika, 2018).

Another type of post-conflict behavior is the avoidance of a former aggressor by the victim (Kutsukake & Clutton-Brock, 2008). This has been reported in some mammal species (e.g. Hanuman langurs – *Semnopithecus entellus entellus*, Sommer, Denham, & Little, 2002; mountain gorillas – *Gorilla gorilla*, Watts, 1995). However, very few studies have tested the role of this behavior. The only publications concern meerkats (*Suricatta suricatta*), in which avoidance was found to efficiently reduce the risk of renewed aggression (Kutsukake & Clutton-Brock, 2008).

Finally, the redirection of aggression by the victim towards an uninvolved individual (Eaton, 1984) can also occur during a conflict. Redirection has mainly been described in primates (e.g. vervet monkeys – *Chlorocebus pygerythrus*, Cheney & Seyfarth, 1989; Japanese macaques – *Macaca fuscata*, Aureli, Veenema, van Panthaleon van Eck, & van Hooff, 1993), where this behavior has been found to alleviate the distress of the victim and its risk of receiving renewed aggression, and even facilitate reconciliation (Aureli & van Schaik, 1991; Kazem & Aureli, 2005).

The propensity to display these different post-conflict behaviors varies according to a number of factors including conflict intensity (Sima, Matzinger, Bugnyar, & Pika, 2018), the quality of the relationship (Fraser & Bugnyar, 2011), the social status of the victim (Demaria & Thierry, 2001) and also the social style and structure of the species (Thierry, 2000). For example, rates of reconciliation are rather high in tolerant species of macaques such as Tonkean macaques – *Macaca tonkeana*, in which the risk of injury is low compared to less tolerant species such as rhesus macaques – *Macaca mulatta* (Demaria & Thierry, 2001; see Thierry et al., 2008 for a review). This influence of social structure on how individuals manage their conflict should also be observed in non-primate species, and particularly in colonial monogamous birds. In the example of rooks (*Corvus frugilegus*), social interactions take place almost exclusively between mates, so the group is mostly composed of pairs sharing rather weak relationships with other group members (Seed, Clayton, & Emery, 2007; but see Boucherie, Mariette, Bret, & Dufour, 2016). Mates rarely aggress each other, and most conflicts occur with individuals outside the couple (Emery, Seed, von Bayern, & Clayton, 2007; Seed, Clayton, & Emery, 2007). This questions the need and the type of post-conflict behaviors used

in this type of society. Only the relationship between mates is worth being restored, making it unlikely that individuals outside the couple would engage in reconciliation (valuable relationship hypothesis, Aureli, Cords, & van Schaik, 2002). Indeed, several studies failed to find evidence of reconciliation in adult rooks (Logan, Emery, & Clayton, 2012; Seed, Clayton, & Emery, 2007) or in jackdaws (*Corvus monedula*), another colonial corvid (Logan, Emery, & Clayton, 2012).

Third-party affiliation seems more likely to be used in adult social corvids. Seed, Clayton, & Emery (2007) tested this in adult rooks by using the standard post-conflict matched control method (de Waal & Yoshihara, 1983). The victim or a third party initiated post-conflict affiliations earlier after a conflict compared to a control period. This result suggests that third-party affiliation is used to mitigate the consequences of conflicts for the victim. However, Logan and colleagues (2012) failed to detect third-party affiliation with the same method in another group. Nonetheless they found that frequencies (and duration) of affiliations with a third-party were higher (and longer) just after a conflict compared to control periods. Frequency and duration variables could therefore be a new means to detect third-party affiliation in rooks. However, the same research team showed in a follow-up study that third-party affiliation did not decrease the risk of renewed aggression for victims (Logan, Ostojić, & Clayton, 2013). Thus, third-party affiliation apparently failed to protect any victim from further aggression and it remains unclear why victims would need this post-conflict behavior.

Victims may use alternative behaviors such as the avoidance of a former aggressor or redirection, which was not investigated in this species yet. This study aims to investigate conflict management in greater detail and evaluate the need for post-conflict behaviors in a group of captive rooks. We hypothesize that (i) rooks will not engage in reconciliation unless they share a strong bond with the former aggressor, that (ii) victims will not engage in third-party affiliation as it does not reduce the risk of renewed aggression, and that (iii) victims may choose to avoid their former aggressor or redirect aggression after a conflict.

Methods

Subjects and Housing

We studied a captive group of 14 rooks composed of 8 adult males, 4 adult females and 2 juvenile females. Eight of these individuals were collected as nestlings in 2006 in a local colony in Strasbourg and hand-reared. Three adult females and one juvenile male were rescued from hunting traps in Southern Alsace in 2013 and were added to the group as adults. The two juvenile females were collected as fledglings from a local colony in Strasbourg and were added to the group during the course of the study in 2016. All individuals except the two juvenile females were adults at the time of the study. Two of the group members were siblings (1 adult male and 1 adult female, both caught in 2006); all remaining rooks were unrelated. At the time of the study, the group consisted of three male-female pairs, one male-male pair and six single individuals. The group was housed in an outdoor aviary (18 x 6 x 3.5 m) enriched with perches, trees, ropes, pools, tables, baskets and platforms. The birds were equipped with colored leg rings for individual recognition. They were fed with milk products, granules, fruits, insectivorous swill, cheese and pellets and had access to water *ad libitum*. After the study had ended, the rooks remained in the aviary for further behavioral studies.

Data collection

FP collected data from January to April 2016 (this period included part of the rook breeding season, which occurs from March to May; Owen, 1959) and AMB collected data from October 2016 to February 2017. Observations were carried out between 9.00 a.m. and 6.00 p.m. Data were collected outside of food-provisioning or any other caregiving time in order to prevent any disruption of the birds' behavior, as previous studies have shown that food-related conflicts can lead to different post-conflict behaviors than those following conflicts in other contexts (Aureli, 1992; Schaffner, Aureli, & Caine, 2005). We observed the whole group for 116 hours. All agonistic and affiliative behaviors and approaches were recorded *ad libitum* (Altmann, 1974; see Table 1) during daily 1h30 observation sessions. A conflict is defined as the emission of an aggressive behavior (see Table 1) by an individual (the aggressor) and the aggressive or non-aggressive response (see Table 1) of its opponent (the victim). The aggressor and the victim are hereafter referred to collectively as the opponents. For each conflict, we recorded the

identities of the two opponents, the aggressive behavior used by the aggressor and the intensity (mild or severe, see Table 1) thereof, and the response of the victim. We considered only dyadic conflicts, i.e. when the victim and the aggressor were at least 50 cm away from any other individual. As soon as the conflict had clearly ended (i.e. when the victim flees, or when the victim stays but the aggressor ceases its attack for 30s or more), we monitored the victim (post-conflict period) for 10 min using focal sampling (Altmann, 1974), except in cases where a new conflict involving the victim happened. If a new conflict involving the victim occurred during this period, we conducted the focal observation on the victim of this last conflict. During the post-conflict period, we recorded all the affiliative and agonistic interactions in which the victim was involved, noted the approaches that the latter initiated and received and recorded whether they were accepted or avoided (see Table 1). To investigate reconciliation, third-party affiliation and former aggressor avoidance, we used the post-conflict (PC) matched control (MC) method (de Waal & Yoshihara, 1983). For each PC, we needed to record a corresponding control period a MC, which is a period of similar duration to the PC, but without conflicts involving the victim. Thus for each PC, we attempted to record an MC on the next possible day, at the same time of the day of the corresponding PC. If the victim was involved in a conflict in the 10 min preceding the planned MC time or during the MC, we waited for ten minutes then renewed the MC observation. If the opportunity to record the MC without conflict did not arise in the hour following the planned MC time, the MC was cancelled and rescheduled on the next possible day. All MCs were recorded within 7 days of the recording of the corresponding PCs. The MC began when the opponents were at least 2 m apart. To test whether the victim displayed post-conflict affiliation (reconciliation and/or third-party affiliation), for each PC-MC, we compared the latency of the first affiliative interaction between individuals (i.e. between the victim and either its former aggressor or a third-party, respectively) in the PC with that of the corresponding MC. If the first affiliative interaction between these individuals occurred earlier in the PC than in the MC or only in the PC, the pair was labelled 'attracted'; if it happened sooner or only in the MC, the pair was labelled 'dispersed'; if it happened at exactly the same time or neither in the PC nor in the MC, the pair was labelled 'neutral' (de Waal & Yoshihara, 1983).

Table 1. Recorded behaviors

Behavior	Description
Aggressive behaviors	
<i>Mild aggression</i>	
Pecking	One bird rapidly moves its bill towards another bird. It can touch it or not.
Charge	One bird rapidly moves towards another bird, wings opened, the head directed towards the other, the neck stretched.
<i>Severe aggression</i>	
Pursuit	One bird flies after another bird. It can last for more than 10 s.
Feather pulling	One bird seizes one or several feathers of another bird with its bill and pulls vigorously.
Seizing	One bird jumps and seizes another bird with its claws. The attacking bird is on the back of the other, pushing and immobilizing it.
Flying attack	One bird jumps or flies towards another bird, its feet oriented towards the other one. It kicks peaks the other one in flight. The other could respond the same way or not.
Victim's behaviors	
Staying	One bird stays less than 50 cm close to its aggressor and does not step back nor flies off after receiving the aggressive behavior. It moves its head back. It can emit a scream or not.
Stepping back	One bird takes one or more steps backwards after receiving an aggressive behavior from another bird. It can emit a scream or not.
Flight	One bird flees by flying away from after receiving the aggressive behavior.
Retaliation	One bird respond to the aggression by displaying an aggressive behavior towards its aggressor.
Approach behaviors	
Approach	One bird moves towards another bird, either by walking or flying. The bird is less than 2 m from the other.
Avoidance	One bird steps back or flies off in response to another individual's approach within 3 s. It moves at least 2 m away from the approaching bird.
Accepted approach	One bird does not move in response to another bird's approach or steps back but stays within less than 2 m from the other bird.
Affiliative behaviors	
Contact sitting	One bird walks or lands near another individual. The distance separating them is less than 10 cm.
Allopreening	One bird preens another bird. It passes its bill through the other's feathers.
Displaying	Two birds vocalize while bowing their body and fanning their tail in alternation.
Bill twining	Two birds hold their bills alternatively.
Food sharing	One bird drops some food in another bird's bill or throat.

Statistical analysis

Patterns of conflicts

Cases in which the victim aggressed its aggressor or another individual during an ongoing conflict (less than 30s after the last attack from the aggressor; Eaton, 1984) were considered as retaliation or redirection, respectively.

Post-conflict interactions

Renewed aggression

We considered that renewed aggression occurred if the victim aggressed or was aggressed by its former aggressor or another individual within the 10 min following the end of the initial conflict. Only individuals which contributed to at least 6 conflicts were included in this analysis (i.e. 13 individuals over 14).

Reconciliation

For the analysis concerning reconciliation and to prevent ‘false attracted pairs’, we discarded cases in which the victim remained in contact-sitting after the aggression (5 PC-MCs). Therefore, the analysis was performed on 115 PC-MCs. All individuals were included in the analyses. Then, for each individual, we calculated the proportion of attracted and dispersed pairs and compared them using a Wilcoxon signed-rank test (two-tailed). For each individual, we calculated the Corrected Conciliatory Tendency (CCT) defined as follows: $(\text{number of attracted pairs} - \text{number of dispersed pairs}) / \text{total number of pairs}$ (Veenema, Das, & Aureli, 1994).

Third-party affiliation

For the analysis of third-party affiliation and to prevent ‘false dispersed pairs’, we discarded cases in which the victim was already in contact-sitting or involved in any affiliative contact with a third-party (any individual not involved in the conflict) at the start of the MC (19 PC-MCs). Therefore, the analysis was performed on 101 PC-MCs. One individual (a mated

male) was not included in this analysis because it contributed to only 2 PC-MCs. Then, for each individual, we calculated the proportion of attracted and dispersed pairs and compared them using a Wilcoxon signed-rank test (two-tailed). For each individual, we calculated the Triadic Conciliatory Tendency (TCT) defined as follows: (number of attracted pairs-number of dispersed pairs)/total number of pairs (Call, Aureli, & de Waal, 2002). In addition, like in Logan and colleagues' study (2012), we considered the alternative way of measuring third-party affiliation based on the affiliation frequency difference between PCs and MCs. To do so, we ran GLMM analyses with a Poisson zero-inflated distribution (the dataset contained many zeros) with a log link. The response variable was the frequency of affiliation. We included the treatment ('PC' or 'MC') as a fixed factor and the PC-MC pair and the identity of the victim as random factors.

Avoidance of former aggressor

We tested if the victim avoided its former aggressor by comparing the number of avoided and accepted approaches (see Table 1) in PCs and in MCs by using binomial exact tests. We made the same analyses to test if victims avoided approaches from other individuals during PCs and during MCs. We tested the effect of avoidance of former aggressor on renewed aggression by the former aggressor by running GLMM analyses with a Binomial error distribution with a logit link. We considered only conflicts in which the victim did not stay in close proximity with its aggressor after the initial aggression and in which the former aggressor approached the victim at least one time after the initial conflict before any renewed aggression by another individual (N = 50 conflicts). The analysis was based on the first approach of the former aggressor. The response variable was the outcome of the approach: renewed aggression (value 1) or no aggression (value 0). We considered if the victim stayed in response to its former aggressor approach or if it avoided it (fixed factor). The identity of the victim was set as a random factor.

All analyses were performed on R 3.3.2 (R Core Team, 2015) and alpha was set at 0.05 for all tests. We used general mixed model (GLMM) analyses using the package *lme4*. For each analysis using GLMMs, we selected the model by using the Likelihood ratio test. We also used non-parametric tests when our data were not normally distributed.

Ethics statement

The study was in accordance with French laws regarding animal studies for scientific purposes, and was purely observational. These observations were approved by the regional ethical committee on animal experimentation under license n° A67-382.

Results

Patterns of conflicts

We collected 254 conflicts. All individuals were involved as victims (mean individual value: 18.1 ± 2.9 conflicts) and as aggressors (mean individual value: 18.1 ± 3.3 conflicts). The vast majority of aggressions were of mild intensity (243 over 254 conflicts). The vast majority of aggressions occurred between non-mates, as only 4 conflicts over 254 occurred between mates. In 3 of these conflicts, the victim stayed in close proximity with its mate and it fled closeby in the last case. The victim stayed in proximity with its aggressor in 99 conflicts (39%) and vocalized in response to the aggression in 43 conflicts (17%). It retaliated in 13 conflicts (5%) and redirected aggression towards another individual in 4 conflicts (2%).

Post-conflict interactions

We collected 120 PC-MCs (among the 254 conflicts recorded), 52 involved mated victims and 68 single victims, with 72 different aggressor-victim dyads. All individuals contributed to at least 3 PC-MCs as victims ($N = 14$; mean individual value: 8.57 ± 0.82 PC-MCs). Thirteen out of the 14 individuals also contributed as aggressors (mean individual value: 9.23 ± 1.73 PC-MCs).

Renewed aggression

Overall, victims received renewed aggression after 109 of the 254 conflicts, either from their former aggressor (67% of the cases), or from other group members (33%). Victims received significantly more renewed aggression from their former aggressor than from other

group members (Binomial test: $x = 73$, $n = 109$, $P = 0.0005$). Victims also emitted renewed aggression (after 40 conflicts), either towards their former aggressor (30%) or towards other group members (70%). Aggressors initiated significantly more renewed aggression toward victims than victims did toward aggressors (Binomial test: $x = 73$, $n = 85$, $P < 0.001$). Victims emitted renewed aggression significantly less often toward their former aggressor than they did toward other individuals (Binomial test: $x = 12$, $n = 40$, $P = 0.016$). Victims emitted renewed aggression as often as they received from other group members (Binomial test: $x = 28$, $n = 64$, $P = 0.38$). Victims never received renewed aggression from their mate (when it was not involved in the conflict) nor did they give renewed aggression to their mate.

Reconciliation

Victims exchanged affiliative behavior with their former aggressor in only 4 PCs and 2 MCs over 115 PC-MCs. The mean Corrected Conciliatory Tendency was very low and equal to 0.035 ± 0.02 . According to the first affiliation latency, the proportion of attracted and dispersed pairs were similar (Wilcoxon signed-rank test: $N = 14$, $V = 17.5$, $P = 0.17$) (Figure 1).

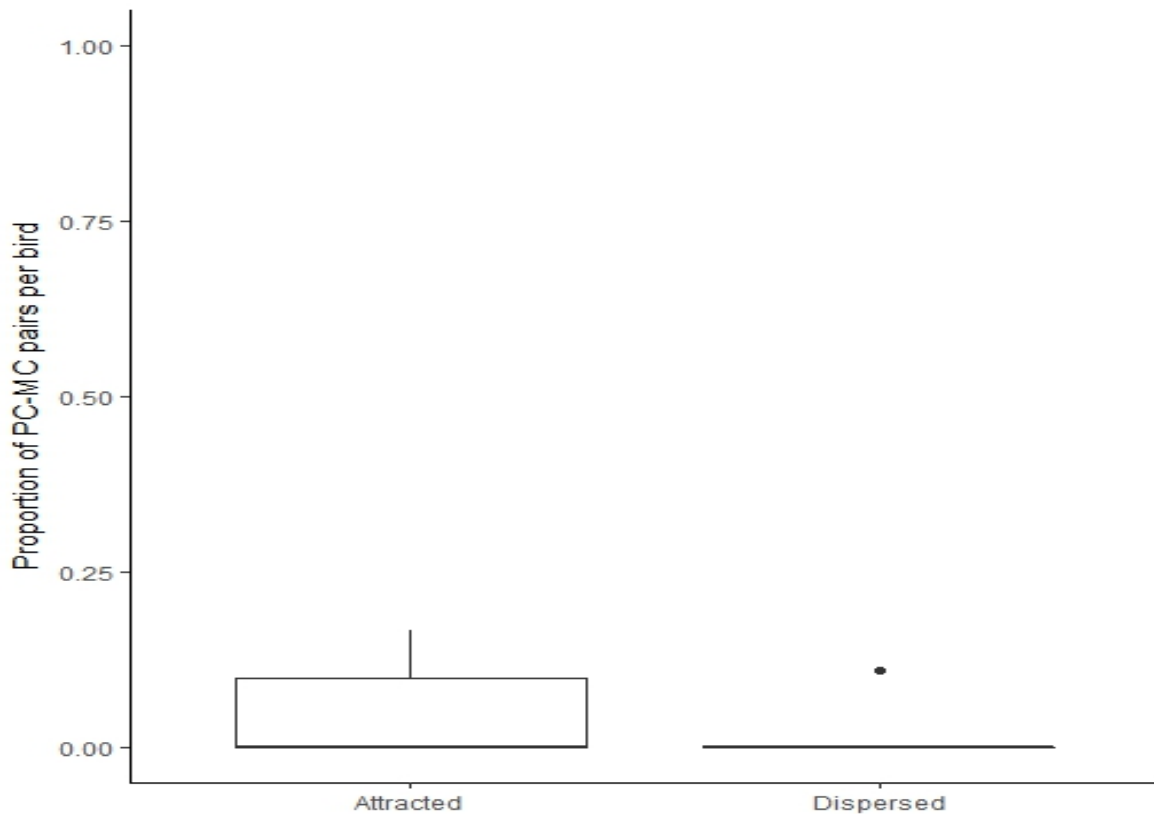


Figure 1. Proportion of attracted and dispersed PC-MC pairs between former opponents. The boxes show the median and interquartile range. The whiskers represent the maximum and minimum values.

Third-party affiliation

Conflicts occurred almost exclusively between non-mates. We observed affiliation between a victim and a third-party in 39 PCs and in 31 MCs over 101 PC-MCs. Mostly, affiliation occurred between the victim and its mate (65% in PCs and 81% in MCs). Mated victims (35 over 101 PC-MCs) exchanged affiliative behaviors only with their mate during PCs and in 93% of the cases in MCs. Taking the whole group, the mean Triadic Conciliatory Tendency was very low and equal to 0.034 ± 0.05 . The mean TCT remains very low and equal to -0.002 ± 0.09 when considering only mated victims ($N = 7$). The TCT was equal to 0.08 ± 0.05 when considering only single victims ($N = 6$). The proportions of attracted and dispersed pairs were similar when using both the first affiliation latency and the affiliation frequency (respectively, Wilcoxon signed-rank test: $N = 13$, $V = 30$, $P = 0.41$; Figure 2; GLMM: pc vs.

mc, estimate = -0.35, standard error = 0.30, z-value = -1.19, P = 0.23; Log-likelihood: -365.7; df = 4).

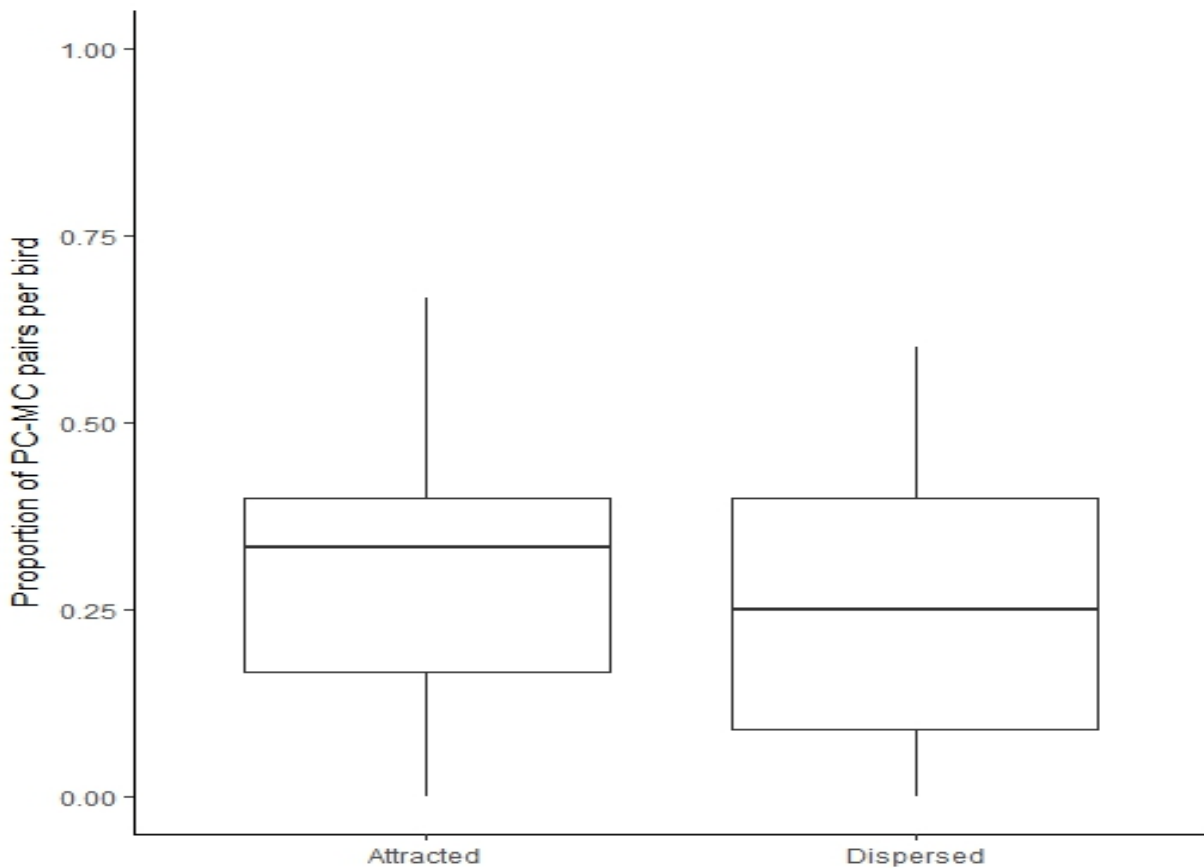


Figure 2. Proportion of attracted and dispersed PC-MC pairs between the victim and a third-party. The boxes show the median and interquartile range. The whiskers represent the maximum and minimum values.

Avoidance of former aggressor

Aggressors approached victims significantly more in PCs than in MCs (Binomial test: $x = 34$, $n = 44$, $P = 0.0004$). Victims avoided most of their aggressor's approaches in PCs (Binomial test: $x = 26$, $n = 34$, $P = 0.003$) whereas they avoided and accepted them equally often in MCs (Binomial test: $x = 3$, $n = 10$, $P = 0.34$). On the contrary, victims accepted most of other individuals' approaches both in PCs (Binomial test: $x = 51$, $n = 179$, $P < 0.001$) and MCs (Binomial test: $x = 43$, $n = 128$, $P < 0.001$).

Victims were significantly less likely to receive renewed aggression from their former aggressor when they avoided its first approach (GLMM: avoided vs. accepted, estimates = -

3.94, standard error = 1.12, z-value = -3.51, $P = 0.0005$; Likelihood ratio test: $df = 1$, $\chi^2 = 23.5$, $P < 0.001$).

Discussion

The aim of this study was to investigate further conflict management and the type of post-conflict behaviors enacted by the victims of aggression in rooks. We observed almost exclusively mild intensity aggressions, but there were frequent renewed aggressions, half of them from the former aggressor towards the victim. The victims did not engage in reconciliation nor in third-party affiliation. Instead, they used an alternative strategy, avoiding former aggressor, and doing so, were less likely to receive renewed aggression from their former aggressor.

One of the main question motivating this study was whether rooks really needed post-conflict interactions such as reconciliation or third-party affiliation to solve their conflicts. Despite the fact that aggression presents a low risk in this species (almost only conflicts of mild intensity), it nevertheless occurs and most importantly, it can be frequently renewed after an initial conflict. Thus, it would be beneficial for individuals to manage such resumption of aggression. In most species, post-conflict behaviors are used to prevent escalation of the conflict.

Concerning reconciliation, our results confirm that it is not a strategy used in adult corvids which confirms two previous studies in rooks (Seed, Clayton, & Emery, 2007; Logan, Emery, & Clayton, 2012). This is not surprising as adult rooks mostly share one strong bond with their mate, with whom they rarely fight (Emery, Seed, von Bayern, & Clayton, 2007; Seed, Clayton, & Emery, 2007; Logan, Emery, & Clayton, 2012; this study). Reconciliation has been found in some groups of juvenile corvids (Fraser & Bugnyar, 2011; Sima, Matzinger, Bugnyar, & Pika, 2018), but young birds are still working on building new bonds contrary to adults (Fraser & Bugnyar, 2011; Sima, Matzinger, Bugnyar, & Pika, 2018) and these bonds are thus potentially damageable.

Considering third-party affiliation, victims here did not use this strategy as we observed similar rates of affiliations after conflicts and in baseline situations. Using the latency to first affiliation, i.e. the measure used in the great majority of studies on post-conflict behavior (e.g.

Call, Aureli, & de Waal, 2002), Seed and colleagues (2007) found clear evidence of third-party affiliations in their group whereas Logan and colleagues (2012) and us did not. Using a different measure, however, based on the frequency and duration of affiliation, Logan and colleagues (2012) found some evidence of third-party affiliation. Using both measures, we did not find any evidence of third-party affiliation. Thus, differences between studies cannot be explained by the measure chosen. Given that our sample size is higher or equivalent to those studies (35 PC-MC in Seed, Clayton, & Emery, 2007; 108 in Logan, Emery, & Clayton, 2012), the sample size cannot explain the differences between studies either. Logan and colleagues (2012) hypothesized that the individuals of their group may not have fully acquired the mechanisms of third-party affiliation due to the age difference with the group studied by Seed and colleagues (2007). But this hypothesis does not hold as our group is intermediate in terms of age composition (12 individuals over 14 year old and 2 juveniles) compared to the groups studied by Seed and colleagues (2007) (only adult rooks) and Logan and colleagues (2012) (only juveniles at the beginning of the study and adults at the end).

We could also hypothesize that social constraints could explain these discrepancies between studies. The pairing status, for example, also differed between the studied groups. In Seed and colleagues' study (2007), the group was composed of 8 mated individuals and 2 single birds. However, Logan and colleagues (2012) group showed a similar composition to ours (8 mated individuals in both groups and 5 single birds in their group versus 6 in ours). Given that single individuals have no partners to safely exchange affiliative behaviors with, the number of single partner might admittedly influence the rate of third-party affiliation at the group level. We would then expect a lower TCT the more single individuals in the group. However, in our study, the triadic conciliatory tendency (TCT) was higher when the whole group (including single individuals) was taken into account compared to when only mated pairs were considered. Thus, the differences in pairing status does not explain the differences between studies.

From one study to the other, the TCT could vary from 0.03 to 0.8 (for victims) which is a very large range (this study; Seed, Clayton, & Emery, 2007). We suggest that the intergroup differences between studies might mirror natural variations within rooks. These variations could concern many other aspects of their social life (the social network, intensity of aggression, frequency of conflicts) and not just the pairing status. Severe aggression can lead to a high-stress increase for the victim (Castles & Whiten, 1998; Wascher, Fraser, & Kotrschal, 2010). For example, in juvenile carrion crows, victims engaged in third-party affiliation only after

conflicts of high intensity (Sima, Matzinger, Bugnyar, & Pika, 2018). In our group, conflicts were frequent, of mild intensity, and often renewed but they never caused any injury. Thus, the level of stress provoked by the aggression was maybe too low to warrant these post-conflict behaviors. We might also consider that conflicts are of such a mild intensity that they do not affect relationship. An indication of this comes from the 99 conflicts (39%) where the victim stayed close to the aggressor.

We could also think that extra-pair relationships may be too weak to induce post-conflict affiliation. However, individuals of our group have known each other for years. Social relationships do exist and individuals do not simply cohabit, ignoring each other. They exchange affiliation even between non-mates (Boucherie, Mariette, Bret, & Dufour, 2016; 6.79 ± 0.58 affiliations per hour *vs* 9.02 ± 0.6 aggressions per hour, personal observation). Thus, everything happens as if rooks of our group were mostly bickering between each other, without main consequences for their safety or the relationship whatever its strength.

Avoidance of the former aggressor is sufficient to buffer aggression towards the victim in rooks. Although quite simple and really common, avoidance had never been investigated in corvids. We show for the first time that it can be the main post-conflict behavior enacted in rooks. Avoidance may cause group dispersion, which in most species can impact the group cohesion. However, losing cohesion in a group of rooks is not necessarily that problematic as this species is used to form open and large groups in the wild. Individuals spent time in subgroups over the winter, and then gather in colonies of several hundreds, or even thousands of individuals during the breeding season or when joining sleeping sites (Coombs, 1960; Patterson, Dunnet, & Fordham, 1971; Swingland, 1977). So, rooks constantly switch from cohesive gathering to dispersed subgroups. In that configuration, avoidance is a straightforward strategy, where individuals can fly away and come back after the tension decreased. Given the diversity of conflict management strategies coming out from the various rook studies, we highlight the urge to collect data in the wild. Crucially, we need to understand what are the social constraints and needs rooks have to face in naturally occurring groups in order to better apprehend the variability of conflict management in relation to the social dynamics in this species.

Acknowledgments

We are grateful to Odile Petit for her help which substantially improved the manuscript and to Joanna Lignot for the correction of English.

