



**HAL**  
open science

# Caractérisation des liens sociaux chez la caille japonaise (*Coturnix japonica*): motivation sociale et lien entre familiers

Cécile Schweitzer

► **To cite this version:**

Cécile Schweitzer. Caractérisation des liens sociaux chez la caille japonaise (*Coturnix japonica*): motivation sociale et lien entre familiairs. Sciences du Vivant [q-bio]. Université François Rabelais (Tours), 2009. Français. NNT: . tel-02822762

**HAL Id: tel-02822762**

**<https://hal.inrae.fr/tel-02822762>**

Submitted on 6 Jun 2020

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

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

Copyright

**ÉCOLE DOCTORALE SANTÉ, SCIENCES ET TECHNIQUES**  
**UMR Physiologie de la Reproduction et des Comportements**

**Equipe Comportement, Neurobiologie, Adaptation**

**INRA de Tours - Nouzilly**

**THÈSE** présentée par :

**Cécile SCHWEITZER**

soutenue le : **23 novembre 2009**

pour obtenir le grade de : **Docteur de l'université François - Rabelais**

Discipline/ Spécialité : Sciences de la Vie / Ethologie

**Caractérisation des liens sociaux chez la  
caille Japonaise (*Coturnix japonica*) :  
motivation sociale et lien entre familiers**

**THÈSE dirigée par :**

**Mme ARNOULD Cécile**  
**M. POINDRON Pascal**

Ingénieur de Recherches, HDR, INRA Tours-Nouzilly  
Directeur de Recherches CNRS, INRA Tours-Nouzilly

**RAPPORTEURS :**

**M. BESSEI Werner**  
**M. BOISSY Alain**

Professeur, Université Hohenheim (Allemagne)  
Directeur de Recherches, INRA Clermont-Ferrand-Theix

---

**JURY :**

**Mme ARNOULD Cécile**  
**M. BESSEI Werner**  
**M. BOISSY Alain**  
**M. GHEUSI Gilles**  
**Mme LUMINEAU Sophie**  
**M. NOWAK Raymond**

Ingénieur de Recherches, INRA Tours-Nouzilly  
Professeur, Université Hohenheim (Allemagne)  
Directeur de Recherches, INRA Clermont-Ferrand-Theix  
Maître de Conférences, Université Paris XIII  
Maître de Conférences, Université de Rennes 1  
Directeur de Recherches CNRS, INRA Tours-Nouzilly



*"Quand tu as adopté et éprouvé un ami, accroche-le à ton âme avec un crampon d'acier ;  
mais ne durcis pas ta main au contact du premier camarade frais éclos que tu dénicheras."*

William Shakespeare

*Hamlet (1601)*



# Remerciements

Je tiens tout d'abord à souligner que ce travail a été réalisé au sein de l'unité Physiologie de la Reproduction et des Comportements (INRA de Tours), et soutenu financièrement par le département PHASE et la région Centre.

Au terme de ces trois années de thèse, je souhaite tout d'abord remercier chaleureusement Cécile Arnould qui a su me faire confiance et m'a donné l'opportunité de mener à bien ce travail de thèse. Je ne la remercierai jamais assez pour son investissement dans la mise en œuvre et la relecture de mes travaux. Un grand merci aussi à Pascal Poindron qui a toujours su se rendre disponible pour réfléchir sur nos résultats et relire mes manuscrits, malgré la distance qui nous séparait parfois. Merci pour ses commentaires scientifiques qui m'ont, à chaque fois, permis de voir mes résultats avec un œil neuf.

Merci aux membres du jury : Sophie Lumineau, Werner Bessei, Alain Boissy, Gilles Gheusi et Raymond Nowak d'avoir accepté de lire et de juger ce travail.

Un grand merci également aux membres de mon comité de thèse : Cécilia Houdelier, Pierre Chapillon et Richard Porter de l'intérêt qu'ils portent à mon travail. Ils ont toujours répondu présent pour réfléchir et discuter de mes résultats pendant de longues heures. Je leur dois beaucoup dans l'orientation et l'aboutissement de mon travail de thèse. Cette thèse ne serait pas ce qu'elle est aujourd'hui sans leurs participation et encouragements.

Je tiens également à remercier toute l'équipe Comportement, Neurobiologie, Adaptation de l'INRA de Nouzilly, qui m'a ouvert ses portes et au sein de laquelle j'ai passé trois années de thèse inoubliables, tant d'un point de vue personnel que professionnel. Merci à Raymond Nowak, responsable d'équipe, pour m'avoir accueillie dans cette équipe. Un grand merci à Frédéric Lévy pour sa gentillesse et sa disponibilité. Il a su apporter le petit plus qui a permis de faire avancer mes réflexions. Ses conseils et ses commentaires scientifiques ont joué un rôle important dans la réalisation de ce travail de thèse. Merci à Christine Leterrier pour avoir partagé ses connaissances sur les cailles avec moi. Son enthousiasme et sa gentillesse sont une vraie bouffée d'oxygène dans les moments de doute. Merci à Léa Lansade, Aline Bertin et Ludovic Calandreau pour leur bonne humeur et pour tous les bons moments passés ensemble. Aline, je ne te remercierai jamais assez pour tes encouragements et ton coup de pouce dans la rédaction de mon projet post-doctoral !

Merci à Chantal Moussu, notre grande championne de tir à l'arc, Paul Constantin et son florilège de jeux de mots, et Fabien Cornilleau pour leur précieuse aide dans la réalisation

et l'analyse des observations expérimentales. Chantal, tu as toujours répondu présente pour participer aux observations. Je t'en remercie. Polo, que dire si ce n'est que ces trois années de thèse n'auraient pas eu la même saveur sans toi. Merci pour ta bonne humeur, tes talents graphiques et pour m'avoir fait plonger dans le monde merveilleux de la BD.

Merci à Matthieu Keller pour nos discussions de fin de journée et pour son soutien dans la dernière ligne droite. Sans oublier de remercier Elodie Chaillou, Guillaume Ferreira qui vol vers de nouveaux horizons, Nicole Jouaneau, Maryse Meurisse et Marianne Vidament pour leur accueil, leur disponibilité et tous les moments que nous avons partagés dans les murs de l'INRA.

Enfin, je tiens à remercier tout particulièrement Vanessa Guesdon qui a eu le courage de partager mon bureau dans les derniers mois de rédaction! Je suis ravie que les chemins de la science nous aient permis de nous rencontrer. Merci pour ta bonne humeur, ta joie de vivre, tes bons petits plats et toutes les bonnes soirées au coin du feu ou devant des sushis ! Merci d'avoir partagé ces quelques moments avec moi, et de m'avoir toujours soutenue malgré mes nombreux coups de gueule.

Merci aux membres de l'unité expérimentale UEPEAT pour leur aide technique dans la réalisation de mes expériences : J. Besnard, J-M. Brigand, O. Callut, J. Delaveau, F. Favreau, F. Mercierand, J-M. Meslier, N. Sellier, M. Tanzi, et J-D Terlot-Bryssine. Merci beaucoup à P. Servant et M. Vogel pour leur disponibilité et leur efficacité dans la fabrication de mon matériel expérimental. Si mes salles expérimentales sont aussi fonctionnelles aujourd'hui, c'est à eux que je le dois. Enfin, un grand merci à Jean-Marie Hervouët sans qui la réalisation de mes expériences et l'écriture de cette thèse n'auraient pas été possibles. Merci d'avoir pris soin de mes petites cailles, de ton investissement dans mes expériences et de ta gentillesse. Ces trois années de thèse n'auraient pas été les mêmes sans ton aide.

Merci à l'ensemble des thésards et stagiaires qui ont croisé ma route durant ces trois années : Frédéric, Gaëlle, Jessica, Audrey C., Sylvie, Stéphanie, Audrey R, Faustine, Nathalie, Marie. Un merci tout particulier à Hélène et Bertrand, avec qui j'ai partagé de très bons moments à parler de tout et rien dans notre bureau commun.

Merci également à Magali, Thierry, Aurélie, Ph, Laurent, Claire, Chrystelle pour m'avoir fait découvrir la Touraine, ses vins, ses spécialités culinaires, pour nos parties de jeux endiablées (ma table s'en souvient encore !) et pour toutes les bonnes soirées passées ensemble.

Enfin, je remercie chaleureusement ma famille et mes amis de longue date -en particulier Nel et Audrey- pour leur soutien permanent et pour avoir été là quand il fallait. Si j'en suis arrivée là aujourd'hui, c'est grâce à vous. Non, bien sûr je ne t'oublie pas ! Merci Aymé pour tout ce que tu as fait pour moi, et pour tout ce qui nous attend.

...et pour finir, un grand merci à toutes les cailles pour leur collaboration !



# Table des matières

<i>Remerciements</i>	<i>1</i>
<i>Liste des figures</i>	<i>6</i>
<i>Liste des tableaux</i>	<i>6</i>
<i>Introduction</i>	<i>7</i>
<b>1. La socialité</b>	<b>10</b>
<b>2. La reconnaissance des congénères</b>	<b>10</b>
2.1. Reconnaissance sociale et reconnaissance individuelle	11
2.2. Les bases sensorielles de la reconnaissance sociale	12
<b>3. De la reconnaissance sociale à la formation d'un lien social</b>	<b>14</b>
3.1. Définition et mise en évidence d'un lien social	14
3.2. Pourquoi établir un lien social ?	15
<b>4 Composantes génétiques du comportement social</b>	<b>17</b>
4.1. La sélection génétique	17
4.2. Sélection génétique et bien-être animal	18
4.3. Le modèle animal : les lignées de cailles japonaises à forte ou faible motivation sociale	21
4.3.1. Le processus de sélection sur la motivation sociale	21
4.3.2. Conséquences comportementales de la sélection sur la motivation sociale	23
<b>5. Réponse émotionnelle à la rupture du lien social</b>	<b>26</b>
5.1. La réactivité émotionnelle : mesure de l'état émotionnel de l'animal	26
5.2. La réponse émotionnelle à la séparation sociale et au retour du partenaire: un indice du lien social.	27
5.3. De la séparation sociale à l'instabilité sociale	28
<i>Objectifs de la thèse</i>	<i>31</i>
<i>Chapitre I Discrimination selon la familiarité et la motivation sociale</i>	<i>35</i>
<b>1. Influence de la motivation sociale et de l'âge sur la discrimination entre familier et inconnu</b>	<b>38</b>
<b>2. Incapacité à discriminer ou discrimination masquée par la forte motivation sociale chez les cailleaux HSR?</b>	<b>51</b>
2.1. Discrimination dans le test du tapis roulant	51
2.1.1. Méthode	51
2.1.2. Résultats et discussion	52
2.2 Discrimination dans le test d'habituation-déshabituation	54
2.2.1. Méthode	55

2.2.2. Résultats et discussion _____	58
2.3. Conclusion sur l'influence de la motivation sociale sur la discrimination selon la familiarité _____	60
<b>3. Agressivité chez des cailles adultes à forte ou faible motivation sociale _____</b>	<b>60</b>
3.1. Méthode _____	61
3.2. Résultats et discussion _____	63
<b>4. Conclusion _____</b>	<b>64</b>
<i>Chapitre II Lien social entre congénères familiers: effet de la motivation sociale et de l'environnement social _____</i>	<i>67</i>
<b>1. Formation d'un lien social chez des paires de cailles à forte ou faible motivation sociale _____</b>	<b>69</b>
<b>2. Influence de la taille du groupe sur la formation du lien chez des cailles à forte ou faible motivation sociale _____</b>	<b>95</b>
<b>3. Conclusion _____</b>	<b>117</b>
<i>Chapitre III Réponse émotionnelle de cailles à forte ou faible motivation sociale en situation d'instabilité sociale _____</i>	<i>119</i>
<i>Discussion générale _____</i>	<i>139</i>
<b>1. Rappel des principaux résultats _____</b>	<b>141</b>
<b>2. Le comportement social de la caille japonaise _____</b>	<b>143</b>
<b>3. Motivation sociale, familiarité et liens sociaux : quelle(s) relation(s) ? _____</b>	<b>145</b>
<b>4. Motivation sociale et bien-être en élevage _____</b>	<b>147</b>
<b>5. Conclusion et perspectives _____</b>	<b>149</b>
<i>Bibliographie _____</i>	<i>153</i>
<i>Liste des publications _____</i>	<i>166</i>

## Liste des figures

<b>Figure 1.</b> Les principales implications du processus de reconnaissance sociale dans les comportements sociaux des animaux _____	13
<b>Figure 2.</b> Dispositif de sélection sur la motivation sociale et divergence entre les lignées après 45 générations de sélection _____	22
<b>Figure 3.</b> Conséquences comportementales de la sélection sur la motivation sociale _____	25
<b>Figure 4.</b> Réponses comportementales de cailleteaux HSR et LSR dans le test du tapis roulant en présence de congénères familiers ou non-familiers _____	53
<b>Figure 5.</b> Dispositif expérimental des tests d’habituation-déshabituaiton _____	57
<b>Figure 6.</b> Procédure détaillée des tests d’habituation-déshabituaiton _____	57
<b>Figure 7.</b> Temps passé en posture de vigilance par les cailleteaux HSR et LSR lors des 6 présentations du test d’habituation-déshabituaiton _____	58
<b>Figure 8.</b> Dispositif expérimental pour évaluer l’agressivité des cailles HSR et LSR _____	62

## Liste des tableaux

<b>Tableau 1.</b> Fréquence des cris d’appel et des interactions sociales chez les cailleteaux HSR et LSR lors des test d’habituation-déshabituaiton. _____	59
<b>Tableau 2.</b> Réponses comportementale des cailles adultes HSR et LSR dans le test d’agressivité _____	64
<b>Tableau 3.</b> Les tests comportementaux utilisés pour évaluer la réactivité émotionnelle des cailles HSR et LSR exposées à une situation d’instabilité sociale _____	122
<b>Tableau 4.</b> Principaux résultats obtenus concernant l’influence de la motivation sociale sur le comportement social de la caille japonaise _____	142

# Introduction



L'observation de rassemblements d'individus révèle l'émergence de différents types de comportements sociaux chez les individus du groupe. Que ce soit en milieu naturel ou dans un contexte domestique, ces comportements sociaux ne sont pas distribués au hasard entre les congénères au sein d'une même espèce. La distribution des comportements sociaux dépend notamment des caractéristiques générales ou individuelles des congénères et des capacités cognitives de l'espèce, qui vont moduler l'établissement de relations sociales plus ou moins complexes entre les individus du groupe. Chez les oiseaux sauvages, de nombreuses études ont permis de mettre en évidence le phénomène d'empreinte (Bolhuis 1991), la formation de couples reproducteurs permanents (Emery *et al.* 2007) ou bien encore l'émergence de comportements territoriaux ou coloniaux en période de reproduction, ces derniers reposant sur une reconnaissance parents-jeune (Collias 1952; Aron & Passera 2000). Il a également été montré que les relations sociales entre les individus sont fortement influencées par les traits de personnalité des oiseaux tels que l'exploration, l'audace, l'agressivité, l'activité générale ou l'émotivité (Groothuis & Carere 2005; Cockrem 2007; Garamszegi *et al.* 2008).