References

- Alberts, S., & Altmann, J. (1995). Balancing costs and opportunities: dispersal in male baboons. *American Naturalist*, *145*, 279–306.
- Altmann, J. (1974). Observational study of behavior: Sampling methods. *Behaviour*, *49*, 227–266.
- Aureli, F. (1992). Post-conflict behaviour among wild long-tailed macaques (*Macaca fascicularis*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, *31*(5), 329–337. <https://doi.org/10.1007/BF00177773>
- Aureli, F., Cords, M., & van Schaik, C. P. (2002). Conflict resolution following aggression in gregarious animals: A predictive framework. *Animal Behaviour*, *64*(3), 325–343. <https://doi.org/10.1006/anbe.2002.3071>
- Aureli, F., & de Waal, F. B. M. (2000). *Natural conflict resolution* (University of California Press). Berkeley.
- Aureli, F., & Schaffner, C. (2006). Causes, consequences and mechanisms of reconciliation: The role of cooperation. In P. M. Kappeler & C. P. van Schaik (Eds.), *Cooperation in primates and humans: Mechanisms and evolution* (Springer, pp. 121–136). Berlin, Heidelberg. https://doi.org/10.1007/3-540-28277-7_7
- Aureli, F., & van Schaik, C. P. (1991). Post-conflict behaviour in long-tailed macaques (*Macaca fascicularis*): I. The social events. *Ethology*, *89*, 89–100. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0310.1991.tb00296.x>
- Aureli, F., van Schaik, C., & van Hooff, J. A. R. A. M. (1989). Functional aspects of reconciliation among captive long-tailed macaques (*Macaca fascicularis*). *American Journal of Primatology*, *19*, 39–51. <https://doi.org/10.1002/ajp.1350190105>
- Aureli, F., Veenema, H. C., van Panthaleon van Eck, C. J., & van Hooff, J. A. R. A. M. (1993). Reconciliation, consolation, and redirection in Japanese macaques (*Macaca fuscata*). *Behaviour*, *124*(1–2), 1–21. <https://doi.org/10.1163/156853993X00470>
- Berghänel, A., Schülke, O., & Ostner, J. (2010). Coalition formation among Barbary macaque males: the influence of scramble competition. *Animal Behaviour*, *80*, 675–682. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2010.07.002>
- Boucherie, P. H., Mariette, M. M., Bret, C., & Dufour, V. (2016). Bonding beyond the pair in a monogamous bird: impact on social structure in adult rooks (*Corvus frugilegus*). *Behaviour*, *153*(8), 897–925. <https://doi.org/10.1163/1568539X-00003372>
- Call, J., Aureli, F., & de Waal, F. B. M. (2002). Postconflict third-party affiliation in stumptailed macaques. *Animal Behaviour*, *63*(2), 209–216. <https://doi.org/10.1006/anbe.2001.1908>
- Castles, D. L., & Whiten, A. (1998). Post-conflict behaviour of wild olive baboons. II. Stress and self-directed behaviour. *Ethology*, *104*, 148–160. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0310.1998.tb00058.x>
- Cheney, D. L., & Seyfarth, R. M. (1989). Redirected aggression and reconciliation among

- vervet monkeys, *Cercopithecus aethiops*. *Behaviour*, *110*(1–4), 258–275. <https://doi.org/10.1163/156853989X00501>
- Coombs, C. J. F. (1960). Observations on the rook *Corvus frugilegus* in Southwest Cornwall. *Ibis*, *102*, 394–419. <https://doi.org/10.1111/j.1474-919X.1960.tb08417.x>
- Cordoni, G., & Palagi, E. (2008). Reconciliation in wolves (*Canis lupus*): New evidence for a comparative perspective. *Ethology*, *114*(3), 298–308. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0310.2008.01474.x>
- Cordoni, G., & Palagi, E. (2015). Being a victim or an aggressor: Different functions of triadic post-conflict interactions in wolves (*Canis lupus lupus*). *Aggressive Behavior*, *41*(6), 526–536. <https://doi.org/10.1002/ab.21590>
- de Waal, F. B. M., & van Roosmalen, A. (1979). Reconciliation and consolation among chimpanzees. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, *5*(1), 55–66. <https://doi.org/10.1007/BF00302695>
- de Waal, F. B. M., & Yoshihara, D. (1983). Reconciliation and redirected affection in Rhesus monkeys. *Behaviour*, *85*, 224–241.
- Demaria, C., & Thierry, B. (2001). A comparative study of reconciliation in rhesus and Tonkean macaques. *Behaviour*, *138*(3), 397–410. <https://doi.org/10.1163/15685390152032514>
- Eaton, G. G. (1984). Aggression in adult male primates: A comparison of confined Japanese macaques and free-ranging Olive baboons. *International Journal of Primatology*, *5*(2), 145–160. <https://doi.org/https://doi.org/10.1007/BF02735738>
- Emery, N. J., Seed, A. M., von Bayern, A. M. P., & Clayton, N. S. (2007). Cognitive adaptations of social bonding in birds. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, *362*(1480), 489–505. <https://doi.org/10.1098/rstb.2006.1991>
- Fraser, O. N., & Bugnyar, T. (2010). Do ravens show consolation? Responses to distressed others. *PLoS ONE*, *5*(5), e10605. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0010605>
- Fraser, O. N., & Bugnyar, T. (2011). Ravens reconcile after aggressive conflicts with valuable partners. *PLoS ONE*, *6*(3), e18118. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0018118>
- Fraser, O. N., Koski, S. E., Wittig, R. M., & Aureli, F. (2009). Why are bystanders friendly to recipients of aggression? *Communicative and Integrative Biology*, *2*(3), 285–291. <https://doi.org/10.4161/cib.2.3.8718>
- Ikkatai, Y., Watanabe, S., & Izawa, E.-I. (2016). Reconciliation and third-party affiliation in pair-bond budgerigars (*Melopsittacus undulatus*). *Behaviour*, *153*, 1173–1193. <https://doi.org/10.1163/1568539X-00003388>
- Kazem, A. J. N., & Aureli, F. (2005). Redirection of aggression: multiparty signalling within a network? In P. K. McGregor (Ed.), *Animal communication networks* (Cambridge University Press, pp. 191–218). Cambridge
- Koyama, N. F. (2001). The long-term effects of reconciliation in Japanese macaques *Macaca fuscata*. *Ethology*, *107*, 975–987. <https://doi.org/10.1046/j.1439-0310.2001.00731.x>
- Kutsukake, N., & Clutton-Brock, T. H. (2008). Do meerkats engage in conflict management following aggression? Reconciliation, submission and avoidance. *Animal Behaviour*,

75(4), 1441–1453. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2007.09.018>

- Logan, C. J., Emery, N. J., & Clayton, N. S. (2012). Alternative behavioral measures of postconflict affiliation. *Behavioral Ecology*, 24(1), 98–112. <https://doi.org/10.1093/beheco/ars140>
- Logan, C. J., Ostojić, L., & Clayton, N. S. (2013). Rook, but not jackdaw, post-conflict third-party affiliation reduces aggression for aggressors. *Ethology*, 119(5), 427–435. <https://doi.org/10.1111/eth.12078>
- Owen, D. F. (1959). The breeding season and clutch size of the rook *Corvus frugilegus*. *Ibis*, 101(2), 235–239.
- Palagi, E., Paoli, T., & Tarli, S. B. (2004). Reconciliation and consolation in captive bonobos (*Pan paniscus*). *American Journal of Primatology*, 62(1), 15–30. <https://doi.org/10.1002/ajp.20000>
- Patterson, I. J., Dunnet, G. M., & Fordham, R. A. (1971). Ecological studies of the rook, *Corvus frugilegus* L., in North-East Scotland. Dispersion. *Journal of Applied Ecology*, 8(3), 815–833.
- R Development Core Team (2015). R: A Language and Environment for Statistical Computing. Vienna: R Foundation for Statistical Computing. <http://www.r-project.org>
- Schaffner, C. M., Aureli, F., & Caine, N. G. (2005). Following the rules: Why small groups of tamarins do not reconcile conflicts. *Folia Primatologica*, 76(2), 67–76. <https://doi.org/10.1159/000083614>
- Schino, G. (1998). Reconciliation in domestic goats. *Behaviour*, 135(3), 343–356. <https://doi.org/10.1163/156853998793066302>
- Seed, A. M., Clayton, N. S., & Emery, N. J. (2007). Postconflict third-party affiliation in rooks, *Corvus frugilegus*. *Current Biology*, 17(2), 152–158. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2006.11.025>
- Sima, M. J., Matzinger, T., Bugnyar, T., & Pika, S. (2018). Reconciliation and third-party affiliation in carrion crows. *Ethology*, 124(1), 33–44. <https://doi.org/10.1111/eth.12699>
- Smith, J. E., Kolowski, J. M., Graham, K. E., Dawes, S. E., & Holekamp, K. E. (2008). Social and ecological determinants of fission-fusion dynamics in the spotted hyaena. *Animal Behaviour*, 76, 619–636. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2008.05.001>
- Sommer, V., Denham, A., & Little, K. (2002). Postconflict behaviour of wild Indian langur monkeys: Avoidance of opponents but rarely affinity. *Animal Behaviour*, 63(4), 637–648. <https://doi.org/10.1006/anbe.2001.1897>
- Swingland, I. R. (1977). The social and spatial organization of winter communal roosting in rooks (*Corvus frugilegus*). *Journal of Zoology*, 182, 509–528. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1977.tb04167.x>
- Thierry, B. (2000). Covariation of conflict management patterns across macaque species. In F. Aureli & F. B. M. de Waal (Eds.), *Natural conflict resolution* (University of California Press, pp. 106–128). Berkeley. <https://doi.org/10.1006/anbe.2001.1656>

- Thierry, B., Aureli, F., Nunn, C. L., Petit, O., Abegg, C., & de Waal, F. B. M. (2008). A comparative study of conflict resolution in macaques: insights into the nature of trait covariation. *Animal Behaviour*, *75*(3), 847–860. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2007.07.006>
- Veenema, H. C., Das, M., & Aureli, F. (1994). Methodological improvements for the study of reconciliation. *Behavioural Processes*, *31*, 29–38. <https://doi.org/0376-6357/94>
- Wahaj, S. A., Guse, K. R., & Holekamp, K. E. (2001). Reconciliation in the spotted hyena (*Crocuta crocuta*). *Ethology*, *107*(12), 1057–1074. <https://doi.org/10.1046/j.1439-0310.2001.00717.x>
- Wascher, C. A. F., Fraser, O. N., & Kotrschal, K. (2010). Heart rate during conflicts predicts post-conflict stress-related behavior in greylag geese. *PLoS ONE*, *5*(12), e15751. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0015751>
- Watts, D. P. (1995). Post-conflict social events in wild mountain gorillas (*Mammalia, Hominoidea*) I. Social interactions between opponents. *Ethology*, *100*, 139–157.
- Wittig, R. M., & Boesch, C. (2003). The choice of post-conflict interactions in wild chimpanzees (*Pan troglodytes*). *Behaviour*, *140*, 1527–1559.
- Wittig, R. M., & Boesch, C. (2005). How to repair relationships - Reconciliation in wild chimpanzees (*Pan troglodytes*). *Ethology*, *111*, 736–763. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0310.2005.01093.x>
- Yamamoto, C., Morisaka, T., Furuta, K., Ishibashi, T., Yoshida, A., Taki, M., Mori, Y., & Amano, M. (2015). Post-conflict affiliation as conflict management in captive bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*). *Scientific Reports*, *5*(1), 14275. <https://doi.org/10.1038/srep14275>

CHAPITRE 2

Coalition formation in a colonial monogamous species: rooks form coalitions with their mate in a food competition context

Aïcha Mohamed Benkada^{1,2} and Valérie Dufour¹

¹UMR Physiologie de la Reproduction et des Comportements, Equipe Ethologie Cognitive et Sociale, INRA – CNRS – Université de Tours – IFCE, Nouzilly, France

²Université de Strasbourg, France

En préparation pour soumission

Synthèse du chapitre 2

Coalitions chez une espèce coloniale monogame : les corbeaux freux forment des coalitions avec leur apparié dans un contexte de compétition alimentaire

Objectif de l'étude

Vivre en groupe social augmente la compétition pour les ressources convoitées. Pour avoir accès aux ressources malgré cette compétition, les animaux sociaux ont la possibilité de former des coalitions avec un autre membre du groupe. Le choix du partenaire de coalition est déterminé par la parenté, la dominance et les liens sociaux chez la plupart des espèces. Chez les espèces coloniales monogames, les individus forment un lien fort et durable avec leur apparié, avec lequel ils pourraient former des coalitions quand le besoin s'en fait sentir. Cependant, cela n'est pas clair car la formation de coalitions a été principalement étudiée chez les primates et d'autres mammifères polygames, chez qui les liens de valeur sont limités aux proches parents ou aux individus de même sexe. Cette étude s'attache donc à tester si une espèce coloniale monogame, le corbeau freux (*Corvus frugilegus*), recourt aux coalitions pour faire face à la compétition intra-groupe et à évaluer l'importance du lien de couple dans le choix du partenaire de coalition dans ce type de société. Les objectifs de l'étude étaient triples : examiner (i) si les corbeaux adultes forment des coalitions et avec qui, (ii) si la formation d'une coalition donne un avantage dans l'accès aux aliments convoités, et (iii) si les deux partenaires de la coalition bénéficient directement et également de la coalition.

Prédictions :

- (i) Les coalitions devraient être majoritairement formées avec l'apparié mais aussi, à certaines occasions, avec d'autres membres du groupe sachant que les corbeaux freux peuvent aussi former des relations en dehors du couple ;
- (ii) Les individus devraient avoir des chances de victoire accrues quand ils font des coalitions par rapport aux cas où ils combattent seuls pour l'accès à la nourriture ;

- (iii) Suite à une coalition réussie, les partenaires devraient manger ensemble en se tolérant mutuellement (bénéfices directs pour chaque individu, i.e. mutualisme).

Méthodes

L'étude a porté sur un groupe de 14 corbeaux freux captifs, comportant 5 couples et 4 individus non-appariés. Les corbeaux ont été testés dans une situation de compétition alimentaire contrôlée : une seule source de nourriture était accessible pour tout le groupe. La nourriture (aliments préférés des corbeaux freux) était disposée dans un distributeur accessible seulement à un ou deux oiseaux à la fois. Nous avons testé les corbeaux freux lors de sept sessions de 10 jours étalées sur 3 ans (Février 2016 à Mars 2019). Tous les conflits dyadiques (2155) ainsi que les conflits polyadiques impliquant une coalition (163) ont été analysés.

Résultats principaux

Presque toutes les coalitions ont été faites avec l'apparié (159 sur 163). Les corbeaux freux avaient plus de chances de gagner un conflit en formant une coalition que lorsqu'ils combattaient seuls. Cependant, le taux de réussite était déjà très élevé dans les conflits dyadiques. Les coalitions impliquaient rarement des contre-attaques et étaient presque toujours couronnées de succès. Dans la majorité des coalitions réussies, les partenaires ont mangé ensemble bien que, dans quelques cas, le mâle ait monopolisé la nourriture vis-à-vis de sa femelle.

Conclusion

Nous avons montré pour la première fois que les corbeaux freux adultes forment des coalitions. Nous avons également montré que, dans un contexte de compétition alimentaire, (i) les corbeaux freux forment des coalitions presque exclusivement avec leur apparié, l'individu avec lequel ils partagent le lien le plus fort dans leur groupe. Nous aurions pu nous attendre à ce qu'ils tentent des coalitions avec d'autres membres du groupe, mais le choix de l'apparié

semble être une stratégie correcte et à faible risque pour gagner la compétition. (ii) Le faible avantage apporté par la formation de coalitions dans ce contexte suggère qu'elles peuvent avoir des fonctions supplémentaires au simple avantage nutritif. Enfin, (iii) la formation d'une coalition semble être motivée par le mutualisme chez les corbeaux freux, les deux partenaires de la coalition se partageant la nourriture dans la plupart des cas après des coalitions réussies. Ces patterns de coalitions s'expliquent bien par le lien de couple qui caractérise les sociétés de corbeaux freux. Nous devons maintenant déterminer s'ils sont capables de choisir de former des coalitions de manière stratégique lorsqu'ils en ont le plus besoin, c'est-à-dire dans un contexte où ils ne peuvent assurer leur succès seuls, et si cela leur donne un avantage compétitif dans ces situations. Le contexte de protection et de pillage de cache de nourriture ainsi que la défense des nids semblent être des situations intéressantes pour étudier plus en avant cette question chez cette espèce.

Abstract

Living in social group implies that individuals compete for limited resources among group members. To gain access to resources despite this competition, social animals have the possibility to form coalitions with another group member. In most species, the choice of the coalition partner is determined by kinship, dominance and social bonds. In colonial monogamous species, the unique strong bond with the mate is expected to sustain most coalitions. However, this remains unclear as coalition formation has mainly been studied in primates and other polygamous mammals, in which strong bonds are restricted to close kin or individuals of the same sex. We investigated partner choice and benefits sharing in a group of adult rooks (*Corvus frugilegus*), a colonial monogamous corvid species, in a food competition experiment. The food was clumped in a feeder permitting only two individuals to access the food. We found that rooks almost exclusively form coalitions with their mate. Rooks were more likely to win a conflict when forming a coalition than when fighting alone. However, success rate in gaining access to food when alone was already really high. Coalitions rarely involved counterattacks and were almost always successful. Thus, coalitions seems to be used as an optional and low risk strategy to guarantee access to food rather than a crucial way to overcome competition. Benefits were shared in the majority of the successful coalitions. This suggests that mutualism may be the main driving force leading to coalition formation in this species, at least in a food competition context. Further studies with higher degree of competitions and/or different contexts may be needed to investigate potential strategic choices in coalition formation in this species.

Keywords: food competition; coalitions; pair bond; colonial monogamous bird; corvids; mutualism

Introduction

Living in social group provides many advantages like common defence against predators and enhanced information transfer but it also increases competition over limited resources like mates (Hrdy 1974; Johnson 1988; Schülke et al. 2010) or food (Frank 1986; Murray et al. 2006; Vogel et al. 2007). In social animals, access to resources is mainly determined by dominance and the ability to form coalitions. A coalition is defined as a joint aggression performed by two or more individuals (the coalition partners) against a common target (de Waal and Harcourt 1992). Individuals may form coalitions opportunistically, on a case-by-case basis, or they can repeatedly form coalitions with the same individual, maintaining a long-term cooperative relationship, a so-called ‘alliance’ (de Waal and Harcourt 1992).

Coalitions give significant competitive advantages to the individuals who participate in them. Through coalitions, individuals improve their dominance rank (Chapais et al. 1991; Vulloud et al. 2019), mating success (Schülke et al. 2010; Gilby et al. 2013) and food access (Lefebvre and Henderson 1986; Vogel et al. 2007). Indeed, the ability to form coalitions is a real advantage because it often outperforms individuals which could not be beaten alone (e.g. Chapais et al. 1991; Surbeck et al. 2011). This is the case, for example, with Japanese macaques (*Macaca fuscata*), where females can only win against dominant individuals if they engage in joint aggression with another female (Chapais et al. 1991).

Unsuccessful coalitions can result in loss of time and energy, but also injuries, social instability and even expulsion from the group or death (Bissonnette et al. 2015). The choice of coalition partner is therefore crucial because it can determine the outcome of the coalition (Bissonnette et al. 2009; Berghänel et al. 2011) and the benefits that each partner can obtain in the event of success (reviewed by Clutton-Brock 2009; Bissonnette et al. 2015). Social animals therefore carefully choose their coalition partner. Most of the time, they form coalitions with their kin, with whom they form strong and long-term bonds (in mammals: Smith et al. 2010; in birds: Loretto et al. 2012). In doing so, individuals secure benefits through inclusive fitness, as they help close relatives access resources and improve their reproductive success (‘kin selection theory’, Hamilton 1964) and can also obtain direct benefits through rank stabilization, for example (Smith et al., 2010). But this trend is most noticeable in primates and other animals in groups composed of close relatives (see Smith et al. 2010).

In groups in which close kin are rare or when studying coalitions between males, researchers have found that coalitions also occur between unrelated individuals (Chapais et al. 1991; Noë and Sluiter 1995; Gilby et al. 2013; Tokuyama and Furuichi 2016). When coalitions involve unrelated individuals, the partner choice is determined by dominance rank and social bonds (Noë 1992; Bissonnette et al. 2009; Schülke et al. 2010; Wiszniewski et al. 2012; Young et al. 2014; Loretto et al. 2012). Dolphins, for example, form strong and long-term social bonds between adult males and cooperate with each other to bring together receptive females (Connor et al. 1992). Such a relationship has benefits for both coalition partners. These types of alliances were previously assumed to be based on reciprocal altruism, i.e. cooperating to receive future returns or benefits, but at an initial cost (Trivers 1971) but there is growing evidence that such behaviour is beneficial to both parties. It is therefore not based on ‘altruistic’ behaviour (see Clutton-Brock 2009; Bissonnette et al. 2014; Hemelrijk et al. 2015) but rather on mutualism (Bercovitch 1988). Mutualism is considered to be the main driving force leading to cooperation between unrelated individuals (Clutton-Brock 2009). In cases of mutualism, both partners benefit from cooperating together (Bercovitch 1988).

Coalitions and alliances have been studied mainly among polygamous species (Harcourt and de Waal 1992; Smith et al. 2010; Hemelrijk et al. 2015) in which such cooperation is mainly observed among female-female dyads (Japanese macaques: Chapais 1995; savannah baboons, *Papio cynocephalus*: Silk et al. 2004; spotted hyenas, *Crocuta crocuta*: Smith et al. 2010; bonobos, *Pan paniscus*: Tokuyama and Furuichi 2016) and in male-male dyads (bottlenose dolphins, *Tursiops truncatus*: Connor et al. 1992; savannah baboons: Noë 1992; Asamese macaques, *Macaca assamensis*: Schülke et al. 2010; chimpanzees, *Pan troglodytes*: Gilby et al. 2013). However, coalitions could also be formed between unrelated male-female dyads (Pereira and Glynn, 1997). We know that strong social bonds exist in male-female dyads, particularly in pair-bonded species such as corvids (Emery et al. 2007; Fraser and Bugnyar 2010; Logan et al. 2012). These bonds are in some ways comparable to those found in primates (Emery et al. 2007). In corvids, pair bonds are long-term relationships based on a high frequency of affiliation interactions (Emery et al. 2007). In addition to the pair bond, corvids also form social bonds with other group members such as kin or unrelated individuals (Fraser and Bugnyar 2010; Loretto et al. 2012; Boucherie et al. 2016, 2018). Thus, they may have different opportunities to choose their social partner when forming a coalition in a competitive context. In addition, the pair bond may not necessarily mean an equal share of the benefits. However, to date, the

formation of coalitions and alliances has been extensively studied in primates, dolphins and spotted hyenas, providing little available information on the determinants of choice of bird coalition partners. Studies have been conducted on greylag geese (*Anser anser*: Scheiber et al. 2005, 2009) and juvenile ravens (Fraser and Bugnyar 2012; Loretto et al. 2012), which live in large groups comprising both kin and unrelated individuals (Frigerio et al. 2001; Emery et al. 2007; Scheiber et al. 2009; Boucherie et al. 2019). These studies indicate that the coalition partner is mainly chosen according to kinship and pair bond (Scheiber et al. 2005, 2009; Loretto et al. 2012), suggesting that the same factors determine the choice of partner for mammals and birds. To expand on these results and investigate how coalitions benefit to individuals involved in it, we need more information on species living in groups composed differently from those already studied, i.e. in adult colonial monogamous corvids.

Rooks (*Corvus frugilegus*) are a particularly promising animal model to study the choice of coalition partner in this context because they live year-round socially (Swingland 1977; Macdonald and Whelan 1986). They form aggregations to forage, nest in large colonies and can roost with a huge amount of individuals (Coombs 1961; Swingland 1977). They are a long-living species which often pair for life (Clayton and Emery 2007; Emery et al. 2007 but see Boucherie et al. 2018). Rooks spend most of their time with their mate, engaging in close spatial proximity, active food-sharing, allopreening and sexual behaviours (Clayton and Emery 2007; Scheid et al. 2008). Pairs jointly build the nest and jointly protect it and the offspring (Coombs 1960) and almost never fight between each other (Emery et al. 2007; Seed et al. 2007; Logan et al. 2012). Both individuals benefit from the presence and the behaviour of the other (Emery et al. 2007) and, because of long-term monogamy, the reproductive success is dependent on the mate's survival (Kvarnemo 2018). Juvenile rooks form strong bonds with several individuals, including their kin (Emery et al. 2007; Scheid et al. 2008) and start to exchange affiliation almost exclusively with their mate only later (Emery et al. 2007). A study has suggested that juvenile rooks' coalition is not biased towards kin and revealed that individuals mainly form coalitions with their future mate (Emery et al. 2007). But we still do not know if this pattern is consistent in adult rooks, if they gain any direct competitive advantage by engaging in coalitions and what benefits they derive from doing so.

In this study, we investigated coalition formation in rooks further by testing adult rooks in a food monopolization experiment. In rooks, conflicts over food are common and may involve polyadic interactions (Lockie 1956; Coombs 1960). A food monopolization experiment

enhances the difficulty to access the food by increasing the competition level and thus should increase the chances of coalition formation among group members. Food consisted in highly preferred food clumped in only one location while the entire group had free access. The food was placed in a feeder that allowed no more than one or two individuals to eat at the same time, so that two birds had to tolerate each other in close proximity in order to eat together.

The objectives of the study were threefold: to examine (i) if adult rooks form coalition and with whom, (ii) if the formation of a coalition gives an advantage in accessing disputed food, and (iii) if both coalition partners benefit directly and equally from the coalition. Assuming that the choice of coalition partner is based on the social bonds in adult rooks, we predict that they should mainly form coalitions with their mate. But given that some social relationships exist outside the pairs (Boucherie et al. 2016) they may also (but less frequently) form coalitions with other group members. In many species, coalitions provide significant benefits to individuals in competitive situations. Thus, we predict that rooks will be more effective in displacing others when they form a coalition than when they act alone. Finally, based on previous studies on coalitions among unrelated individuals, we expect mutualism to be the driving force behind coalition behaviour among rooks; if this assumption is true, we predict that both coalition partners should have access to food after a successful coalition.

Methods

Subjects

We studied a captive group of 14 rooks (8 males, 6 females). Eight were collected as nestlings in 2006 in a local colony in Strasbourg and then hand-reared. Four were rescued from hunting traps in Southern Alsace in October 2013 (three were adults and one was juvenile at the time of the capture). Two were collected as fledglings from a local colony in Strasbourg in May 2016 and were added to the group during the course of the study, in June 2016. All individuals except the two juveniles were adults at the beginning of the study. Two birds were siblings (1 adult male and 1 adult female, both caught in 2006); all others were unrelated. At the time of the study, the group consisted of four male-female pairs, one male-male pair and four single individuals. The group was housed in an outdoor aviary (18 x 6 x 3.5 m) enriched with perches, trees, ropes, pools, tables, baskets and platforms. The birds were equipped with

coloured leg rings for individual recognition. They were fed with milk products, granules, fruits and insectivorous swill and had access to water ad libitum. After the study had ended, the rooks remained in the aviary for further behavioural studies.

Procedure

We collected data from February 2016 to March 2019. Seven sessions have been conducted: February-March 2016; October 2016; February 2017; June 2017; February 2018; June-July 2018; March 2019. The experiment took place in the home aviary of the birds in which all birds could move freely. Testing took place on the usual feeding table, to which the birds were highly habituated. Data were collected using a camera (JVC GZ-MG633SE) placed one meter above the apparatus (Figure 1).

We used a transparent Plexiglas feeder (Figure 1). The feeder allowed a maximum of two birds to feed simultaneously, but could be monopolised by a single bird. The feeder was fixated on the table so that the birds could not move it and push it out of the table. The area of the table was considered as the experimental area. The feeder was filled with highly valuable food for rooks: granules, cheese and dog pellets (Mini Frolic©). In order to prevent highly neophobic responses, we put the feeder (empty) on the table during three consecutive days before the onset of each session.

Before each test, the birds were deprived during 2 hours. Each test lasted 45 min. The experimenter filled the feeder, tied it to the surface table and then returned to the observation hut during the whole test. All events displayed on the table were recorded. For each session, the test was repeated on 8 consecutive days. After the end of the test, the feeder was removed and the maintenance diet put back.

Analyses

Video analyses

All recorded videos were analysed with the software The Observer XT 12.5 (Zimmerman et al. 2009). We analysed all dyadic conflicts and all coalition events (Figure 1). Conflicts were defined as the display of one aggressive behaviour (see Table 1) by an individual (the aggressor)

towards another individual (the victim) and the response of this individual. When two individuals jointly attacked one (Figure 1) or more individuals simultaneously, we recorded the attack as a coalition (Chapais 1995). The attack/coalition was categorized as successful if the opponent(s) left the table (avoidance or flight) in response to it. On the contrary, if the opponent(s) remained on the table or counter-attacked, it was considered a failure. For each conflict, we recorded the identity of the opponents and the behaviours displayed (Table 1) and the outcome of the conflict.



Figure 1. Two individuals (on the left) forming a coalition to attack a third (on the right) to access the food

After each successful coalition, we observed if the coalition partners shared the food or not. If both individuals ate together in the feeder (co-feeding, Table 1) or if one fed the other after eating in the feeder (active food sharing, Table 1), we considered that coalition partners shared the food. If only one individual ate while the other did not, we considered that coalition partners did not share the food. We recorded aggressive behaviours between coalition partner if any occurred during that period.

Table 1. Ethogram

Behaviour	Description
<i>Aggressive behaviours</i>	
Threat	One bird walks slowly and clearly towards another bird without shaking its wings, without jumping. Its body is straight and its head is directed towards the other. The plumage is swollen.
Pecking	One bird quickly moves its bill towards another bird. It may or may not touch it.
Charge	One bird moves quickly to another bird either by walking, jumping or even flying. Its wings are open, its head pointing towards the other, its neck stretched. There is no contact between the two individuals.
Flying attack	One bird jumps or flies to another bird, legs facing it. It kicks and pecks it in flight.
Seizing	One bird jumps and grabs another bird with its claws. The attacking bird is on the other's back, immobilizing and tackling it to the ground.
<i>Victim's responses</i>	
Avoidance	One bird flies away as another bird approaches before any contact between the two individuals.
Flight	One bird escapes by flying away after receiving an attack.
Stepping back	One bird takes one or more steps backwards after receiving an attack from another bird.
Stays	One bird remains within 50 cm of the aggressor and does not back away, does not fly away after receiving the aggression.
Counter-attack	The victim reacts to the aggression by displaying aggressive behaviour towards its aggressor.
<i>Coalitionary behaviours</i>	
Pincer tactic	Two birds go towards one or more individuals in a coordinated manner, each arriving on one side of the competitor, in order to grab it in a pincers.
Bill twinning	Two birds intertwine their bills.
Bow and tail fanning	Two birds alternatively bow their body and open their tail. As each individual bows its body, it emits a loud vocalization.
<i>Feeding behaviours</i>	
Eating	One bird eats in the feeder.
Co-feeding	Two birds eat at the same time in the feeder.

Active food sharing One bird puts some food directly in another bird's bill or throat.

Statistical analyses

We used non-parametric tests as our data were not normally distributed. To determine the identity of the coalition partner, we considered all individuals who had formed at least one coalition during the whole course of the study ($N = 10$). We pooled all the data. We used a Binomial test to compare the number of coalitions made with the mate and those made with other members of the group.

We used Mann-Whitney U test to tests if males and females differed in the number of attacks and in their success rate when they fought alone.

To compare the chances of winning when attacking alone and when in a coalition, we considered only individuals who had been involved in at least 3 coalitions during the whole course of the study ($N = 10$). Among the conflicts initiated alone, we calculated the proportion of success for each individual. We compared the proportion of success when initiating attacks alone and as a coalition by using a Wilcoxon signed-rank test.

To investigate sharing after a coalition, we considered only the coalitions won. We removed cases where an external disturbance (e.g., a plane or a raptor) or conflicts occurred immediately after the end of the coalition (within 10 s; 29 cases in total). We considered that both individuals shared if they ate at the same time or if they each ate in turn in the feeder. Individuals may also feed each other ('active food sharing'; see Table 1). We considered that an individual ate alone (no sharing) if it ate directly from the feeder (where the appreciated food is located). We compared the number of cases in which both individuals shared the food with the number of cases in which one individual ate alone using a Binomial test. When one individual ate alone, we tested if it was more frequent in one sex over another by using a Mann-Whitney U test. We used R 3.3.2. (R Core Team 2015) for all analyses. Alpha was set at 0.05.

Ethical statement

The study was in accordance with French laws regarding animal studies for scientific purposes and approved by the regional ethical committee on animal experimentation under license n° A67-382.

Results

We recorded 2155 conflicts, including 1992 dyadic conflicts and 163 coalitions. All 14 birds initiated dyadic conflicts (mean \pm s. e.: 142.3 ± 43.6 conflicts per individual). Among them, 10 individuals, only mated ones, initiated coalitions (mean \pm s. e.: 32.6 ± 7.2 coalitions per individual). When only heterosexual pairs were considered ($N_{\text{males}} = N_{\text{females}} = 4$), males initiated significantly more attacks than females (Mann-Whitney U test: $W = 0$, $p = 0.03$; Figure 2).