Par contre, dans le cas des espèces domestiques pour lesquelles les individus sont constamment en contact et n'ont pas le choix des congénères composant le groupe social comme en milieu naturel, les types de relations sociales liant les individus et les facteurs pouvant influencer leur distribution restent peu connus. Ceci est notamment le cas chez la caille japonaise. Cependant, chez cette espèce, des études réalisées sur deux lignées sélectionnées sur leur motivation sociale ont pu montrer l'influence de ce trait comportemental sur la proximité et les interactions sociales entre les congénères. Il est donc fort probable que la motivation sociale influence les relations sociales entre les congénères chez cette espèce. Le but de la présente thèse a donc été de caractériser le comportement social de la caille japonaise sur la base de la capacité des individus à discriminer un congénère familial d'un inconnu et à établir un lien social avec les congénères familiaux tout en évaluant l'influence de la motivation sociale des oiseaux sur ces comportements sociaux. Pour introduire ce travail, nous donnerons tout d'abord une définition de la socialité et nous montrerons que la reconnaissance sociale et/ou individuelle, ainsi que la formation de relations sociales entre les congénères sont nécessaires au maintien d'une cohésion et stabilité au sein des groupes d'animaux. Nous nous intéresserons ensuite à la composante génétique des comportements sociaux et nous verrons que l'investigation de lignées divergentes constitue une méthode pertinente d'étude des réponses adaptatives des animaux à leur environnement physique et social. Cette partie sera l'occasion de présenter les deux lignées de cailles divergeant pour la motivation sociale qui constituent le modèle animal étudié au cours

de cette thèse. L'étude de ces deux lignées de cailles japonaises nous permettra d'évaluer, au cours de cette thèse, l'importance de la motivation sociale dans la formation de liens sociaux. Le type de relations sociales mises en place par les oiseaux pourrait alors favoriser leur adaptation aux conditions d'élevage en grands groupes. Enfin, nous aborderons la composante émotionnelle des relations sociales au travers de la réponse émotionnelle des individus à la rupture du lien social, qui nous renseigne sur la façon dont un individu perçoit son environnement social et réagit aux perturbations de cet environnement.

## 1. La socialité

Comment définir la socialité ? Le plus simple consisterait à considérer comme sociale toute espèce vivant en groupe. Mais le groupement n'est pas synonyme de vie sociale. De nombreux rassemblements d'animaux sont sous la dépendance de facteurs environnementaux (les papillons de nuit autour d'une source lumineuse, des oiseaux autour d'un point d'eau, les moules sur leur rocher...). Dès lors que les groupements d'animaux résultent de facteurs émanant de leurs congénères et non plus de facteurs environnementaux, le pas vers la socialité est franchi (Aron & Passera 2000). Les interactions entre les différents congénères vont alors aboutir à l'émergence de différents types de comportements sociaux. Ces interactions sociales ne sont pas distribuées de façon aléatoire au sein d'un groupe. Leur distribution reflète les relations sociales pouvant exister entre chaque congénère qui vont varier en fonction de l'âge, du genre, des saisons et du milieu de vie. Le réseau de relations sociales qui va s'établir entre les différents membres du groupe constitue un des facteurs qui définissent l'organisation sociale de l'espèce.

## 2. La reconnaissance des congénères

L'organisation sociale est dans une large mesure caractéristique d'une espèce donnée et présente une grande diversité (Adkins-Regan 2005). Cette variété va des espèces grégaires, dont le regroupement ne nécessite pas une reconnaissance individualisée de chaque congénère (par exemple, les bancs de poisson), aux espèces vivant en groupes stables au sein desquels chaque individu connaît les caractéristiques individuelles de ses congénères et possède un lien génétique avec eux (par exemple, les éléphants d'Afrique, *Loxodonta africana* ou les rats taupes, *Heterocephalus glaber* (Aron & Passera 2000; Adkins-Regan 2005). La reconnaissance est donc une composante essentielle de l'organisation sociale puisque cette capacité à reconnaître ses congénères soit sur la base de ses caractéristiques générales (sexe,

dominance, parenté, état physiologique...) soit sur ses caractéristiques individuelles, va déterminer la nature des interactions sociales entre congénères.

## 2.1. Reconnaissance sociale et reconnaissance individuelle

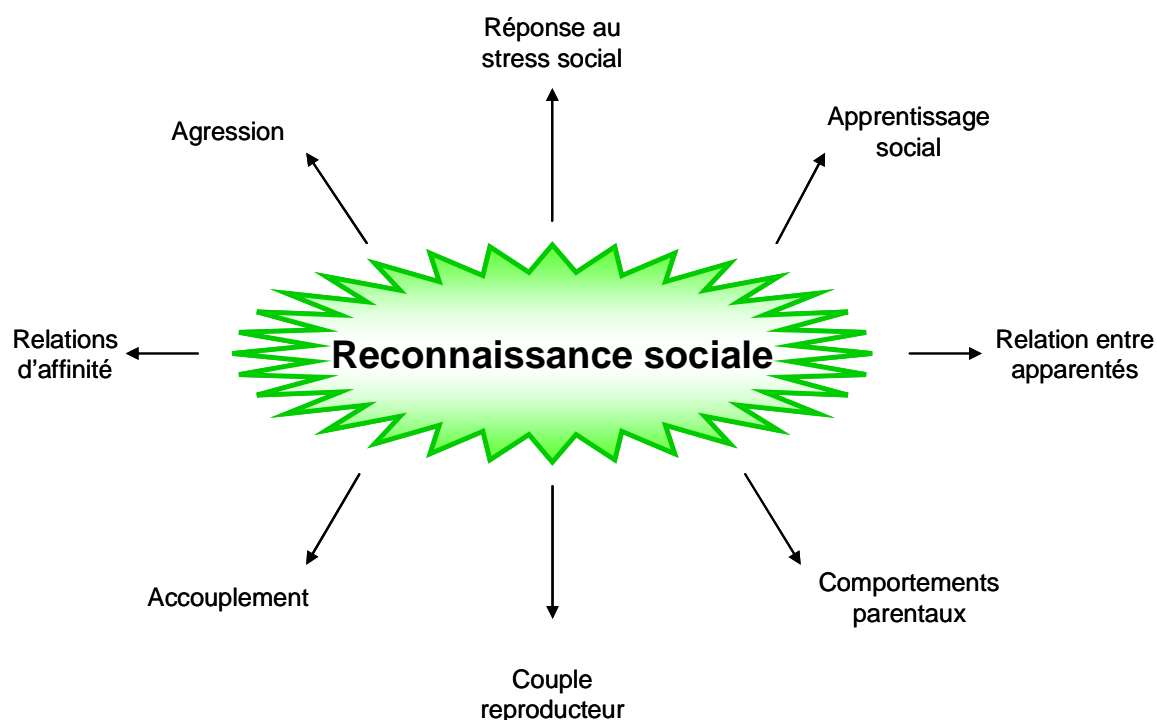
La catégorisation de congénères, connus ou inconnus, sur la base de leurs caractéristiques générales (sexe, dominance, appartenance au groupe, apparenté, etc.) définit la reconnaissance sociale. Ainsi une caractéristique commune aux divers membres d'un groupe va déclencher une réponse qui sur la base de ce trait commun reste la même envers tous les membres de ce groupe (Halpin 1986; Gheusi *et al.* 1997). La reconnaissance individuelle représente une opération cognitive plus complexe qu'une reconnaissance sociale. Elle implique une mémorisation de traits individuels. Ainsi à chaque individu reconnu correspond une réponse qui lui est propre. Le statut de la reconnaissance des familiers n'est pas clair et dépend de la valeur attribuée au caractère familial. Tandis que certains auteurs assimilent la reconnaissance de la familiarité plus ou moins explicitement à une reconnaissance individuelle (Barrows 1975; Johnson 1977; Richter *et al.* 2005; Porter *et al.* 2006), d'autres lui dénie formellement ce statut, au prétexte que les réponses ne sont pas individualisées (Bradshaw 1991; Gheusi *et al.* 1994; Mateo 2004; Thom & Hurst 2004; Mateo 2006). En effet, la reconnaissance du familial implique qu'il n'existe que deux catégories d'individus, les individus qui sont familiers (c'est-à-dire qui se connaissent suite à une période de contact social direct selon Ligout et Porter 2003) et ceux qui sont non familiers, et que les réponses envers les différents familiers ne sont pas différenciées. Il s'agirait donc d'une forme de reconnaissance sociale selon le critère de Gheusi *et al.* (1997). Cependant, Pratte (1999) soulève deux objections à cette catégorisation. D'abord, une reconnaissance de familiarité implique que les animaux familiarisés se soient déjà rencontrés, ce que n'implique pas la reconnaissance sociale. Ensuite, il est difficile de supposer qu'il existe au moins une caractéristique commune aux divers animaux familiers autre que le fait – purement historique - d'avoir déjà été rencontrés. Dans ce cas, la discrimination sur la familiarité ne repose plus simplement sur un critère fixe d'appartenance à une catégorie, c'est-à-dire sur la seule base d'une expérience historique singulière. Elle correspond plutôt à une discrimination des caractéristiques individuelles, et repose donc sur l'attribution d'une identité à des individus sur la base de précédentes interactions sociales. Le niveau de reconnaissance basé sur la familiarité entre les congénères reste donc controversé.



Le concept de reconnaissance implique celui de discrimination: une forme, un stimulus, un congénère, ne peuvent être dits reconnus que par opposition à d'autres formes, stimulus ou congénères dont ils sont discriminés (Halpin 1986; Pratte 1999). Ainsi afin d'éviter toute confusion, nous préférons le terme de discrimination individuelle pour faire référence à la capacité d'un individu à distinguer un congénère familier d'un inconnu au cours de notre étude, qui est basée sur une différence de réponse spontanée entre les deux stimuli. Ce type de paradigme ne nous permet pas de prendre position entre reconnaissance sociale et reconnaissance individuelle.

## 2.2. Les bases sensorielles de la reconnaissance sociale

Les membres d'une même espèce n'interagissent pas de façon aléatoire et indifférenciée. La capacité d'un individu à discriminer les membres de son espèce, ou ses congénères, lui permet de moduler efficacement son comportement envers un partenaire s'il peut détecter de manière précise son espèce, son sexe, son âge, son statut social, son état reproductif, le lien de parenté ou de familiarité qu'il entretient avec ce dernier, voire ses caractéristiques individuelles (Mendl *et al.* 2002; Petit & Pascalis 2004; Ligout & Porter 2006). Ce rôle majeur de la reconnaissance sociale dans les comportements sociaux de l'animal est présenté dans la figure 1. Les informations permettant une telle reconnaissance sont relayées par une variété de modalités sensorielles. Ces modalités sont essentiellement celles qui sont prépondérantes dans la communication au sein de l'espèce concernée : par exemples, les signaux de nature chimique chez les insectes sociaux (Pratte 1999) et les poissons (Brown 2003), l'olfaction chez de nombreux mammifères (Thom & Hurst 2004; Brennan & Kendrick 2006; Ligout & Porter 2006), la vision et l'audition chez les oiseaux (Miller 1979; Dawkins 1995; Nakagawa & Waas 2004), les primates non humain et l'Homme (Petit & Pascalis 2004). La reconnaissance sociale peut aussi reposer sur plusieurs canaux sensoriels. Cette discrimination multimodale s'observe notamment chez le mouton où de nombreuses études ont mis en évidence le rôle des indices visuels, olfactifs et auditifs dans la reconnaissance mère-jeune, la discrimination selon la familiarité ou selon la parenté. Chez cette espèce, chaque sensorialité n'est pas nécessaire dans le processus de discrimination (Poindron *et al.* 2003; Ligout & Porter 2006; Sebe *et al.* 2007). Même si la majorité des espèces présentent une modalité sensorielle prépondérante cela n'exclut pas que d'autres modalités puissent intervenir dans le processus de reconnaissances comme cela a été montré chez le mouton (Terrazas *et al.* 1999; Ferreira *et al.* 2000).



**Figure 1.** Les principales implications du processus de reconnaissance sociale dans les comportements sociaux des animaux.