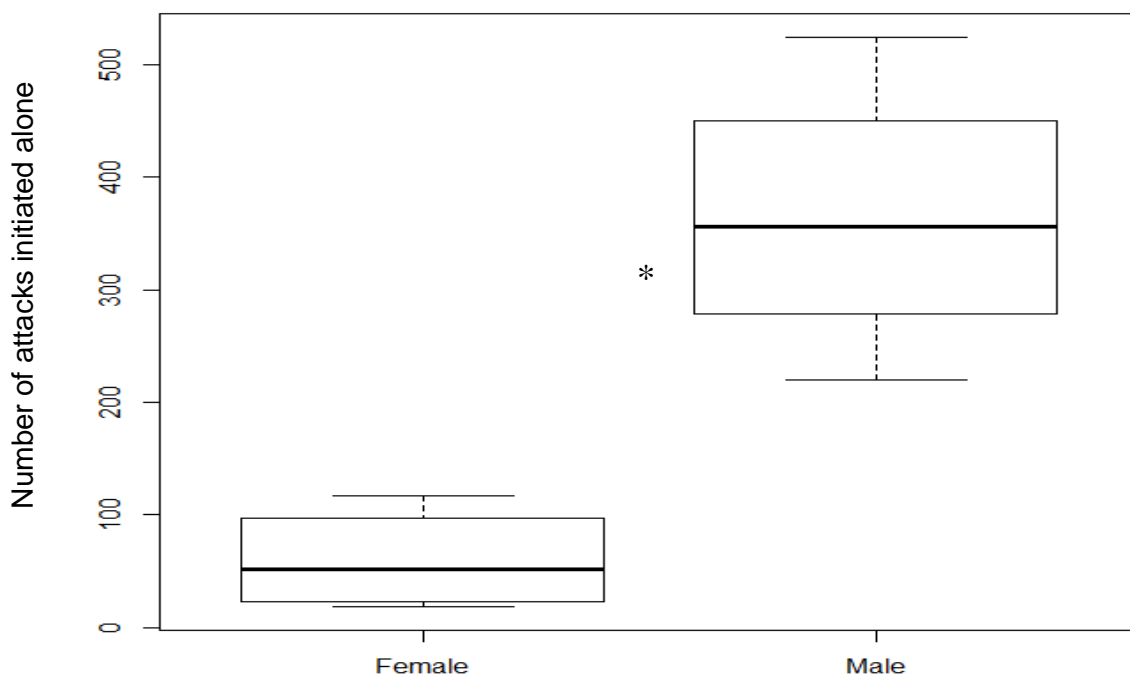


Figure 2. Number of attacks initiated by males and females considering dyadic conflicts only. Only mated individuals of heterosexuals pairs ($N_{\text{males}} = N_{\text{females}} = 4$) are included. The boxes show the median and interquartile range. The whiskers represent the maximum and minimum values. Mann-Whitney U test: * $p < 0.05$.

Patterns of coalition

The coalition partner

The rooks made coalitions almost exclusively with their mate (Binomial test: 95%CI: 0.94 – 0.99; $p < 0.0001$; Figure 3). Exceptions occurred: two birds (Jonas and Osiris), who were not a couple, made four coalitions together (Figure 3). Note that these two birds were a couple a few years before the study. Apart from this case, the coalition partner remained the same for the entire duration of the study, i.e. for more than 2 years. The two siblings in the group (Jonas and Elie) never formed coalitions together.

Agonistic behaviours and synchrony

The majority of coalitions involved aggressions of mild (threats; 56%) or intermediate intensity (pecking, charge; 34%). Severe aggressions (flying attack, seizing, pincer tactic) during coalitions were rare (9%). Counter-attacks occurred very rarely against a coalition (5% of cases). No injuries occurred during the entire study, even during coalitions.

Among the coalitions recorded, 37 (23%) were performed by individuals already on the table, trying to monopolise the food against arriving individuals and 126 (77%) were made to displace individuals which were monopolizing the food. Among the 126 made to access the food, 57 (45%) involved a synchronous arrival and attack of the two coalition partners. Considering all coalitions observed, 25 (15%) involved the pincer tactic (see Table 1).

Pre-coalition affiliative behaviours

Among the 163 coalitions observed, 8 were preceded by loud vocalizations by one of the coalition partners, which was then joined by its partner to perform the coalition. This was recorded in three different pairs. Bill-twinning was observed in 12 over 163 coalitions, displayed by three different pairs.

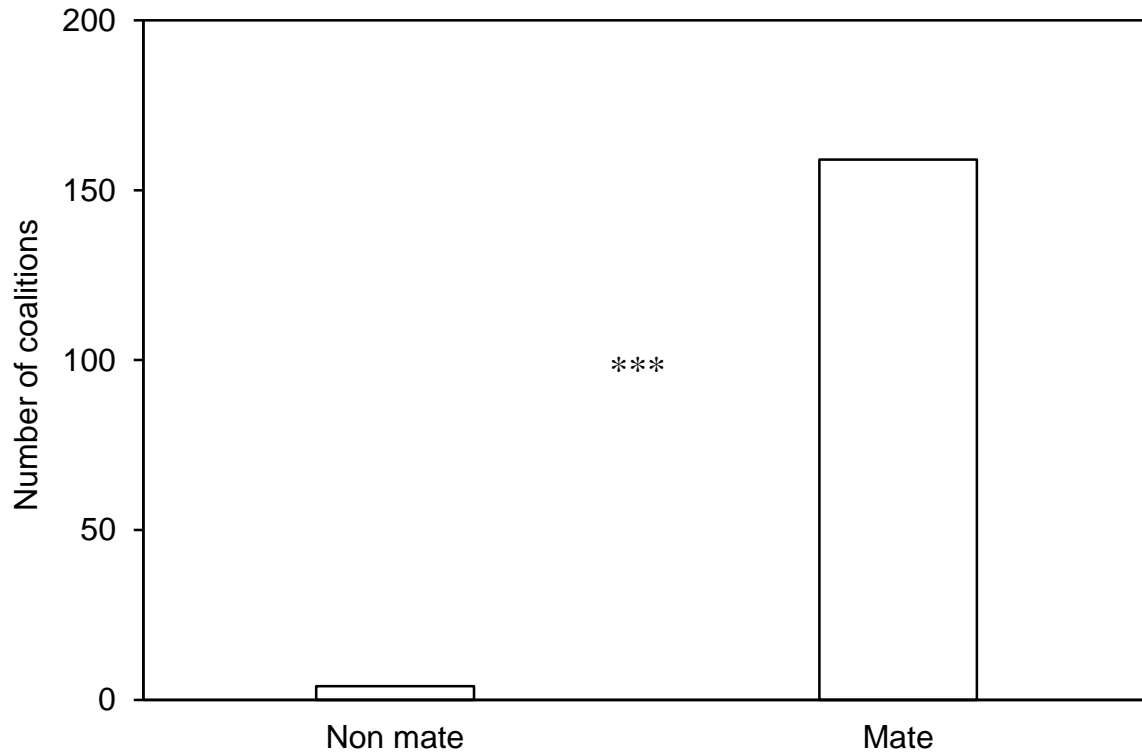


Figure 3. Number of coalitions made with the mate or with another group member. N = 10 individuals. Binomial test: *** $p < 0.001$.

Chances of winning

Dyadic conflicts

When attacking alone, the birds won the majority of the conflicts they initiated ($75\% \pm 3\%$; Wilcoxon signed-rank test: $V = 55$, $p = 0.002$). The success rate did not depend on sex (males: $N = 6$; mean proportion of success \pm s. e.: 0.69 ± 0.03 ; females: $N = 4$; mean proportion of success \pm s. e.: 0.83 ± 0.02 ; Mann-Whitney U test: $W = 21$; $p = 0.07$).

Coalitions

Coalitions were almost always successful in defeating the target ($92\% \pm 2\%$; Binomial test: 95%CI: 0.84 – 0.94, $p < 0.0001$; Figure 4). The birds successfully displaced competitors significantly more when they formed a coalition than when fighting on their own (Wilcoxon signed-rank test: $V = 1$, $P = 0.004$) even though the success rate was very high in both cases (Figure 4). The synchrony (arriving together on the table) did not have any effect on the success rate of coalitions (Binomial test: 95%CI: 0.44 – 0.63, $p = 0.51$).

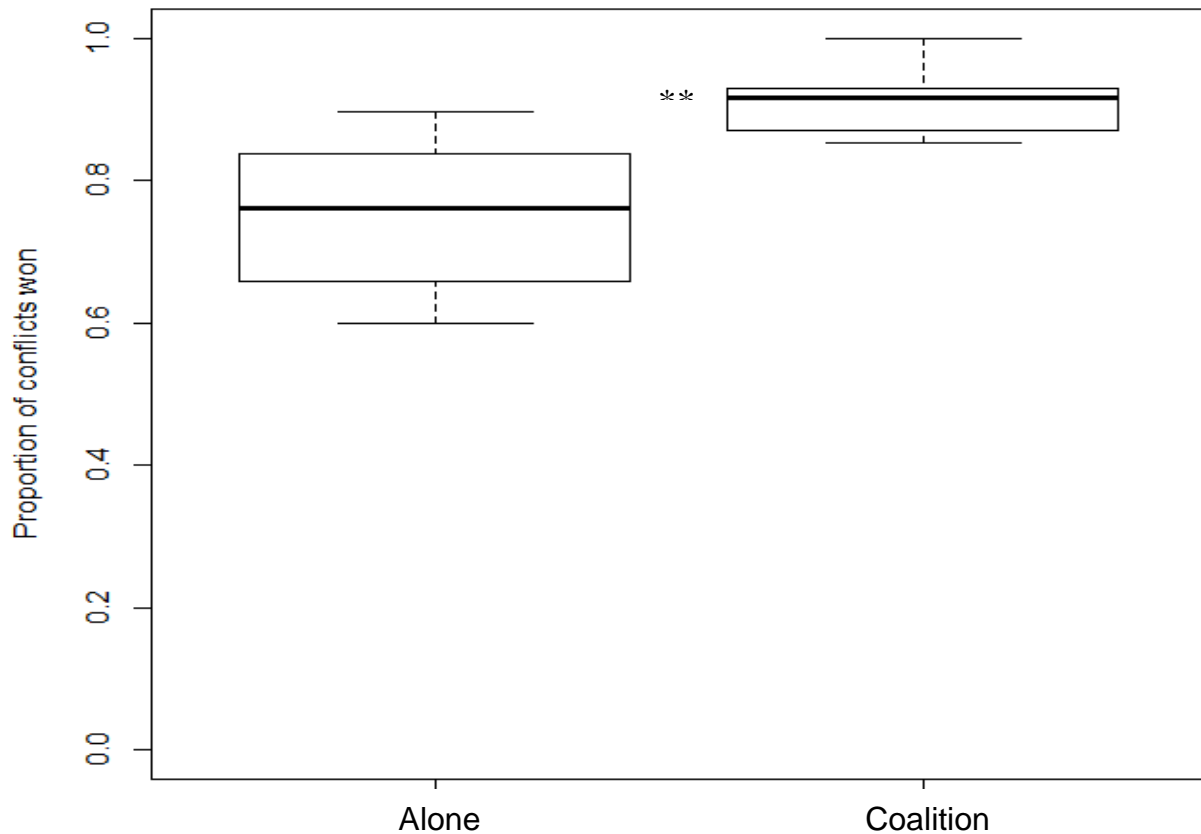


Figure 4. Proportions of success alone and when forming a coalition. The boxes show the median and interquartile range. The whiskers represent the maximum and minimum values. Wilcoxon signed-rank test: ** $p < 0.01$.

Sharing of coalition gains

After successful coalitions, co-feeding occurred significantly more often than food monopolization by one of the coalition partners (Binomial test: 95% CI: 0.65 – 0.80; $p < 0.0001$; Figure 5). However, both situations happened equally often in one out of the five pairs (Binomial test: 95% CI: 0.39 – 0.68, $p = 0.67$). In cases in which only one individual had access to the feeder, it was the male in most cases (Binomial test: 95% CI: 0.60 – 0.90; $p = 0.001$) and, in those cases, the male actively prevented the female from eating at the same time by threatening her. Active food sharing (from bill to bill) was observed only once.

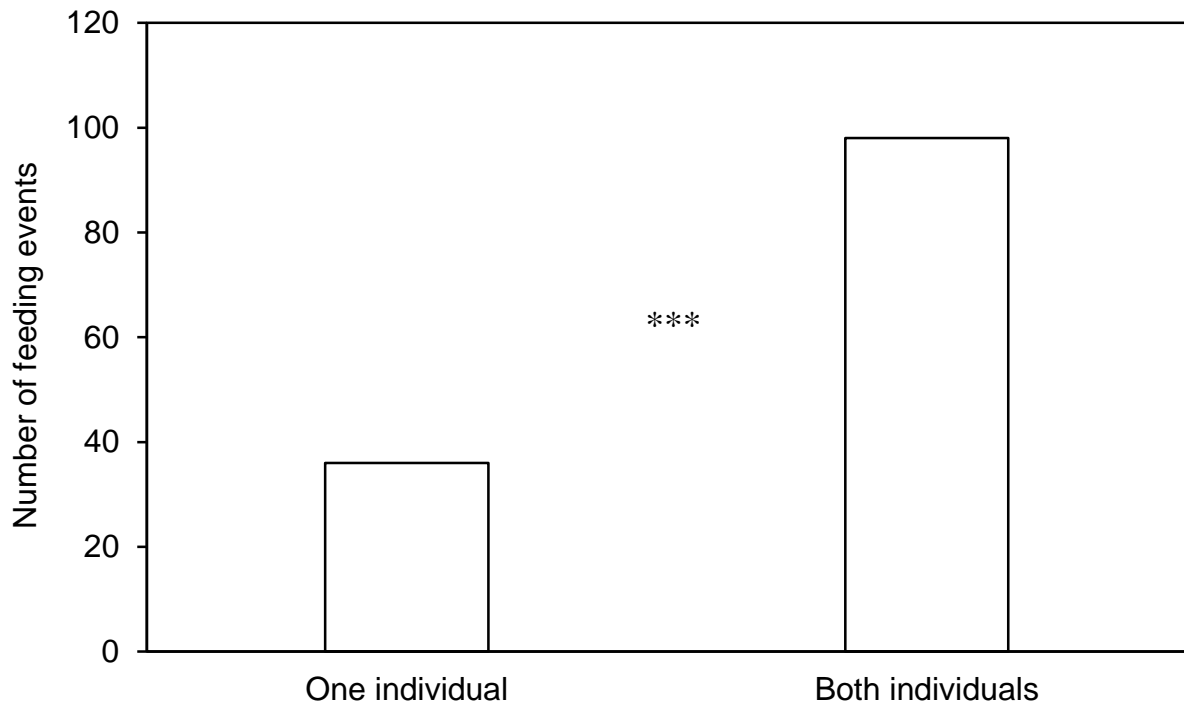


Figure 5. Sharing of coalition gains: one individual or both coalition partners share the food after a successful coalition. Data from the six coalition associations (N = 10 individuals) were pooled. Binomial test: *** $p < 0.001$.

Discussion

Our results show that, as predicted, rooks mainly formed coalitions with their mate. Overall, when they initiated attacks, individuals had great chances to win, whether they acted alone or as a coalition, whatever their sex. But males initiated more attacks than females. Coalitions were almost always successful and never involved any injuries. Thus, coalition formation appears to give only a slight competitive advantage to individuals. As predicted, in the major part of the cases, both coalition partners shared the food, but, surprisingly, it was not always the case as the male sometimes monopolized the food from its mate.

Here, we show that the coalition partner in adult rooks is almost exclusively the mate, namely the individual with whom the strongest bond is shared. The four coalitions that happened between non-mates were performed by individuals which previously formed a pair and divorced 2 years before the start of the study (Boucherie et al. 2018). The two siblings in

the group never formed any coalition together. The pattern of coalition formation found here seems quite rare in nature as the great majority of species studied to date form polygynous groups characterized by strong female-female (e. g. Japanese macaques: Chapais 1995; spotted hyenas: Smith et al. 2010) or male-male bonds (e. g. chimpanzees: Gilby et al. 2013; Asamese macaques: Schülke et al. 2010). However, despite these differences, in those species, strong bonds (including with close relatives) also largely determine the choice of the coalition partner, as it does in adult rooks here. Thus, our results show that the pair bond determines the coalition partner choice in adult rooks, as it was previously found in juvenile ones (Emery et al. 2007). Coalitions are likely to be a consequence of the long-term cooperative partnership between them.

Our results show that rooks gain only a slight competitive advantage by making coalitions, contrary to our prediction. This seems to be due to the fact that the rate of success was already very high when individuals fought alone. Thus, it does not seem necessary for rooks to engage in coalitions to gain access to food. Rather, individuals may form coalitions as a result to female opportunism, to have a guaranteed access to food or to strengthen the pair bond and its synchrony. We discuss these hypotheses in turn. First, one may think that females, which initiated less attacks than males, were responsible of coalition formation. If this hypothesis was true, females would have benefited more than males by doing coalitions. This was not the case as success rate was very high when attacking alone, both for males and females. Furthermore, we did not find any evidence that females recruited their mate before a coalition and in a non-negligible part of events, the male and the female attacked synchronously. Thus, coalitions seem to be a joint action rather than a result of female opportunism. Second, we should consider that coalitions guaranteed access to food as they were almost always successful and did not present any risk for individuals involved in it as counter-attacks were very rare and injuries never happened in more than 2 years. This way, rooks could use coalitions as a supplementary, optional strategy, securing access to food while enduring no cost. We think that these benefits may be sufficient to explain coalition formation in this context in rooks here. Besides, coalitions in this context could also serve supplementary functions like strengthening the pair bond and its synchrony. Indeed, in rooks, mates are highly synchronous, in particular when they perform bow and tail fanning displays, which is frequently seen in nest defence contests (Coombs 1960). Nests are a crucial resource for reproductive success in rooks but nest stealing and nest materials thefts are frequently observed in these species (Coombs 1960; Griffin and Thomas 2000;

personal observations) and rooks fiercely fight to protect their nest from the other members of the colony (Röell and Bossema 1982; personal observations). As mates' synchrony may be crucial to efficiently defend a common resource in long-term monogamous species (e.g. Australian magpie larks, *Grallina cyanoleuca*: Hall and Magrath 2007; butterflyfishes: *Chaetodon lunulatus*: Nowicki et al. 2018), we think that coalitions may have important implications for rooks in nest defence. In fact, it may be crucial for the mated birds to keep sending signal about how cohesive they are to other group members, during and outside the breeding seasons. Further studies on the effect of repeated coalitions on pair synchrony and efficiency on nest defence are needed to test this hypothesis in rooks.

We found that rooks shared food in the majority of successful coalitions but we also observed that males sometimes monopolized the food from females. In rooks, tolerance between mates is very high (Emery et al. 2007; Seed et al. 2007; Logan et al. 2012) but it was rarely tested in competitive context, where individuals are highly motivated to get a limited and highly valuable resource. Thus, we could think that the limited tolerance sometimes observed here between mates was a result of motivation to get the food. However, not sharing was mostly seen in one pair over five. Apart from this pair, other rooks shared the coalition benefits between mates. Thus, each coalition partner seems to gain direct benefits in most of cases, meaning that coalitions may be a mutualistic behaviour in rooks. Mutualism seems to be the main driving force behind cooperation between non-kin in most species studied to date (Clutton-Brock 2009) and appears to be involved when non-kin allies initiate attacks against the same target simultaneously (Chapais 1992). Our results are in line with those findings. This may be due to the fact that individuals share a common goal and are able to share resources (Chapais 1995).

We have shown for the first time that adult rooks form coalitions even when they don't necessarily need them to access food resources and that they are able to share the benefits. We now need to investigate better when and why they form these coalitions. We also showed in a food competition context, that rooks form coalitions almost exclusively with their mate, the individual with whom they share the strongest bond in their group. We could have expected them to attempt coalitions with other group members, but choosing the mate, appears to be an efficient and low risk competitive strategy to win the competition. Finally, coalition formation seems to be driven by mutualism in rooks as both coalition partners shared the food in most of the cases after successful coalitions. These patterns of coalitions are well explained by the pair-bonded nature of rooks. We now need to investigate if rooks, are able to choose to form

coalitions strategically when they need them the most, i.e. in a context in which they cannot assure their success alone, and if it give them a competitive advantage in those situations. Cache protection, pilfering context and nest defence seem to be interesting situations to further investigate this issues in this species.

Acknowledgements

We would like to thank Florence Pontier, Laura Meterreau, Angélique Bultelle, Mathieu Gilleron and Quentin Albanese for their help in the data collection. We are grateful to Quentin Albanese for his helpful comments.

References

- Bercovitch FB (1988) Coalitions, cooperation and reproductive tactics among adult male baboons. *Anim Behav* 36:1198–1209
- Berghänel A, Ostner J, Schülke O (2011) Coalitions destabilize dyadic dominance relationships in male Barbary macaques (*Macaca sylvanus*). *Behaviour* 148:1257–1275. doi: 10.1163/000579511X600628
- Bissonnette A, de Vries H, van Schaik CP (2009) Coalitions in male Barbary macaques, *Macaca sylvanus*: strength, success and rules of thumb. *Anim Behav* 78:329–335. doi: 10.1016/j.anbehav.2009.05.010
- Bissonnette A, Franz M, Schülke O, Ostner J (2014) Socioecology, but not cognition, predicts male coalitions across primates. *Behav Ecol* 25:794–801. doi: 10.1093/beheco/aru054
- Bissonnette A, Perry S, Barrett L, Mitani JC, Flinn M, Gavrilets S, de Waal FBM (2015) Coalitions in theory and reality: a review of pertinent variables and processes. *Behaviour* 152:1–56. doi: 10.1163/1568539X-00003241
- Boucherie PH, Loretto M-C, Massen JJM, Bugnyar T (2019) What constitutes “social complexity” and “social intelligence” in birds? Lessons from ravens. *Behav Ecol Sociobiol* 73:12. doi: 10.1007/s00265-018-2607-2
- Boucherie PH, Mariette MM, Bret C (2016) Bonding beyond the pair in a monogamous bird: impact on social structure in adult rooks (*Corvus frugilegus*). doi: 10.1163/1568539X-00003372
- Boucherie PH, Poulin N, Dufour V (2018) Not much ado about something: behavioural mechanisms of pair bond separation and formation in long-term pairing rooks. *Écoscience* 25:71–83. doi: 10.1080/11956860.2017.1414671
- Chapais B (1992) The role of alliances in social inheritance of rank among female primates. In: Harcourt AH, de Waal FBM (eds) *Coalitions and alliances in humans and other animals*, Oxford Uni. Oxford, pp 29–59
- Chapais B (1995) Alliances as a means of competition in primates: Evolutionary, developmental, and cognitive aspects. *Am J Phys Anthropol* 38:115–136
- Chapais B, Girard M, Primi G (1991) Non-kin alliances, and the stability of matrilineal dominance relations in Japanese macaques. *Anim Behav* 41:481–491
- Clayton NS, Emery NJ (2007) The social life of corvids. *Curr Biol* 17:652–656
- Clutton-Brock T (2009) Cooperation between non-kin in animal societies. *Nature* 462:51–57. doi: 10.1038/nature08366
- Connor RC, Smolker RA, Richards AF (1992) Two levels of alliance formation among male bottlenose dolphins (*Tursiops* sp.). *Proc Natl Acad Sci U S A* 89:987–990
- Coombs CJF (1961) Rookeries and roosts of the rook and jackdaw in South-West Cornwall. Part II. Roosting. *Bird Study* 8:55–70. doi: 10.1080/00063656109475989
- Coombs CJF (1960) Observations on the rook *Corvus frugilegus* in Southwest Cornwall. *Ibis*

102:394–419. doi: 10.1111/j.1474-919X.1960.tb08417.x

- de Waal FBM, Harcourt AH (1992) Coalitions and alliances: a history of ethological research. In: Harcourt AH, de Waal FBM (eds) *Coalitions and alliances in humans and other animals*, Oxford Uni. Oxford, pp 1–19
- Emery NJ, Seed AM, von Bayern AM., Clayton NS (2007) Cognitive adaptations of social bonding in birds. *Philos Trans R Soc B* 362:489–505. doi: 10.1098/rstb.2006.1991
- Frank LG (1986) Social organization of the spotted hyaena *Crocuta crocuta*. II. Dominance and reproduction. *Anim Behav* 34:1510–1527
- Fraser ON, Bugnyar T (2010) The quality of social relationships in ravens. *Anim Behav* 79:927–933. doi: 10.1093/bioinformatics/btm133
- Fraser ON, Bugnyar T (2012) Reciprocity of agonistic support in ravens. *Anim Behav* 83:171–177. doi: 10.1016/j.anbehav.2011.10.023
- Frigerio D, Weiss B, Kotrschal K (2001) Spatial proximity among adult siblings in greylag geese (*Anser anser*): Evidence for female bonding? *Acta Ethol* 3:121–125. doi: 10.1007/s102110000028
- Gilby IC, Brent LNJ, Wroblewski EE, Rudicell RS, Hahn BH, Goodall J, Pusey AE (2013) Fitness benefits of coalitionary aggression in male chimpanzees. *Behav Ecol Sociobiol* 67:373–381. doi: 10.1007/s00265-012-1457-6
- Griffin LR, Thomas CJ (2000) The spatial distribution and size of rook (*Corvus frugilegus*) breeding colonies is affected by both the distribution of foraging habitat and by intercolony competition. *Proc R Soc London B* 267:1463–1467. doi: 10.1098/rspb.2000.1165
- Hall ML, Magrath RD (2007) Temporal coordination signals coalition quality. *Curr Biol* 17:406–407. doi: 10.1016/j.cub.2007.04.022
- Hamilton WD (1964) The genetical evolution of social behaviour. I and II. *J Theor Biol* 7:1–52
- Harcourt AH, de Waal FBM (1992) *Coalitions and alliances in humans and other animals*, Oxford Uni. Oxford
- Hemelrijk CK, Puga-Gonzalez I, Steinhauser J (2015) Cooperation, coalition, alliances. In: Tattersall I, Henke W (eds) *Handbook of Paleoanthropology*, Springer-V. Berlin, Heidelberg, pp 1693–1720
- Hrdy SB (1974) Male-male competition and infanticide among the langurs (*Presbytis entellus*) of Abu, Rajasthan. *Folia Primatol* 22:19–58. doi: 10.1159/000155616
- Johnson K (1988) Sexual selection in pinyon jays I: female choice and male-male competition. *Anim Behav* 36:1038–1047. doi: 10.1016/S0003-3472(88)80063-0
- Kvarnemo C (2018) Why do some animals mate with one partner rather than many? A review of causes and consequences of monogamy. *Biol Rev* 93:1795–1812. doi: 10.1111/brv.12421
- Lefebvre L, and Henderson D (1986) Resource defense and priority of access to food by the mate in pigeons. *Can J Zool* 64:1889–1892

- Lockie JD (1956) Winter fighting in feeding flocks of rooks, jackdaws and carrion crows. *Bird Study* 3:180–190. doi: 10.1080/00063655609475847
- Logan CJ, Emery NJ, Clayton NS (2012) Alternative behavioral measures of postconflict affiliation. *Behav Ecol* 24:98–112. doi: 10.1093/beheco/ars140
- Loretto M-C, Fraser ON, Bugnyar T (2012) Ontogeny of social relations and coalition formation in common ravens (*Corvus corax*). *Int J Comp Psychol* 25:180–194
- MacDonald RA, Whelan J (1986) Seasonal variations in feeding range and flock structure of the rook *Corvus frugilegus* in eastern Ireland. *Ibis* 128:540–557. doi: 10.1111/j.1474-919X.1986.tb02705.x
- Mitani JC (2009) Male chimpanzees form enduring and equitable social bonds. *Anim Behav* 77:633–640. doi: 10.1016/j.anbehav.2008.11.021
- Murray CM, Eberly LE, Pusey AE (2006) Foraging strategies as a function of season and rank among wild female chimpanzees (*Pan troglodytes*). *Behav e* 1020–1028. doi: 10.1093/beheco/arl042
- Noë R (1992) Alliance formation among male baboons: shopping for profitable partners. In: Harcourt AH, de Waal FBM (eds) *Coalitions and alliances in humans and other animals*, Oxford Uni. Oxford, pp 285–321
- Noë R, Sluijter AA (1995) Which adult male savanna baboons form coalitions? *Int J Primatol* 16:77–105
- Nowicki JP, Walker SPW, Coker DJ, Hoey AS, Nicolet KJ, Pratchett MS (2018) Pair bond endurance promotes cooperative food defense and inhibits conflict in coral reef butterflyfish. *Sci Rep* 8:6295. doi: 10.1038/s41598-018-24412-0
- Pereira ME, McGlynn CA (1997) Special relationships instead of female dominance for redfronted lemurs, *Eulemur fulvus rufus*. *Am J Primatol* 43:239–258
- R Development Core Team (2015) *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. Vienna: R Foundation for Statistical Computing. <http://www.r-project.org>
- Röell A, Bossema I (1982) A comparison of nest defence by jackdaws, rooks, magpies and crows. *Behav Ecol Sociobiol* 11:1–6. doi: 10.1007/BF00297658
- Scheiber IBR, Kotrschal K, Weiß BM (2009) Serial agonistic attacks by greylag goose families, *Anser anser*, against the same opponent. *Anim Behav* 77:1211–1216. doi: 10.1016/j.anbehav.2009.01.026
- Scheiber IBR, Weiß BM, Frigerio D, Kotrschal K (2005) Group active and passive social support in families of greylag geese (*Anser anser*). *Behaviour* 142:1535–1557. doi: 10.1163/156853905774831873
- Scheid C, Schmidt J, Noë R (2008) Distinct patterns of food offering and co-feeding in rooks. *Anim Behav* 76:1701–1707. doi: 10.1016/j.anbehav.2008.07.023
- Schülke O, Bhagavatula J, Vigilant L, Ostner J (2010) Social bonds enhance reproductive success in male macaques. *Curr Biol* 20:2207–2210. doi: 10.1016/j.cub.2010.10.058
- Seed AM, Clayton NS, Emery NJ (2007) Postconflict third-party affiliation in rooks, *Corvus*

- frugilegus. *Curr Biol* 17:152–158. doi: 10.1016/j.cub.2006.11.025
- Silk JB, Alberts SC, Altmann J (2004) Patterns of coalition formation by adult female baboons in Amboseli, Kenya. *Anim Behav* 67:573–582. doi: 10.1016/j.anbehav.2003.07.001
- Smith JE, van Horn RC, Powning KS, Cole AR, Graham KE, Memenis SK, Holekamp KE (2010). Evolutionary forces favoring intragroup coalitions among spotted hyenas and other animals. *Behav Ecol* 21: 284-303. <https://doi.org/10.1093/beheco/arp181>
- Surbeck M, Boesch C, Girard-Buttoz C, Crockford C, Hohmann G, Wittig RM (2017) Comparison of male conflict behavior in chimpanzees (*Pan troglodytes*) and bonobos (*Pan paniscus*), with specific regard to coalition and post-conflict behavior. *Am J Primatol* 79:e22641. doi: 10.1002/ajp.22641
- Swingland IR (1977) The social and spatial organization of winter communal roosting in rooks (*Corvus frugilegus*). *J Zool London* 182:509–528. doi: 10.1111/j.1469-7998.1977.tb04167.x
- Tokuyama N, Furuichi T (2016) Do friends help each other? Patterns of female coalition formation in wild bonobos at Wamba. *Anim Behav* 119:27–35. doi: 10.1016/j.anbehav.2016.06.021
- Trivers RL (1971) The evolution of reciprocal altruism. *Q Rev Biol* 46:35–57. doi: 10.1086/406755
- Vogel ER, Munch SB, Janson CH (2007) Understanding escalated aggression over food resources in white-faced capuchin monkeys. *Anim Behav* 74:71–80. doi: 10.1016/j.anbehav.2007.02.003
- Vullioud C, Davidian E, Wachter B, Rousset F, Courtiol A, Höner OP (2019) Social support drives female dominance in the spotted hyaena. *Nat Ecol Evol* 3:71-76 doi: 10.1038/s41559-018-0718-9
- Wiszniewski J, Brown C, Möller LM (2012) Complex patterns of male alliance formation in a dolphin social network. *J Mammal* 93:239–250. doi: 10.1644/10-MAMM-A-366.1
- Young C, Majolo B, Schülke O, Ostner J (2014) Male social bonds and rank predict supporter selection in cooperative aggression in wild Barbary macaques. *Anim Behav* 95:23–32. doi: 10.1016/j.anbehav.2014.06.007
- Zimmerman PH, Bolhuis JE, Willemsen A, Meyer ES, Noldus LP (2009) The Observer XT: A tool for the integration and synchronization of multimodal signals. *Behavior Research Methods* 41:731-735

CHAPITRE 3

Coalition formation over caching and pilfering depends on the competitor rank and the degree of competition in rooks

Aïcha Mohamed Benkada^{1,2} and Valérie Dufour¹

¹UMR Physiologie de la Reproduction et des Comportements, Equipe Ethologie Cognitive et Sociale, INRA – CNRS – Université de Tours – IFCE, Nouzilly, France

²Université de Strasbourg, France

En préparation pour soumission

Synthèse du chapitre 3

La formation de coalitions pour la protection et le pillage des caches dépend du rang du compétiteur et du degré de compétition chez les corbeaux freux

Objectif de l'étude

Chez les espèces sociales, les individus forment parfois des coalitions pour surmonter la compétition contre les autres membres de leur groupe. D'un point de vue individuel, la formation d'une coalition consiste toujours à choisir avec qui et quand former une coalition. Cependant, les coalitions demeurent des événements rares qui ne se retrouvent pas chez certaines espèces et qui ne se produisent que dans des contextes spécifiques, ce qui rend l'étude du pourquoi et du quand les individus choisissent de former des coalitions difficile. Quelle que soit l'espèce considérée, les individus forment principalement des coalitions avec leurs partenaires de valeur, qui peuvent être leurs proches parents, leur(s) partenaire(s) sexuel(s) et/ou leurs amis. Jusqu'à présent, la formation de coalitions a été très peu testée chez les espèces coloniales monogames, qui semblent pourtant faire face à des situations favorables à l'émergence de coalitions. En effet, ces sociétés se caractérisent par un grand nombre d'individus (donc beaucoup de compétiteurs potentiels) et la présence d'au moins un partenaire de coalition potentiel, l'apparié, avec qui le lien est fort et durable. Dans le chapitre précédent, j'ai montré que les corbeaux freux (*Corvus frugilegus*) choisissaient systématiquement leur partenaire sexuel pour former des coalitions lors d'un test de monopolisation de nourriture. Cependant on sait que d'autres relations de type amicales peuvent exister chez cette espèce. Pour mieux comprendre ce qui module la formation de coalitions j'ai donc étudié les patterns de coalitions du corbeau freux, dans un contexte compétitif se produisant naturellement dans la nature : la cache de nourriture. Tous les individus pouvant être à la fois cacheurs et pilleurs chez cette espèce et la nourriture pouvant être dissimulée ou visible, la compétition au sein du groupe dans cette situation peut donner lieu à de nombreuses stratégies et complexifier l'accès à la nourriture. Les objectifs de cette étude étaient triples : vérifier (i) si le choix du partenaire est affecté par le rang de dominance du compétiteur et/ou le degré de compétition, (ii) si les

coalitions sont mises en œuvres à des moments particuliers ou de manière systématique ; et (iii) si les elles procurent des avantages dans ce contexte de cache de nourriture.