Cependant, dans certains cas, les individus ayant uniquement accès à ces modalités secondaires semblent plus longs à acquérir l'information permettant la reconnaissance. Ainsi, chez le poussin et l'adulte pour lesquels la modalité visuelle est prépondérante dans le processus de reconnaissance (Dawkins 1995), Porter *et al.* (2005) suggèrent que les informations olfactives et auditives pourraient faciliter la reconnaissance sociale, même si le seul accès à ces informations ne permet pas une reconnaissance rapide.

Tout individu capable de mémoriser et d'utiliser les informations acquises lors d'interactions sociales précédentes va pouvoir moduler sa réponse comportementale lors de ses futures rencontres avec un ou plusieurs congénères. La capacité de reconnaissance sociale joue donc un rôle majeur dans divers contextes sociaux tels que les relations parent-enfant à l'intérieur de la fratrie, l'établissement et la défense d'un territoire, la mise en place d'une hiérarchie au sein du groupe, la compétition, la coopération ou le choix du partenaire sexuel.

### 3. De la reconnaissance sociale à la formation d'un lien social

La reconnaissance sociale constitue l'une des premières étapes essentielles dans la formation d'un lien entre congénères. L'établissement de ce lien est un processus complexe qui va nécessiter l'acquisition d'informations basées sur des indices sociaux et induire une réponse comportementale appropriée lors de rencontre entre congénères. Dans un premier temps, l'individu doit être motivé pour approcher et interagir avec un autre individu. Dans un second temps, il doit être capable d'identifier l'individu comme appartenant à une catégorie de congénères, voire de lui attribuer une identité propre, ce qui suppose la formation d'une mémoire sociale. Enfin, dans ce contexte social approprié, un lien pourra s'établir entre deux individus donnés, aboutissant à l'émergence d'interactions préférentielles entre ces individus (Lim & Young 2006). Qu'il s'agisse d'animaux vivant en grand groupe ou d'individus vivant en paire, l'existence d'un lien social est à la base des relations sociales qui vont régir les interactions sociales entre ces individus.

#### 3.1. Définition et mise en évidence d'un lien social

Une large variété de liens sociaux, sexuels et maternels ont été décrits chez les animaux, ainsi que chez l'Homme. Les liens sociaux correspondent à des liens d'affinité qui se caractérisent par des interactions sociales positives préférentiellement exprimées entre deux individus donnés. Les relations d'affinités sont diverses et varient selon les espèces. Elles peuvent se traduire simplement par le fait qu'un individu donné va préférentiellement interagir de façon positive avec un autre congénère. Par exemple, deux individus ayant établi une relation d'affinité chez les bovins vont présenter une fréquence élevée de léchages et de frottements, et une forte proximité spatiale entre eux (Bouissou *et al.* 2001). Les relations d'affinité peuvent également se traduire par l'implication fréquente de deux individus dans une activité comme le jeu chez le corbeau freux *Corvus frugilegus* (Emery *et al.* 2007), le partage de nourriture chez le choucas des tours *Corvus monedula* (von Bayern *et al.* 2007) ou l'expression d'un soutien lors de conflit face à un tiers chez les primates non humains (Koski & Sterck 2009). Ce type de lien peut donc être mis en évidence au sein d'un groupe, en relevant la fréquence des comportements affiliatifs (partage de nourriture, toilettage, jeux, échanges vocaux, soutien lors de conflit, etc...) pour chaque dyade et en présentant ces fréquences à l'aide d'un sociogramme (Lemasson & Hausberger 2004; Emery *et al.* 2007).

La seconde catégorie de liens fréquemment rencontrés correspond aux liens sexuels qui se définissent par la formation d'un couple reproducteur unique pour une période de durée

variable : couple permanent ou couple maintenu sur plusieurs saisons de reproduction. Deux types de paradigmes permettent de mettre en évidence ce type de lien : le test de choix et le test de séparation-réunion. Lors d'un test de choix, le lien est mesuré par la préférence pour le partenaire basée sur une reconnaissance de sa signature olfactive chez les rongeurs, comme le campagnol des plaines *Microtus ochrogaster* (DeVries *et al.* 1995; Roberts *et al.* 1998) ou sur une reconnaissance de sa signature vocale et de ses caractéristiques visuelles chez les oiseaux tel que le diamant mandarin *Taeniopygion guttata* (Miller 1979; Clayton 1990). Le test de séparation-réunion quant à lui, révèle le lien au travers de la détresse induite par la séparation et l'apaisement lors du retour du partenaire (Shepherd & French 1999; Remage-Healey *et al.* 2003). Les liens d'affinité entre deux congénères, décrits précédemment, peuvent également être mis en évidence à l'aide du test de séparation-réunion notamment en le combinant au paradigme du test de choix (Boissy & Le Neindre 1997). Dans ce cas, la phase de réunion consiste en une présentation simultanée ou distincte du congénère familier et d'un inconnu. Le choix exprimé ou la comparaison des réponses comportementales et/ou physiologiques en présence du familier et de l'inconnu permettra de déterminer l'existence d'un lien d'affinité.

Enfin, la troisième catégorie de liens caractéristique des relations sociales chez les vertébrés correspond au lien maternel. Il s'agit d'un lien d'attachement entre la mère et son jeune défini comme une relation affective entre deux individus donnés, qui est spécifique à la figure d'attachement et qui se maintient dans le temps (Gubernick 1981; Hennessy 1997). La composante émotionnelle intense de cette relation est le critère qui la différencie des deux précédentes catégories de liens. Selon Bowlby (1969), l'enfant doit pouvoir trouver sécurité et réconfort par ce lien privilégié avec le parent, et cette réponse affective ne peut être induite que par la figure d'attachement (Cohen 1974). Les critères qui définissent chacun des trois types de liens décrits précédemment suggèrent que la formation et le maintien du lien impliquent des processus cognitifs plus ou moins complexes selon le type de lien (social, sexuel ou maternel).

### 3.2. Pourquoi établir un lien social ?

Ces différentes formes de relation seraient le résultat de bénéfices mutuels pour les deux parties impliqués dans la relation (Komdeur & Hatchwell 1999; Emery *et al.* 2007). Des individus qui passent plus de temps à proximité, échangent plus de comportements amicaux (par exemple du toilettage mutuel), entrent peu en conflit ou sont alliés face à un troisième parti, présentent un profil comportemental caractéristique de l'existence d'un lien social. La formation de ce lien apporte à chaque individu un bénéfice plus ou moins conséquent

(Kummer 1978). Par exemple, l'organisation sociale des groupes de bovins et d'ovins domestiques repose en grande partie sur des relations d'affinité qui assurent la cohésion du troupeau, accroissent la tolérance sociale dans les situations de conflit ou de compétition et participent étroitement à l'intégration de l'animal dans son milieu d'élevage (Bouissou & Andrieu 1978; Boissy *et al.* 2001b; Bouissou *et al.* 2001). Chez les oiseaux sauvages, le partage de nourriture s'observe principalement dans un contexte de soins aux jeunes ou de cour. Cependant, ce comportement a également été observé hors de ces contextes chez de jeunes choucas des tours *Corvus monedula* au cours des 3 mois qui suivent la dispersion de la couvée (de Kort *et al.* 2006). L'étude de von Bayern *et al.* (2007), chez cette même espèce, suggère que le fréquent partage de nourriture jouerait un rôle majeur dans la formation de liens d'affinité avec d'autres membres du groupe lorsque les liens familiaux s'amenuisent, ces liens d'affinité pouvant ensuite perdurer plusieurs saisons. Ces auteurs ont proposé trois hypothèses pour expliquer l'implication du partage de nourriture dans la formation de liens d'affinité qui, à terme, vont faciliter la mise en place de couples reproducteurs permanents. La première hypothèse fait référence à l'«hypothèse de coalition-formation» de Ligon et Ligon (1978) selon laquelle l'approvisionnement du nid renforce la formation d'un lien social étroit entre l'aidé (un des parents) et l'aidant (les congénères non reproducteurs apparentés ou non avec l'aidé) chez de nombreuses espèces d'oiseaux qui coopèrent dans la reproduction et l'élevage des jeunes. Les mécanismes à l'origine de ce renforcement ne sont pas clairs, mais des processus neurobiologiques modulant la motivation à approcher un congénère et favorisant la mémorisation des caractéristiques de ce congénère pourraient être impliqués (Lim & Young 2006). La seconde hypothèse repose sur le principe du handicap de Zahavi (1975). Selon cette hypothèse, l'action altruiste de partage de nourriture apparaîtrait comme un signal de la part de l'acteur vers le receveur auquel serait associé un coût énergétique. Ce coût qui correspond à un investissement (handicap) de la part de l'acteur serait le garant de la fiabilité du signal. Ce signal transmettrait une information sur l'intention de l'acteur de collaborer et attirerait les collaborateurs potentiels. De ce point de vue, le partage de nourriture apparaît comme un investissement pour une future collaboration ou, en d'autres termes, un lien social. Enfin, selon la troisième hypothèse, en partageant sa nourriture, le donneur choisit d'interagir avec un individu donné et ainsi l'informe de son engagement dans une collaboration (Simpson 1991). Il est possible que l'implication du partage de nourriture dans la formation des liens sociaux chez les jeunes choucas soit le résultat de la combinaison de ces trois hypothèses.

Cette notion de collaboration, qui semble caractériser les relations d'affinité, intervient également dans la formation de couples reproducteurs qui représente une forme majeure de type de lien sexuel rencontré chez les oiseaux. En effet, 90% des oiseaux sont monogames (Lack 1968). Selon les espèces, ce lien va prendre différentes formes. Pour certaines espèces, de nouveaux couples se forment à chaque saison de reproduction (de nombreuses espèces de passereaux par exemple), à l'opposé d'autres espèces se caractérisent par la formation de couples qui se maintiennent toute la vie (par exemple, l'albatros *Diomedea* ou le diamant mandarin *Taeniopygia guttata*) (Reichard 2003). Le maintien d'un couple à long terme résulte principalement de la collaboration pour la reproduction qui repose essentiellement sur des bénéfices génétiques pour le couple. Cependant, le maintien de ce lien repose également sur le développement et la mise en œuvre de capacités cognitives sophistiquées. Ainsi selon Emery *et al.* (2007), percevoir les signaux fins émis par le partenaire et utiliser ces informations sociales pour prédire son comportement nécessiterait des capacités cognitives différentes de celles nécessaires pour simplement mémoriser qui à fait quoi à qui. Cette idée que la qualité des relations sociales entre les individus et leurs capacités cognitives sont étroitement liées s'observe chez les primates non humains. Ils semblent capables de catégoriser les individus en fonction des relations qui les lient aux autres membres du groupe, et leurs comportements semblent affectés à la fois par leur perception des événements récents (par exemple un conflit) et par la reconnaissance des relations qui lient les membres du groupe entre eux (Cheney & Seyfarth 1999; Petit & Pascalis 2004). Cheney et Seyfarth (1990) ont suggéré que les primates non humains peuvent créer des représentations mentales qui correspondraient à différentes sortes de relations sociales: la relation entre la mère et son jeune, la relation entre apparentés, l'amitié entre les mâles et les femelles. Cette capacité à évaluer les relations individuelles et à catégoriser les membres du groupe va déterminer le choix de l'animal à établir un lien social avec tel ou tel congénère, ce qui pourrait expliquer la complexité de leurs relations sociales.

## 4 Composantes génétiques du comportement social

### 4.1. La sélection génétique

Un grand nombre de recherches chez l'animal et l'Homme ont démontré l'existence d'une composante génétique dans les comportements et notamment les comportements sociaux (Cesarini *et al.* 2008; Fowler *et al.* 2009). Ainsi des caractères tels que la peur et

l'anxiété, mais aussi l'aptitude à la dominance, l'agressivité et le comportement sexuel apparaissent comme particulièrement sensibles à la sélection génétique (van Oortmerssen & Bakker 1981; Hansen 1996; Jones 1996; Boissy *et al.* 2002; Mignon-Grasteau & Faure 2002; Mignon-Grasteau *et al.* 2005; Jensen *et al.* 2008). Le processus de sélection consiste en la production intentionnelle de certaines lignées afin d'accentuer leurs traits génétiques caractéristiques. Il permet ainsi d'obtenir des modèles d'étude présentant des valeurs extrêmes pour ces traits de comportements. De plus, contrairement aux modèles animaux qui sont déficients pour un gène spécifique (animaux dits «knockouts»), les modèles animaux issus de la sélection génétique permettent une approche intégrée puisque les mécanismes et la voie neurobiologique impliqués dans l'expression du trait comportemental sont sélectionnés dans leur totalité (Landgraf *et al.* 2007). Les principaux modèles de sélection basés sur des traits comportementaux se sont intéressés à des comportements facilitant l'adaptation des animaux à leur environnement ou permettant d'étudier les déterminismes de comportements délétères tels que l'agressivité chez la souris *Mus musculus* (van Oortmerssen & Bakker 1981; Sandnabba 1996), le renard *Vulpes vulpes* (Belyaev 1979) et le cochon domestique *Sus scrofa domesticus* (Turner *et al.* 2006), le picage chez la poule pondeuse *Gallus gallus domesticus* (Bessei 1995; Kjaer *et al.* 2001; van Hierden *et al.* 2002) ou l'anxiété chez la souris *Mus musculus* et le rat *Rattus norvegicus* (Landgraf & Wigger 2002). Les études réalisées sur ces modèles biologiques visent à déterminer les facteurs qui influencent l'expression de ces comportements, afin de les contrôler et d'améliorer le bien-être des animaux en élevage ou de traiter des réactions comportementales signes d'un mal-être chez l'Homme.