Prédictions :

- (i) Les corbeaux freux devraient former des coalitions principalement avec leur apparié mais aussi dans certains cas avec d'autres individus, plus puissants, lorsque le rang du compétiteur est élevé et/ou lorsque le degré de compétition est fort ;
- (ii) Les coalitions devraient être majoritairement formées quand le compétiteur est de rang trop élevé pour que l'individu puisse le battre seul et/ ou quand la nourriture est rare (donc quand la compétition est forte) ;
- (iii) Les coalitions devraient augmenter les chances de victoire dans les conflits et ainsi donner un meilleur accès aux caches de nourriture que quand les individus tentent de protéger ou de piller les caches seuls contre les autres membres du groupe.

Méthodes

L'étude a été effectuée sur 13 corbeaux freux captifs. L'expérimentation a eu lieu dans leur volière habituelle pour éviter de perturber leurs comportements spontanés de cache et de pillage de nourriture. Le comportement des oiseaux a été testé dans deux conditions : une où les ressources (glands : nourriture disponible pour mettre en place des caches) étaient éparpillées (compétition faible) et une où les ressources étaient monopolisables (compétition forte). Pour la première condition, 20 glands ont été divisés dans 4 pots, dispersés aux quatre coins de la volière pour permettre leur accès à tous les individus. Pour la seconde, 6 glands ont été placés dans un seul pot, placé au centre de la volière. Nous avons effectué 39 sessions (28 en compétition faible, 11 en compétition forte) de 50 min au cours desquelles nous avons relevé tous les comportements de cache (389 événements) et de pillage (223 événements) de tous les individus. Parmi ces événements, nous avons relevé tous les conflits dyadiques (104) et les coalitions (38).

Résultats principaux

Les corbeaux freux ont fréquemment formé des coalitions pour protéger leurs caches et piller celles des autres. Ils n'ont formé des coalitions qu'avec leur apparié (quelle que soit le niveau de compétition), qu'ils ont laissé piller leurs caches sans les agresser. Les corbeaux freux ont formé des coalitions principalement contre des individus de rang supérieur ou similaire au leur. Le degré de compétition a augmenté la probabilité de former des coalitions. Quasiment toutes les coalitions ont été efficaces pour battre le compétiteur. De manière globale, les chances de victoire n'ont été que légèrement accrues par la formation d'une coalition car les corbeaux arrivaient souvent à défendre leurs caches seuls (contre des pilleurs subordonnés) et, pour ce qui est du pillage, le fait de gagner le conflit ne garantissait pas à l'accès à la nourriture. Bien que les pilleurs gagnaient le conflit lorsqu'ils formaient une coalition, cela ne leur donnait pas souvent accès le cacheur fuyait avec dans de nombreux cas.

Conclusion

Nous avons montré pour la première fois que les corbeaux freux forment des coalitions dans un contexte de cache de nourriture. Dans l'ensemble, nos résultats suggèrent que le comportement de coalitions de ces oiseaux est façonné par leur système social colonial monogame: le mécanisme de choix du partenaire semble simple, (i) ils choisissent toujours leur apparié ; mais comme ils vivent en permanence en grands groupes, ils doivent identifier l'opportunité appropriée pour utiliser les différentes stratégies à leur disposition. J'ai démontré qu'ils ont su le faire : (ii) mes résultats ont montré que les corbeaux freux formaient des coalitions principalement quand ils étaient confrontés à des compétiteurs contre lesquels ils pouvaient perdre et quand la compétition était forte. (iii) Les avantages apportés par la formation de coalitions demeurent cependant incertains, car les corbeaux freux n'ont gagné qu'un léger avantage compétitif en combattant à deux plutôt que seuls dans ce contexte et cela ne leur pas toujours permis d'accéder à la nourriture. D'autres études sur les coalitions chez les oiseaux coloniaux monogames permettraient de mieux connaître les fonctions et les avantages à long-terme de ce comportement dans ces sociétés.

Abstract

In social species, group members often become competitors. In these species, individuals sometimes form coalitions to overcome this competition. The propensity to form coalitions is expected to increase with the degree of competition. However, this has rarely been tested directly, especially in monogamous species. In addition, most monogamous species are expected to form coalitions with their mate with whom they share a strong bond, but we could expect other (more adequate) coalition partners to be recruited when the competition becomes fierce. We tested these hypotheses in adult rooks (*Corvus frugilegus*), a colonial monogamous corvids that live in large groups and form a strong, long-term bond with their mate. Rooks have shown cognitively advanced skills and may show some strategic choices by recruiting partners that would be more adequate (i.e. more powerful) than their mates to ensure access to a resource. To evaluate this, we studied coalition patterns in a food-caching context, under two conditions: with dispersed food (low-competition) and with clumped food (high-competition). Our results show that rooks commonly use coalitions to protect and pilfer caches, but exclusively with their mate. We found that rooks form more coalitions when the competitor is of similar rank or dominant to them and when the degree of competition is high. The benefits of forming coalitions in this context remain unclear as rooks did not significantly increase their success rate compared to when they fought alone. Overall, our results show that the coalition patterns of rooks are well explained by the features of their social organization and suggest that studies on colonial monogamous birds could give new insights on the factors involved in coalition formation and their functions.

Keywords: coalitions; competition; cache protection; pilfering; pair bond

Introduction

Individuals often need to compete against each other for food, mates or territories (Janson 1985; Frank 1986; Krause and Ruxton 2002; Kokko et al. 2004; Clutton-Brock 2016). In some social species, individuals can form coalitions to win this competition (Harcourt and de Waal 1992). A coalition is the fact that two or more individuals act together against another or several individuals in an aggressive or competitive context (de Waal and Harcourt 1992). Coalitions generally have positive consequences for individuals involved in it (Scott 1980; Chapais et al. 1991; Young et al. 2014; Tokuyama and Furuichi 2016) but it is not always successful and it entails risks such as injuries, time and energy loss (reviewed by Bissonnette et al. 2015). Moreover, the benefits of acting with others compared to acting alone is not always clear (Smith et al. 2010).

Researchers have developed theories to explain how natural selection may have favoured coalitions (reviewed by Bissonnette et al. 2015). The kin selection theory posits that individuals should help their close relatives in competitive contexts because they would gain inclusive fitness benefits by doing so (Hamilton 1964). This theory explains well the vast majority of coalitions in different taxa, in which individuals mainly form strong bonds with close relatives (in hyenas: Smith et al. 2010; in primates: Silk et al. 2004; in geese: Scheiber et al. 2009; in ravens: Loretto et al. 2012). Coalitions also occur between unrelated individuals (reviewed by Clutton-Brock 2009). In those cases, they are mainly explained by mutualism (every cooperative partner gains direct benefits through cooperation: Bercovitch 1988) and in rare cases by reciprocal altruism (one or several individuals help another to gain benefits but do not benefit from the cooperation themselves and endure a cost: Trivers 1971). Indeed, in the majority of species studied to date, all cooperative partners gain individual benefits by forming coalitions (Clutton-Brock 2009), especially if they share a strong bond (Schülke et al. 2010; Young et al. 2014).

Whatever the species, individuals mainly form coalitions with their long-term partners, which could be their close relatives, their mate(s) and/or their friends (Connor et al. 1992; Huber and Martys 1993; Chapais 1995; Silk et al. 2004; Scheiber et al. 2005; Schülke et al. 2010; Loretto et al. 2012; Young et al. 2014). Thus, the formation of coalitions depends strongly on the presence and the availability of long-term partners, and therefore on the social organization of a given species (Bissonnette et al. 2014). So far, the main corpus of coalition studies has

focused on species forming very stable and cohesive groups (e. g. monkeys, *Macaca sylvanus*: Widdig et al. 2000; baboons, *Papio cyanocephalus*, *Papio anubis*: Noë and Sluijter 1995; gorillas: *Gorilla gorilla*, Harcourt and Stewart 1989; squirrel monkeys, *Saimiri sciureus*: Mitchell 1994) and species with fission-fusion dynamics (chimpanzees, *Pan troglodytes*: Gilby et al. 2013; bonobos, *Pan paniscus*: Tokuyama and Furuichi 2016; dolphins, *Tursiops truncatus*: Connor et al. 1992, spotted hyenas, *Corcuta crocuta*: Smith et al. 2010). In stable groups, individuals stay for several years in a group which composition changes relatively little over time. This makes the occurrence of long-term relationships more likely. In fission-fusion societies, most individuals know each other but group fission affects the availability of potential partners and can also offer new coalition opportunities (Connor and Whitehead 2005; Wiszniewski et al. 2012).

From an individual point of view, forming a coalition is still about choosing when and whom to make a coalition with (Bissonnette et al. 2015). This type of decision-making holds a cognitive component (Tomasello and Call 1997; Harcourt and de Waal 1992; Schmelz and Call 2016). In societies where long-term relationships exist, individuals know each other social status (kinship, allies, rank: Shettleworth 2010; Tomasello and Call 1997) and this information can be used strategically to select the best opportunity and/or the best coalition partner according to the strength of the various parties involved (Noë 1992; Tomasello and Call 1997; Harcourt and de Waal 1992). For example, baboons select amongst two potential partners the one demonstrating the highest rank to overcome a high ranking individual (Noë 1992).

Regardless of the species, coalitions remain rare events which are not found in some species and that happen only in specific contexts (reviewed by Bissonnette et al. 2015), making it difficult to know why and when individuals choose to form coalitions. Understanding the factors leading to coalition formation is critical to determine the mechanisms underlying decision-making and social behaviour. Coalitions are expected to happen when access to resources is limited and when forming coalitions improve individuals' access to this resource (Harcourt and de Waal 1992). The degree of competition is thus expected to increase the propensity to form coalitions (Hemelrijk et al. 2015). But this have rarely been tested directly and was investigated only in species living in stable and cohesive groups (Berghänel et al. 2010).

To date, the effect of competition on coalition formation has never been tested in colonial monogamous species. This is surprising because these species live in societies where the conditions for frequent occurrence of coalitions are met. They live at the edge between very stable and cohesive pairs and open groups in a highly unpredictable social environment. This social system presents two important features: individuals share a very strong bond with one particular individual and face numerous competitors (Clayton and Emery 2007; Emery et al. 2007). Among these species, rooks (*Corvus frugilegus*) are of particular interest to study coalitions. They form a long-term (often lifelong) bond with one individual (the mate) very early in life (Emery et al. 2007) and live in large groups year round (Coombs 1960, 1961a; Patterson et al. 1971). Mates raise offspring together, share food and exchange frequent affiliative behaviours like allopreening for example (Coombs 1960; Clayton and Emery 2007). Conflicts are frequent but rarely happen inside the pair bond (Emery et al. 2007; Logan et al. 2012). Cognitively speaking, rooks are often compared to primates with whom they share advanced skills in social and physical cognition (Emery 2004; Seed et al. 2006; Emery et al. 2007; Tebbich et al. 2007; Bird and Emery 2009b). Thus, we would expect them to form coalitions to compete, as do many primates and other mammals. In addition, they may show some strategic choice about with whom and when to form a coalition. For example, they should form coalition mostly when facing a high ranking competitor and may choose to form a coalition by recruiting a non-mate, if the competition becomes fierce and if the need of powerful allies arises. Given that rooks can form social relationships outside the pair bond, they are an interesting model to test the effect of the degree of competition on coalition formation. For this purpose, we investigated patterns of coalitions in rooks in a food caching context, which is a competitive context naturally occurring in the wild. Rooks cache food to consume it later (Goodwin 1976; de Kort and Clayton 2006) and caches are susceptible to be pilfered by other individuals (Källander 2007). Caching and pilfering behaviours have been extensively studied in corvids (reviewed by Grodzinski and Clayton 2010). Corvids adapt their caching and pilfering behaviour to the amount of information the other individuals have (Dally et al. 2006; de Kort et al. 2006), to their relative dominance (Eurasian jays, *Garrulus glandarius*: Shaw and Clayton 2012; ravens, *Corvus corax*: Bugnyar and Heinrich 2006) and to the bond they share with them (California scrub-jays, *Aphelocoma californica*: Dally et al. 2005; Stellers' jays, *Cyanocitta stelleri*: Kalinowski et al. 2015). We also know that in California scrub-jays, which are also long-term monogamous corvids, the mate can be indirectly involved in cache

protection. Indeed, Dally et al. (2005) showed that the more competitors try to pilfer one individual's cache, the more likely its mate will displace it in new locations. Thus this context seems favourable to the emergence of coalition in corvids. But to date, coalition formation has never been tested in a caching context in corvids. This could give a significant advantage to the individual as it could cooperate to protect and pilfer caches against individuals it could not displace by itself. Indeed, in corvids, individuals are not able to protect their caches nor to pilfer aggressively others caches against dominant competitors (de Kort et al. 2006; Shaw and Clayton 2012).

The aims of this study were threefold: (1) verify the with 'whom': is the coalition partner always the mate or can it be a more powerful individual; (2) verify the 'when': will rooks make coalitions in a systematic way (always) or only when needed (i.e. when facing a dominant competitor or when the degree of competition arises); and (3) verify if coalitions give advantages in this context of caching. To do this, we observed the cache protection and pilfering behaviours of adult rooks living in a captive group under two conditions: with dispersed (that could not be monopolised; 'low-competition' condition) and clumped food (that could be monopolised; 'high-competition' condition). All birds were free to compete over food and over caches. (1) We expected rooks to mainly form coalition with their mates but with some occurrences of coalition with more powerful allies whenever the rank of the competitor was higher than its own and whenever the degree of competition was high. (2) We predicted that rooks would mostly form coalitions when needed (i.e. when the competitor was dominant and/or when the competition was high. (3) Finally, we predicted that rooks would increase their success rate in conflicts over caches when forming coalitions compared to when they fight alone.

Methods

Subjects

Thirteen rooks (eight males, five females) from a group of 14 participated in the study. One additional individual sustained an injury before the start of the study (she almost stopped spending time on the ground) and was therefore unable to participate in this study. Two females were sub-adults at the time of the experiment. They were caught just after fledging in a local

colony, in Strasbourg, France, in May 2016. The other 12 individuals were adults. Four of them (1 male, 3 females) have been rescued from hunting traps in Southern Alsace in October 2013 (the male was a juvenile and the females were already adults at the time of the trapping). The eight other individuals (7 males, 1 female) have been collected from the nest at two weeks of age in a local colony in Strasbourg (France) in 2006 and have been hand-reared. At the time of the study, the group consisted in 10 mated individuals (four male-female and one male-male pairs) and 4 single individuals. All birds had unique leg ring combination for individual recognition. The birds had *ad libitum* access to water and were fed on a maintenance diet consisting in pellets, milk products, eggs and fruits. The birds were housed together in a large outdoor aviary (18 m x 6 m x 3.5 m) enriched with perches, trees, ropes, twigs, pools, sand, grass. The soil of the aviary consisted in soil covered by stones.

Procedure

Data were collected from December 2017 to February 2018 between 9 and 12am. for the low-competition condition and from January to February 2019 for the high-competition condition by AMB. The birds were highly habituated to her before the onset of the observations and were used to cache in her presence. Observations were made from an observational hut close to the aviary from which all birds were visible. Data were collected using a digital voice recorder Olympus VN-8500PC. Observations were made in the home aviary to prevent any disruption of the birds' behaviour. All individuals were present and could move freely in the aviary. Before each trial, the maintenance diet was removed in the evening of the day before. It was returned after the end of each trial.

For each trial, we provided acorns (a valuable food item for rooks) in small seedling pots (7.5cm in diameter) placed in each corner of the observation compartment. The birds were exposed for several days to these pots (empty) to avoid neophobic responses to the pots before the start of the observations. Apart from that, the experiment did not require any training as the rooks cache spontaneously in their aviary. Each trial consisted in 50 min of continuous observation starting just after the moment the experimenter had finished placing the acorns in the aviary and gone back to the observation hut. We recorded all caching and pilfering behaviours (Table 1) displayed by all individuals using all occurrence sampling method (Altmann 1974). Observations were conducted almost every day. If an external factor disturbed

the birds (e.g. a dog, a raptor) during the trial, it was cancelled and renewed on the following day (it happened 11 times).

For the low-competition condition, we provided 20 acorns, scattered in 4 pots, each containing 5 acorns. Each pot was placed in a corner of the observation compartment to avoid food monopolization by higher ranking individuals and to favour access even for subordinate birds. For the high-competition condition, we provided 6 acorns, all put in a single pot placed in the middle of the observation compartment in order to increase competition among birds.

Caching behaviour

For each caching instance, we recorded the identity of the cacher, the number of items cached and the cache location relative to landmarks in the aviary using predrawn sketches of the aviary. We recorded if the item cached was moved from one cache site to another and the location of the new cache site. We recorded the responses of the cacher when other individuals approached his/her cache (see Table 1). If aggressive cache protection ('aggressive cache defence'; Table 1) occurred, we recorded if the cacher was alone or it was helped by another individual and the outcome of the conflict.

Pilfering behaviour

For each approach towards a cache, we recorded the identity of the approaching individual(s). We recorded if the cacher was present at the cache site or away (more than 2 m from the cache) at the start of the approach. This was done to assess if the approaching individual delayed pilfering and waited until the cacher had left the cache site to try to pilfer it ('delayed pilfering', Table 1). We recorded if the approaching individual attacked the cacher ('aggressive pilfering'; Table 1) or not ('approach without aggression', Table 1). We also recorded the outcome of the approach, namely if the pilfering attempt was successful or failed. In cases of aggressive pilfering, we also recorded the outcome of the conflict.

Data analysis

The dominance hierarchy was determined using agnostic interactions (involving threats, peaking, charges, seizing, flying attacks and pursuits) recorded in a food monopolization experiment (Mohamed Benkada et al., *In prep*). We considered only dyadic conflicts with a decided outcome (the receiver fled in response to the aggression; $N = 586$ conflicts). The data used included conflicts from June 2018 to March 2019. We organized all agnostic interactions in a winner-loser matrix. We tested the linearity using the Landau's index h and the index of linearity h' (which takes into account unknown relationships; de Vries 1995) which vary from 0 (no linearity) to 1 (complete linearity). We also tested the steepness (a measure of power asymmetry between individuals; de Vries et al. 2006), which varies from -1 (steep hierarchy) to 0 (non-steep hierarchy). These analyses were made using SOCPROG 2.7 (Witthead 2016) using 10000 randomizations. We found a weakly linear ($h = 0.48$; $h' = 0.53$; $p = 0.001$), not steep (steepness = -0.475; $p = 1.0$) hierarchy. Thus, we could not classify all individuals with an absolute rank as it is made when the hierarchy is strongly linear and steep. Rather, we classified individuals in three categories depending on the proportion of conflicts they won: dominant (above 0.60), subordinate (below 0.10) and intermediate (between 0.10 and 0.60). Dominant individuals always ranked at the top of the hierarchy whatever the dominance index used (David's score, David 1987; I&SI, de Vries 1998; Brown 1975; Crow 1990); as well as subordinates were always at the bottom. This classification permits to avoid false rank attributions between 'intermediate individuals' as classifications between them were highly inconsistent between dominance indexes. To test the effect of dominance, we considered the relative dominance between individuals. The label 'similar' was used when the individual faced a competitor of the same dominance category than its own. When considering coalitions, we considered the dominance category of the most dominant individual involved in the coalition.

We used binomial tests to assess if dominance had an effect on the pilfering strategy. We compared the proportion of coalitions formed against dominant opponents, subordinate opponents and opponents of similar ranks using Pearson's chi-squared tests. We also used chi-squared tests to compare the proportions of coalitions formed in the two conditions. We tested the effect of the relative dominance and the effect of the degree of competition on coalition formation by running a generalized mixed model (GLMM) with a Binomial error distribution with a logit link. To do so, we considered only aggressive cache protection and aggressive cache pilfering. We used cache protection and pilfering in the same model. We entered coalition

occurrence as a binomial data ('yes' or 'no'). We entered relative dominance ('dominant', 'similar' or 'subordinate') and the degree of competition ('low' or 'high') as fixed factors and the identity of the cacher as a random factor. We selected the best model based on the likelihood ratio test.

To investigate the success rate of coalitions in aggressive defenses and pilfering attempts, we differentiated the outcome of the conflict and access to food as cachers could retrieve the acorn they cached and flee with it when attacked.

All birds except Pom (who only rarely stayed on the floor) were included in the analyses. Therefore, N=13. All analyses were performed using R 3.3.2 (R Core Development Team, 2015) and alpha was set at 0.05.

Table 1. Ethogram used for caching and pilfering observations

Role	Behaviour	Description
Cacher	Caching	Drops food, digs tiny gaps and put food in. Covers food with various materials (e.g. grass, branches, soil) and leave the caching site
	Recovering cache	Returns to its cache, retrieve the food from the cache and leaves with the food
	Aggressive cache defence	Stays near or returns to its cache and threaten and/or aggressively attack conspecifics approaching the cache
Pilferer		
	Pilfering	Approaches a cache made by another individual, retrieves food from the cache and leaves with the food and/or eats it
	Aggressive pilfering	Approaches a cache made by another individual while the cacher is still present, still in the process of caching, or in less than 1 meter from the cache, and attacks it then steal the food in the cache and leaves with it or eats it.
	Approach without aggression	Approaches a cache made by another individual while the cacher is still present, still in the process of caching, or in less than 1 meter from the cache, and tries to steal the food in the cache, without any agonistic behaviour, and leaves with it or eats it.
	Delayed pilfering	Waits until the cacher leaves the cache site (more than 2m from the cache site) and then approaches the cache and retrieve the food and leaves with it or eats it

Ethical statement

The study was in accordance with the French laws regarding animal studies for scientific purposes and was approved by the regional ethical committee on animal experimentation under the license n°A67-382.

Results

Patterns of caching and pilfering

We recorded a total of 389 caches (N=13, mean \pm S. E.: 29.9 ± 6.4), 276 in the low-competition condition and 113 in the high-competition condition. Among these caches, 138 (35%) were subjected to pilfering attempts: 77 (28%) in the low-competition condition and 61 (54%) in the high-competition condition. In total, 85 caches (22%) were successfully pilfered. We recorded 223 pilfering attempts: 97 in the low-competition condition and 126 in the high-competition condition (note that several pilfering attempts had been made for the same caches). Each bird of the group played both roles - cacher and pilferer - towards other group members. As cachers, the rooks never defended their caches against their mate, whatever the level of competition, nor did they attack their mate to pilfer its caches. All pilfering attempts between mates (N = 18, 8 in the low-competition condition and 10 in the high-competition condition) were successful. Injuries never happened during the whole course of the study, neither between mates nor between non-mates.

The coalition partner choice

We recorded 38 coalitions in total. In all instances, the coalition partner was the mate, either to protect caches or to pilfer, in both conditions. Single individuals did not perform any coalition. Coalitions consisted in only two individuals. The coalition partner remained the same during the whole course of the study.

Influence of dominance and degree of competition

When acting alone, rooks almost never aggressively defended their caches against the pilferers who dominated them (only one exception observed). Instead, they recovered the acorn they had cached and with which they fled. On the contrary, when they formed a coalition, the birds defended their caches against the pilferers who dominated them in all the cases observed. Among all the aggressive cache defences recorded, when alone, 5% were against dominant pilferers, 50% against pilferers of similar rank and 45% against subordinate pilferers; when forming a coalition, 50% were against dominant pilferers, 45% against pilferers of similar rank and 5% against subordinate pilferers.

When acting alone, pilferers used significantly more aggressive pilfering against cachers subordinate to them (Binomial test: $p < 0.0001$) whereas they predominantly used delayed pilfering against cachers dominant to them (Binomial test: $p < 0.0001$). They used both aggressive and delayed pilfering against cachers of similar status to their own (Binomial test: $P = 0.76$). Still when acting alone, individuals tried more approaches while the cacher was still present in high-competition than in low-competition condition (Chi-squared test: $\chi^2 = 11.7$; $df = 2$; $p = 0.003$; Figure A1). Cachers alone aggressively defended their caches twice more frequently in high than in low-competition condition.

Concerning coalitions, the rank of the competitor had a significant effect on the probability to form coalitions both for aggressive cache defence (aggression directed towards the approaching pilferer; Chi-squared test: $\chi^2 = 11.19$; $df = 2$; $p = 0.004$) and aggressive pilfering (Chi-squared test: $\chi^2 = 8.78$; $df = 2$; $p = 0.01$). Considering both cache protection and pilfering together, the rooks made significantly more coalitions against more dominant birds than against subordinates (GLMM: dominant vs. subordinate, $\beta = -2.21$, standard error = 0.65, z-value = -3.39, $p = 0.0007$; Figure 1; Table A1). They tended to form more coalitions against more dominant birds than against individuals of similar rank to their own but this trend was not significant (GLMM: dominant vs. similar, $\beta = -1.22$, standard error = 0.66, z-value = -1.86, $p = 0.06$; Figure 1; Table A1).

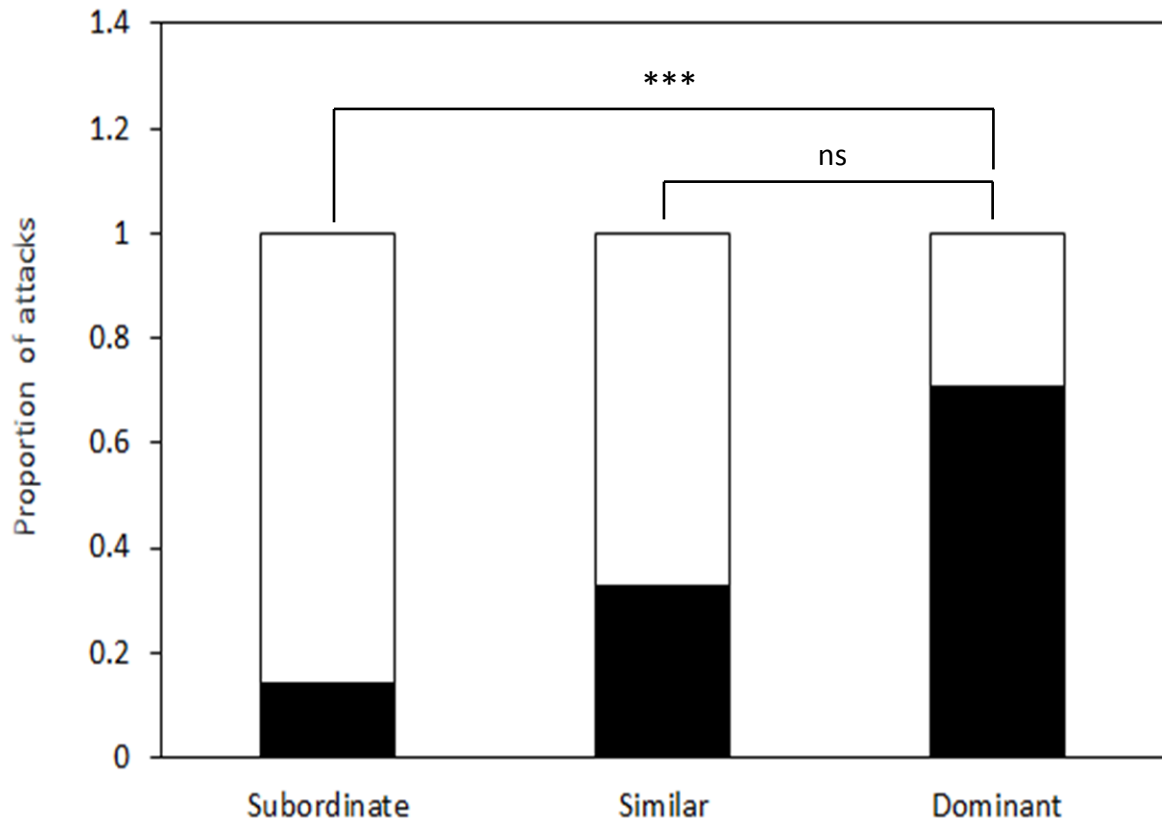


Figure 1. Aggressive cache defence and aggressive pilfering according to the relative dominance status of the competitor. White bars represent the proportion of attacks (aggressive cache defences and aggressive pilfering attempts) performed alone and black bars represent the proportion of attacks performed as a coalition. (GLMM, *** $p < 0.001$, ns $p > 0.05$).

The effect of the degree of competition was also significant. The rooks formed more coalitions in the high-competition than in the low-competition condition (GLMM: high competition vs. low competition, $\beta = -1.29$, standard error = 0.49, z-value = -2.60, $p = 0.009$; Figure 2; Table A1). This pattern was observed both for cache protection (Chi-squared test: $\chi^2 = 4.59$; $df = 1$; $p = 0.03$) and pilfering behaviours (Chi-squared test: $\chi^2 = 7.32$; $df = 1$; $p = 0.007$).

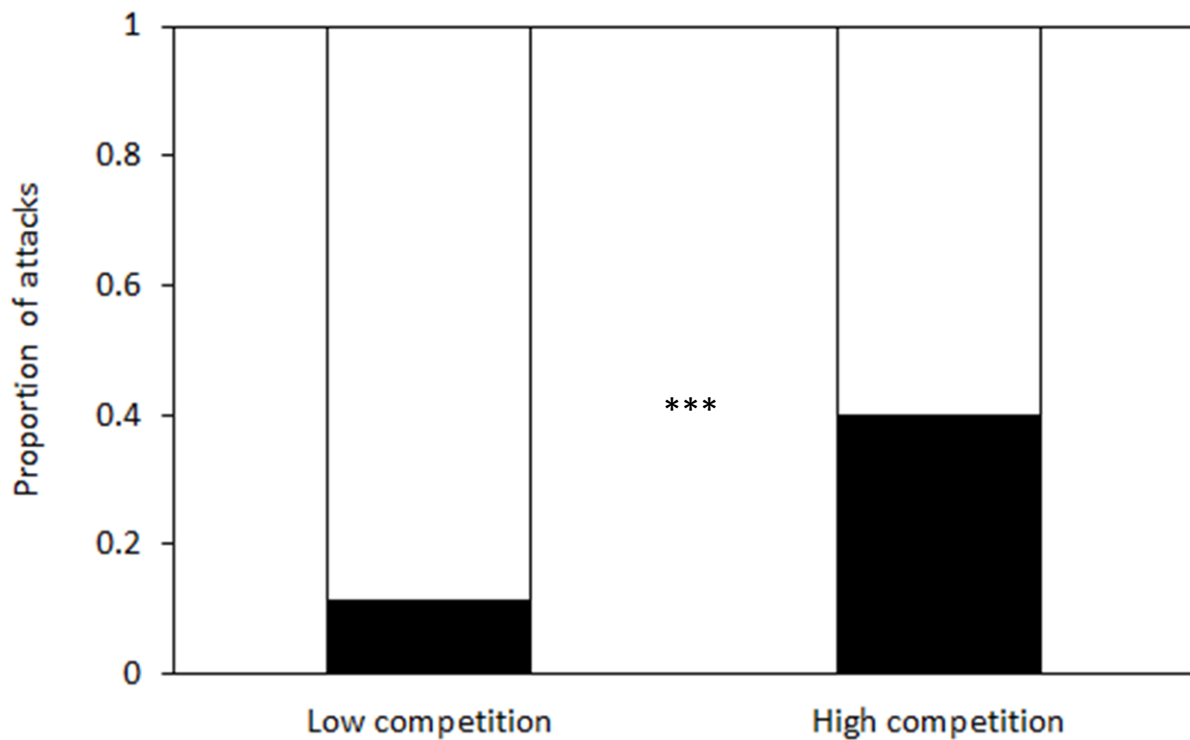


Figure 2. Aggressive cache defence and aggressive pilfering according to the degree of competition. White bars represent the proportion of attacks (aggressive cache defences and aggressive pilfering attempts) performed alone and black bars represent the proportion of attacks performed as a coalition. All data were pooled (GLMM, $**p < 0.01$).

Success rate

Cachers successfully defended their caches in 95% of the cases when they were alone and in 100% of the cases when they formed a coalition with their mate. Using aggressive pilfering, rooks defeated cachers in 88% of the cases when they attacked alone and in 92% of the cases when they formed a coalition. The outcome of the conflict was not in line with the outcome of the pilfering of the food as in 53% of the cases when the pilferer attacked alone and in 62% of the cases when it formed a coalition, the cacher recovered the acorn when attacked and fled with it.

Discussion

We found that rooks formed coalitions to protect their caches and to pilfer others' caches. They only formed coalitions with their mate, whom they let pilfer their caches. Rooks formed coalitions mainly against individuals of higher or similar rank to their own. The degree of competition increased the likelihood of forming coalitions. The chances of victory were slightly increased by coalition formation, but this did not significantly increase the success of cache protection or pilfering.

The rooks formed coalitions exclusively with their mate. At first sight, this pattern strongly differs from what is seen in multimale-multifemale societies in which the vast majority of studies reported that coalitions are mainly directed in favour of close relatives (reviewed by Chapais et al. 1991; Smith et al. 2010). Studies on species in which close relatives are rare or absent have shown that unrelated individuals also choose their coalition partner from among group members based primarily on the quality of their relationship (Connor et al. 1992; Schülke et al. 2010). Thus, the fact that rooks form coalitions only with their mate does not seem surprising because it is their most valuable partner (Emery et al. 2007; Logan et al. 2012). However, exclusivity in the choice of coalition partner was not expected, as rooks (even adult rooks) also form relationships with other group members (Boucherie et al. 2016). Nevertheless, even at an early age, when they still exchange a large number of affiliative interactions with other members of the group (Emery et al. 2007; Scheid et al. 2008) and cooperate with them to access otherwise inaccessible food (Scheid and Noë 2010), rooks already show a strong preference for their future mate as a coalition partner (Emery et al. 2007; Scheid, unpublished data). One could assume that the fact that rooks form coalitions only with their mate is due to the mating system of the rooks. As monogamous birds, the reproductive success of rooks depends on the survival and physical condition of the mate. Another explanation, which does not exclude the first, is that the rooks can share their caches. This was suggested by Dally and colleagues (2005) among California scrub-jays, where individuals pilfered their mate's caches and moved them to protect them from other group members. The authors suggested that, in this species (also long-term monogamous), the mate is not perceived as a competitor but rather as an ally (Dally et al. 2005). This has also been suggested in several other corvid species (in ravens: Heinrich and Pepper 1998; in Steller's jays: Kalinowski et al. 2015). The same appears to be true in adult rooks. This hypothesis is reinforced by the fact that here, the rooks never defended (either by aggression or by recovering) their caches against their mate when the latter

approached to pilfer them, even when the degree of competition was high, while they protected their caches against other group members.

One might have thought that because of their very frequent affiliations, rooks would systematically form coalitions, even in low-competitive situations. But this was not the case. Here, rooks did not form coalitions systematically, but rather against competitors of a higher rank or similar to their own. This suggests that rooks are able to choose when to form coalitions according to the relative dominance of the competitor. Some corvids, when tested alone against one competitor, appear to be able to fine-tune their cache protection and pilfering behaviour according to the relative dominance of their competitor (Bugnyar and Heinrich 2006; Shaw and Clayton 2012). In a study in which birds were tested in dominant-subordinate dyads, it was shown that Eurasian jays (*Garrulus glandarius*) attack the cacher and make multiple caching attempts when they are dominant, while they delay pilfering and cache behind visual barriers when they are subordinate (Shaw and Clayton 2012). Note that the use of coalitions was not investigated in Eurasian jays nor in any other corvid species in a caching context, these studies focused mainly on individual strategies. Similarly, our results show that pilfering rooks switched from aggressive to delayed pilfering depending on the rank of their competitor when alone and caching rooks almost never defended a cache aggressively against dominant pilferers unless they formed a coalition to defend it. Thus, we show for the first time that rooks can adapt their cache protection and pilfering behaviour to the relative dominance of their competitors. The presence of the mate is indeed a way strategy that can be deployed to overcome competition.

Coalitions are expected to occur when access to resources is limited (Harcourt and de Waal 1992). Here, we found that the degree of competition increased the formation of coalitions in rooks. This appears to be consistent with the results observed in mammals. In African wild dogs (*Lycaon pictus*), for example, individuals cooperate to catch prey they cannot kill alone (Hubel et al. 2016) and South American squirrel monkeys team up between males to approach females, especially during the breeding season with the highest degree of competition (Mitchell 1994). Here, rooks formed few coalitions in the low-competition condition, whereas they often used this strategy in the high-competition one. In the low-competition condition, food was scattered and abundant. Thus, all individuals had access to food (as shown by the fact that all individuals cached in this condition). This is not the case in the high-competition condition, in which only six acorns were available for 13 birds. In this latter case, food was more difficult to obtain, as

shown by the increase in the aggressive defence of caches (doubled between the two conditions). And the birds were more motivated to pilfer, as shown by the fact that they approached the caches with the cacher still present (rather than delaying the pilfering) in the high-competition condition. Thus, coalitions really seem to be used as a strategy in response to increased competition, at least in rooks.

The benefits that rooks derive from coalitions are not yet clear. Here, we found that the success rate in conflicts was slightly increased by the formation of coalitions compared to individual conflicts. Indeed, the chances of victory were already very high when the rooks defended (95%) or pilfered alone (88%). In cache defence cases, coalitions were always successful, but in cache pilfering cases, defeating the competitor did not necessarily provide access to food. Indeed, although coalitions to pilfer led to victory in 92% of cases, pilferers only managed to steal food in 38% of cases. This is because, when it was attacked, the cacher often fled away with the acorn it had cached, preventing pilferers from taking it. This possibility to act prior to the attack for the cacher complicates the conclusion on the benefit of coalitions for cache pilfering in rooks. Overall, coalitions seem to offer only limited benefits, at least in the short term, as they did not significantly increase the chances of victory and did not guarantee access to food. Rather than a necessary mean of competition over caches, coalitions may be an additional strategy in this context. We have not examined the potential long-term and indirect benefits of coalitions here. One would expect that coalitions observed in a caching context would serve as a repetition between mates to synchronize their behaviour with the goal of being well coordinated in a nest competition, which is fierce and requires a high degree of coordination between mates in rooks. In addition to this potential function, coalitions could also be used to signal to other group members the strength and competitiveness of the pair. Further studies, both long-term and in a reproductive context, are now needed to determine the functions of coalitions in rooks.

In conclusion, we show for the first time that adult rooks commonly form coalitions in a food caching context. Overall, our results suggest that the coalitionary behaviour of the rooks is shaped by their colonial monogamous society: the mechanism of partner choice seems simple, they always chose their mate; but as they live permanently in large groups, they must identify the appropriate opportunity to use the different strategies at their disposal: we demonstrated that they were able to do so because our results showed that they formed coalitions mainly when they faced competitors against whom they could lose and formed more

coalitions when the degree of competition was high. The benefits obtained from coalition formation remain unclear, as they gained only a slight competitive advantage over when they fought alone in this context. Further studies on coalitions in colonial monogamous birds represent a promising avenue to uncover the long-term functions and benefits of this behaviour in such societies.

Acknowledgments

We thank Lucas Vogel and Annaëlle Walter for their help with preliminary experiments and their helpful comments.

References

- Altmann J (1974) Observational study of behavior: Sampling methods. *Behaviour* 49:227–266. doi: 10.1163/156853974X00534
- Bercovitch FB (1988) Coalitions, cooperation and reproductive tactics among adult male baboons. *Anim Behav* 36:1198–1209
- Berghänel A, Schülke O, Ostner J (2010) Coalition formation among Barbary macaque males: the influence of scramble competition. *Anim Behav* 80:675–682. doi: 10.1016/j.anbehav.2010.07.002
- Bird CD, Emery NJ (2009) Rooks use stones to raise the water level to reach a floating worm. *Curr Biol* 19:1410–1414. doi: 10.1016/j.cub.2009.07.033
- Bissonnette A, Franz M, Schülke O, Ostner J (2014) Socioecology, but not cognition, predicts male coalitions across primates. *Behav Ecol* 25:794–801. doi: 10.1093/beheco/aru054
- Bissonnette A, Perry S, Barrett L, Mitani JC, Flinn M, Gavrilets S, de Waal FBM (2015) Coalitions in theory and reality: a review of pertinent variables and processes. *Behaviour* 152:1–56. doi: 10.1163/1568539X-00003241
- Boucherie PH, Mariette MM, Bret C, Dufour V (2016) Bonding beyond the pair in a monogamous bird: impact on social structure in adult rooks (*Corvus frugilegus*). *Behaviour* 153:897–925. doi: 10.1163/1568539X-00003372
- Brown JL (1975) *The evolution of behaviour*, Norton. New York
- Bugnyar T, Heinrich B (2006) Pilfering ravens, *Corvus corax*, adjust their behaviour to social context and identity of competitors. *Anim Cogn* 9:369–376. doi: 10.1007/s10071-006-0035-6
- Chapais B (1995) Alliances as a means of competition in primates: Evolutionary, developmental, and cognitive aspects. *Am J Phys Anthropol* 38:115–136
- Chapais B, Girard M, Primi G (1991) Non-kin alliances, and the stability of matrilineal dominance relations in Japanese macaques. *Anim Behav* 41:481–491
- Clayton NS, Emery NJ (2007) The social life of corvids. *Curr Biol* 17:652–656
- Clutton-Brock T (2009) Cooperation between non-kin in animal societies. *Nature* 462:51–57. doi: 10.1038/nature08366
- Clutton-Brock T (2016) *Mammal societies*, Wiley-Blackwell. Oxford
- Connor RC, Smolker RA, Richards AF (1992) Two levels of alliance formation among male bottlenose dolphins (*Tursiops* sp.). *Proc Natl Acad Sci U S A* 89:987–990
- Connor RC, Whitehead H (2005) Alliances II. Rates of encounter during resource utilization: a general model of intrasexual alliance formation in fission-fusion societies. *Anim Behav* 69:127–132. doi: 10.1016/j.anbehav.2004.02.022
- Coombs CJF (1960) Observations on the rook *Corvus frugilegus* in Southwest Cornwall. *Ibis* 102:394–419. doi: 10.1111/j.1474-919X.1960.tb08417.x
- Coombs CJF (1961) Rookeries and roosts of the rook and jackdaw in South-West Cornwall.

Part II. Roosting. *Bird Study* 8:55–70. doi: 10.1080/00063656109475989

- Crow E L (1990) Ranking paired contestants. *Communications in Statistics: Simulation and Computation* 19: 749-769
- Dally JM, Clayton NS, Emery NJ (2006) The behaviour and evolution of cache protection and pilferage. *Anim Behav* 72:13–23. doi: 10.1016/j.anbehav.2005.08.020
- Dally JM, Clayton NS, Emery NJ (2005) The social suppression of caching in western scrub-jays (*Aphelocoma californica*). *Behaviour* 142:961–977. doi: 10.1163/1568539055010084
- David HA (1987) Ranking from unbalanced paired-comparison data. *Biometrika* 74:432–436
- de Kort SR, Clayton NS (2006) An evolutionary perspective on caching by corvids. *Proc R Soc B Biol Sci* 273:417–423. doi: 10.1098/rspb.2005.3350
- de Kort SR, Tebbich S, Dally JM, Emery NJ, Clayton NS (2006) The comparative cognition of caching. In: Wasserman EA, Zentall TR (eds) *Comparative cognition: Experimental explorations of animal intelligence*, Oxford Uni. Oxford, pp 602–618
- de Vries H (1995) An improved test of linearity in dominance hierarchies containing unknown or tied relationships. *Anim Behav* 50:1375–1389
- de Vries H (1998) Finding a dominance order most consistent with a linear hierarchy: a new procedure and review. *Anim Behav* 55:827–843
- de Vries H, Stevens JMG, Vervaecke H (2006) Measuring and testing the steepness of dominance hierarchies. *Anim Behav* 71: 585-592
- de Waal FBM, Harcourt AH (1992) Coalitions and alliances: a history of ethological research. In: Harcourt AH, de Waal FBM (eds) *Coalitions and alliances in humans and other animals*, Oxford Uni. Oxford, pp 1–19
- Emery NJ (2004) Are corvids “feathered apes”? Cognitive evolution in crows, rooks and jackdaws. In: Watanabe S (ed) *Comparative analysis of minds*, Keio Unive. Tokyo, pp 181–213
- Emery NJ, Seed AM, von Bayern AM., Clayton NS (2007) Cognitive adaptations of social bonding in birds. *Philos Trans R Soc B* 362:489–505. doi: 10.1098/rstb.2006.1991
- Frank LG (1986) Social organization of the spotted hyaena *Crocuta crocuta*. II. Dominance and reproduction. *Anim Behav* 34:1510–1527
- Gilby IC, Brent LNJ, Wroblewski EE, Rudicell RS, Hahn BH, Goodall J, Pusey AE (2013) Fitness benefits of coalitionary aggression in male chimpanzees. *Behav Ecol Sociobiol* 67:373–381. doi: 10.1007/s00265-012-1457-6
- Goodwin D (1976) *Crows of the World*, British Museum. London
- Grodzinski U, Clayton NS (2010) Problems faced by food-caching corvids and the evolution of cognitive solutions. *Philos Trans R Soc B* 365:977–987. doi: 10.1098/rstb.2009.0210
- Hamilton WD (1964) The genetical evolution of social behaviour. I and II. *J Theor Biol* 7:1–52

- Harcourt AH, de Waal FBM (1992) *Coalitions and alliances in humans and other animals*, Oxford Uni. Oxford
- Harcourt AH, Stewart KJ (1989) Functions of alliances in contests within wild gorilla groups. *Behaviour* 109:176–189. doi: 10.1163/156853989X00213
- Heinrich B, Pepper JW (1998) Influence of competitors on caching behaviour in the common raven, *Corvus corax*. *Anim Behav* 56:1083–1090
- Hemelrijk CK, Puga-Gonzalez I, Steinhauser J (2015) Cooperation, coalition, alliances. In: Tattersall I, Henke W (eds) *Handbook of Paleoanthropology*, Springer-V. Berlin, Heidelberg, pp 1693–1720
- Hubel TY, Myatt JP, Jordan NR, Dewhirst OP, McNutt JW, Wilson AM (2016) Additive opportunistic capture explains group hunting benefits in African wild dogs. *Nat Commun* 7:1103. doi: 10.1038/ncomms11033
- Huber R, Martys M (1993) Male-male pairs in greylag geese (*Anser anser*). *J Ornithol* 134:155–164
- Janson CH (1985) Aggressive competition and individual food consumption in wild brown capuchin monkeys (*Cebus apella*). *Behav Ecol Sociobiol* 18:125–138. doi: 10.1007/BF00299041
- Kalinowski RS, Gabriel PO, Black JM (2015) Who's watching influences caching effort in wild Steller's jays (*Cyanocitta stelleri*). *Anim Cogn* 18:95–98. doi: 10.1007/s10071-014-0780-x
- Källander H (2007) Food hoarding and use of stored food by rooks *Corvus frugilegus*. *Bird Study* 54:192–198. doi: 10.1080/00063650709461475
- Kokko H, Harris MP, Wanless S (2004) Competition for breeding sites and site-dependent population regulation in a highly colonial seabird, the common guillemot *Uria aalge*. *J Anim Ecol* 73:367–376
- Krause J, Ruxton GD (2002) *Living in groups*, Oxford Uni. Oxford
- Logan CJ, Emery NJ, Clayton NS (2012) Alternative behavioral measures of postconflict affiliation. *Behav Ecol* 24:98–112. doi: 10.1093/beheco/ars140
- Loretto M-C, Fraser ON, Bugnyar T (2012) Ontogeny of social relations and coalition formation in common ravens (*Corvus corax*). *Int J Comp Psychol* 25:180–194
- Mitchell CL (1994) Migration alliances and coalitions among adult male South American squirrel monkeys (*Saimiri sciureus*). *Behaviour* 130:169–190. doi: 10.1017/CBO9781107415324.004
- Noë R (1992) Alliance formation among male baboons: shopping for profitable partners. In: Harcourt AH, de Waal FBM (eds) *Coalitions and alliances in humans and other animals*, Oxford Uni. Oxford, pp 285–321
- Noë R, Sluijter AA (1995) Which adult male savanna baboons form coalitions? *Int J Primatol* 16:77–105

- Patterson IJ, Dunnet GM, Fordham RA (1971) Ecological studies of the rook, *Corvus frugilegus* L., in North-East Scotland. Dispersion. *J Appl Ecol* 8:815–833
- R Development Core Team (2015) R: A Language and Environment for Statistical Computing. Vienna: R Foundation for Statistical Computing. <http://www.r-project.org>
- Scheiber IBR, Kotrschal K, Weiß BM (2009) Serial agonistic attacks by greylag goose families, *Anser anser*, against the same opponent. *Anim Behav* 77:1211–1216. doi: 10.1016/j.anbehav.2009.01.026
- Scheiber IBR, Weiß BM, Frigerio D, Kotrschal K (2005) Group active and passive social support in families of greylag geese (*Anser anser*). *Behaviour* 142:1535–1557. doi: 10.1163/156853905774831873
- Scheid C, Noë R (2010) The performance of rooks in a cooperative task depends on their temperament. *Anim Cogn* 13:545–553. doi: 10.1007/s10071-009-0305-1
- Scheid C, Schmidt J, Noë R (2008) Distinct patterns of food offering and co-feeding in rooks. *Anim Behav* 76:1701–1707. doi: 10.1016/j.anbehav.2008.07.023
- Schmelz M, Call J (2016) The psychology of primate cooperation and competition: a call for realigning research agendas. *Philos Trans R Soc B Biol Sci* 371:20150067. doi: 10.1098/rstb.2015.0067
- Schülke O, Bhagavatula J, Vigilant L, Ostner J (2010) Social bonds enhance reproductive success in male macaques. *Curr Biol* 20:2207–2210. doi: 10.1016/j.cub.2010.10.058
- Scott DK (1980) Functional aspects of prolonged parental care in Bewick's swans. *Anim Behav* 28:938–952
- Seed AM, Tebbich S, Emery NJ, Clayton NS (2006) Investigating physical cognition in rooks, *Corvus frugilegus*. *Curr Biol* 16:697–701. doi: 10.1016/j.cub.2006.02.066
- Shaw RC, Clayton NS (2012) Eurasian jays, *Garrulus glandarius*, flexibly switch caching and pilfering tactics in response to social context. *Anim Behav* 84:191–200. doi: 10.1016/j.anbehav.2012.08.023
- Shettleworth SJ (2010) *Cognition, Evolution and Behavior*, Oxford Uni. Oxford
- Silk JB, Alberts SC, Altmann J (2004) Patterns of coalition formation by adult female baboons in Amboseli, Kenya. *Anim Behav* 67:573–582. doi: 10.1016/j.anbehav.2003.07.001
- Smith JE, Van Horn RC, Powning KS, Cole AR, Graham KE, Memenis SK, Holekamp KE (2010). Evolutionary forces favoring intragroup coalitions among spotted hyenas and other animals. *Behavioral Ecology* 21: 284–303. <https://doi.org/10.1093/beheco/arp181>
- Tebbich S, Seed AM, Emery NJ, Clayton NS (2007) Non-tool-using rooks, *Corvus frugilegus*, solve the trap-tube problem. *Anim Cogn* 10:225–231. doi: 10.1007/s10071-006-0061-4
- Tokuyama N, Furuichi T (2016) Do friends help each other? Patterns of female coalition formation in wild bonobos at Wamba. *Anim Behav* 119:27–35. doi: 10.1016/j.anbehav.2016.06.021
- Tomasello M, Call J (1997) *Primate Cognition*, Oxford Uni. Oxford

- Trivers RL (1971) The evolution of reciprocal altruism. *Q Rev Biol* 46:35–57. doi: 10.1086/406755
- Whitehead H (2009) SOCPROG programs: analyzing animal social structures. *Behav Ecol Sociobiol* 63: 765-778
- Widdig A, Streich JS, Tembrock G (2000) Coalition formation among male Barbary macaques (*Macaca sylvanus*). *Am J Primatol* 50:37–51. doi: 10.1002/(SICI)1098-2345(200001)50:1<37::AID-AJP4>3.0.CO;2-3
- Wiszniewski J, Brown C, Möller LM (2012) Complex patterns of male alliance formation in a dolphin social network. *J Mammal* 93:239–250. doi: 10.1644/10-MAMM-A-366.1
- Young C, Majolo B, Schülke O, Ostner J (2014) Male social bonds and rank predict supporter selection in cooperative aggression in wild Barbary macaques. *Anim Behav* 95:23–32. doi: 10.1016/j.anbehav.2014.06.007

Appendix

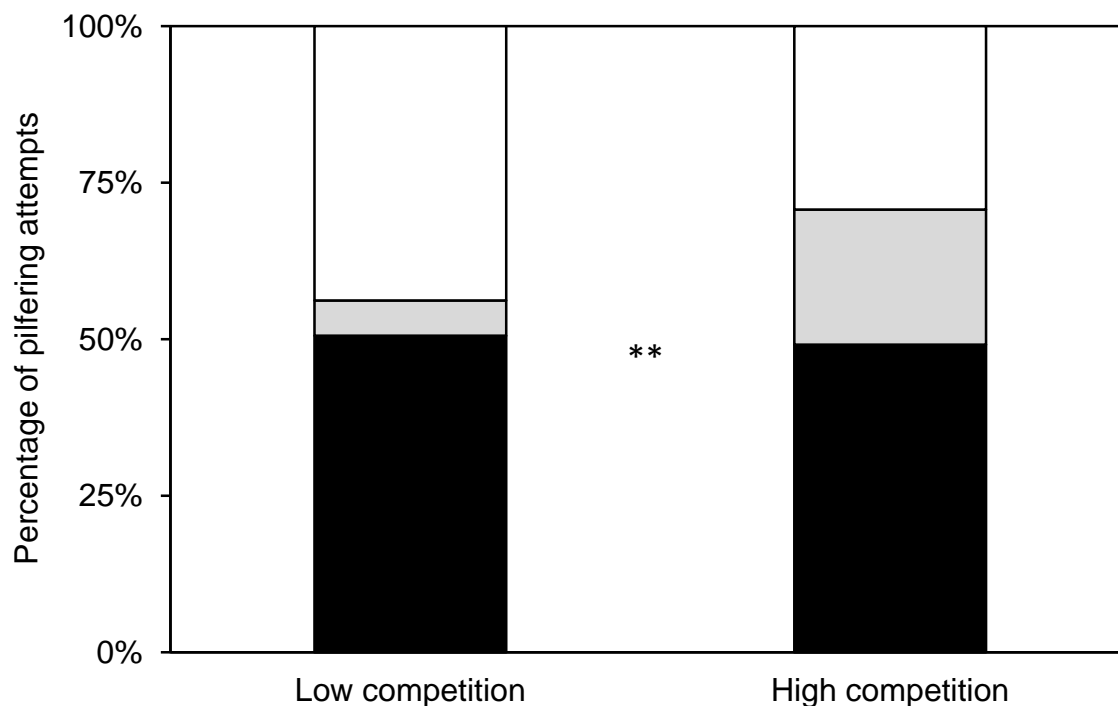


Figure A1. Percentage of each type of pilfering attempts: delayed pilfering (white bars), approach without aggression (grey bars) and aggressive pilfering (black bars) according to the degree of competition. All data were pooled (Chi-squared test, ** $p < 0.01$)

Table A1. GLMM results investigating factors influencing the probability of coalition formation

Fixed variable	β	S. E.	z	p
(Intercept)	0.98	0.56	1.745	0.08
Competitor's relative dominance rank				
Dominant vs. Subordinate	-2.21	0.65	-3.39	0.0007
Dominant vs. Similar	-1.22	0.66	-1.86	0.06
Degree of competition	-1.29	0.49	-2.6	0.009

DISCUSSION

Le but de ma thèse était de déterminer si les liens sociaux avaient une influence dans l'expression de la coopération en situation de compétition chez les corbeaux freux, une espèce coloniale monogame. Pour ce faire, j'ai testé un groupe de corbeaux freux captifs dans trois situations : en situation spontanée de conflits (chapitre 1), en situation de compétition alimentaire contrôlée (chapitre 2) et en situation de cache de nourriture (chapitre 3).

1 Résultats principaux

J'ai montré que les conflits étaient résolus sans faire appel à de la coopération : les victimes ont évité leur agresseur suite à un conflit quand celui-ci les approchaient et ont ainsi réduit efficacement le risque de subir une nouvelle agression de sa part (chapitre 1). Dans les trois situations que j'ai testées, les corbeaux freux ont souvent agi seuls (chapitre 1, 2 et 3). Que ce soit pour échapper au renouvellement d'agression (chapitre 1), accéder à de la nourriture et la monopoliser (chapitre 2) ou protéger et piller des caches (chapitre 3). Cependant, et bien qu'il s'agisse d'événements moins fréquents, les corbeaux freux ont su recourir à la coopération, en formant des coalitions en situations de compétition alimentaire (chapitre 2 et 3). Cette coopération s'est effectuée quasi-exclusivement avec l'apparié. Etant donné qu'ils vivent en groupe social toute l'année et qu'ils ont des relations en dehors du couple, on aurait pu s'attendre à ce que les corbeaux freux coopèrent aussi avec d'autres individus du groupe mais ce ne fut quasiment jamais le cas. Ce pattern de choix du partenaire semble robuste : il a été retrouvé dans deux contextes de compétition alimentaire différents (une seule source directement accessible et monopolisable : chapitre 2 ; contexte de cache de nourriture : chapitre 3). C'est toujours l'apparié qui a été choisi, quel que soit l'asymétrie de force avec le compétiteur et que le degré de compétition soit faible ou élevé (chapitre 3). Dans ces situations, c'est le lien de couple qui prime donc toujours sur les autres. Bien qu'ils n'aient pas montré de flexibilité quant au choix de leur partenaire de coalition, les corbeaux freux se sont montrés stratégiques quant au moment de coopérer. En effet, ils ont formé des coalitions en priorité lorsque cela s'avérait nécessaire : face à des compétiteurs difficiles à battre seuls et quand la nourriture était rare (chapitre 3). Les corbeaux freux ne recourent donc pas aux coalitions de manière systématique (chapitre 2 et 3) mais leurs réponses comportementales semblent plutôt être modulées par plusieurs facteurs sociaux (dominance relative avec le compétiteur) et environnementaux (rareté des ressources). De manière surprenante, l'avantage compétitif des corbeaux freux semble avoir été peu affecté par la formation de coalitions car le taux de succès

dans les conflits dyadiques était déjà très élevé (chapitres 2 et 3). En général, l'individu qui initiait le conflit le gagnait, du moins en situation de compétition alimentaire (chapitre 2 et 3). Les coalitions ont permis de gagner de manière quasi-systématique, que ce soit pour accéder à la nourriture directement (chapitre 2) ou pour défendre ou piller des caches (chapitre 3). Ainsi, les coalitions semblent être une stratégie sûre pour gagner le conflit. Il ne semble donc pas risqué de s'engager dans une coalition chez les corbeaux freux. Cela est étayé par le fait que le taux de contre-attaque était très faible (chapitre 2) voire nul (chapitre 3) face à une coalition et qu'aucune blessure n'ait eu lieu au cours d'une coalition (chapitres 2 et 3 ; ni pendant les conflits dyadiques d'ailleurs : chapitres 1, 2 et 3). La question du coût relatif à l'investissement de temps et d'énergie n'a pas été évaluée ici et reste à tester dans de prochaines études. Bien que l'avantage compétitif semble peu important, j'ai montré que les partenaires de coalitions sont capables de manger ensemble suite à une victoire (chapitre 2). Chaque individu semble donc tirer des bénéfices individuels directs de la formation de coalitions. Les coalitions ne semblent pas être le fait de l'opportunisme ou de l'usage de stratégies coercitives de la part de l'un des partenaires (chapitre 2). Seulement, bien qu'elles impliquent un faible coût et puissent apporter quelques bénéfices directs à chacun des partenaires, les avantages que les coalitions apportent aux corbeaux freux restent flous : elles n'augmentent pas leur accès à la nourriture de manière significative, qu'elle soit cachée (chapitre 3) ou non (chapitre 2). Ces coalitions pourraient probablement jouer un rôle social qui va au-delà du simple avantage nutritionnel. Pris dans leur ensemble, mes résultats montrent que c'est surtout le lien de couple qui conditionne le recours à la coopération et ses patterns au sein d'un groupe de corbeaux freux.

2 Coopérer ou non : les corbeaux freux font des coalitions mais ne coopèrent pas pour résoudre leurs conflits

Il est important de noter que, dans les trois situations que j'ai étudiées au cours de ma thèse, tous les corbeaux étaient libres de coopérer ou non et de choisir leur(s) partenaire(s) de coopération car tout le groupe était toujours testé au complet et qu'aucun mécanisme nécessitant une coopération obligatoire n'a été utilisé. Ces deux aspects peuvent sembler anodins mais ils permettent de se rapprocher des choix spontanés des animaux, dans la mesure des contraintes imposées par la captivité. Cela nous permet de mieux comprendre ce qui est important pour eux et ce qui module l'expression de leur comportement.

Les corbeaux freux ont souvent coopéré avec leur apparié dans les contextes de compétition alimentaire, en formant des coalitions (chapitres 2 et 3) mais n'ont pas coopéré suite à un conflit, ce qu'ils auraient pu faire en recourant à de l'affiliation avec un tiers (chapitre 1). Au vu du contexte favorable à la coopération retrouvé dans le type de société que forment les corbeaux freux (forte tolérance liée à la vie coloniale, présence d'un individu avec lequel la coopération a lieu dans de nombreuses activités, avec qui les affiliations sont très fréquentes et avec qui le risque d'agression est très faible), on aurait pu s'attendre à ce que la coopération soit une réponse quasi-systématiquement utilisée pour compenser les effets négatifs de la vie en groupe comme les conflits. Mais ce n'est pas ce qu'ils font. L'affiliation avec un tiers ne semble en effet pas nécessaire chez les corbeaux freux puisqu'ils résolvent leurs conflits en utilisant une stratégie simple et qui semble efficace pour mettre fin à leurs conflits : l'évitement (chapitre 1). D'après le modèle théorique présenté par Aureli et collègues (2002), si le risque de renouvellement d'agression est réduit par des moyens alternatifs comme une augmentation de la distance entre les opposants par exemple, la réconciliation n'est pas nécessaire. Cela a été soutenu par l'absence de réconciliation chez des espèces de primates et de carnivores sociaux qui recourent à l'évitement (langurs : Sommer et al. 2002; tamarins : Schaffner et al. 2005; suricates : Kutsukake and Clutton-Brock 2008). Je pense que l'on peut étendre cette hypothèse en englobant à la fois la réconciliation et l'affiliation avec un tiers.

Il a été proposé que l'affiliation avec un tiers soit un mécanisme de résolution des conflits important chez certains corvidés : les grands corbeaux (Fraser and Bugnyar 2010b; Sima et al. 2016), les corneilles noires (Sima et al. 2018), les choucas des tours (Logan et al. 2012) et les geais des chênes (Logan et al. 2012). Cela a aussi été proposé pour les corbeaux freux (Seed et al. 2007; Logan et al. 2012), mais mes résultats ne confirment pas du tout ces travaux (chapitre 1). En regardant plus en détail les résultats obtenus sur les choucas des tours et les geais des chênes et pour un des deux groupes de corbeaux freux (Logan et al. 2012), il a fallu que les auteurs recourent à des méthodes non standard pour détecter une différence dans les comportements affiliatifs entre la période post-conflit et une situation spontanée sans conflit. De plus, les résultats obtenus sur les grands corbeaux et les corneilles noires se limitent à des groupes de juvéniles. Autrement dit, les démonstrations d'un recours à l'affiliation avec un tiers après un conflit sont largement discutables chez les corvidés. Il reste que de grandes différences ont été observées entre les tendances conciliatoires chez un groupe de corbeaux freux adultes (0.80, Seed et al. 2007) et celui que j'ai étudié (0.03, chapitre 1). Les différences dans les

tendances conciliatoires au niveau intra-spécifique ont aussi été observées chez d'autres espèces (Fraser et al. 2009; Miller et al. 2017). Mais le rôle d'un certain nombre de facteurs dans la résolution des conflits reste à explorer. Parmi ces facteurs, on peut mentionner la variabilité des liens sociaux entre les individus d'un groupe à l'autre et des patterns de conflits potentiellement différents (intensité, fréquence, risque global lié à l'intervention d'un tiers).