#### 4.2. Sélection génétique et bien-être animal

Le bien-être peut être défini comme un état d'équilibre physiologique et psychologique entre l'individu et son environnement (Désiré *et al.* 2002). L'état de bien-être est donc fortement lié à la façon dont l'animal perçoit son environnement. Il se caractérise par l'absence de faim, de soif, de peur et de détresse, de frustration, d'inconfort physique et thermique, de douleur, de blessures et de maladies et par le fait d'être libre d'exprimer les comportements naturels de l'espèce, mais également par la recherche d'émotions positives tels que le plaisir ou la joie (Dawkins 1983; Duncan 1994; Fraser 1995; Désiré *et al.* 2002; Boissy *et al.* 2007a). Pour accroître le bien-être des animaux, il est possible d'agir sur le milieu d'élevage en le rendant moins contraignant pour l'animal. Une autre possibilité est d'augmenter les capacités d'adaptation des animaux à divers milieux. Pour cela, il est possible soit de moduler la

manière dont l'animal peut ressentir les événements environnants en agissant sur son expérience, à l'aide de manipulations plus ou moins précoces, soit de réaliser une sélection sur des critères comportementaux (Boissy *et al.* 2002). Chez les oiseaux d'élevage, ce type de sélection a été mis en œuvre pour obtenir des modèles permettant d'étudier les mécanismes impliqués dans l'expression de trois comportements fréquemment rencontrés dans les élevages: les comportements de peur, le comportement de picage et les comportements induits par un état de stress social qui peuvent être une source d'atteintes au bien-être des animaux. La comparaison d'oiseaux aux phénotypes extrêmes permet de déterminer si l'ajustement de leurs réactions comportementales faciliterait leurs capacités d'adaptation au milieu d'élevage, et de mieux comprendre les mécanismes sous-tendant ces comportements.

Contrairement au milieu naturel où les comportements de peur sont essentiels à la survie de l'animal (échapper aux prédateurs, éviter des conflits potentiellement mortels et autres dangers), l'expression de réactions de peur en condition d'élevage peut du fait des grandes tailles de groupe et de l'espace limité s'avérer délétère pour l'individu et ses congénères. Ainsi, le déclenchement de réaction de panique chez les poulets peut conduire à un phénomène d'entassement (Mills & Faure 1990b), et de façon plus générale, de fortes réactions de peur vis-à-vis de l'Homme peuvent induire des blessures chez l'animal. Une sélection génétique sur les comportements de peur basée sur la durée d'immobilité tonique (Mills & Faure 1991) ou la corticostéronémie en situation de contention mécanique (Satterlee & Johnson 1988) chez la caille japonaise (*Coturnix japonica*) a permis d'obtenir des animaux moins réactifs à diverses perturbations tels que la nouveauté (environnement, aliment, objet), la manipulation par l'Homme et l'isolement (Jones *et al.* 1992; Jones *et al.* 1994; Jones & Satterlee 1996; Faure *et al.* 2006). Le second comportement exprimé en élevage qui peut à terme altérer le bien-être des oiseaux, est le comportement de picage. Ce comportement se caractérise par des coups de bec non agressifs dirigés vers les plumes des congénères et l'arrachage de ces plumes, ce qui a pour conséquence une détérioration du plumage des oiseaux. Parfois, ce comportement peut conduire à du cannibalisme (Blokhuys & Wiepkema 1998). Une sélection génétique a été entreprise chez la poule domestique (*Gallus gallus domesticus*) afin d'obtenir des individus au comportement de picage réduit et de déterminer les facteurs responsables de ce comportement (Jones & Mills 1999; Kjaer *et al.* 2001; Mignon-Grasteau & Faure 2002; Flisikowski *et al.* 2009). Enfin, l'émergence d'un état de stress lié à l'environnement social imposé par les conditions d'élevage est le troisième phénomène qui peut s'avérer délétère pour les oiseaux. Le concept de stress social est apparu avec la mise en évidence, en situation de forte densité, de réponses comportementales et



physiologiques caractéristiques d'un état de stress chez les animaux (Dantzer 1990). En effet, en condition d'élevage, la taille et la densité des groupes sont fixées par l'Homme. Dans les conditions de l'élevage intensif, les oiseaux de rentes sont élevés dans de très grands groupes composés de milliers d'individus, à de fortes densités (pouvant aller jusqu'à plus de 22 individus/m<sup>2</sup> dans le cas des poulets de chair). Dans ces conditions, les oiseaux domestiques n'ont pas la possibilité de quitter le groupe lorsque la taille limite qui caractérise les petits groupes stables observés en milieu naturel, chez leurs ancêtres (Sullivan 1991; Mench & Keeling 2001) est atteinte. De même, il leur est impossible de se soustraire aux fortes densités à partir desquelles les individus ne disposent plus d'un espace individuel suffisant. Ceci correspond à la distance minimale en deçà de laquelle la présence d'un congénère est considérée comme une agression (Fraser & Broom 1990). Ces conditions vont non seulement limiter l'expression des comportements naturels de l'espèce, mais vont également favoriser les intrusions répétées dans l'espace personnel de chaque individu (Fraser & Broom 1990). Plus récemment, l'émergence d'un stress social a aussi été attribué au fait que les oiseaux qui vivent dans de très grands groupes, comme les poules et poulets sont fréquemment confrontés à des individus inconnus et séparés de leurs congénères familiers (Mench & Keeling 2001). Or, ces animaux qui sont capables de reconnaître jusqu'à 100 individus (Guhl 1953) préfèrent être à proximité de congénères familiers tandis qu'ils évitent les inconnus (Hugues 1977; Dawkins 1982; Grigor *et al.* 1995). De plus, ils montrent une réponse physiologique de stress lors de confrontations avec des inconnus (Candland *et al.* 1969; Gross & Siegel 1985; Anthony *et al.* 1988). Afin de limiter l'apparition d'un stress social chez les oiseaux domestiques, une sélection génétique sur la motivation sociale a été entreprise par Mills et Faure (1991) chez la caille japonaise (*Coturnix japonica*), avec l'espoir d'obtenir des animaux plus tolérants aux fortes densités et aux grands groupes. La caille japonaise présente des caractéristiques comportementales et physiologiques proches de celles de la poule domestique (*Gallus gallus*), et des conditions d'élevage similaires, ce qui en fait un modèle de choix pour ces expériences de sélection. Cet intérêt comme modèle est également renforcé en raison de notamment son faible intervalle entre générations qui permet d'obtenir des lignées divergentes plus rapidement que chez la poule.

### 4.3. Le modèle animal : les lignées de cailles japonaises à forte ou faible motivation sociale

#### 4.3.1. Le processus de sélection sur la motivation sociale

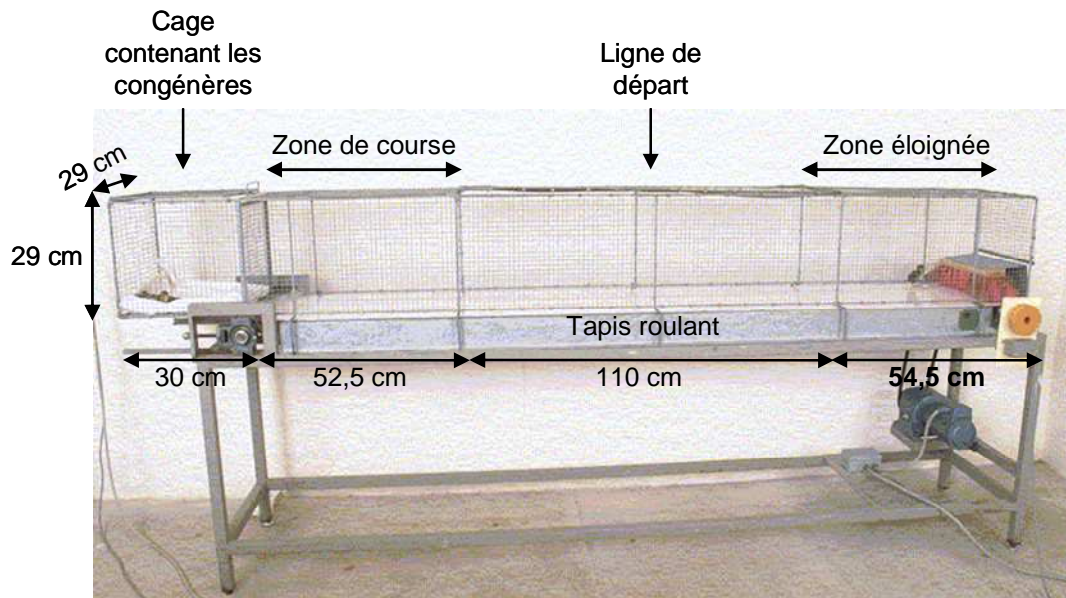
La procédure utilisée pour sélectionner des cailles japonaises sur la motivation sociale a été décrite en détail par Mills et Faure (1991). La motivation sociale est évaluée au travers de la motivation au regroupement social qui est mesurée par la distance parcourue par un cailleteau sur un tapis roulant, pour rejoindre un groupe de congénère (Figure 2A). Les cailleteaux sont testés à l'âge d'une semaine, à la fois dans le test du tapis roulant (J6 à J8) et dans un test d'immobilité tonique (J9 et J10). En effet, la sélection est réalisée sur la base d'un indice composite qui tient compte non seulement de la motivation sociale, mais aussi de la durée d'immobilité tonique des individus, de façon à conserver un niveau d'émotivité moyen dans ces lignées.

Le test du tapis roulant se déroule de la façon suivante: le cailleteau testé est placé sur la ligne de départ du tapis roulant face à un groupe de 5 congénères inconnus, issus d'une lignée témoin (non sélectionnée), situés dans une cage grillagée en bout de tapis. Dès que l'individu testé se déplace vers les congénères et entre dans la zone de course, le tapis roulant est activé (Figure 2A). L'observateur fait varier la vitesse du tapis de telle sorte que le cailleteau testé reste à proximité des congénères sans jamais les atteindre. Dès que le cailleteau arrête de courir, la vitesse du tapis est progressivement réduite afin que le cailleteau se replace sur la ligne de départ. Le test dure 5 minutes au bout desquelles la distance parcourue (unité arbitraire) par le cailleteau est relevée, ainsi que le temps qu'il aura passé dans la zone éloignée des congénères. Afin de prendre en compte la tendance des individus à s'éloigner des congénères, un indice de motivation sociale est calculé pour chaque cailleteau en faisant la différence entre la distance parcouru et le temps passé dans la zone éloignée. Cet indice est d'autant plus élevé, que la motivation sociale est forte.

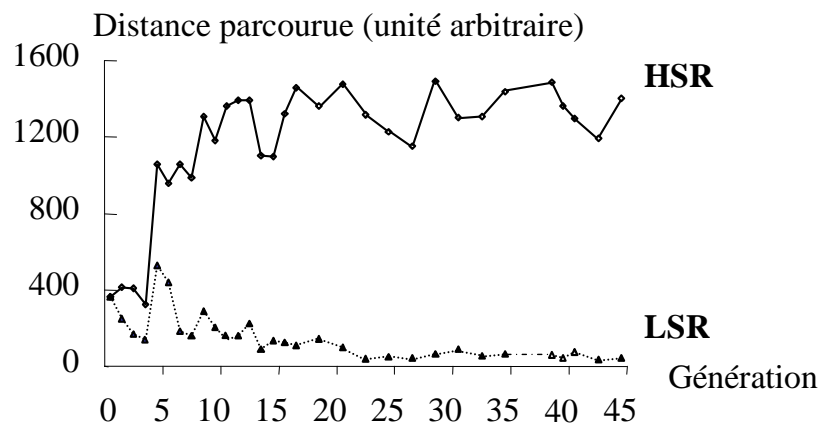
Le test d'immobilité tonique consiste à induire un comportement inné d'inhibition motrice par une contention manuelle de l'oiseau que l'on place sur le dos (Gallup 1976; Jones 1996). Ce test est classiquement utilisé pour évaluer la peur chez les oiseaux, car la durée de maintien de l'immobilité est considérée comme positivement corrélée à la peur de l'oiseau (Jones 1986).

A partir de l'indice de motivation sociale et de la durée d'immobilité tonique, deux lignées divergentes ont été sélectionnées : une lignée de cailles à forte motivation sociale

**A**



**B**



**Figure 2.** (A) Photo du tapis roulant utilisé pour sélectionner les cailles sur leur motivation sociale (Mills & Faure 1990a; Mills & Faure 1991). (B) Divergence des lignées de cailles sélectionnées sur leur forte (HSR) ou faible (LSR) motivation sociale après 45 générations de sélection.

(HSR : High Social Reinstatement behaviour) et une lignée de caille à faible motivation sociale (LSR : Low Social Reinstatement behaviour). Actuellement, après 45 générations de sélection, une forte divergence apparaît entre les lignées à forte (HSR) et faible (LSR) motivation sociale (figure 2B). De plus, il a été montré aux 13<sup>ème</sup> et 38<sup>ème</sup> générations que les différences d'aptitude au regroupement social, mesurées respectivement dans le test du tapis roulant (Launay *et al.* 1993a) ou dans un dispositif similaire chez des femelles, via le temps passé à proximité des congénères dans un corridor présentant à son extrémité une cage contenant des cailles stimuli (Formanek *et al.* 2008), se maintiennent à l'âge adulte. Il en est de même pour l'absence de différence entre cailleaux HSR et LSR dans le test d'immobilité tonique (Launay *et al.* 1993a; Formanek *et al.* 2008).

#### 4.3.2. Conséquences comportementales de la sélection sur la motivation sociale

La différence de motivation sociale entre les deux lignées a été mise en évidence dans de nombreuses situations expérimentales. Les résultats, que nous allons détailler ci-dessous, ont été résumés dans la figure 3. Les distances interindividuelles (DII) entre cailles testées par paire, dans un open field (0,90 x 1,00 m), sont plus importantes entre cailles LSR que HSR à 1 et 3 semaines d'âge (François *et al.* 1999). Cette différence entre les deux lignées n'est pas significative à l'âge de 6 semaines. Les DII des cailles LSR sont stables dans le temps tandis qu'elles augmentent avec l'âge chez les cailles HSR. Dans une situation de choix permanent entre rester à proximité du congénère ou rompre le contact social en se déplaçant dans un compartiment distinct (Delaval 2000), les cailles HSR maintiennent des DII significativement plus petites et passent significativement plus de temps en contact que les cailles LSR à l'âge de 3 semaines. Les DII augmentent entre 1 et 5 semaines d'âge pour les deux lignées: l'augmentation la plus forte étant observée entre 3 et 5 semaines pour les cailles HSR, et entre 1 et 3 semaines pour les cailles LSR. La recherche de la proximité sociale est d'autant plus forte chez les cailleaux HSR que les stimuli présentés dans un test du tapis roulant (test de sélection) sont issus de la même espèce voire de la même lignée (Mills *et al.* 1995; Carmichael *et al.* 1998). L'expression de la motivation sociale est donc espèce- et lignée-dépendante.

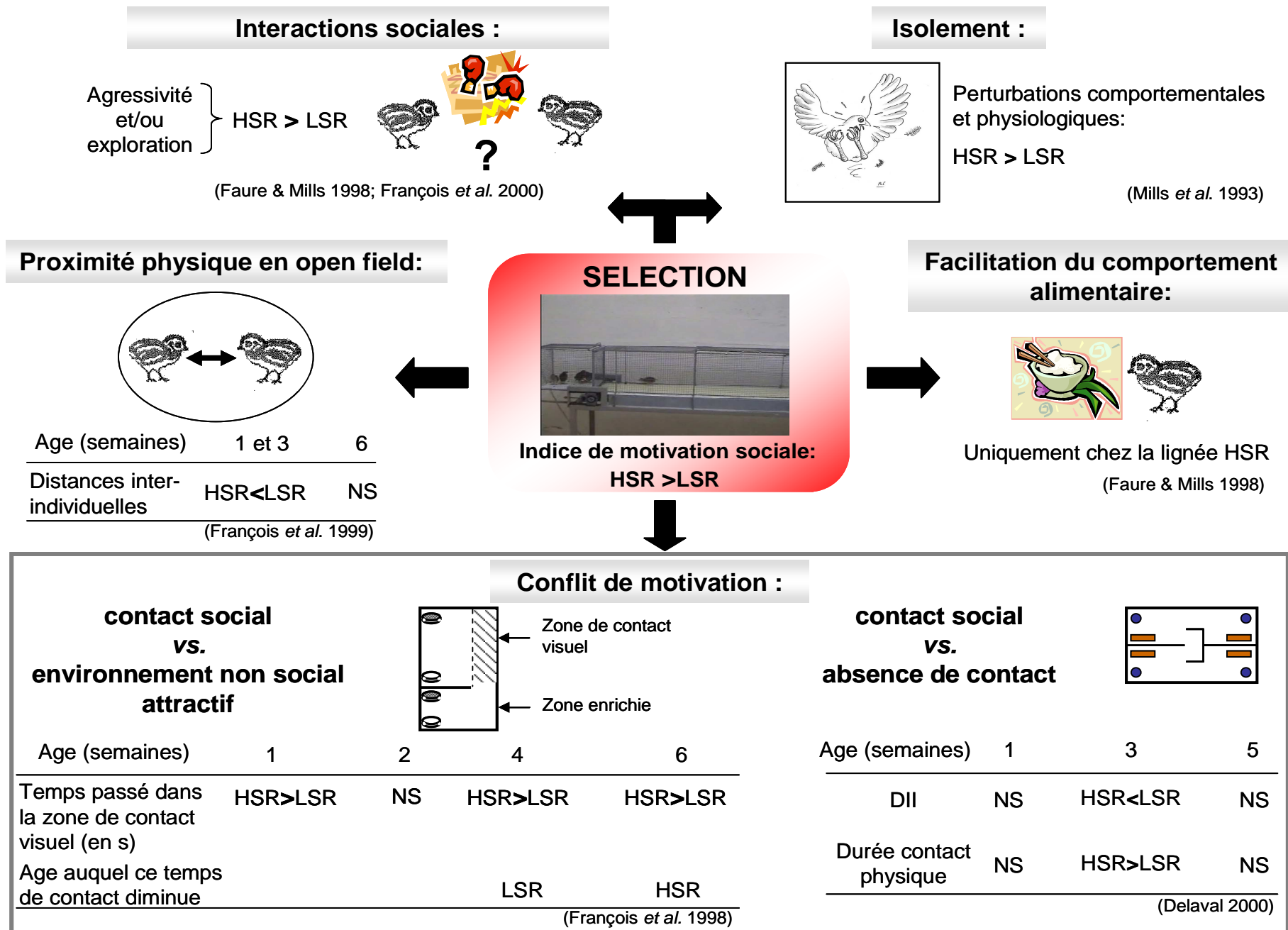
Dans une situation de conflit de motivation entre le contact social dans un environnement physique peu attractif (contact visuel avec un congénère mais sol grillagé), et un environnement non social attractif (présence d'aliment, d'eau et de litière sur le sol), les cailles des deux lignées passent la majeure partie de leur temps (>75%) dans la zone de contact visuel. Cependant, les cailles HSR y passent significativement plus de temps que les

cailles LSR quel que soit leur âge (François *et al.* 1998). La recherche du contact visuel diminue à partir de 4 semaines d'âge chez les cailles LSR et de 6 semaines d'âge chez les cailles HSR. Lorsque les individus sont séparés par un grillage comme dans le test ci-dessus, la différence entre lignées persiste jusqu'à l'âge de 6 semaines. Par contre, elle n'apparaît plus à cet âge dans un test en open field par paire, qui permet un contact physique entre les individus (François *et al.* 1999). La disparition de ces différences entre lignées dans les situations expérimentales permettant un contact physique, pourrait s'expliquer par l'augmentation de la fréquence des comportements agressifs avec l'âge. A l'âge de 6 semaines, la forte motivation sociale qui se caractérise par une recherche active du contact social semble induire une plus forte agressivité vis-à-vis d'un inconnu chez des cailles sexuellement mûres (Faure & Mills 1998), et exacerber leur comportement exploratoire vis-à-vis d'un inconnu quand elles sont non mûres sexuellement (François *et al.* 2000).

Une période d'isolement va induire une perturbation plus importante chez les cailles HSR que chez les cailles LSR à l'âge d'une semaine (Mills *et al.* 1993). Cette perturbation se traduit au niveau comportemental par une fréquence des déplacements, des sauts et des cris plus élevée chez les cailles HSR. Cette réponse active des cailles HSR se retrouve dans le test d'open field qui combine à la fois une réponse de peur à l'environnement nouveau et des tentatives pour restaurer le contact social (Faure & Mills 1998). Au niveau physiologique, seul les cailles HSR présentent une augmentation du taux plasmatique de corticostérone et du rapport hétérophiles/lymphocytes associée à une augmentation de la durée d'isolement (Mills *et al.* 1993).

Enfin, les cailleteaux HSR sont plus sensibles à la facilitation sociale que les cailleteaux LSR: ils ont des latences d'alimentation significativement plus courtes et passent significativement plus de temps à explorer un aliment nouveau s'ils voient un autre cailleteau ingérer cet aliment. Par contre, aucune différence significative n'est obtenue entre lignée en l'absence d'un démonstrateur (Launay 1993; Faure & Mills 1998).

En conclusion, le comportement social des cailles en termes d'attraction sociale, de facilitation sociale et de réponse à l'isolement est donc fortement influencé par la sélection pour la motivation sociale (Figure 3). En effet, les oiseaux à forte motivation sociale passent plus de temps à proximité, interagissent plus souvent avec des congénères et semblent plus sensibles aux facteurs sociaux de leur environnement (présence ou non d'un congénère, informations transmises par les congénères...). L'ensemble des résultats montrent que la différence entre les lignées est spécifique des situations expérimentales ayant une composante sociale. De plus, il a été vérifié dans diverses situations expérimentales que le processus de



**Figure 3.** Conséquences de la sélection sur la motivation sociale chez les lignées de cailles à forte (HSR) et faible (LSR) motivation sociale.

sélection repose bien sur une différence de motivation sociale et non pas sur une simple différence d'activité (Launay *et al.* 1991; Mills *et al.* 1993). Il est donc fort probable que les comportements qui sont à la base des relations sociales entre les individus d'un groupe, telles que la reconnaissance et la formation d'un lien social soient influencés par ce trait comportemental chez la caille japonaise.

## 5. Réponse émotionnelle à la rupture du lien social

Les grands groupes d'oiseaux de rente représentent un environnement social mouvant au sein duquel les individus sont souvent séparés de leurs congénères familiaux, et parallèlement, fréquemment confrontés à des congénères inconnus. Si l'on considère qu'au sein de ces groupes, des liens sociaux peuvent se former entre les congénères familiaux, les individus sont donc potentiellement confrontés à des phases de rupture de ces liens. Or, il a été montré chez de nombreux mammifères, que la rupture du lien entre des partenaires sexuels ou une mère et son jeune induit un état de stress et de détresse émotionnelle (Hennessy 1997). Ainsi, l'exposition répétée à des congénères inconnus et à des phases de séparation d'avec les congénères familiaux est susceptible d'induire un état de stress chronique chez les oiseaux, les rendant plus sensibles aux perturbations de leur environnement. De ce fait, le contexte social rencontré en élevage pourrait avoir des répercussions sur la réactivité émotionnelle des oiseaux, qui se définit comme la prédisposition d'un individu à exprimer des réponses émotionnelles fortes, rapides et durables en réponse aux événements extérieurs (Boissy *et al.* 2005). Chez la caille en particulier, l'effet de l'exposition répétée à ce type de stress social pourrait dépendre de la motivation sociale des individus puisque nous supposons que ce trait comportemental peut influencer la formation et l'intensité du lien entre congénères familiaux.

### 5.1. La réactivité émotionnelle : mesure de l'état émotionnel de l'animal

Une émotion est une réponse affective intense mais brève à un événement extérieur. Elle se définit au travers d'une composante comportementale (une posture ou une activité motrice), d'une composante physiologique (réponses viscérales ou endocriniennes) et d'une composante subjective (l'expérience émotionnelle ou le ressenti) (Dantzer 1988). La composante subjective est généralement estimée chez l'Homme à partir de ses rapports verbaux. Par contre chez l'animal, elle est inférée uniquement à partir des composantes comportementales et physiologiques (Désiré *et al.* 2002; Boissy *et al.* 2007b). La réactivité émotionnelle constitue un indicateur de la manière dont un individu perçoit et réagit à son

environnement, et donc de son état émotionnel. Les émotions négatives telles que la peur étant plus souvent étudiées que les émotions positives, la réactivité émotionnelle est classiquement mesurée à travers la réponse des individus à une situation effrayante. Elle se définit alors comme la propension d'un individu à exprimer des réactions de peur (Boissy 1995; Jones 1996). Jones (1996) ne cite, par exemple, pas moins de 11 situations pouvant provoquer la peur chez les oiseaux d'élevage telles que la soudaineté, la nouveauté (changement d'environnement, d'alimentation, de groupe social), l'exposition à de grands espaces découverts ou encore la présence d'un prédateur (dont l'Homme). Les situations expérimentales utilisées pour évaluer la réponse de peur chez l'oiseau présentent au moins une de ces composantes (Forkman *et al.* 2007). Les tests les plus fréquemment utilisés sont : le test d'objet nouveau qui consiste à présenter un objet inconnu dans la cage des oiseaux, le test d'open field qui consiste à observer les réactions de l'animal placé dans un espace nouveau et vide (Candland & Nagy 1969; Jones 1996), le test d'émergence dans lequel l'animal est isolé dans une enceinte obscure dont l'unique sortie donne sur une enceinte ouverte et éclairée (Mills & Faure 1986; Jones 1996), le test d'immobilité tonique qui consiste à induire un comportement inné d'inhibition motrice par contention manuelle de l'oiseau placé sur le dos (Jones 1996; Forkman *et al.* 2007), et enfin le test d'approche de l'Homme.

## 5.2. La réponse émotionnelle à la séparation sociale et au retour du partenaire: un indice du lien social.

L'existence d'un lien social entre un mâle et une femelle ou entre une mère et son jeune se traduit, comme nous l'avons déjà vu, par des tentatives pour maintenir le contact, une réaction de détresse suite à la séparation sociale, un apaisement et des interactions préférentielles avec la figure d'attachement lors de la réunion. Ceci a été montré chez de nombreuses espèces, par exemple le macaque à queue de cochon *Macaca nemestrina* (Jensen & Tolman 1962), le tamarin-lion *Leontopithecus rosalia* et le marmoset *Callithrix kuhli* (Shepherd & French 1999) chez les primates, ou encore le diamant mandarin *Taeniopygia guttata* chez les oiseaux (Remage-Healey *et al.* 2003). Le test dit de séparation-réunion qui permet d'évaluer la détresse causée par la séparation et le retour à un état initial lors du retour du congénère est donc classiquement utilisé pour mettre en évidence un lien social entre deux individus chez les mammifères (Cirulli *et al.* 1996; Boissy & Le Neindre 1997; Bardet *et al.*



2007). Chez les oiseaux, les études qui utilisent ce type de paradigme sont plus rares (Remage-Healey *et al.* 2003; Valance *et al.* 2008) et ne s'inscrivent pas toujours dans un contexte d'étude du lien social (Rajecki *et al.* 1978).