De plus, il est à noter que les fonctions et l'efficacité de l'affiliation avec un tiers ont rarement été testées chez les corvidés. Fraser et Bugnyar (2010b) ont montré qu'elle diminuait le risque de renouvellement d'agression vis-à-vis de la victime dans un groupe de grands corbeaux juvéniles. Une telle fonction n'a cependant pas été retrouvée, ni chez les corbeaux freux, ni chez les choucas des tours (Logan et al. 2013). Il semblerait donc que l'affiliation avec un tiers ne soit pas forcément efficace pour remplir ce qui est supposé être sa fonction première : protéger la victime, alors que l'évitement l'est. L'autre fonction principale qui a été énoncée pour l'affiliation avec un tiers est la diminution du stress de la victime (d'où le terme fonctionnel souvent utilisé de « consolation » que je n'ai volontairement pas utilisé ici pour éviter tout contre-sens). Mais il est important de noter que cette fonction de l'affiliation avec un tiers est très débattue, même chez les primates non-humains, qui ont été beaucoup plus étudiés que les corvidés (Koski and Sterck 2007). Chez la plupart des primates, le stress augmente suite à un conflit, ce qui est mesuré par une augmentation de la fréquence de grattage (e. g. Majolo et al. 2009; Wittig et al. 2015). On ne sait pas à ce jour comment détecter une élévation potentielle du stress suite à un conflit chez les corvidés. Chez les corvidés, le taux de grattage (pour en citer un parmi d'autres) ne semble pas augmenter après un conflit. On ne peut donc pas encore savoir si l'affiliation avec un tiers et/ou l'évitement diminuent le stress de la victime suite à un conflit.

Dans les trois études que j'ai faites, les conflits n'ont conduit à aucune blessure, qu'il s'agisse de conflits dyadiques (chapitre 1, 2 et 3) ou de conflits polyadiques (chapitres 2 et 3), que ce soit en situation de conflits spontanés (chapitre 1) ou de conflits provoqués par la compétition alimentaire (chapitre 2 et 3). Comme je l'ai montré dans le chapitre 1, la majorité des agressions sont de faible intensité, bien qu'elles soient fréquentes. Si l'on compare avec ce qui est observé chez les primates non-humains ou les hyènes tachetées par exemple, l'intensité des conflits observée ici semble assez faible. Bien sûr, on ne peut comparer directement les comportements d'espèces très différentes mais le risque de blessure voire la mort, bien que rare, ne sont pas négligeables chez ces espèces, au contraire de ce qui a été observé ici. Un individu

du groupe (Jonas) a été blessé au début de la saison de reproduction de 2019 lors de conflits polyadiques impliquant une autre paire qui tentait de s'accaparer son nid mais cet événement est le seul à avoir suscité une blessure profonde en plus de 5 ans dans le groupe. On peut donc dire que, globalement, le risque de blessure lié aux conflits est très faible dans le groupe de corbeaux freux que j'ai observé pendant ma thèse. Cela semble aussi être le cas chez les autres groupes de corbeaux freux captifs étudiés où aucune blessure n'a été mentionnée (Seed et al. 2007; Logan et al. 2012; Scheid, unpublished data) mais peu d'informations ont été communiquées sur l'intensité des conflits dans les travaux sur les corbeaux freux captifs en général. Il faudrait pouvoir observer des conflits de forte intensité pour voir si l'apparié est impliqué dans ces situations (quand le risque de blessure en cas de renouvellement est important) ou s'il l'est encore moins (car le risque de subir une agression de la part de l'agresseur envers lui pourrait aussi être important). En effet, il semblerait que les corbeaux freux recourent à la formation de coalitions surtout quand c'est nécessaire (chapitre 3). On peut supposer qu'il peut en être de même pour le recours à l'affiliation avec un tiers (qui serait non pas nécessaire contre un individu dominant ou quand le degré de compétition est élevé mais le serait quand les agressions sont de forte intensité). Il est important de tester cette hypothèse pour évaluer si l'affiliation avec un tiers est vraiment marginale chez les corbeaux freux ou si elle est simplement dépendante du contexte et très rare (les données du chapitre 1 ont été récoltées pendant 9 mois et impliquent plus de 254 conflits). Pour tester cette hypothèse, il faudrait observer de préférence des populations sauvages, sur plusieurs années, si possible surtout avant et pendant la saison de reproduction. En effet, chez les individus sauvages, des conflits de forte intensité ont été observés, notamment pendant la saison de reproduction. Mais les conflits n'ont pas été systématiquement relevés ce qui fait qu'il n'est pas possible, à ce jour, de connaître la proportion de conflits de faible et forte intensité. Des études détaillées des patterns des conflits en conditions naturelles, en particulier de leur intensité et de leur fréquence, sont donc indispensables pour évaluer la portée de mes résultats. Si les conflits sont majoritairement des querelles (comme c'est le cas dans le groupe que j'ai observé) plutôt que des conflits comportant un véritable danger, le coût lié à un conflit est donc moindre et l'évitement, même à court-terme, est alors peut-être suffisant pour y mettre fin. C'est en tout cas ce que suggèrent les résultats que j'ai obtenu au cours de ma thèse (chapitre 1). Le recours et l'efficacité de l'évitement restent bien sûr à tester chez des groupes sauvages pour évaluer si c'est un mécanisme de résolution des conflits commun chez les corbeaux freux. Cela permettrait

aussi de vérifier s'il est pertinent en conditions naturelles, quand les individus peuvent d'autant plus facilement s'éloigner et se séparer que dans un système captif. Il serait aussi intéressant de tester si d'autres espèces de corvidés comme les choucas des tours par exemple, qui présentent une organisation sociale similaire à celle des corbeaux freux, recourent aussi à l'évitement suite à un conflit. Ce qui semble probable au vu des similarités qu'ils montrent avec le groupe de corbeaux freux étudié ici : ils ne recourent ni à la réconciliation ni à l'affiliation avec un tiers malgré que les conflits soient fréquents dans leurs groupes (Logan et al. 2012, 2013).

3 Avec qui coopérer : coalitions avec l'apparié et aucun autre individu

Chez les corbeaux freux, le partenaire de coalition est quasiment toujours l'apparié, même dans deux contextes de compétition différents (nourriture monopolisable : chapitre 2 ; cache et pillage de nourriture : chapitre 3). Même juvéniles, alors qu'ils ont plusieurs liens de valeur à cet âge, les corbeaux freux favorisent largement leur futur partenaire lorsqu'ils forment des coalitions (Scheid, unpublished data ; Emery et al. 2007). De plus, en contexte de compétition pour les nids, les coalitions semblent aussi se faire avec l'apparié (observations personnelles). Il semble donc que ce pattern soit robuste au sein de cette espèce et non pas limité à un groupe, à un contexte ou à un âge particulier. Un élément fondamental est que, au sein de la paire, les individus semblent partager un but commun, ce qui serait déterminant pour favoriser la coopération entre eux (Chapais 1995). Pour le contexte de la compétition pour l'emplacement et les matériaux du nid, cela semble évident (bien qu'il faille formellement tester le choix du partenaire de coalition dans ce contexte) au vu du système de reproduction de l'espèce. Cela semble aussi être le cas dans les contextes de compétition alimentaire car le couple semble partager la nourriture (chapitre 2) et les caches (chapitre 3). De plus, un haut degré de tolérance entre partenaires est nécessaire pour pouvoir coopérer ensemble de manière efficace (Petit et al. 1992 ; Hare et al. 2007 ; Thierry 2013 ; Melis et al. 2006 ; Emery et al. 2007), en particulier pour former des coalitions (Harcourt and de Waal 1992; Thierry 2013; Díaz-muñoz et al. 2014; Nowicki et al. 2018b). Un lien social fort est caractérisé par une forte tolérance entre les individus (Cords and Aureli 2000; Schaffner et al. 2005). Mes résultats montrent que les appariés ne s'attaquent quasiment jamais entre eux (chapitre 1 et 3). Les patterns d'agression au sein du couple et en dehors sont donc très différents dans cette société. Tout se passe comme si l'apparié n'était pas un compétiteur en soi, comme l'on suggéré d'autres auteurs chez le geai buissonnier, une autre espèce de corvidé monogame à long-terme (Dally et al. 2005a). En effet,

la tolérance est exceptionnellement forte au sein du couple, comme l'illustre le chapitre 3 de ma thèse : même quand le degré de compétition est fort, les corbeaux freux ne défendent pas leurs caches contre leur apparié, alors que la pression de pillage est très élevée (22%). Bien sûr, cette abolition de la compétition au sein du couple peut s'expliquer par la monogamie à long-terme. Ainsi, en abolissant la compétition au sein du couple, donc en démontrant une très grande tolérance, le lien de couple favorise fortement la coopération avec l'apparié chez les corbeaux freux. On pourrait ici faire un parallèle avec les sociétés de hyènes tachetées par exemple, au sein desquelles les coalitions entre femelles sont restreintes au clan matrilineaire (Smith et al. 2010a). On retrouve un pattern similaire en termes de lien et d'exclusivité du choix des partenaires de coalitions : ce sont seulement les individus avec qui la relation est la plus forte qui sont choisis. En effet, chez les corbeaux freux, on retrouve l'importance déterminante de la force des liens sur l'expression des comportements de coopération en situation de compétition qui a largement été démontré chez de nombreuses espèces de mammifères (Chapais et al. 1991; Connor et al. 1992; Aureli et al. 2002; Silk et al. 2004; Watts 2006; Fraser et al. 2009; Schülke et al. 2010; Smith et al. 2010a; Yamamoto et al. 2016) et quelques espèces d'oiseaux (grands corbeaux : Fraser and Bugnyar 2010a, 2011, 2012; Loretto et al. 2012 ; oies cendrées : Scheiber et al. 2005, 2009; Kotrschal et al. 2010; cygnes de Bewick, *Cygnus columbianus* : Scott 1980). Le lien de couple est donc le facteur le plus important dans le choix du partenaire de coalition chez les corbeaux freux.

Le pattern de choix du partenaire de coalition a, entre autres, une autre implication : les individus non-appariés n'ont pas d'allié. Ils ne font donc pas de coalitions (chapitres 2 et 3). En ce sens, on retrouve un pattern qui a été observé chez les macaques d'Assam par exemple : un mâle n'avait pas établi de relation de valeur, à long-terme, au sein de son groupe. Il s'est ainsi retrouvé sans allié potentiel et n'a donc pas pu former de coalitions avec d'autres mâles lorsque cela lui été nécessaire (Schülke et al. 2010). Cela peut avoir handicapé les individus concernés dans le groupe de corbeaux freux que j'ai étudié mais il semble que d'autres stratégies leur ont permis de faire face aux conflits (l'évitement : chapitre 1 ; les agressions seuls : chapitre 2) et à la compétition pour la nourriture (protection de cache en récupérant la nourriture et en fuyant avec et pillage de cache en différé : chapitre 3). Des études complémentaires, à plus long-terme, sont nécessaires pour évaluer si ces individus sont vraiment impactés par le manque d'allié.

Cependant, cela ne signifie pas nécessairement que les corbeaux freux soient incapables de coopérer avec d'autres individus du groupe. En effet, il est important de souligner que mon

travail s'est attaché à étudier les patterns de coopération exclusivement en situation de compétition intra-groupe. Ce contexte social de compétition bien particulier peut avoir restreint les réponses possibles des oiseaux. En effet, les corbeaux freux sont aussi capables de coopérer avec d'autres individus du groupe, quand il s'agit d'accéder à de la nourriture inaccessible par exemple, du moins tant qu'ils sont séparés par un grillage (Scheid and Noë 2010). De plus, ils coopèrent pour chasser les compétiteurs potentiels qui se rapprochent de leur colonie en se rassemblant en grandes bandes vocalisant et attaquant les rapaces par exemple. Si l'on prend les choses de manière globale et au vu des résultats de ma thèse, il semble que dans les cas de compétition intra-groupe, les corbeaux freux coopèrent uniquement avec leur apparié contre les autres membres du groupe ; dans les cas de compétition en dehors du groupe, ils coopèrent aussi avec les autres membres de la colonie. Dans cette perspective, les liens sociaux que les corbeaux freux forment en dehors de la paire (Boucherie et al. 2016) pourraient représenter un véritable avantage dans la compétition inter-colonie ou pour s'accaparer les meilleurs emplacements, en hauteur, dans les dortoirs, qui regroupent plusieurs colonies, par exemple. Cela nécessite des études sur les corbeaux freux sauvages, qui se focaliseraient cette fois non pas sur la compétition intra-groupe mais la compétition inter-groupe. En testant l'importance des liens sociaux sur les comportements de coopération en situation de compétition inter-groupe, ces études apporteraient des éléments importants dans la compréhension des avantages et inconvénients des liens extra-paires chez les animaux coloniaux monogames et permettraient donc de mieux comprendre l'évolution de ce type de sociétés.

4 Quand coopérer : surtout quand c'est nécessaire

Dans le chapitre 3, j'ai montré que le rang du compétiteur et le degré de compétition conditionnent le recours aux coalitions dans un contexte de cache de nourriture. Cela suggère qu'un mécanisme simple explique la probabilité de formation de coalitions, du moins chez les corbeaux freux : si l'individu n'est pas capable de gagner la compétition seule, il aura plus tendance à coopérer. Cela montre que le comportement des corbeaux freux est flexible et soutenu par de nombreux facteurs sociaux et non pas seulement par la présence d'un allié en situation compétitive. On retrouve ainsi le pattern observé chez des espèces vivant dans des sociétés très différentes de celles que forment les corbeaux freux. En effet, les femelles coatis (*Nasua narica*) combinent leurs forces contre les mâles solitaires pour gagner accès à des sites de nourrissage riches (Gompper 1996). De même, les mâles hyènes tachetées forment des

coalitions ensemble pour affronter les femelles, qui sont dominantes par rapport à eux chez cette espèce (Szykman et al. 2003). Chez certaines espèces, les coalitions peuvent même être spécifiquement dirigées vers quelques individus, qui sont les plus dominants du groupe et vers eux seuls. C'est ce qui a été observé dans un groupe de macaques rhésus : les mâles de rang intermédiaire ne formaient des coalitions que pour affronter les 3 mâles les plus dominants de groupe (Higham and Maestriperi 2010). Ainsi, de manière similaire à ce qui a été observé chez ces espèces, les coalitions semblent compléter l'arsenal à la disposition des corbeaux freux pour surmonter la compétition, qu'ils utilisent en prenant en compte les forces en présence dans la situation particulière à laquelle ils doivent faire face. Les mécanismes cognitifs qui sous-tendent la formation de coalitions n'ont pas été étudiés et pourraient apporter des informations importantes sur la manière dont les corbeaux freux perçoivent les autres individus et les relations au sein de leur groupe. Ces mécanismes peuvent être très simples et efficaces, comme un apprentissage par essai-erreur par exemple.

5 Bénéfices de la coopération en situation de compétition chez les corbeaux freux ?

La propension des individus à coopérer est conditionnée par les bénéfices qu'ils en tirent (Clutton-Brock 2009; Smith et al. 2010a; Bissonnette et al. 2015). Les liens de valeur sont supposés apporter des bénéfices considérables aux individus qui les entretiennent, en particulier dans les situations de compétition intra-groupe (Aureli et al. 2002; Aureli and Schaffner 2006; Fraser et al. 2009; Harcourt and de Waal 1992). Mes résultats montrent que les corbeaux freux mangent ensemble dans la majorité des cas suite à une coalition réussie (chapitre 2). De plus, les coalitions ont permis aux individus de gagner de manière quasi-certaine face à des individus de rang similaire au leur (forte incertitude de l'issue du conflit) voire dominants par rapport à eux (issue du conflit majoritairement en faveur du compétiteur ; chapitre 3). Donc chaque individu semble avoir gagné des bénéfices directs au fait de coopérer. Cela suggère que la formation de coalitions repose sur du mutualisme chez les corbeaux freux. Cependant, l'avantage compétitif apporté par la formation de coalitions semble peu important : le succès dans les conflits n'a été que peu affecté par le recours aux coalitions car le taux de succès des attaques initiées seuls était déjà très élevé (chapitre 2). De plus, le fait de gagner le conflit, même en coalition, ne garantissait pas l'accès à la nourriture convoitée car le cacheur qui se faisait attaquer par une coalition arrivait à récupérer le gland qu'il avait caché avant de fuir avec (chapitre 3). Pris dans leur ensemble, mes résultats suggèrent que les coalitions n'ont pas une

fonction déterminante dans des contextes de compétition alimentaires. Elles semblent plutôt apporter une plus-value à l'individu plutôt qu'une stratégie indispensable à sa survie. D'un autre point de vue, et en considérant la fréquence relativement importante de recours aux coalitions dans ma thèse (7% des conflits dans le chapitre 2 ; 27% des conflits dans le chapitre 3), on peut penser que les coalitions observées ici servent d'autres fonctions que le simple avantage nutritionnel. En effet, les coalitions en situation de compétition alimentaire pourraient être un moyen de signaler aux autres membres du groupe l'alliance au sein du couple, donc la possibilité d'une attaque conjointe ou d'une aide lors de conflits dirigés vers l'un des membres du couple. Une autre fonction à long-terme importante pourrait être le renforcement du lien de couple et par la même occasion une amélioration de la synchronisation des partenaires. La synchronisation des vocalisations et des attaques est de plus en plus importante selon la durée du lien de couple chez les grallines pies (Hall and Magrath 2007) et les poissons-papillons (Nowicki et al. 2018b), deux espèces monogames à long-terme. Chez ces espèces, plus la synchronisation est importante, plus les couples sont efficaces pour défendre leurs ressources communes. La ressource commune la plus importante des corbeaux freux est leur nid. Un bon emplacement (en hauteur et à l'abri des intempéries) ainsi que de bons matériaux (des branches de bonne taille, de la mousse) sont indispensables pour garantir un bon succès reproducteur chez cette espèce nidicole. Mais la compétition pour ces ressources est souvent très forte : les individus d'une même colonie se battent, parfois de manière intense, pour accéder aux meilleurs emplacements de nids et volent les branches à l'intérieur même des nids au sein de leur colonie (Lockie 1956; Coombs 1960; Kasprzykowski 2008). Cette compétition pour la nidification pourrait donc pousser les corbeaux freux à faire de nombreuses coalitions. Dans ce contexte, être bien synchronisé pourrait accroître de manière importante l'efficacité des couples à défendre leur nid et à assurer ainsi leur reproduction. Je n'ai pas pu tester cette hypothèse sur les fonctions à long-terme des coalitions chez les corbeaux freux au cours de ma thèse. Tester cette hypothèse et suivre le succès reproducteur de corbeaux freux sauvages (sur plusieurs années consécutives) selon leur capacité à agir de manière synchrone pourraient apporter des informations cruciales dans la compréhension de l'évolution des comportements de coalitions chez cette espèce et chez les oiseaux coloniaux monogames de manière plus générale.

6 Les corbeaux freux : un modèle d'étude intéressant pour étudier les réponses coopératives à la compétition et l'importance des liens sociaux ?

Bien que la coopération ne soit pas systématique chez les corbeaux freux, comme je l'ai montré par l'absence d'affiliation avec un tiers, ils recourent souvent aux coalitions pour faire face à la compétition intra-. Les coalitions sont complètement absentes chez certaines espèces comme le babouin chacma (Barrett and Henzi 2001) et le colobe rouge d'Ouganda (*Ptilocolobus tephrosceles*; Firoo 2001) ou présentes seulement chez certains groupes de la même espèce (babouin jaune : Silk et al. 2004; macaques rhésus : Higham and Maestripieri 2010). Cela montre bien que les corbeaux freux constituent un modèle pertinent pour étudier les patterns de coalitions. Le cas des corbeaux freux est peut-être exceptionnel : c'est peut-être la monogamie à long-terme combinée à la vie coloniale qui fait émerger ces coalitions. Il semblerait que les liens sociaux de valeur ainsi qu'une taille de groupe importante favorisent grandement l'émergence de coalitions (Henzi 1999 ; Barrett and Henzi 2001; Silk et al. 2004; Higham and Maestripieri 2010; Bissonnette et al. 2014, 2015). Les sociétés de corbeaux freux semblent donc être un modèle prometteur pour étendre nos connaissances sur l'ontogénèse, les mécanismes, les fonctions et l'évolution des coalitions chez les oiseaux, un taxon qui, jusque-là, n'avait été que très peu étudié en ce qui concerne les coalitions.

7 Les groupes de corbeaux freux : des sociétés tolérantes ?

Au terme de mon travail, un élément important reste à aborder pour mieux comprendre comment le système social contraint les réponses comportementales des animaux aux pressions sociales : la tolérance. La tolérance fait référence à la co-variation de plusieurs traits sociaux : (i) une grande proximité spatiale et des niveaux élevés d'affiliation avec les différents membres du groupe (non restreints à l'unité familiale), (ii) une asymétrie de pouvoir faible dans les relations de dominance, (iii) des protestations ou contre-attaques fréquentes, (iv) une faible intensité des conflits (blessures graves rares) et (v) de fortes tendances conciliatoires (Thierry 2007, 2013; Duboscq et al. 2013). Si l'on tente d'appliquer ce modèle aux corbeaux freux, il apparaît que (i) les individus peuvent être à proximité les uns des autres et avoir des interactions affiliatives même en dehors du couple (Boucherie et al. 2016) et intègrent de nouveaux individus dans le groupe (Patterson and Grace 1984; Boucherie et al. 2016); (ii) l'asymétrie de pouvoir est faible et les changements de rangs sont fréquents (Boucherie, unpublished data ; chapitre 3; Logan et al. 2012) ; (iii) les victimes restent souvent suite à un conflit (39% des cas, chapitre 1)

; (iv) la grande majorité des conflits est de faible intensité (chapitre 1) et ne conduisent pas à des blessures (chapitre 1, 2 et 3) ; cependant, (v) les tendances conciliatoires sont quasi-nulles (0,03 pour la réconciliation et pour l'affiliation avec un tiers : chapitre 1). Les corbeaux freux pourraient donc sembler être plutôt tolérants, ce qui concorde avec leur mode de vie en colonie qui implique de devoir cohabiter avec de nombreux individus, apparentés ou non, de se regrouper et de se séparer (fluidité importante) et d'intégrer de nouveaux individus (fort degré d'ouverture). Cependant, mes résultats sur les tendances conciliatoires vont à l'encontre de ce qui est généralement trouvé chez les espèces tolérantes et suggèrent que cette espèce ne l'est peut-être pas ou que ce modèle, qui se base sur la co-variation des traits, ne s'applique pas aux corvidés. En effet, ce modèle a été développé pour différencier les espèces de macaques le long d'un continuum de tolérance. Cependant, si l'on en revient à l'organisation sociale, il apparaît que les macaques diffèrent fondamentalement des corvidés coloniaux : ils vivent en groupes multimâle-multifemelle polygynandriques stables et cohésifs au sein desquels les femelles sont philopatriques. Dans ces groupes, le mécanisme de résolution des conflits majeur est la réconciliation, qui est totalement absente chez les corvidés adultes. Si l'on veut comparer des espèces de corvidés monogames entre elles en termes de tolérance, il conviendrait donc de changer de critères ou de ne pas tenir compte du dernier critère de décision. Je pense que la capacité à former des coalitions, non restreintes à la paire, en situation de compétition inter-groupe pourrait aussi être un critère intéressant à prendre en compte.

8 Limites

8.1 La captivité et la taille du groupe

Une critique majeure peut être apportée à mon travail : mes résultats se limitent à l'étude d'un groupe captif, de 14 individus. On peut donc se demander s'ils sont représentatifs du comportement de corbeaux freux sauvages dans leur colonie, comptant en général un minimum de 50 individus. Il est important de noter que, du fait de leur nombre impressionnant et de leur mobilité, les oiseaux coloniaux sont très difficiles à observer en conditions naturelles, en particulier quand il s'agit de suivre leur comportement social car cela demande de reconnaître chaque individu qui entre en interaction avec un autre. De plus, du fait de la fluidité de ces sociétés, un individu peut parfois s'absenter, très loin de la colonie, et pendant un certain temps. En ce sens, les comportements de résolution des conflits, de compétition alimentaire et de cache et de pillage sont très difficiles à suivre sur des corbeaux freux sauvages. Cela est bien illustré

par le fait que pour le moment, aucune étude n'a été faite sur ces comportements en impliquant un suivi des individus, en conditions naturelles. Au vu de ces difficultés, il semblait donc nécessaire d'étudier les comportements de ces animaux dans un environnement contrôlé. Bien sûr, pour se rapprocher au maximum des conditions naturelles de vie de l'espèce, nous avons permis aux oiseaux de choisir librement de coopérer ou non et de choisir leur partenaire et nous avons privilégié des méthodes d'observations plutôt que des méthodes d'expérimentation très contrôlées, donc potentiellement très artificielles. Les corbeaux vivaient en volière extérieure et étaient donc exposés à la photopériode normale, à la présence et aux cris d'alarme d'espèces sympatriques telles que les corneilles noires, les pigeons, les buses, les choucas des tours et des corbeaux freux sauvages qui nichaient dans des colonies à proximité. Ils étaient toujours libres de circuler et de cacher dans la volière et nous leur laissions l'occasion de construire des nids et d'essayer de se reproduire dans de bonnes conditions. Pour ce qui est de la taille du groupe, il semblerait que le groupe que j'ai étudié pourrait correspondre à un sous-groupe dans une colonie de corbeaux freux. Ainsi, j'ai eu accès à une partie des informations sur le fonctionnement de ce type de sociétés, ce qui constitue un pas nécessaire vers une meilleure compréhension du comportement social des corbeaux freux. En effet, mes résultats sont les premiers montrant les patterns de coalitions chez des corbeaux freux adultes ainsi que les stratégies de protection et de pillage de caches chez cette espèce. Mon travail montre que ces comportements jouent un rôle important dans les défis sociaux quotidiens auxquels les corbeaux freux doivent faire face et qu'ils sont fortement contraints par des facteurs sociaux tels que le lien de couple, qui est très fort, même au sein d'un groupe captif. La prochaine étape est de tester si les patterns de résolution des conflits et de formation de coalition observés dans ma thèse se retrouvent chez les corbeaux freux sauvages.

8.2 La néophobie et la réaction à l'isolement

Bien qu'il était important de donner aux corbeaux freux la liberté de choisir de coopérer, quand et avec qui, il aurait été intéressant de tester les individus dans des conditions où ils n'avaient pas le choix du partenaire de coopération par exemple. Cela aurait permis de savoir si les corbeaux freux coopèrent quand même quand ils ont le choix d'agir seul ou de coopérer, mais avec un autre individu que l'apparié. Pour cela, il aurait fallu pouvoir séparer les individus d'un même couple, ce qui a été totalement impossible au vu des réactions très fortes aux séparations et à l'isolement. Et ce même de manière très courte, malgré la répétition. Les

corbeaux freux sont très réactifs au moindre changement dans leur environnement physique et social. Cette contrainte a beaucoup limité les études que j'ai pu mener à terme pendant ma thèse.

8.3 La variabilité intra-spécifique

Une étape cruciale reste bien sûr à mener pour pouvoir généraliser les résultats que j'ai mis en évidence dans ma thèse : tester leur validité dans d'autres groupes de corbeaux freux adultes. En effet, si l'on prend le cas de la résolution des conflits par l'évitement et la formation de coalitions, mes résultats sont les premiers chez cette espèce. En considérant la grande variabilité qui semble caractériser la composition des sociétés coloniales monogames, il n'est pas à exclure que certains caractères, comme l'exclusivité de l'apparié en tant que partenaire de coalition soit plus ou moins forte d'un groupe à l'autre. Mais cela semble peu probable au vu des résultats observés chez deux groupes de corbeaux freux juvéniles (Emery et al. 2007; Scheid, unpublished data) et la solidité de la force du lien de couple chez tous les groupes étudiés (Seed et al. 2007; Logan et al. 2012). La question semble plus compliquée à résoudre pour la résolution des conflits au vu de la divergence des résultats trouvés entre les groupes. Je pense que le plus pertinent, pour cette dernière question, serait d'observer les comportements post-conflits dans plusieurs colonies sauvages et de garder une vision ouverte en incluant toutes les stratégies à la disposition des individus, dont l'évitement.

8.4 Le manque de connaissances sur l'organisation sociale : la philopatrie et le degré d'ouverture

Enfin, une question cruciale reste à aborder : le manque de connaissances détaillées de l'organisation sociale de l'espèce. Ici, je me suis attachée à étudier les comportements coopératifs de corbeaux freux en situation de compétition dans un groupe stable (pas d'arrivée de nouveaux individus ni de départ d'individus pendant toute ma thèse) et sans apparentés (sauf une exception : Jonas et Elie). Seulement, on ne sait pas encore quel est le pattern de dispersion chez les corbeaux freux. Les jeunes dispersent au bout de quelques mois, parfois à plus de 100 km, mais certains semblent revenir nicher dans leur colonie de naissance une fois la maturité sexuelle atteinte (Patterson and Grace 1984). Mais les données sont encore largement insuffisantes pour savoir si ce pattern est commun à toutes les colonies ou s'il s'agit d'exceptions et on ne sait pas si la dispersion pourrait ne concerner qu'un sexe, les deux ou

aucun. Cette question est cruciale car le pattern de dispersion conditionne directement la présence d'apparentés dans le groupe, donc la construction de liens sociaux, qui eux-mêmes, comme je l'ai montré ici, conditionnent les comportements de coopération en situation compétitive. Si l'on change la composition du groupe, et qu'il comporte des apparentés, les réponses observées pourraient être foncièrement différentes : les coalitions pourraient s'étendre aussi aux apparentés. Ainsi, si la composition du groupe (donc un aspect fondamental de l'organisation sociale) change, les liens sociaux sont affectés, ce qui peut potentiellement mener à des réponses à la compétition autres que celles que j'ai pu observer.

9 Conclusion

En conclusion, j'ai montré que le lien de couple est un facteur déterminant dans l'expression de la coopération en situation de compétition chez les corbeaux freux. En favorisant la tolérance et le partage des bénéfices au sein du couple, le lien de couple joue sur de nombreux facteurs chez les corbeaux freux qui les poussent à coopérer avec leur apparié. La coopération n'est cependant pas systématique chez cette espèce. Certains facteurs restent encore à élucider pour comprendre ce qui conditionne la mise en œuvre de stratégies coopératives mais il semble que la compétition soit un véritable moteur qui favorise la coopération intra-couple. La force du lien de couple pourrait donc être une adaptation à la vie en groupe colonial. Ainsi, dans ces sociétés, les liens sociaux sont aussi déterminants dans les comportements des individus que dans les sociétés multimâle-multifemelles. Ces résultats contribuent à mieux comprendre le fonctionnement de ces sociétés encore peu connues et soutiennent qu'il est important de considérer à la fois la coopération et la compétition pour comprendre l'évolution des différentes formes de sociétés animales. Ma thèse est un des premiers pas vers la compréhension de l'évolution des sociétés coloniales monogames qui doit être poursuivie sur des populations sauvages. Car bien qu'elles soient difficiles à étudier, ces sociétés sont probablement une mine d'informations considérable dans le chemin vers une meilleure compréhension de l'évolution de la vie sociale.