La réponse émotionnelle des individus à la rupture du contact social est le premier indice du lien qui peut exister entre deux individus. A priori, plus le lien entre deux individus est fort plus la réponse émotionnelle liée à la séparation devrait être intense. Cependant, il est difficile de différencier la perturbation causée par la séparation d'avec un individu donné, qui indique l'existence d'un lien social, d'une réaction causée par l'isolement lui-même (Bardet *et al.* 2007). C'est pourquoi, l'expression d'une réponse comportementale préférentielle et spécifique envers la figure d'attachement, comparée à un autre individu, apparaît comme l'indice majeur de l'existence d'un lien (Gubernick 1981). Ainsi, l'apaisement observé lors de la réunion suite à une période de séparation, est plus important lors du retour du congénère impliqué dans le lien que lorsqu'il s'agit d'un autre congénère. Ainsi, dans le cas de vaches ayant établies des relations d'affinité, la diminution de la fréquence cardiaque est plus importante lors du retour du congénère familial que d'un congénère non familial (Boissy & Le Neindre 1997). Chez le macaque à queue de cochon *Macaca nemestrina*, des mères réunies avec leur propre enfant sont apaisées et interagissent positivement avec lui. Par contre, lorsqu'un enfant inconnu leur est présenté après une période de séparation, elles sont indifférentes vis-à-vis du jeune ou vont exprimer des comportements agonistiques à son encontre (Jensen & Tolman 1962). Enfin, chez le diamant mandarin *Taeniopygia guttata*, le stress induit par la séparation d'avec le partenaire sexuel, qui se traduit par une augmentation du taux plasmatique de corticostérone, se maintient lors du retour d'un congénère inconnu alors qu'une diminution du taux de corticostérone est observé lors du retour du partenaire (Remage-Healey *et al.* 2003). Le retour à un état d'apaisement, suite à la détresse causée par une période de séparation d'avec la figure d'attachement, dépend donc de la nature du congénère présenté lors de la réunion.

### 5.3. De la séparation sociale à l'instabilité sociale

Les conditions d'élevage peuvent constituer un environnement social instable : chez les mammifères de part les ré-allotements effectués par l'Homme, et chez les oiseaux de part la grande taille des groupes qui implique de fréquentes séparations sociales et confrontations entre inconnus. Or, nous avons montré précédemment qu'une brève séparation entre deux individus présentant un lien social, suivie d'une confrontation ponctuelle avec un congénère inconnu va induire un état de stress (Jensen & Tolman 1962; Gubernick 1981; Boissy & Le

Neindre 1997). Les animaux vivant en grands groupes sont donc potentiellement soumis de manière répétée à ce type de stress social, ce qui à terme, peut avoir des répercussions sur leur réactivité émotionnelle. Deux hypothèses quant aux effets de ce stress social peuvent être envisagées. L'exposition à un stress social répété pourrait induire une augmentation de la réactivité émotionnelle des individus, rendant ceux-ci plus sujets à réagir fortement à tout changement imprévu dans leur environnement. Ainsi, un changement hebdomadaire d'environnement physique et social provoque une augmentation de la réactivité émotionnelle de jeunes veaux mâles (2 à 6 mois) face à la nouveauté (Boissy *et al.* 2001a). Selon les auteurs, cet environnement instable faciliterait l'anticipation des changements de l'environnement par les animaux, qui verraient leur réactivité générale augmentée afin d'être prêts à réagir rapidement à tout changement potentiel de leur environnement. Au contraire, une situation d'instabilité sociale pourrait induire une diminution de la réactivité émotionnelle des individus, traduisant une habituation aux changements de leur environnement. Une telle adaptation à un changement répété de partenaires a été mise en évidence par Gupta *et al.* (2008) chez de jeunes bœufs. Dans les deux cas, l'augmentation ou la diminution de la réactivité émotionnelle peuvent être interprétée comme des stratégies de survie. L'effet du stress social répété sur la réactivité émotionnelle des animaux dépend alors des stratégies que peuvent développer ces animaux en réponse au stress. Selon cette idée, la motivation sociale des individus apparaît comme un trait comportemental susceptible d'influencer cet effet.



## Objectifs de la thèse



La thématique générale des travaux présentés ici fut d'étudier l'influence de la motivation sociale, définie comme la recherche du contact social, sur les comportements sociaux chez la caille japonaise. Comme nous avons pu le voir dans l'introduction, les lignées de cailles sélectionnées pour leur forte ou faible motivation sociale représentent un modèle animal original pour étudier l'influence d'un trait comportemental sur le comportement social des oiseaux de rente. Au sein des grands groupes d'oiseaux de rente, les relations sociales entre les congénères vont être en grande partie basées sur la familiarité. Deux congénères sont dits familiers lorsqu'ils se connaissent l'un l'autre, suite à une période de contact social direct. Nous avons donc centré nos travaux sur l'établissement du lien social entre congénères familiers non apparentés, et sur les conséquences de la rupture de ce lien sur la réactivité émotionnelle des cailles.

La première étape de la thèse (chapitre I) fut de mettre en évidence la capacité à discriminer un congénère familier d'un congénère non familier, chez les deux lignées de cailles afin d'évaluer l'influence de la motivation sociale sur la discrimination. En effet, le processus de discrimination est une étape majeure dans la mise en place d'un lien social entre congénères. Nous avons également étudié l'influence d'autres facteurs susceptibles d'affecter la capacité de discrimination des cailles issues des deux lignées : l'âge des individus et la durée de familiarisation.

La première étape ayant permis de mettre en évidence la capacité de discrimination de cailles à forte et faible motivation sociale sur la base de la familiarité, la deuxième étape de la thèse (chapitre II) fut de déterminer l'existence d'un lien social entre congénères familiers et d'évaluer l'influence de la motivation sociale sur la formation et l'intensité de ce lien chez de jeunes cailles japonaises. Nous avons d'abord cherché à mettre en évidence la formation d'un lien entre deux individus familiers et d'évaluer l'influence de la motivation sociale sur l'intensité de ce lien. Pour cela, la réponse comportementale de cailleaux à forte ou faible motivation sociale, ayant vécu en paire depuis l'éclosion jusqu'à l'âge d'une semaine, a été observée dans un test de séparation-réunion avec retour du congénère familier ou d'un inconnu. Ensuite, nous avons étudié l'influence de l'environnement social des cailles sur la formation et l'intensité de ce lien. En effet, que ce soit en milieu naturel au sein de la couvée où règne une forte cohésion sociale, ou en condition d'élevage au sein de grands groupes, les jeunes cailles vivent et interagissent avec de nombreux congénères. Cet environnement social en groupe favorise les interactions multiples, et par conséquent est susceptible d'affecter la mise en place du lien par rapport à des individus vivant en paire. Cette seconde partie a donc

consisté à tester l'influence de la taille du groupe sur l'intensité du lien entre congénères familiaux. Pour cela, le lien entre cailles élevées en groupes de différente taille a été évalué dans un test de séparation-réunion selon la même procédure que celle utilisée avec les cailles élevées en paire. Dans le test de séparation-réunion, la perturbation causée par la séparation sociale, l'apaisement induit par le retour du partenaire familial et une réponse comportementale différentielle en présence du familier et de l'inconnu constituaient les indicateurs de l'existence d'un lien.

La dernière étape de cette thèse (chapitre III) fut d'évaluer l'influence de changements fréquents de partenaire sur la réactivité émotionnelle de jeunes cailles japonaises à forte ou faible motivation sociale. En effet, des études chez de jeunes animaux ont montré que la rupture du lien entre une mère et son jeune ou entre frères et sœurs induit un état de stress. Or les oiseaux de rente sont fréquemment confrontés à ces phases de séparation dans les grands groupes. Il est donc probable que la rupture répétée du lien social entre les congénères familiaux affecte l'émotivité des jeunes cailles, les rendant plus sujets à réagir fortement à tout changement imprévu dans leur environnement.

Dans la discussion générale, nous ferons le bilan de ce que l'ensemble des résultats de cette thèse apportent à la compréhension du comportement social de la caille japonaise, une espèce nidifuge dont l'organisation sociale reste peu connue. En particulier nous examinerons l'importance d'un trait comportemental, la motivation sociale, sur la formation et l'intensité du lien social entre congénères familiaux chez cette espèce. Au terme de cette discussion, nous tenterons de conclure quant à l'intérêt premier d'une sélection sur la motivation sociale pour l'adaptation des oiseaux à leurs conditions d'élevage, à savoir, si une lignée semble plus tolérante et mieux adaptée aux conditions d'élevage que l'autre.

# **Chapitre I**

Discrimination selon la familiarité

et

la motivation sociale





Afin d'apprécier l'influence de la motivation sociale sur la formation d'un lien social entre congénères familiers, il était d'abord nécessaire de mettre en évidence la capacité des cailles à discriminer un congénère familial d'un inconnu, et l'influence de la motivation sociale sur ce processus cognitif.

La familiarisation étant le résultat d'un contact social direct entre deux congénères, deux facteurs sont susceptibles d'influencer ce processus : la durée de la période de contact et l'âge des individus. En effet, on peut supposer que plus les congénères disposent de temps pour devenir familiers, plus il deviendra facile pour eux de discriminer le congénère familial d'un inconnu. D'autre part, la façon dont les congénères vont interagir est susceptible de varier au cours de la vie des cailles, notamment du fait de l'augmentation de la fréquence des comportements agressifs (Kovach 1974) et des distances inter-individuelles avec l'âge (François *et al.* 1999). La capacité des cailles HSR et LSR à discriminer un congénère familial d'un inconnu a donc été testée chez le jeune et l'adulte après différentes durées de contact social.

Ce travail est présenté dans l'article ci-dessous, après un résumé en français des principaux résultats obtenus. Les résultats ont révélé chez les cailleteaux LSR une préférence pour le congénère familial, absente chez les cailleteaux HSR. Cependant, comme cela est évoqué dans la discussion de l'article, ces résultats soulevaient une question particulière quant à leur interprétation, à savoir si l'absence de préférence observée dans la lignée HSR était due à une réelle incapacité à discriminer ou à un masquage de cette discrimination par la forte motivation sociale. Pour répondre à cette question, nous avons testé la capacité de discrimination de cailleteaux HSR et LSR dans d'autres situations expérimentales que celle utilisée dans l'article : le test dit du tapis roulant et le test d'habituation-déshabituaiton. Ce point est abordé dans la 2<sup>ème</sup> partie de ce chapitre. Enfin, les résultats présentés dans l'article indiquent également qu'à 6 semaines les cailles HSR manifestaient une discrimination plus nette que les cailles LSR, exprimée par des comportements agonistiques, ou supposés tels, plus fréquemment exprimés vers le congénère inconnu que familial. Or, une étude de Faure et Mills (1998) suggèrent que les cailles HSR seraient plus agressives que les cailles LSR à l'âge adulte. Cette plus forte agressivité des cailles adultes HSR pourrait-elle expliquer la discrimination plus nette observée chez cette lignée à l'âge de 6 semaines? Afin de répondre à cette question, une expérience complémentaire mesurant l'agressivité de cailles adultes HSR et LSR lors de confrontations directes et indirectes avec un congénère inconnu a été effectuée. Cette expérience est présentée dans la 3<sup>ème</sup> partie de ce chapitre.

## 1. Influence de la motivation sociale et de l'âge sur la discrimination entre familier et inconnu

La capacité à discriminer un congénère familier d'un congénère non-familier a été testée chez de jeunes cailles japonaises (1 semaine d'âge) et chez des mâles adultes (6 semaines d'âge) HSR et LSR, au cours d'un test de double choix. L'efficacité de ce test de choix dans la mise en évidence de la discrimination chez cette espèce a été validée par Arnould *et al.* (2007) chez des cailleteaux non sélectionnés. Les cailleteaux et les cailles adultes ont été testés soit après une semaine de familiarisation en paire, soit après 24h. Dans le premier cas, la mise en place des cailles par paires a été effectuée dès l'éclosion pour les cailles testées à l'âge d'une semaine, et une semaine avant le test, c'est-à-dire à l'âge de 5 semaines, pour les cailles testées à l'âge de 6 semaines. Dans le second cas, les cailles ont d'abord été placées en paire comme décrit précédemment, et 24h avant d'être testées, un changement de partenaire a été effectué.

A l'âge d'1 semaine, la discrimination a été mise en évidence chez les cailles LSR mais pas chez les cailles HSR quelle que soit la durée de familiarisation. Cette discrimination se caractérisait par une préférence pour le congénère familier. A l'âge de 6 semaines, les cailles mâles montraient une capacité à discriminer après 24h de contact chez les deux lignées. Cependant, cette discrimination était plus nette chez les cailles HSR. Elle s'exprimait à travers des comportements agressifs dirigés vers l'inconnu. Après une semaine de contact, la discrimination n'apparaissait pour aucune des deux lignées. Ces résultats ont montré l'influence de la motivation sociale et de l'âge sur la discrimination entre un congénère familier et un inconnu chez la caille japonaise. Seules les cailleteaux LSR semblaient capables de discriminer un congénère familier d'un inconnu tandis que chez les mâles adultes cette discrimination apparaissait chez les deux lignées et plus nettement chez les cailles HSR. Les résultats obtenus pour les cailles mâles adultes suggèraient également que la perturbation sociale induite par le changement de partenaire, favoriserait la mise en évidence de la discrimination chez les cailles testées après 24h de contact.