BIBLIOGRAPHIE

- Alexander RD (1974) The evolution of social behavior. *Annu Rev Ecol Syst* 5:325–383
- Amici F, Call J, Aureli F (2009) Variation in withholding of information in three monkey species. *Proc R Soc B Biol Sci* 276:3311–3318. doi: 10.1098/rspb.2009.0759
- Arroyo B, Mougeot F, Bretagnolle V (2001) Colonial breeding and nest defence in Montagu's harrier (*Circus pygargus*). *Behav Ecol Sociobiol* 50:109–115. doi: 10.1007/s002650100342
- Auersperg AMI, von Bayern AMP, Gajdon GK, Huber L, Kacelnik A (2011) Flexibility in problem solving and tool use of kea and new caledonian crows in a multi access box paradigm. *PLoS One* 6:e20231. doi: 10.1371/journal.pone.0020231
- Aureli F, Cords M, van Schaik CP (2002) Conflict resolution following aggression in gregarious animals: A predictive framework. *Anim Behav* 64:325–343. doi: 10.1006/anbe.2002.3071
- Aureli F, Cozzolino R, Cordischi C, Scucchi S (1992) Kin-oriented redirection among Japanese macaques: an expression of a revenge system? *Anim Behav* 44:283–291. doi: 10.1016/0003-3472(92)90034-7
- Aureli F, de Waal FBM (2000) *Natural conflict resolution*, University of California Press. Berkeley
- Aureli F, Schaffner C (2006) Causes, consequences and mechanisms of reconciliation: The role of cooperation. In: Kappeler PM, van Schaik CP (eds) *Cooperation in primates and humans: Mechanisms and evolution*, Springer. Berlin, Heidelberg, pp 121–136
- Aureli F, Schaffner CM (2007) Aggression and conflict management at fusion in spider monkeys. *Biol Lett* 3:147–149. doi: 10.1098/rsbl.2007.0041
- Aureli F, Schaffner CM, Boesch C, Bearder SK, Call J, Chapman CA, Connor RC, Di Fiore A, Dunbar RIM, Henzi SP, Holekamp K, Korstjens AH, Layton R, Lee P, Lehmann J, Manson JH, Ramos-Fernandez G, Strier KB, van Schaik CP (2008) Fission-Fusion Dynamics. *Curr Anthropol* 49:627–654. doi: 10.1086/586708
- Aureli F, van Panthaleon van Eck CJ, Veenema HC (1995) Longtailed macaques avoid conflicts during short-term crowding. *Aggress Behav* 21:113–122. doi: 10.1002/1098-2337(1995)21:2<113::AID-AB2480210204>3.0.CO;2-I
- Aureli F, van Schaik CP (1991) Post-conflict behaviour in long-tailed macaques (*Macaca fascicularis*): I. The social events. *Ethology* 89:89–100. doi: 10.1111/j.1439-0310.1991.tb00296.x
- Aureli F, van Schaik CP, van Hooff JARAM (1989) Functional aspects of reconciliation among captive long-tailed macaques (*Macaca fascicularis*). *Am J Primatol* 19:39–51. doi: 10.1002/ajp.1350190105
- Aureli F, Veenema HC, van Panthaleon van Eck CJ, van Hooff JARAM (1993) Reconciliation, consolation, and redirection in Japanese macaques (*Macaca fuscata*). *Behaviour* 124:1–21. doi: 10.1163/156853993X00470
- Axelrod R, Hamilton WD (1981) The evolution of cooperation. *Science* 211:1390–1396. doi: 10.1126/science.7466396

- Balda RP, Kamil AC (1998) The ecology and evolution of spatial memory in corvids of the southwestern USA: The perplexing pinyon jay. In: Balda RP, Pepperberg IM, Kamil AC (eds) *Animal cognition in nature: the convergence of psychology and biology in laboratory and field*, Academic Press. San Diego, London, pp. 29–64
- Barrett L, Henzi PS (2001) Constraints on relationships formation among female primates. *Behaviour* 139:263–289
- Bastian M, Heymann S, Jacomy M (2009) Gephi: an open source software for exploring and manipulating networks. *International AAAI Conference on Weblogs and Social Media*
- Bednekoff PA, Balda RP (1996a) Social caching and observational spatial memory in pinyon jays. *Behaviour* 133:807–826
- Bednekoff PA, Balda RP (1996b) Observational spatial memory in Clark's nutcrackers and Mexican jays. *Anim Behav* 52:833–839. doi: 10.1006/anbe.1996.0228
- Benchley A (1986) The breeding distribution and abundance of the rook (*Corvus frugilegus* L.) in Great Britain since the 1920's. *J Zool Lond* 210:261–278
- Bercovitch FB (1988) Coalitions, cooperation and reproductive tactics among adult male baboons. *Anim Behav* 36:1198–1209
- Berghänel A, Ostner J, Schülke O (2011) Coalitions destabilize dyadic dominance relationships in male Barbary macaques (*Macaca sylvanus*). *Behaviour* 148:1257–1275. doi: 10.1163/000579511X600628
- Berghänel A, Schülke O, Ostner J (2010) Coalition formation among Barbary macaque males: the influence of scramble competition. *Anim Behav* 80:675–682. doi: 10.1016/j.anbehav.2010.07.002
- Bernstein IS, Ehardt CL (1985) Agonistic aiding: kinship, rank, age, and sex influences. *Am J Primatol* 8:37–52
- Bird CD, Emery NJ (2009a) Insightful problem solving and creative tool modification by captive nontool-using rooks. *Proc Natl Acad Sci* 106:10370–10375. doi: 10.1073/pnas.0901008106
- Bird CD, Emery NJ (2009b) Rooks use stones to raise the water level to reach a floating worm. *Curr Biol* 19:1410–1414. doi: 10.1016/j.cub.2009.07.033
- Bissonnette A, de Vries H, van Schaik CP (2009) Coalitions in male Barbary macaques, *Macaca sylvanus*: strength, success and rules of thumb. *Anim Behav* 78:329–335. doi: 10.1016/j.anbehav.2009.05.010
- Bissonnette A, Franz M, Schülke O, Ostner J (2014) Socioecology, but not cognition, predicts male coalitions across primates. *Behav Ecol* 25:794–801. doi: 10.1093/beheco/aru054
- Bissonnette A, Perry S, Barrett L, Mitani JC, Flinn M, Gavrilets S, de Waal FBM (2015) Coalitions in theory and reality: a review of pertinent variables and processes. *Behaviour* 152:1–56. doi: 10.1163/1568539X-00003241
- Black JM (2001) Fitness consequences of long-term pair bonds in barnacle geese: monogamy

- in the extreme. *Behav Ecol* 12:640–645
- Boesch C, Boesch-Achermann H (2000) *The chimpanzees of the Tai forest: behavioural ecology and evolution*, Oxford University Press. New York
- Bond AB, Kamil AC, Balda RP (2003) Social complexity and transitive inference in corvids. *Anim Behav* 65:479–487. doi: 10.1006/anbe.2003.2101
- Bossema I, Benus RF (1985) Territorial defence and intra-pair cooperation in the carrion crow (*Corvus corone*). *Behav Ecol Sociobiol* 16:99–104. doi: 10.1007/BF00295141
- Boucherie PH, Loretto M-C, Massen JJM, Bugnyar T (2019) What constitutes “social complexity” and “social intelligence” in birds? Lessons from ravens. *Behav Ecol Sociobiol* 73:12. doi: 10.1007/s00265-018-2607-2
- Boucherie PH, Mariette MM, Bret C (2016) Bonding beyond the pair in a monogamous bird : impact on social structure in adult rooks (*Corvus frugilegus*). doi: 10.1163/1568539X-00003372
- Bradbury JW, Vehrencamp SL (1977) Social organization and foraging in emballonurid bats. *Behav Ecol Sociobiol* 2:1–17
- Brandl HB, Griffith SC, Farine DR, Schuett W (2019) Wild zebra finches that nest synchronously have long-term stable social ties. *J Anim Ecol* 0:1–11. doi: 10.1111/1365-2656.13082
- Braun A, Bugnyar T (2012) Social bonds and rank acquisition in raven nonbreeder aggregations. *Anim Behav* 84:1507–1515. doi: 10.1016/j.anbehav.2012.09.024
- Brown C, Garwood MP, Williamson JE (2012) It pays to cheat: tactical deception in a cephalopod social signalling system. *Biol Lett* 8:729–732. doi: 10.1098/rsbl.2012.0435
- Brown JL, Morales V, Summers K (2011) A key ecological trait drove the evolution of biparental care and monogamy in an amphibian. *Am Nat* 175:436–446. doi: 10.1086/650727
- Bugnyar T, Heinrich B (2006) Pilfering ravens, *Corvus corax*, adjust their behaviour to social context and identity of competitors. *Anim Cogn* 9:369–376. doi: 10.1007/s10071-006-0035-6
- Bugnyar T, Reber SA, Buckner C (2016) Ravens attribute visual access to unseen competitors. *Nat Commun* 7:10506. doi: 10.1038/ncomms10506
- Bull CM (2000) Monogamy in lizards. *Behav Processes* 51:7–20
- Bullinger AF, Melis AP, Tomasello M (2011) Chimpanzees, Pan troglodytes, prefer individual over collaborative strategies towards goals. *Anim Behav* 82:1135–1141. doi:10.1016/j.anbehav.2011.08.008
- Burger J (1979) Competition and predation: herring gulls versus laughing gulls. *Condor* 81:269–277. doi: 10.2307/1367631
- Burger J, Shisler J (1978) Nest site selection and competitive interactions of herring and laughing gulls in New Jersey. *Auk* 95:252–266

- Bygott DJ, Bertram BCR, Hanby JP (1979) Male lions in large coalitions gain reproductive advantages. *Nature* 282:839–841
- Byrne RW, Whiten A (1992) Cognitive evolution in primates: evidence from tactical deception. *Man* 27:609–627
- Call J (2001) Chimpanzee social cognition. *Trends Cogn Sci* 5:388–393. doi: 10.1016/S1364-6613(00)01728-9
- Campbell CJ (2006) Lethal intragroup aggression by adult male spider monkeys (*Ateles geoffroyi*). *Am J Primatol* 68:1197–1201. doi: 10.1002/ajp
- Castles DL, Whiten A (1998) Post-conflict behaviour of wild olive baboons. II. Stress and self-directed behaviour. *Ethology* 104:148–160. doi: 10.1111/j.1439-0310.1998.tb00058.x
- Chapais B (1995) Alliances as a means of competition in primates: Evolutionary, developmental, and cognitive aspects. *Am J Phys Anthropol* 38:115–136
- Chapais B, Girard M, Primi G (1991) Non-kin alliances, and the stability of matrilineal dominance relations in Japanese macaques. *Anim Behav* 41:481–491
- Clayton NS, Emery NJ (2007) The social life of corvids. *Curr Biol* 17:652–656
- Clutton-Brock T (2009) Cooperation between non-kin in animal societies. *Nature* 462:51–57. doi: 10.1038/nature08366
- Clutton-Brock T (2016) *Mammal societies*, Wiley-Blackwell. Oxford
- Clutton-Brock TH, Parker GA (1995) Punishment in animal societies. *Nature* 373:209–216
- Connor RC (2007) Dolphin social intelligence: complex alliance relationships in bottlenose dolphins and a consideration of selective environments for extreme brain size evolution in mammals. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci* 362:587–602
- Connor RC, Smolker RA, Richards AF (1992) Two levels of alliance formation among male bottlenose dolphins (*Tursiops* sp.). *Proc Natl Acad Sci U S A* 89:987–990
- Coombs CJF (1960) Observations on the rook *Corvus frugilegus* in Southwest Cornwall. *Ibis* 102:394–419. doi: 10.1111/j.1474-919X.1960.tb08417.x
- Coombs CJF (1961a) Rookeries and roosts of the rook and jackdaw in South-West Cornwall. Part II. Roosting. *Bird Study* 8:55–70. doi: 10.1080/00063656109475989
- Coombs CJF (1961b) Rookeries and roosts of the rook and jackdaw in South-west Cornwall. Part I. Population, distribution and rookeries. *Bird Study* 8:32–37. doi: 10.1080/00063656109475986
- Cordoni G, Palagi E (2015) Being a victim or an aggressor: Different functions of triadic post-conflict interactions in wolves (*Canis lupus lupus*). *Aggress Behav* 41:526–536. doi: 10.1002/ab.21590
- Cordoni G, Palagi E (2008) Reconciliation in wolves (*Canis lupus*): New evidence for a comparative perspective. *Ethology* 114:298–308. doi: 10.1111/j.1439-0310.2008.01474.x

- Cords M, Aureli, F (2000) Reconciliation and relationship qualities. In: Aureli F, de Waal FBM (eds) *Natural conflict resolution*, University of California Press. Berkeley, pp 177–198
- Cords M, Thurnheer S (1993) Reconciling with valuable partners by long-tailed macaques. *Ethology* 93:315–325. doi: 10.1111/j.1439-0310.1993.tb01212.x
- Coulson JC (2002) Colonial breeding in seabirds. In: Schreiber EA, Burger J (eds) *Biology of marine birds*, CRC Press. Boca Raton, pp 87–113
- Coulson JC (1968) Differences in the quality of birds nesting in the centre and on the edges of a colony. *Nature* 217:478–479
- Cowlshaw G (1992) Song function in gibbons. *Behaviour* 121:131–153
- Dally JM, Clayton NS, Emery NJ (2005a) The social suppression of caching in western scrub-jays (*Aphelocoma californica*). *Behaviour* 142:961–977. doi: 10.1163/1568539055010084
- Dally JM, Emery NJ, Clayton NS (2005b) Cache protection strategies by western scrub-jays, *Aphelocoma californica*: Implications for social cognition. *Anim Behav* 70:1251–1263. doi: 10.1016/j.anbehav.2005.02.009
- Dally JM, Emery NJ, Clayton NS (2010) Avian theory of mind and counter espionage by food-caching western scrub-jays (*Aphelocoma californica*). *Eur J Dev Psychol* 7:17–37. doi: 10.1080/17405620802571711
- Dann P, Norman FI (2006) Population regulation in little penguins (*Eudyptula minor*): the role of intraspecific competition for nesting sites and food during breeding. *Emu - Austral Ornithol* 106:289–296. doi: 10.1071/MU06011
- de Kort SR, Clayton NS (2006) An evolutionary perspective on caching by corvids. *Proc R Soc B Biol Sci* 273:417–423. doi: 10.1098/rspb.2005.3350
- de Kort SR, Tebbich S, Dally JM, Emery NJ, Clayton NS (2006) The comparative cognition of caching. In: Wasserman EA, Zentall TR (eds) *Comparative cognition: Experimental explorations of animal intelligence*, Oxford University Press. Oxford, pp 602–618
- de Waal FBM (1986) The integration of dominance and social bonding in primates. *Q Rev Biol* 61:459–479
- de Waal FBM, Harcourt AH (1992) Coalitions and alliances: a history of ethological research. In: Harcourt AH, de Waal FBM (eds) *Coalitions and alliances in humans and other animals*, Oxford University Press. Oxford, pp 1–19
- de Waal FBM, van Roosmalen A (1979) Reconciliation and consolation among chimpanzees. *Behav Ecol Sociobiol* 5:55–66. doi: 10.1007/BF00302695
- Demaria C, Thierry B (2001) A comparative study of reconciliation in rhesus and Tonkean macaques. *Behaviour* 138:397–410. doi: 10.1163/15685390152032514
- Díaz-muñoz SL, DuVal EH, Krakauer AH, Lacey EA (2014) Cooperating to compete: altruism, sexual selection and causes of male reproductive cooperation. *Anim Behav* 88:67–78. doi: 10.1016/j.anbehav.2013.11.008

- Drews C (1993) The concept and definition of dominance in animal behaviour. *Behaviour* 125:283–313
- Duboscq J, Micheletta J, Agil M, Hodges K, Thierry B, Engelhardt A (2013) Social tolerance in wild female crested macaques (*Macaca nigra*) in Tangkoko–Batuangus Nature Reserve, Sulawesi, Indonesia *Am J Primatol* 75:361–375. doi: 10.1002/ajp.22114
- Ducoing AM, Thierry B (2003) Withholding information in semifree-ranging Tonkean macaques (*Macaca tonkeana*). *J Comp Psychol* 117:67–75. doi: 10.1037/0735-7036.117.1.67
- Dunnet GM, Fordham RA, Patterson IJ (1969) Ecological studies of the rook (*Corvus frugilegus* L.) in North-East Scotland. Proportion and distribution of young in the population. *J Appl Ecol* 6:459–473. doi: <http://www.jstor.org/stable/2401512>
- East M (1988) Crop selection, feeding skills and risks taken by adult and juvenile rooks *Corvus frugilegus*. *Ibis* 130:294–299
- Emery NJ, Clayton NS (2001) Effects of experience and social context on prospective caching strategies by scrub jays. *Nature* 414:443–446. doi: 10.1038/35106560
- Emery NJ, Seed AM, von Bayern AM., Clayton NS (2007) Cognitive adaptations of social bonding in birds. *Philos Trans R Soc B* 362:489–505. doi: 10.1098/rstb.2006.1991
- Feare CJ, Dunnet GM, Patterson IJ (1974) Ecological studies of the rook (*Corvus frugilegus*) in North-East Scotland: food intake and feeding behaviour. *J Appl Ecol* 11:867–893
- Firos S (2001) Absence of intragroup coalitions in adult male red colobus (*Colobus badius tephrosceles*) in the Kibale National Park, Uganda. *Folia Prim* 72: 54–56
- Frank LG (1986) Social organization of the spotted hyaena *Crocuta crocuta*. II. Dominance and reproduction. *Anim Behav* 34:1510–1527
- Fraser ON, Bugnyar T (2010a) The quality of social relationships in ravens. *Anim Behav* 79:927–933. doi: 10.1093/bioinformatics/btm133
- Fraser ON, Bugnyar T (2010b) Do ravens show consolation? Responses to distressed others. *PLoS ONE* 5:e10605. doi:10.1371/journal.pone.0010605
- Fraser ON, Bugnyar T (2011) Ravens reconcile after aggressive conflicts with valuable partners. *PLoS One* 6:e18118. doi: 10.1371/journal.pone.0018118
- Fraser ON, Bugnyar T (2012) Reciprocity of agonistic support in ravens. *Anim Behav* 83:171–177. doi: 10.1016/j.anbehav.2011.10.023
- Fraser ON, Koski SE, Wittig RM, Aureli F (2009) Why are bystanders friendly to recipients of aggression? *Commun Integr Biol* 2:285–291. doi: 10.4161/cib.2.3.8718
- Frigerio D, Weiss B, Kotrschal K (2001) Spatial proximity among adult siblings in greylag geese (*Anser anser*): Evidence for female bonding? *Acta Ethol* 3:121–125. doi: 10.1007/s102110000028
- Fryxell JM, Sinclair RE (1988) Seasonal migration by white-eared kob in relation to resources. *Afr J Ecol* 26:17–31

- Furuichi T, Tokuyama N (2014) Redirected aggression reduces the cost for victims in semi-provisioned free-ranging Japanese macaques (*Macaca fuscata fuscata*). *Behaviour* 151:1121–1141. doi: 10.1163/1568539X-00003176
- Gilby IC (2006) Meat sharing among the Gombe chimpanzees: harassment and reciprocal exchange. *Anim Behav* 71:953–963. doi: 10.1016/j.anbehav.2005.09.009
- Gilby IC, Brent LNJ, Wroblewski EE, Rudicell RS, Hahn BH, Goodall J, Pusey AE (2013) Fitness benefits of coalitionary aggression in male chimpanzees. *Behav Ecol Sociobiol* 67:373–381. doi: 10.1007/s00265-012-1457-6
- Gill SA, Bierema AM-K (2013) On the meaning of alarm calls: a review of functional reference in avian alarm calling. *Ethology* 119:449–461. doi: 10.1111/eth.12097
- Gompper ME (1996) Sociality and asociality in white-nosed coatis (*Nasua narica*): foraging costs and benefits. *Behav Ecol*, 7:254-263
- Goodwin D (1976) *Crows of the world*, British Museum. London
- Graw B, Manser MB (2007) The function of mobbing in cooperative meerkats. *Anim Behav* 74:507–517. doi: 10.1016/j.anbehav.2006.11.021
- Greenwood PJ (1980) Mating systems, philopatry and dispersal in birds and mammals. *Anim Behav* 28:1140–1162
- Greenwood PJ, Harvey PH (1982) The natal and breeding dispersal of birds. *Annu Rev Ecol Syst* 13:1–21
- Griffin AS, Pemberton JM, Brotherton PNM, McIlrath G, Gaynor D, Kansky R, O'Riain J, Clutton-Brock TH (2004) A genetic analysis of breeding success in the cooperative meerkat (*Suricata suricatta*). *Behav Ecol* 14:472–480
- Griffin LR, Thomas CJ (2000) The spatial distribution and size of rook (*Corvus frugilegus*) breeding colonies is affected by both the distribution of foraging habitat and by intercolony competition. *Proc R Soc B Biol Sci* 267:1463–1467. doi: 10.1098/rspb.2000.1165
- Grodzinski U, Clayton NS (2010) Problems faced by food-caching corvids and the evolution of cognitive solutions. *Philos Trans R Soc B* 365:977–987. doi: 10.1098/rstb.2009.0210
- Gros-Louis J, Perry S, Manson JH (2003) Violent coalitionary attacks and intraspecific killing in wild white-faced capuchin monkeys (*Cebus capucinus*). *Primates* 44:341–346. doi: 10.1007/s10329-003-0050-z
- Hall ML, Magrath RD (2007) Temporal coordination signals coalition quality. *Curr Biol* 17:406–407. doi: 10.1016/j.cub.2007.04.022
- Hamilton WD (1964) The genetical evolution of social behaviour. I and II. *J Theor Biol* 7:1–52
- Harcourt AH (1992) Coalitions and alliances: are primates more complex than non-primates? In: Harcourt AH, de Waal FBM (eds) *Coalitions and alliances in humans and other animals*, Oxford University Press. Oxford, pp 445–471

- Harcourt AH, de Waal FBM (1992) *Coalitions and alliances in humans and other animals*, Oxford University Press. Oxford
- Harcourt AH, Stewart KJ (1989) Functions of alliances in contests within wild gorilla groups. *Behaviour* 109:176–189. doi: 10.1163/156853989X00213
- Harcourt AH, Stewart KJ (2007) *Gorilla society: Conflict, compromise, and cooperation between the sexes*, University of Chicago Press. Chicago
- Hare B, Melis AP, Woods V, Hastings S, Wrangham R (2007) Tolerance allows bonobos to outperform chimpanzees on a cooperative task. *Curr Biol* 17:619–623
- Hartbauer M (2010) Collective defense of *Aphis nerii* and *Uroleucon hypochoeridis* (Homoptera, Aphididae) against natural enemies. *PLoS One* 5:e10417. doi: 10.1371/journal.pone.0010417
- Hauser MD (1992) Costs of deception: cheaters are punished in rhesus monkeys (*Macaca mulatta*). *Proc Natl Acad Sci U S A* 89:12137–12139. doi: 10.1073/pnas.89.24.12137
- Heinsohn R, Packer C (1995) Complex cooperative strategies in group-territorial Africa lions. *Science* 269:1260–1262
- Hemelrijk CK, Puga-Gonzalez I (2012) An individual-oriented model on the emergence of support in fights, its reciprocation and exchange. *PLoS One* 7:e37271. doi: 10.1371/journal.pone.0037271
- Hemelrijk CK, Puga-Gonzalez I, Steinhauser J (2015) Cooperation, coalition, alliances. In: Tattersall I, Henke W (eds) *Handbook of Paleoanthropology*, Springer-V. Berlin, Heidelberg, pp 1693–1720
- Henderson IG, Hart PJB (1991) Age-specific differences in the winter foraging strategies of rooks *Corvus frugilegus*. *Oecologia* 85:492–497
- Henzi SP, Weingrill T, Barrett L (1999) Male behaviour and the evolutionary ecology of chacma baboons. *S Afr J Sci*. 95:240–242
- Higham JP, Maestriperi D (2010) Revolutionary coalitions in male rhesus macaques. *Behaviour* 147:1889–1908. doi: 10.1163/000579510X539709
- Hinde RA (1976) Interactions, relationships and social structure. *Man* 11:1–17
- Hirata S, Fuwa K (2007) Chimpanzees (*Pan troglodytes*) learn to act with other individuals in a cooperative task. *Primates* 48:13–21. doi: 10.1007/s10329-006-0022-1
- Hirata S, Matsuzawa T (2001) Tactics to obtain a hidden food item in chimpanzee pairs (*Pan troglodytes*). *Anim Cogn* 4:285–295. doi: 10.1007/s100710100096
- Hirsch BT (2011) Within-group spatial position in ring-tailed coatis: balancing predation, feeding competition, and social competition. *Behav Ecol Sociobiol* 65:391–399. doi: 10.1007/s00265-010-1056-3
- Hou C, Kaspari M, Vander Zanden HB, Gillooly JF (2010) Energetic basis of colonial living in social insects. *Proc Natl Acad Sci U S A* 107:3634–3638. doi: 10.1073/pnas.0908071107

- Hrdy SB (1974) Male-male competition and infanticide among the langurs (*Presbytis entellus*) of Abu, Rajasthan. *Folia Primatol* 22:19–58. doi: 10.1159/000155616
- Hubel TY, Myatt JP, Jordan NR, Dewhirst OP, McNutt JW, Wilson AM (2016) Additive opportunistic capture explains group hunting benefits in African wild dogs. *Nat Commun* 7:1103. doi: 10.1038/ncomms11033
- Hume R, Lesaffre G, Duquet M (2013) *Oiseaux de France et d'Europe*, Larousse. Paris
- Janson CH (1985) Aggressive competition and individual food consumption in wild brown capuchin monkeys (*Cebus apella*). *Behav Ecol Sociobiol* 18:125–138. doi: 10.1007/BF00299041
- Jarman PJ, Jarman MV (1973) Social behaviour, population structure and reproductive potential in impala. *Afr J Ecol* 11:329–338
- Jarvis JUM (1981) Eusociality in a mammal: cooperative breeding in naked mole-rat colonies. *Science* 212:571–573
- Johnson K (1988) Sexual selection in pinyon jays I: female choice and male-male competition. *Anim Behav* 36:1038–1047. doi: 10.1016/S0003-3472(88)80063-0
- Jolles JW, Ostojić L, Clayton NS (2013) Dominance, pair bonds and boldness determine social-foraging tactics in rooks, *Corvus frugilegus*. *Anim Behav* 85:1261–1269. doi: 10.1016/j.anbehav.2013.03.013
- Källander H (2007) Food hoarding and use of stored food by rooks *Corvus frugilegus*. *Bird Study* 54:192–198. doi: 10.1080/00063650709461475
- Kappeler PM, van Schaik CP (2002) Evolution of primate social systems. *Int J Primatol* 23:707–740. doi: 10.1023/A
- Kappeler PM, van Schaik CP (2006) *Cooperation in primates and humans: Mechanisms and evolution*, Springer. Berlin, Heidelberg
- Kasprzykowski Z (2008) Nest location within the tree and breeding parameters of rooks *Corvus frugilegus*. *Bird Study* 55:59–65. doi: 10.1080/00063650809461505
- Kenward B, Rutz C, Weir AAS, Kacelnik A (2006) Development of tool use in New Caledonian crows: inherited action patterns and social influences. *Anim Behav* 72:1329–1343. doi: 10.1016/j.anbehav.2006.04.007
- Kikkawa J, Smith JNM, Prys-Jones R, Fisk P, Catterall C (1986) Determinants of social dominance and inheritance of agonistic behavior in an island population of silvereyes, *Zosterops lateralis*. *Behav Ecol Sociobiol* 19:165–169
- Klingel H (1974) A comparison of the social behaviour of the Equidae. In: Geist V, Walther F (eds) *The behaviour of ungulates and its relation to management*, The Univer. Alberta, Canada, pp 124–132
- Kokko H, Harris MP, Wanless S (2004) Competition for breeding sites and site-dependent population regulation in a highly colonial seabird, the common guillemot *Uria aalge*. *J Anim Ecol* 73:367–376
- Koski SE, Sterck EHM (2007) Triadic postconflict affiliation in captive chimpanzees: does

- consolation console? *Anim Behav* 73:133–142. doi: 10.1016/j.anbehav.2006.04.009
- Kotrschal K, Scheiber IBR, Hirschenhauser K (2010) Individual performance in complex social systems : The greylag goose example. In: Kappeler PM (ed) *Animal Behaviour: Evolution and Mechanisms*, Springer. Berlin, Heidelberg, pp 121-148
- Koyama NF (2001) The long-term effects of reconciliation in Japanese macaques *Macaca fuscata*. *Ethology* 107:975–987. doi: 10.1046/j.1439-0310.2001.00731.x
- Krakauer A, DuVal EH (2011) Kin selection and cooperative courtship in birds. In: Salmon CA, Shackelford TK (eds) *The Oxford handbook of evolutionary family psychology*, Oxford University Press. New York, pp 230-247
- Krause J, Ruxton GD (2002) *Living in groups*, Oxford University Press. Oxford
- Kummer H (1968) *Social organization of hamadryas baboons*, University of Chicago Press. Chicago
- Kummer H (1971) *Primate societies: Group techniques of ecological adaptation*, Aldine. Chicago
- Kutsukake N, Clutton-Brock TH (2008) Do meerkats engage in conflict management following aggression? Reconciliation, submission and avoidance. *Anim Behav* 1441–1453. doi: 10.1016/j.anbehav.2007.09.018
- Kvarnemo C (2018) Why do some animals mate with one partner rather than many? A review of causes and consequences of monogamy. *Biol Rev* 93:1795–1812. doi: 10.1111/brv.12421
- Lamprecht J (1986) Social dominance and reproductive success in a goose flock (*Anser indicus*). *Behaviour* 97:50–65
- Le Boeuf BJ (1974) Male-male competition and reproductive success in elephant seals. *Am Zool* 14:163–176
- Leca JB, Fornasieri I, Petit O (2002) Aggression and reconciliation in *Cebus capucinus*. *Int J Primatol* 23:979–998. doi: 10.1023/A:1019641830918
- Legg EW, Clayton NS (2014) Eurasian jays (*Garrulus glandarius*) conceal caches from onlookers. *Anim Cogn* 17:1223–1126. doi: 10.1007/s10071-014-0743-2
- Lockie JD (1956) Winter fighting in feeding flocks of rooks, jackdaws and carrion crows. *Bird Study* 3:180–190. doi: 10.1080/00063655609475847
- Logan CJ, Emery NJ, Clayton NS (2012) Alternative behavioral measures of postconflict affiliation. *Behav Ecol* 24:98–112. doi: 10.1093/beheco/ars140
- Logan CJ, Ostojić L, Clayton NS (2013) Rook, but not jackdaw, post-conflict third-party affiliation reduces aggression for aggressors. *Ethology* 119:427–435. doi: 10.1111/eth.12078
- Loretto M-C, Fraser ON, Bugnyar T (2015) Ontogeny of social relations and coalition formation in common ravens (*Corvus corax*). *Int J Comp Psychol* 25:180–194
- MacDonald RA, Whelan J (1986) Seasonal variations in feeding range and flock structure of

- the rook *Corvus frugilegus* in eastern Ireland. *Ibis* 128:540–557. doi: 10.1111/j.1474-919X.1986.tb02705.x
- MacNulty DR, Smith DW, Mech LD, Vucetich JA, Packer C (2011) Nonlinear effects of group size on the success of wolves hunting elk. *Behav Ecol* 23:75–82. doi: 10.1093/beheco/arr159
- Majolo B, Ventura R, Koyama NF (2009) Anxiety level predicts post-conflict behaviour in wild Japanese macaques (*Macaca fuscata yakui*). *Ethology* 115:986–995. doi: 10.1111/j.1439-0310.2009.01685.x
- Marzluff, JM, Balda RP (1992) *The pinyon jay: behavioral ecology of a colonial and cooperative corvid*, T & AD Poyser. London
- McComb K, Packer C, Pusey A (1994) Roaring and numerical assessment in contests between groups of female lions, *Panthera leo*. *Anim Behav* 47:379–387
- McMahon BF, Evans RM (1992) Foraging strategies of American white pelicans. *Behaviour* 120:69–89
- Melis AP, Hare B, Tomasello M (2006) Chimpanzees recruit the best collaborators. *Science* (80-) 311:1297–1301
- Miller JA, Stanton MA, Lonsdorf EV, Wellens KR, Markham AC, Murray CM (2017) Limited evidence for third-party affiliation during development in wild chimpanzees (*Pan troglodytes schweinfurthii*). *R Soc Open Sci* 4:170500. doi: 10.1098/rsos.170500
- Mitani JC, Call J, Kappeler PM, Palombit RA, Silk JB (2012) *The evolution of primate societies*, University of Chicago Press. Chicago, London
- Mitani JC, Watts D, Pepper J, Merriwether DA (2002) Demographic and social constraints on male chimpanzee behavior. *Anim Behav* 64:727–737
- Mitchell CL (1994) Migration alliances and coalitions among adult male South American squirrel monkeys (*Saimiri sciureus*). *Behaviour* 130:169–190. doi: 10.1017/CBO9781107415324.004
- Møller AP (1990) Deceptive use of alarm calls by male swallows, *Hirundo rustica*: A new paternity guard. *Behav Ecol* 1:1–6. doi: 10.1093/beheco/1.1.1
- Møller AP (1998) False alarm calls as a means of resource usurpation in the great tit *Parus major*. *Ethology* 79:25–30. doi: 10.1111/j.1439-0310.1988.tb00697.x
- Mooring MS, Hart BL (1992) Animal grouping for protection from parasites: selfish herd and encounter-dilution effects. *Behaviour* 123:173–193
- Noë R (1992) Alliance formation among male baboons: shopping for profitable partners. In: Harcourt AH, de Waal FBM (eds) *Coalitions and alliances in humans and other animals*, Oxford University Press. Oxford, pp 285–321
- Noë R (1994) A model of coalition formation among male baboons with fighting ability as the crucial parameter. *Anim Behav*. 47:211–213
- Noë R, Sluijter AA (1995) Which adult male savanna baboons form coalitions? *Int J Primatol*

- Nowicki JP, O’Connell LA, Cowman PF, Walker SPW, Coker DJ, Pratchett MS (2018a) Variation in social systems within Chaetodon butterflyfishes , with special reference to pair bonding. PLoS One 13:e0194465. doi: 10.1371/journal.pone.0194465
- Nowicki JP, Walker SPW, Coker DJ, Hoey AS, Nicolet KJ, Pratchett MS (2018b) Pair bond endurance promotes cooperative food defense and inhibits conflict in coral reef butterflyfish. Sci Rep 8:6295. doi: 10.1038/s41598-018-24412-0
- Olioso G (2016) Corbeaux et Corneilles, Delachaux et Niestlé. Paris
- Owen DF (1959) The breeding season and clutch size of the rook *Corvus frugilegus*. Ibis 101:235–239
- Palagi E, Paoli T, Tarli SB (2004) Reconciliation and consolation in captive bonobos (*Pan paniscus*). Am J Primatol 62:15–30. doi: 10.1002/ajp.20000
- Patterson IJ, Dunnet GM, Fordham RA (1971) Ecological studies of the rook, *Corvus frugilegus* L., in North-East Scotland. Dispersion. J Appl Ecol 8:815–833
- Patterson IJ, Grace ES (1984) Recruitment of young rooks, *Corvus frugilegus*, into breeding populations. J Anim Ecol 53:559–572
- Patzelt A, Pirow R, Fischer J (2009) Post-conflict affiliation in Barbary macaques is influenced by conflict characteristics and relationship quality, but does not diminish short-term renewed aggression. Ethology 115:658–670. doi: 10.1111/j.1439-0310.2009.01649.x
- Pereira ME, McGlynn CA (1997) Special relationships instead of female dominance for redfronted lemurs, *Eulemur fulvus rufus*. Am J Primatol 43:239–258
- Perry S, Barrett CH, Manson JH (2004) White-faced capuchin monkeys show triadic awareness in their choice of allies. Anim Behav 67:165–170. doi: 10.1016/j.anbehav.2003.04.005
- Peterson RB (2015) Conflict management in captive bonobos (*Pan paniscus*): Valuable relationships, relationship repair, and third- party interactions with aggressors. University of California, San Diego
- Petit O, Abegg C, Thierry B (1997) A comparative study of aggression and conciliation in three Cercopithecine monkeys (*Macaca fuscata*, *Macaca nigra*, *Papio papio*). Behaviour 134:415–432. doi: 10.1017/CBO9781107415324.004
- Petit O, Desportes C, Thierry B (1992) Differential probability of ‘coproduction’ in two species of macaque (*Macaca tonkeana*, *M. mulatta*). Ethology 90:107–120. doi:10.1111/j.1439-0310.1992.tb00825.x
- Petit O, Thierry B (1994) Aggressive and peaceful interventions in conflicts in Tonkean macaques. Anim Behav 48:1427–1436
- Pettifor RA (1990) The effects of avian mobbing on a potential predator, the European kestrel, *Falco tinnunculus*. Anim Behav 39:821–827
- Purchas TPG (1980) Feeding ecology of rooks (*Corvus frugilegus*) on the Heretaunga Plains,

- Hawke's Bay, New Zealand. *New Zeal J Zool* 7:557–578. doi: 10.1080/03014223.1980.11760687
- Raby CR, Alexis DM, Dickinson A, Clayton NS (2007) Planning for the future by western scrub-jays. *Nature* 445:919–921. doi: 10.1038/nature05575
- Range F, Noë R (2005) Can simple rules account for the pattern of triadic interactions in juvenile and adult female sooty mangabeys? *Anim Behav* 69:445–452
- Rebout N, Desportes C, Thierry B (2017) Resource partitioning in tolerant and intolerant macaques. *Aggress Behav* 43:513–520. doi: 10.1002/ab.21709
- Reichard UH, Boesch C (2003) *Monogamy: Mating strategies and partnerships in birds, humans and other mammals*, Cambridge University Press. Cambridge
- Ren R, Yan K, Su Y, Qi H, Liang B, Bao W, de Waal FBM (1991) The reconciliation behavior of golden monkeys (*Rhinopithecus roxellanae roxellanae*) in small breeding groups. *Primates* 32:321–327. doi: 10.1007/BF02382673
- Richardson SC, Patterson IJ, Dunnet GM (1979) Fluctuations in colony size in the rook, *Corvus frugilegus*. *J Anim Ecol* 48:103–110
- Roberts G (1996) Why individual vigilance declines as group size increases. *Anim Behav* 51:1077–1086
- Röell A, Bossema I (1982) A comparison of nest defence by jackdaws, rooks, magpies and crows. *Behav Ecol Sociobiol* 11:1–6. doi: 10.1007/BF00297658
- Røskoft E (1983) Sex-role partitioning and parental care by the rook *Corvus frugilegus*. *Ornis Scand* 14:180–187
- Roubik DW (2012) Ecology and social organisation of bees. In: eLS, John Wiley. Chichester, pp 1–11
- Russell AF, Wright J (2008) Avian mobbing: byproduct mutualism not reciprocal altruism. *Trends Ecol Evol* 24:3–5. doi: 10.1016/j.tree.2008.08.006
- Rytkönen S, Koivula K, Lindgren E (1993) The population size and breeding biology of the Rook *Corvus frugilegus* in northern Finland. *Ornis Fenn* 70:202–212
- Schaffner CM, Aureli F, Caine NG (2005) Following the rules: Why small groups of tamarins do not reconcile conflicts. *Folia Primatol* 76:67–76. doi: 10.1159/000083614
- Scheiber IBR, Kotrschal K, Weiß BM (2009) Serial agonistic attacks by greylag goose families, *Anser anser*, against the same opponent. *Anim Behav* 77:1211–1216. doi: 10.1016/j.anbehav.2009.01.026
- Scheiber IBR, Weiß BM, Frigerio D, Kotrschal K (2005) Group active and passive social support in families of greylag geese (*Anser anser*). *Behaviour* 142:1535–1557. doi: 10.1163/156853905774831873
- Scheid C, Schmidt J, Noë R (2008) Distinct patterns of food offering and co-feeding in rooks. *Anim Behav* 76:1701–1707. doi: 10.1016/j.anbehav.2008.07.023

- Scheid C, Noë R (2010) The performance of rooks in a cooperative task depends on their temperament. *Anim Cogn* 13:545–553. doi: 10.1007/s10071-009-0305-1
- Schmelz M, Call J (2016) The psychology of primate cooperation and competition: a call for realigning research agendas. *Philos Trans R Soc B Biol Sci* 371:20150067. doi: 10.1098/rstb.2015.0067
- Schülke O, Bhagavatula J, Vigilant L, Ostner J (2010) Social bonds enhance reproductive success in male macaques. *Curr Biol* 20:2207–2210. doi: 10.1016/j.cub.2010.10.058
- Scott DK (1980) Functional aspects of prolonged parental care in Bewick's swans. *Anim Behav* 28:938–952
- Seed AM, Clayton NS, Emery NJ (2007) Postconflict third-party affiliation in rooks, *Corvus frugilegus*. *Curr Biol* 17:152–158. doi: 10.1016/j.cub.2006.11.025
- Seed AM, Clayton NS, Emery NJ (2008) Cooperative problem solving in rooks (*Corvus frugilegus*). *Proc R Soc B Biol Sci* 275:1421–1429
- Seed AM, Tebbich S, Emery NJ, Clayton NS (2006) Investigating physical cognition in rooks, *Corvus frugilegus*. *Curr Biol* 16:697–701. doi: 10.1016/j.cub.2006.02.066
- Semel B, Sherman PW (2001) Intraspecific parasitism and nest-site competition in wood ducks. *Anim Behav* 787–803. doi: 10.1006/anbe.2000.1657
- Shaw RC, Clayton NS (2012) Eurasian jays, *Garrulus glandarius*, flexibly switch caching and pilfering tactics in response to social context. *Anim Behav* 84:191–1200. doi: 10.1016/j.anbehav.2012.08.023
- Shields WM (1984) Barn swallow mobbing: self-defence, collateral kin defence, group defence, or parental care? *Anim Behav* 32:132–148
- Silk JB (1999) Male bonnet macaques use information about third-party rank relationships to recruit allies. 45–51
- Silk JB (2007) The adaptive value of sociality in mammalian groups. *Philos Trans R Soc B* 362:539–559. doi: 10.1098/rstb.2006.1994
- Silk JB, Alberts SC, Altmann J (2004) Patterns of coalition formation by adult female baboons in Amboseli, Kenya. *Anim Behav* 67:573–582. doi: 10.1016/j.anbehav.2003.07.001
- Silk JB, Alberts SC, Altmann J (2003) Social bonds of female baboons enhance infant survival. *Science* 302:1231–1234
- Silk JB, Beehner JC, Bergman TJ, Crockford C, Engh AL, Moscovice LR, Wittig RM, Seyfarth RM, Cheney DL (2010) Strong and consistent social bonds enhance the longevity of female baboons. *Curr Biol* 20:1359–1361. doi: 10.1016/j.cub.2010.05.067
- Silk JB, Brosnan SF, Heinrich J, Lambeth SP, Shapiro SJ (2014) Chimpanzees share food for many reasons: the role of kinship, reciprocity, social bonds and harassment on food transfers. *Anim Behav* 85:941–947. doi: 10.1016/j.anbehav.2013.02.014
- Sima MJ, Matzinger T, Bugnyar T, Pika S (2018) Reconciliation and third-party affiliation in carrion crows. *Ethology* 124:33–44. doi: 10.1111/eth.12699

- Sima MJ, Pika S, Bugnyar T (2016) Experimental manipulation of food accessibility affects conflict management behaviour in ravens. *Ethology* 122:114–126. doi: 10.1111/eth.12451
- Smith, JE, Kolowski JM, Graham KE, Dawes SE, Holekamp KE (2008) Social and ecological determinants of fission-fusion dynamics in the spotted hyaena. *Anim Behav* 76:619–636. doi: 10.1016/j.anbehav.2008.05.001
- Smith JE, Van Horn RC, Powning KS, Cole AR, Graham KE, Memenis SK, Holekamp KE (2010). Evolutionary forces favoring intragroup coalitions among spotted hyenas and other animals. *Behav Ecol* 21: 284-303. <https://doi.org/10.1093/beheco/arp181>
- Sommer V, Denham A, Little K (2002) Postconflict behaviour of wild Indian langur monkeys: Avoidance of opponents but rarely affinity. *Anim Behav* 63:637–648. doi: 10.1006/anbe.2001.1897
- Stevens JMG, Vervaecke H, De Vries H, Van Elsacker L (2006) Social structures in *Pan paniscus*: testing the female bonding hypothesis. *Primates* 47:210–217. doi: 10.1007/s10329-005-0177-1
- Surbeck M, Boesch C, Girard-Buttoz C, Crockford C, Hohmann G, Wittig RM (2017) Comparison of male conflict behavior in chimpanzees (*Pan troglodytes*) and bonobos (*Pan paniscus*), with specific regard to coalition and post-conflict behavior. *Am J Primatol* 79:e22641. doi: 10.1002/ajp.22641
- Swingland IR (1977) The social and spatial organization of winter communal roosting in rooks (*Corvus frugilegus*). *J Zool London* 182:509–528. doi: 10.1111/j.1469-7998.1977.tb04167.x
- Szulkin M, Sheldon BC (2008) Dispersal as a means of inbreeding avoidance in a wild bird population. *Proc R Soc B Biol Sci* 275:703–711. doi: 10.1098/rspb.2007.0989
- Szykman M, Engh AL, Van Horn RC, Boydston EE, Scribner KT, Holekamp KE (2003) Rare male aggression directed toward females in a female-dominated society: baiting behavior in the spotted hyena. *Aggress Behav* 29:457–474. doi: 10.1002/ab.10065
- Taber AB, Macdonald DW (1992) Spatial organization and monogamy in the mara *Dolichotis patagonum*. *J Zool* 227:417–438
- Taborsky M (2009) Reproductive skew in cooperative fish groups: virtue and limitations of alternative modeling approaches. In: Hager R, Jones CB (eds) *Reproductive skew in vertebrates: Proximate and ultimate causes*, Cambridge University Press. Cambridge, pp 265-304
- Tebich S, Taborsky M, Winkler H (1996) Social manipulation causes cooperation in keas. *Anim Behav* 52:1–10
- Thierry B (2007) Unity in diversity: Lessons from macaque societies. *Evol Anthropol* 16:224–238. doi: 10.1002/evan.20147
- Thierry B (2013) Identifying constraints in the evolution of primate societies. *Philos Trans R Soc B* 368:20120342

- Thierry B, Aureli F, Nunn CL, Petit O, Abegg C, de Waal FBM (2008) A comparative study of conflict resolution in macaques: insights into the nature of trait covariation. *Anim Behav* 75:847–860. doi: 10.1016/j.anbehav.2007.07.006
- Tokuyama N, Furuichi T (2016) Do friends help each other? Patterns of female coalition formation in wild bonobos at Wamba. *Anim Behav* 119:27–35. doi: 10.1016/j.anbehav.2016.06.021
- Tóth E, Duffy JE (2005) Coordinated group response to nest intruders in social shrimp. *Biol Lett* 1:49–52. doi: 10.1098/rsbl.2004.0237
- Trivelpiece W, Volkman NJ (1979) Nest-site competition between Adélie and chinstrap penguins: an ecological interpretation. *Auk* 96:675–681
- Trivers RL (1971) The evolution of reciprocal altruism. *Q Rev Biol* 46:35–57. doi: 10.1086/406755
- Tyler WAIII (1995) The adaptive significance of colonial nesting in a coral-reef fish. *Anim Behav* 49:949–966
- van Horn R, Engh AL, Scribner KT, Funk SM, Holekamp KE (2004) Behavioural structuring of relatedness in the spotted hyena (*Crocuta crocuta*) suggests direct fitness benefits of clan-level cooperation. *Mol Ecol* 13:449–458. doi: 10.1046/j.1365-294X.2003.02071.x
- Vogel ER, Munch SB, Janson CH (2007) Understanding escalated aggression over food resources in white-faced capuchin monkeys. *Anim Behav* 74:71–80. doi: 10.1016/j.anbehav.2007.02.003
- Vulllioud C, Davidian E, Wachter B, Rousset F, Courtiol A, Höner OP (2019) Social support drives female dominance in the spotted hyaena. *Nat Ecol Evol* 3:71–76 doi: 10.1038/s41559-018-0718-9
- Wahaj SA, Guse KR, Holekamp KE (2001) Reconciliation in the spotted hyena (*Crocuta crocuta*). *Ethology* 107:1057–1074. doi: 10.1046/j.1439-0310.2001.00717.x
- Waite RK (1985) Food caching and recovery by farmland corvids. *Bird Study* 32:45–49. doi: 10.1080/00063658509476854
- Ward A, Webster M (2016) *Sociality: The behaviour of group-living animals*, Springer. Berlin, Heidelberg
- Waldeck P, Andersson M, Kilpi M, Öst M (2008) Spatial relatedness and brood parasitism in a female-philopatric bird population. *Behav Ecol* 19:67–73. doi: 10.1093/beheco/arm113
- Wascher CAF, Fraser ON, Kotrschal K (2010) Heart rate during conflicts predicts post-conflict stress-related behavior in greylag geese. *PLoS One* 5:e15751. doi: 10.1371/journal.pone.0015751
- Watts DP (1995) Post-conflict social events in wild mountain gorillas. II. Redirection, side direction, and consolation. *Ethology* 100:158–174. doi: 10.1111/j.1439-0310.1995.tb00322.x
- Watts DP (2006) Conflict resolution in chimpanzees and the valuable-relationships hypothesis. *Int J Primatol* 27:1337–1364. doi: 10.1007/s10764-006-9081-9

- Watts DP, Colmenares F, Arnold K (2000) Redirection, consolation, and male policing: How targets of aggression interact with bystanders. In: Aureli F, de Waal FBM (eds) *Natural conflict resolution*, University of California Press. Berkeley, pp 281–301
- Weaver A (2003) Conflict and reconciliation in captive bottlenose dolphins, *Tursiops truncatus*. *Mar Mammal Sci* 19:836–846. doi: 10.1111/j.1748-7692.2003.tb01134.x
- Wheeler BC (2009) Monkeys crying wolf? Tufted capuchin monkeys use anti-predator calls to usurp resources from conspecifics. 3013–3018. doi: 10.1098/rspb.2009.0544
- Wittemyer G, Getz WM (2007) Hierarchical dominance structure and social organization in African elephants, *Loxodonta africana*. *Anim Behav* 73:671–681. doi: 10.1016/j.anbehav.2006.10.008
- Wittig RM, Boesch C (2005) How to repair relationships - Reconciliation in wild chimpanzees (*Pan troglodytes*). *Ethology* 111:736–763. doi: 10.1111/j.1439-0310.2005.01093.x
- Wittig RM, Crockford C, Weltring A, Deschner T, Zuberbühler K (2015) Single aggressive interactions increase urinary glucocorticoid levels in wild male chimpanzees. *PLoS One* 10: e0118695. doi: 10.1371/journal.pone.0118695
- Yamamoto C, Ishibashi T, Yoshida A, Amano M (2016) Effect of valuable relationship on reconciliation and initiator of reconciliation in captive bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*). *J Ethol* 34:147–153. doi: 10.1007/s10164-016-0459-7
- Yamamoto C, Morisaka T, Furuta K, Ishibashi T, Yoshida A, Taki M, Mori Y, Amano M (2015) Post-conflict affiliation as conflict management in captive bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*). *Sci Rep* 5:14275. doi: 10.1038/srep14275
- Young C, Majolo B, Schülke O, Ostner J (2014) Male social bonds and rank predict supporter selection in cooperative aggression in wild Barbary macaques. *Anim Behav* 95:23–32. doi: 10.1016/j.anbehav.2014.06.007
- Zhang P, Watanabe K, Li B, Tan CL (2006) Social organization of Sichuan snub-nosed monkeys (*Rhinopithecus roxellana*) in the Qinling mountains, Central China. *Primates* 47:347–382. doi: 10.1007/s10329-006-0178-8

ANNEXES

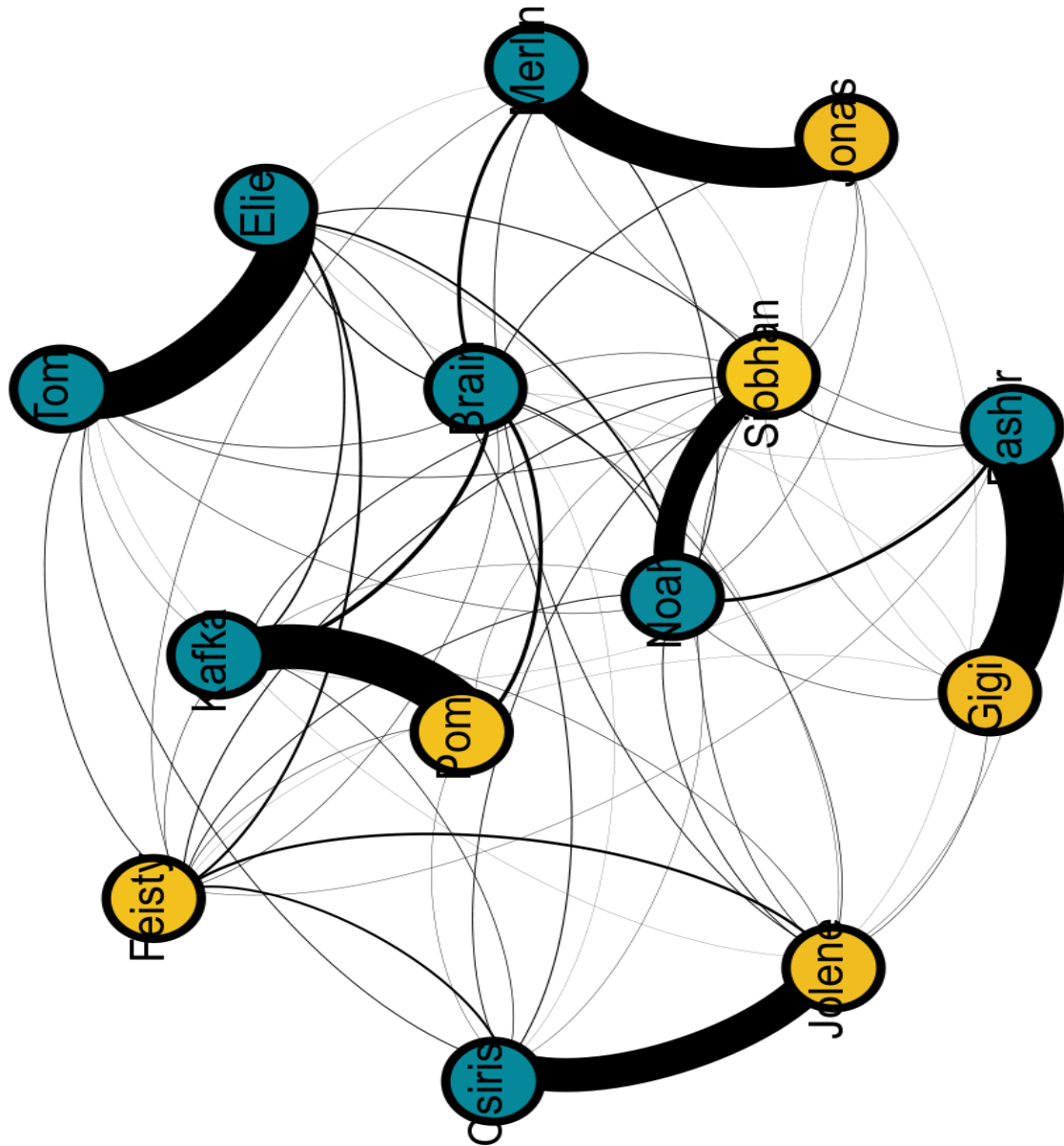


Figure A1. Réseau social 2017. Réseau basé sur toutes les proximités observées entre les individus au cours de l'année 2017 (63 jours ; 426 scans). Les nœuds représentent les individus. L'épaisseur des liens correspond au nombre d'observations au cours desquelles les individus étaient à proximité l'un de l'autre. Noter que Siobhan et Noah ne forment pas un couple bien qu'ils soient très souvent côte à côte (pas de comportements de toilettage ni de nourrissage ni de nidification ensemble).

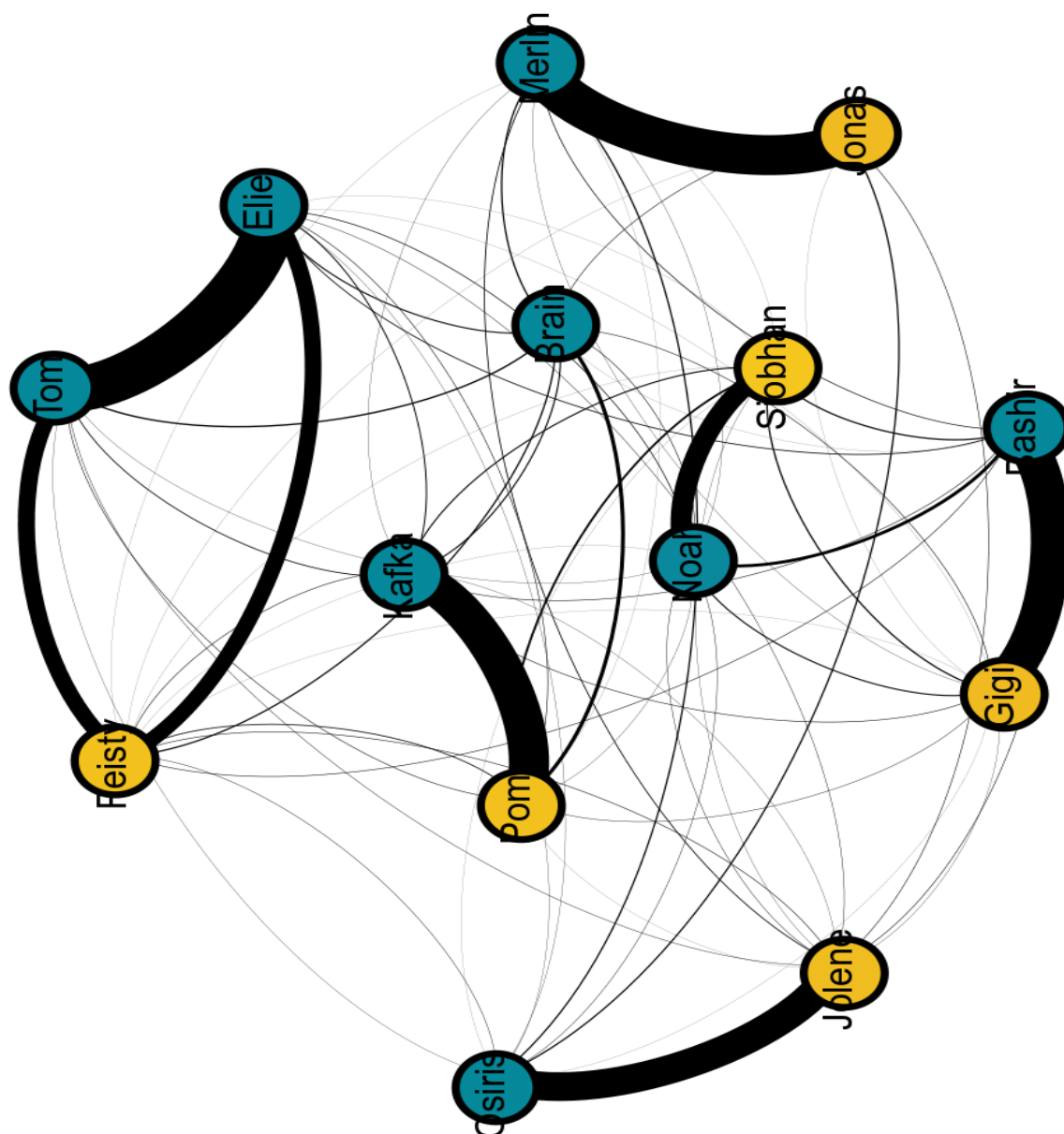


Figure A2. Réseau social 2018. Réseau basé sur toutes les proximités observées entre les individus au cours de l'année 2018 (64 jours ; 441 scans). Les nœuds représentent les individus. L'épaisseur des liens correspond au nombre d'observations au cours desquelles les individus étaient à proximité l'un de l'autre. Noter que Siobhan et Noah ne forment pas un couple bien qu'ils soient très souvent côte à côte (pas de comportements de toilettage ni de nourrissage ni de nidification ensemble).

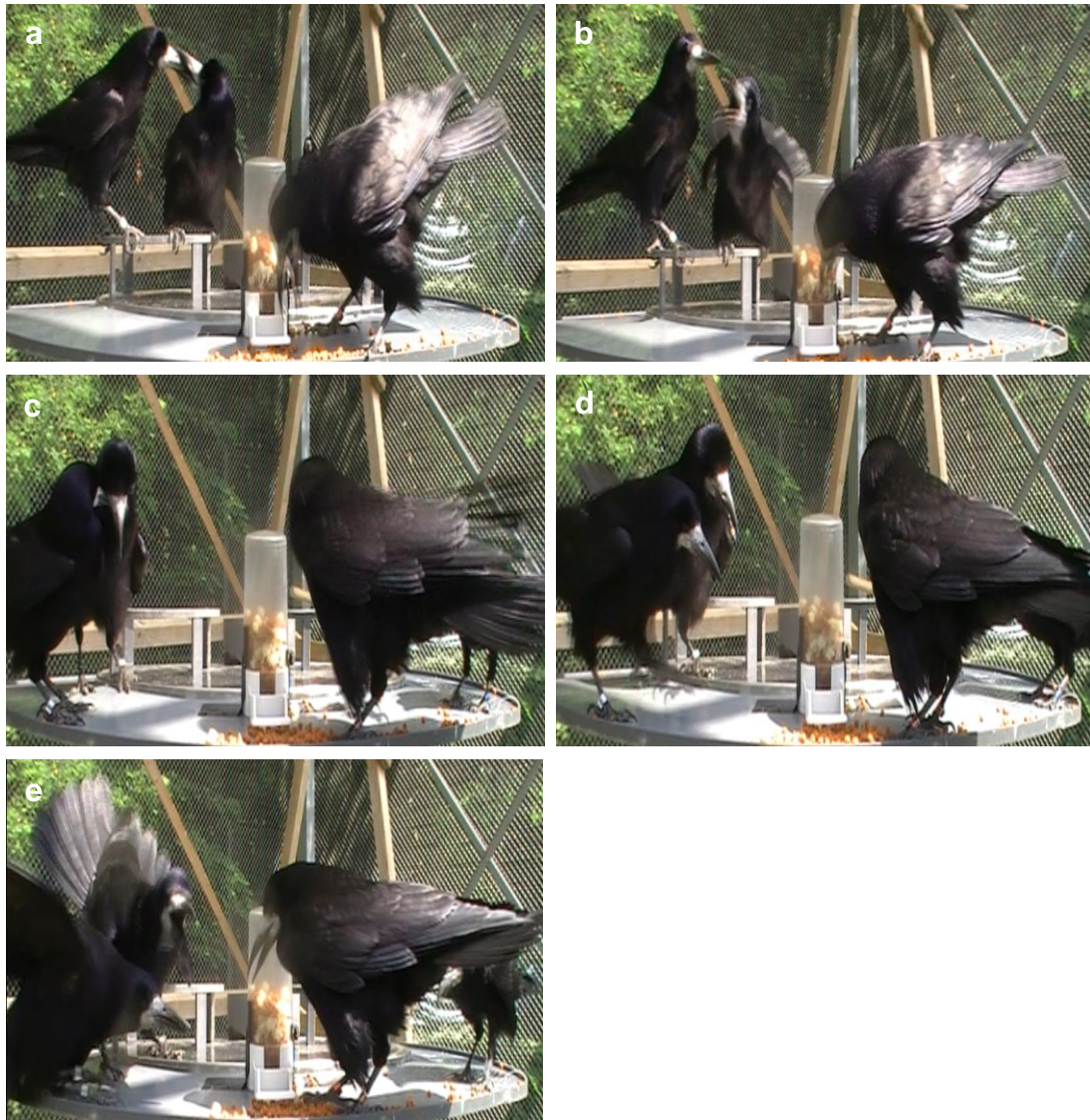


Figure A3. Exemple d'une séquence de comportements affiliatifs et agonistiques lors d'une coalition. La coalition est faite par un couple contre un individu qui monopolise la nourriture (l'individu qui arrive sur la table en cours de coalition, en bas à droite, n'a pas été impliqué dans le conflit). La femelle est à gauche, le mâle à droite. Dans l'ordre : (a) jumelage des becs, (b) vocalisation du mâle, (c) contact des becs, (d) menace conjointe, (e) coups de becs de la part des deux individus avec vocalisation du mâle et de la femelle (bec fermé). *Source* : Aïcha Mohamed Benkada

Coopérer pour faire face à la compétition : importance des liens sociaux chez une espèce coloniale monogame, le corbeau freux (*Corvus frugilegus*)

La vie en groupe social apporte des avantages considérables mais augmente aussi la compétition, qui peut parfois être surmontée par la coopération. L'objectif de ma thèse a été de déterminer l'influence des liens sociaux sur l'expression de la coopération en situation de compétition chez les corbeaux freux, une espèce coloniale monogame. Deux formes de coopération ont été étudiées : l'affiliation suite à un conflit (réconciliation et affiliation avec un tiers) et la formation de coalitions. Pris dans leur ensemble, mes résultats montrent que les corbeaux freux recourent à la coopération surtout quand cela s'avère nécessaire et que, lorsqu'ils coopèrent, ils le font quasi-exclusivement avec leur apparié. Mes résultats suggèrent que les patterns de coopération des corbeaux freux sont largement conditionnés par leur organisation sociale : l'imprévisibilité de leur environnement social a pu conduire à la flexibilité dont ils font preuve dans le recours à la coopération et, le lien de couple, fort et durable, détermine le choix du partenaire de coopération.

Mots-clés : lien de couple, coopération, compétition, réconciliation, affiliation avec un tiers, coalitions, corbeaux freux

Living in a social group brings considerable advantages but also increases competition, which can sometimes be overcome by cooperation. The objective of my thesis was to determine the influence of social bonds on the expression of cooperation in competitive situations among rooks, a colonial monogamous species. Two kinds of cooperation were studied: post-conflict affiliation (reconciliation and third-party affiliation) and coalition formation. Overall, my results show that rooks use cooperation especially when it is necessary and when they cooperate, they do so almost exclusively with their mate. My results suggest that the patterns of cooperation of rooks are largely determined by their social organization: the unpredictability of their social environment may have led to the flexibility they show in the use of cooperation and the strong and long-term pair bond determines the choice of the cooperation partner.

Keywords: pair bond, cooperation, competition, reconciliation, third-party affiliation, coalitions, rooks