Social Motivation Affects the Display of Individual Discrimination in  
Young and Adult Japanese Quail (*Coturnix japonica*)

Schweitzer C., Poindron P. & Arnould C. (2009)

*Developmental Psychobiology* 51: 311-321

C. Schweitzer<sup>1,2,3,4</sup>

P. Poindron<sup>1,2,3,4</sup>

C. Arnould<sup>1,2,3,4</sup>

<sup>1</sup>INRA, UMR 85 Physiologie de la  
Reproduction et des Comportements  
F-37380 Nouzilly, France  
E-mail: cecile.arnould@tours.inra.fr

<sup>2</sup>CNRS, UMR 6175  
F-37380 Nouzilly, France

<sup>3</sup>Université François Rabelais de Tours  
F-37041 Tours, France

<sup>4</sup>Haras Nationaux  
F-37380 Nouzilly, France

---

# Social Motivation Affects the Display of Individual Discrimination in Young and Adult Japanese Quail (*Coturnix japonica*)

**ABSTRACT:** A simultaneous two-choice test was used to investigate discrimination between a familiar (F) and an unfamiliar conspecific (U) in Japanese quail, selected for high (HSR) or low (LSR) social reinstatement behavior (tendency to rejoin and stay close to conspecifics). Animals were 1-week unsexed and 6-week-old male quail. One-week-old LSR quail and 6-week-old male HSR quail displayed discrimination after 24 hr of pair contact ( $p < 0.05$ ), and a tendency to discriminate ( $p < 0.10$ ) was found in adult male LSR quail. After 1 week of pair contact, results were similar in LSR quail chicks, but no discrimination was evidenced in adult quail of either line. Therefore, Japanese quail are able to discriminate between a familiar cagemate and an unfamiliar conspecific after only 24 hr of pair contact. Moreover, this study reveals for the first time in this species that social motivation and age both influence the display of individual discrimination. © 2009 Wiley Periodicals, Inc. *Dev Psychobiol* 51: 311–321, 2009.

**Keywords:** social reinstatement behavior; age effect; bird; familiarity; social preference

---

## INTRODUCTION

The ability to recognize individuals is essential for many aspects of social organization because it is involved in several social interactions. Indeed, the capacity of a subject to readily access information about a conspecific it encounters (e.g., gender, social and reproductive status, kinship, familiarity) determines how it should interact with that particular individual (Gobbini & Haxby, 2007).

In birds, the ability to discriminate between familiar and unfamiliar conspecifics has been the subject of numerous studies (Bradshaw, 1991, 1992; Dawkins, 1996; Hauser & Huber-Eicher, 2004; Ryan & Lea,

1994; Väisänen & Jensen, 2004). Nonetheless, the influence of factors which may affect individual discrimination, such as social motivation (i.e., the motivation to seek close proximity with conspecifics), age and duration of contact have rarely been investigated. A better knowledge of the impact of these factors is needed to understand and manage the emergence of agonistic behaviors during encounters with unfamiliar conspecifics and to reduce the consequence of social disturbances in large groups of birds, especially those raised under farm conditions. Studying individual discrimination is the first step towards understanding the social bonds existing in this species, that is, the affinities which bring conspecifics together in close proximity and in a network of interactions.

Social relationships in Japanese quail are still poorly documented despite the fact that this species constitutes a useful model for studying the importance of social behavior in the management of large groups of domestic birds. Several previous studies have been performed in strains of quail which showed differences in social

---

Received 26 June 2008; Accepted 22 January 2009

Correspondence to: C. Arnould

Published online 10 March 2009 in Wiley InterScience  
(www.interscience.wiley.com). DOI 10.1002/dev.20370

© 2009 Wiley Periodicals, Inc.

motivation (Mills & Faure, 1990, 1991). These studies suggest that this factor is likely to influence several aspects of social interactions including affiliation, cohesion, and aggression (Francois, Decros, Picard, Faure, & Mills, 2000; Jones & Mills, 1999; Launay, Mills, & Faure, 1991). In addition, social motivation influences cognitive performance in domestic chicks (Vallortigara, Cailotto, & Zanforlin, 1990). According to these authors, a high level of social motivation facilitates behavioral performance when domestic chicks have to perform an easy task (i.e., go directly to a goal box containing cagemates) and inhibits it when the task is difficult (i.e., go to cagemate via an indirect route). Therefore, all these results suggest that social motivation might influence discrimination between familiar and unfamiliar conspecifics in Japanese quail.

Since dispersion becomes apparent at 11 or 12 days in natural coveys of Japanese quail (Mills, Crawford, Domjan, & Faure, 1997; Orcutt & Orcutt, 1976) and social attraction decreases between 1 and 6 weeks of age (Francois, Mills, & Faure, 1999), it is likely that the age of birds will influence their response in a social discrimination test. Indeed, a consequence of this change in their social attraction may be that young and adult Japanese quail differ in how they acquire the characteristics of their familiar partner. Individual discrimination has been demonstrated in Japanese quail chicks (Arnould, B ry, & Porter, 2007; Jones, Mills, & Faure, 1996), in adult male quail tested in a context related to reproduction (Riters & Balthazart, 1998) and in adult females (Formanek et al., 2008), but no work has investigated in a single experimental study whether social motivation can influence the ability of quails to display social discrimination and whether this influence can vary depending on the age of the subject. A study looking at all these factors under the same experimental conditions would help to understand how social motivation affects the development of social relationships in this species.

The duration of contact with a cagemate is a factor likely to affect individual discrimination, but it has never been investigated in Japanese quail. It has only been shown that a brief period of contact (24 hr) is sufficient for quail chicks to display discrimination between a familiar cagemate and a stranger (Arnould et al., 2007). How the duration of contact affects individual discrimination in Japanese quail is still unknown; in particular, whether a brief period of contact is sufficient to evidence discrimination whatever the age and the social motivation of the quail has not been investigated.

The aim of this study was therefore to assess the impact of social motivation on the ability of Japanese quail to discriminate between a familiar cagemate and an unfamiliar conspecific. Two levels of social motivation were studied using two lines of Japanese quail selected by Mills and Faure (1991) for high or

low social reinstatement behavior (HSR and LSR respectively), defined as the tendency to rejoin and stay close to conspecifics, which reflect underlying social motivation. These two lines have been used in a number of studies and have provided considerable information about the effects of divergent selection for social motivation on behavior (Formanek et al., 2008; Jones & Mills, 1999). The effect of age and duration of social contact on the ability of these Japanese quail lines to discriminate between familiar and unknown conspecifics were studied by testing birds at 1 or 6 weeks of age and after either 1 week or 24 hr of pair contact. It was expected that the higher social motivation in the HSR line of quail would facilitate the establishment of social discrimination compared to the LSR line, due to an easier acquisition of the characteristics of their partner. Moreover, owing to the decrease of social attraction with age, 6-week-old Japanese quail from both lines were expected to discriminate between the familiar and unfamiliar birds less easily than 1-week-old quail, especially after a brief period of contact. Indeed, individual discrimination should be easier after 1 week than after 24 hr of pair contact, since a longer duration of contact increases the possibility of two partners interacting.

## MATERIALS AND METHODS

### Animals and Husbandry

Chicks of the 42nd and 43rd generations of two lines of Japanese quail (*Coturnix japonica*) selected for their high or low social reinstatement behavior (HSR and LSR) as described by Mills and Faure (1991) were used. These birds were selected and maintained at the UEPEAT experimental unit of INRA (Nouzilly, France), where the experiment was carried out. This selection was based on an index of social reinstatement behavior assessed in the treadmill apparatus (Mills & Faure, 1990). The mean ( $\pm$ SD) value of the social reinstatement behavior index of the 42nd selected generations was 1147 ( $\pm$ 722) arbitrary units for the HSR line and  $-31$  ( $\pm$ 126) for the LSR line. The study involved 256 quail: 32 HSR and 32 LSR in each of the four treatments described below.

### Treatments

The ability of young (1-week-old) and adult (6-week-old) Japanese quail of the HSR and LSR lines to discriminate between a familiar cagemate and an unfamiliar conspecific was investigated in a simultaneous two-choice test after 1 week or 24 hr of pair contact (32 pairs/line/age/duration of contact).

To obtain birds which had never been in contact with each other before setting up the final experimental pairs and before the discrimination test, the eggs of each line were separated into two groups (A and B) at incubation, so that subjects of one group served as unfamiliar stimuli for subjects of the other group. After

hatching, the conditions of housing varied according to the age at which the individuals were tested and to the duration of pair contact used.

**One-Week-Old Quail Chicks, 1 Week of Pair Contact.** On the day of hatching, unsexed Japanese quail chicks were housed in pairs of the same line in wood cages measuring 50.5 cm × 43.0 cm × 31.0 cm (depth × width × height) with a floor covered with wood shavings and a wire mesh cover. Chicks were housed under continuous lighting and at a temperature of approximately 38°C for the first 3 days. The temperature was then progressively reduced to reach 32°C at 1 week of age. It was regulated using 100 W incandescent lights (one bulb suspended above two cages). A commercial quail starter diet (Gibelit démarrage<sup>®</sup>, DP Nutrition, Loches, France) and water were provided ad libitum. Each experimental pair was composed of a quail from group A and a quail from group B. The pairs remained unchanged until testing.

**One-Week-Old Quail Chicks, 24 hr of Pair Contact.** The quail chicks were housed under the same conditions as described above. Each pair from one line was composed of two unsexed quail chicks from the same group (A or B). Then, 24 hr before the test, cagemates of each pair were swapped in order to obtain the final experimental pairs composed of quail from the two different groups (A and B), which had no prior exposure to one another. Each new pair was placed in a new cage to avoid the resident effect (Edens, Bursian, & Holladay, 1983).

**Six-Week-Old Quail, 1 Week of Pair Contact.** Until 5 weeks of age, chicks of each line were maintained in their initial incubation groups (A or B) and housed in battery cages. Lighting was continuous for the first 3 weeks and temperature was progressively reduced from 38 to 20°C. When quail were 3 weeks old, their sex was determined using plumage color and only males were used for the experiment. For groups A and B of each line, male quail were maintained in collective adult battery cages. They were exposed to a light cycle of 8L:16D and the temperature was held constant at 20°C, these environmental conditions being maintained until the end of the study. These male adult quail maintained under short photoperiod were sexually immature (Adkins, 1973; Balthazart, Massa, & Negri-Cesi, 1979), thus preventing aggressive behavior between males (Schlinger, Palter, & Callard, 1987) that could induce injuries and mortality. The week before tests, quail were placed in the same cages and in the same room as 1-week-old quail. From hatching to testing, water and feed were supplied ad libitum. The commercial quail starter diet was provided from 1 to 21 days of age and was then replaced by a growing Japanese quail diet produced at INRA (Nouzilly, France). The week before testing, pairs were formed as for quail tested at 1 week of age after 1 week of pair contact. They remained unchanged until testing.

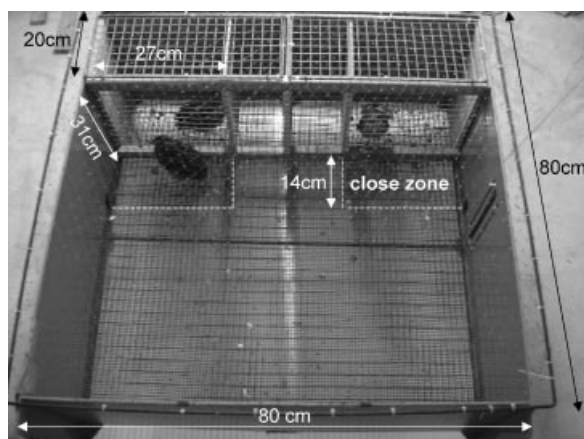
**Six-Week-Old Quail, 24 hr of Pair Contact.** The first 5 weeks of housing conditions were the same as for the 6-week-old male quail with 1 week of pair contact. The week before testing, quail were housed in pairs under the same environmental conditions. The quail pairs were formed applying the same procedure as for

quail tested at 1 week of age after 24 hr of pair contact: during the first 6 days, pairs were composed of quail of the same group (A or B), then 24 hr before testing, cagemates of each pair were swapped in order to obtain final experimental pairs composed of quail from the two different groups (A and B).

### Test Apparatus and Procedures

For each treatment, the quail were tested in a simultaneous two-choice test. This test was performed in a rectangular arena measuring 80 cm × 60 cm × 31 cm (length × width × height). Two stimulus birds were placed in 27 cm × 20 cm × 31 cm compartments with a wire mesh top and front (Fig. 1). One of these compartments contained the familiar cagemate stimulus (F), to which the tested subject had been exposed for 1 week or 24 hr, while the other compartment contained an unfamiliar stimulus bird (U) from the same line as the tested quail and coming from another pair. These two compartments were separated by an empty one with wood sides between the two stimulus birds to prevent visual contact between them. A 14-cm-wide “close zone” was defined in front of each stimulus compartment. The two stimulus quail were maintained in their compartments during two successive tests. Thus, for the first quail tested, the F quail was on the left and the U quail was on the right. For the following individual tested, it was the opposite. For a given pair, one quail pair was tested in the morning and the other in the afternoon.

Each test lasted 5 min and the behavior of the tested quail was recorded using a video camera (Philips VCM7A37/UOT) connected to a video recorder (Hitachi VT-L4024E). The videotapes were subsequently analyzed by a same observer using The Observer<sup>®</sup> 5.0 (Noldus Information Technology b.v., Wageningen, The Netherlands). We took into account behaviors that had already been used to assess discrimination in the previous study of Arnould et al. (2007). These behavioral variables were the number of entries into the “close zones” near the F and the U stimulus birds, the time spent in these two “close zones” and the number of pecks directed to the wire mesh of the compartments containing the F and U stimulus birds, which represent attempts to interact with them. We also recorded the



**FIGURE 1** Apparatus used for the simultaneous two-choice tests.

number of volumetric threats performed by 6-week-old quail when they were located in the “close zones,” that is, the male raising its body feathers as described by Evans (1967). Moreover, the percentage of the area plucked on the top of the head of each adult quail was noted at the end of the day of test. This percentage was assessed using a scale with nine points: 0%, 5%, 10%, 15%, 20%, 25%, 50%, 75%, and 100% of the top of the head plucked. It allowed to evaluate the within-pair aggression of adult quail during familiarization, because aggressive interactions between males in *C. japonica* involve threats, followed by pecks and grabs primarily directed at the head, eyes, and neck (Mills et al., 1997). Plucking of the head of quail from collective adult battery cages was absent before the formation of pairs at 5 weeks of age.

### Statistical Analyses

Nonparametric tests were used because the data were not normally distributed and zero scores occurred for some measures. The display of discrimination within each treatment was tested by comparing the individual behaviors directed towards the F and U stimulus quail with Wilcoxon’s signed rank test for dependent samples. To investigate whether the level of discrimination differed between lines, we computed the proportion of frequency of entries near the F stimulus, the proportion of time spent near the F stimulus, the proportion of pecks directed at the F stimulus and the proportion of volumetric threats toward it (6-week-old chicks only). To this end, the value of each variable for the F stimulus ( $V_F$ ) was divided by the total of values of this variable for the F ( $V_F$ ) and the U stimulus ( $V_U$ ) using the formula  $V_F/(V_F + V_U)$ . These variables were compared with the Mann–Whitney *U*-test.

Differences between the two lines in the expression of social motivation during the simultaneous two-choice test were assessed by comparing for each behavior the sum of the values obtained with the F and the U stimuli (e.g., time near both stimuli = time near F bird + time near U bird) using the Mann–Whitney *U*-test. Similarly, this statistical test with a Bonferroni adjustment was conducted to compare the percentage of the area plucked on the top of the head, in which case the same sets of values were used twice.

Statistical analyses were performed using SYSTAT 8.0 and two-tailed probabilities were used. Comparisons with  $p \leq 0.05$  were considered as significant, except when Bonferroni adjustment were used where  $p \leq 0.025$  were considered as significant. As statistical comparisons were performed on 3 or 4 different variables, there is some risk of increasing type I errors in our results. This can be corrected by applying a Bonferroni correction according to the number of studied variables. Nonetheless, while decreasing type I error, this increases type II errors. Besides, there is no clear consensus on when applying Bonferroni adjustment (Cabin & Mitchell, 2000; Perneger, 1998; Rice, 1989). Therefore, we chose to give the values of  $p$  without applying correction for the number of variables studied. In case the reader wishes to apply this correction, a statistical threshold for significance of 0.017 instead of 0.05 has to be used when three variables have been considered (in the case of 1 week of age) and of 0.013 for four variables (in the case of 6-week-old quail, comparison between familiar and unknown stimuli and comparison between HSR and LSR lines).

Results are presented as box plots with medians inside, 25–75% quartile boxes and 10th and 90th percentile whiskers.

### Ethics

Animal care and all experimental procedures were in accordance with French and European regulations concerning animal experimentation, including authorization no. 37–129 from the French Ministry of Agriculture. None of the tests induced behavioral disorders or lesions.

## RESULTS

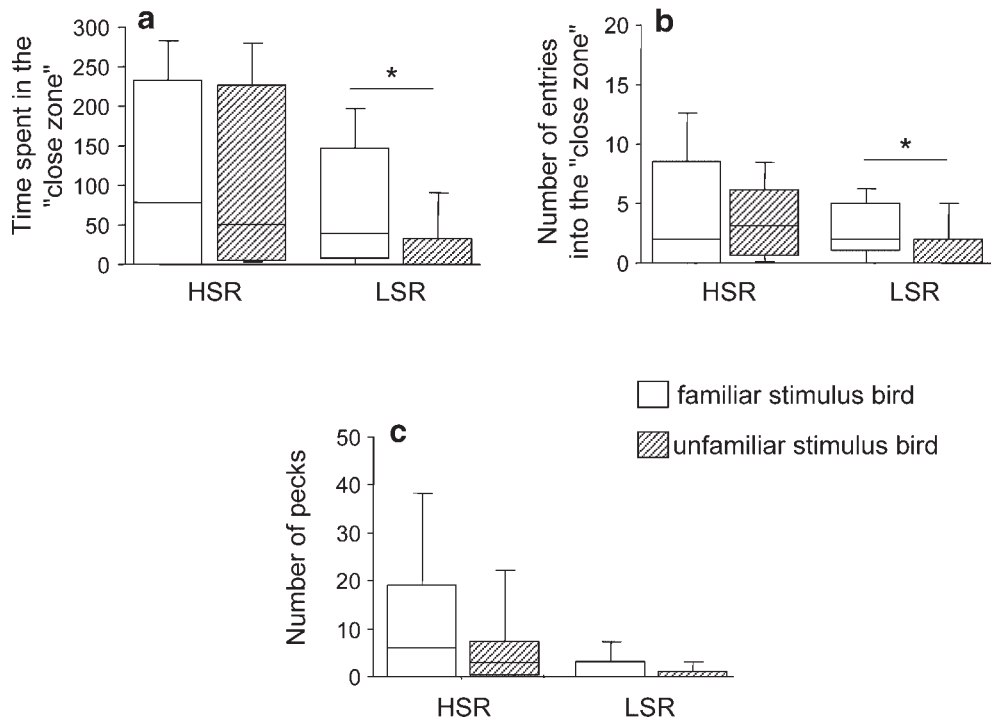
### One-Week-Old Quail Chicks

After 1 week of pair contact, LSR chicks spent significantly more time near and approached more often the F than the U stimulus bird ( $z = 2.30, p = 0.021$ , Fig. 2a and  $z = 2.17, p = 0.029$ , Fig. 2b, respectively). However, no significant difference was found between the number of pecks directed at the F versus U bird ( $z = 1.63, p = 0.10$ , Fig. 2c). By contrast, HSR chicks showed no significant difference between their behavior towards the F and the U stimulus bird (time spent in the “close zone”:  $z = 0.13, p = 0.89$ , Fig. 2a; number of entries into the “close zone”:  $z = 0.19, p = 0.84$ , Fig. 2b; number of pecks:  $z = 1.31, p = 0.19$ , Fig. 2c).

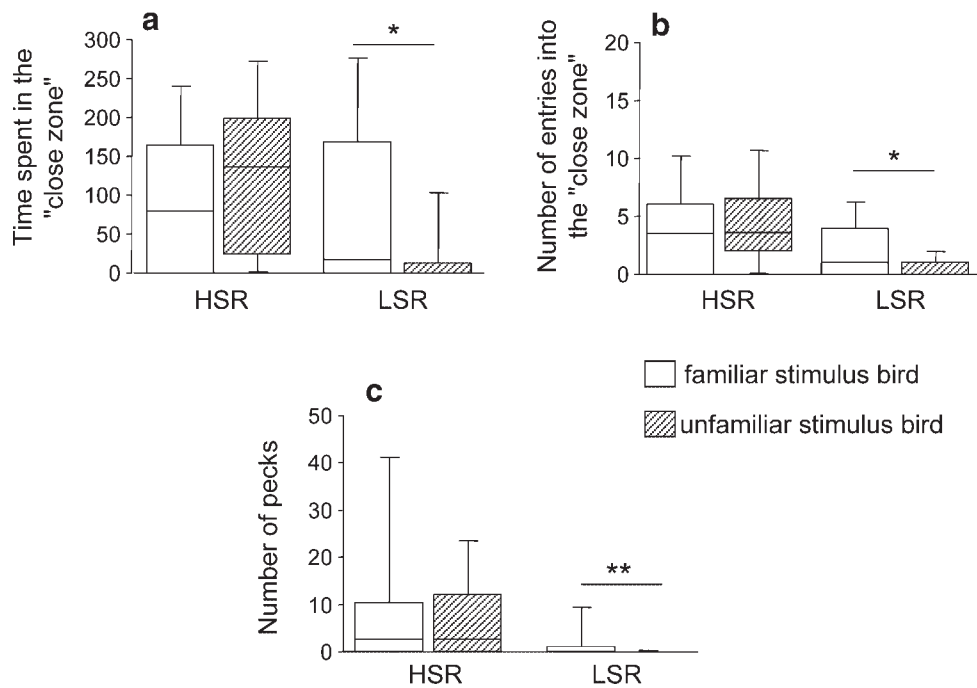
After 24 hr of pair contact, LSR chicks also approached more frequently and spent significantly more time near the F than the U bird ( $z = 2.37, p = 0.018$ , Fig. 3b and  $z = 2.29, p = 0.022$ , Fig. 3a, respectively), as was the case after 1 week of contact. Moreover, the number of pecks directed at the U bird was lower than at the F bird ( $z = 2.81, p = 0.005$ , Fig. 3c). In contrast, HSR chicks showed no significant difference in their behavior towards the F and the U bird (time spent in the “close zone”:  $z = 0.62, p = 0.54$ , Fig. 3a; number of entries into the “close zone”:  $z = 0.79, p = 0.43$ , Fig. 3b; number of pecks:  $z = 0.26, p = 0.79$ , Fig. 3c), as for the chicks with 1 week of pair contact.

Line had a significant influence on individual discrimination in 1-week-old quail: the proportions of time near the F chick, number of entries into their “close zone” and pecking at them were significantly higher in LSR than HSR chicks after 24 hr of pair contact ( $n_1 = 24, n_2 = 32, U = 258, p = 0.033$ , Fig. 4a;  $n_1 = 24, n_2 = 32, U = 243, p = 0.017$ , Fig. 4b;  $n_1 = 11, n_2 = 30, U = 63.5, p = 0.002$ , Fig. 4c). Similar results were found after 1 week of pair contact, except for the proportion of pecks that did not differ between LSR and HSR chicks ( $n_1 = 28, n_2 = 30, U = 293, p = 0.043$ , Fig. 4a;  $n_1 = 28, n_2 = 30, U = 273, p = 0.019$ , Fig. 4b;  $n_1 = 18, n_2 = 30, U = 220, p = 0.27$ , Fig. 4c).

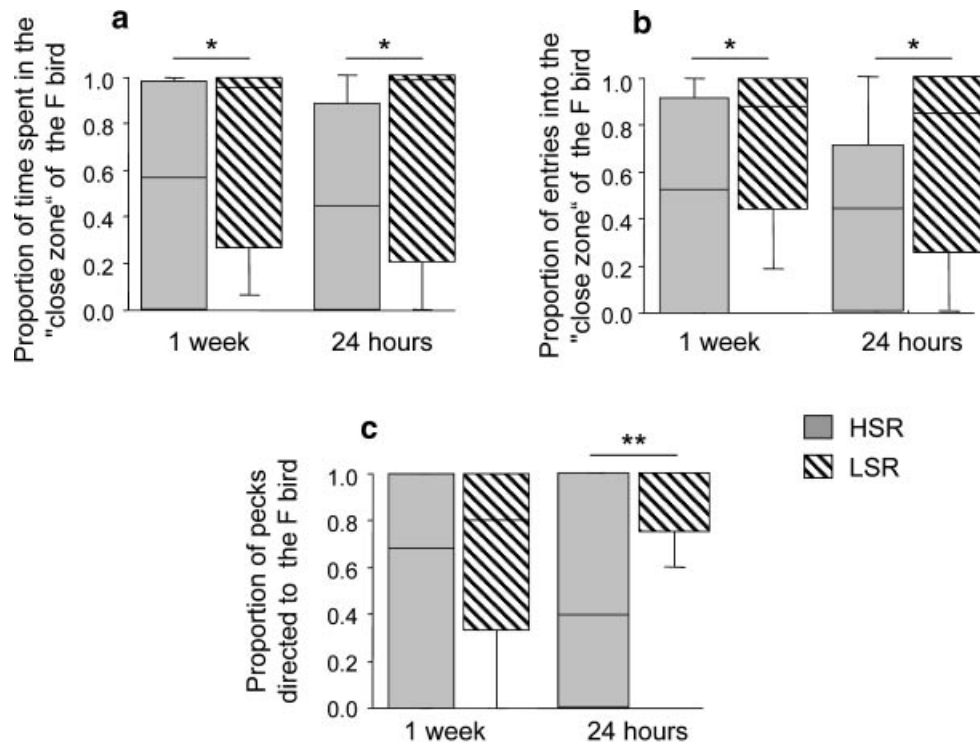




**FIGURE 2** Comparison of responses to the familiar (F) and the unfamiliar (U) stimulus bird for the time spent in the “close zone,” the number of entries into the “close zone” and number of pecks in 1-week-old HSR and LSR quail after 1 week of pair contact. \*:  $p \leq 0.05$  (Wilcoxon rank test for dependent samples).



**FIGURE 3** Comparison of responses to the familiar (F) and the unfamiliar (U) stimulus bird for the time spent in the “close zone,” the number of entries and pecks in 1-week-old HSR and LSR quail after 24 hr of pair contact. \*:  $p \leq 0.05$ , \*\*:  $p \leq 0.01$  (Wilcoxon rank test for dependent samples).



**FIGURE 4** Comparison of 1-week-old HSR and LSR quail for the proportion of time spent near the F stimulus, of entries near the F stimulus and of pecks directed at the F stimulus after 1 week and 24 hr of pair contact. \*:  $p \leq 0.05$ ; \*\*:  $p \leq 0.01$  (Mann–Whitney  $U$ -test for independent samples).

### Six-Week-Old Quail

After 1 week of pair contact, neither LSR nor HSR quail showed significant behavioral differences between the F and the U stimulus bird ( $p > 0.10$  in all cases, Fig. 5).

After 24 hr of pair contact, LSR quail tended to show a higher number of pecks and volumetric threats directed at the U bird than those directed at the F bird, although the results did not reach significance (pecks:  $z = 1.70$ ,  $p = 0.088$ , Fig. 6c; threats:  $z = 1.78$ ,  $p = 0.075$ , Fig. 6d). For the time spent in the “close zone” and the number of entries into the “close zone,” no significant differences were found between the F and the U stimulus bird ( $p > 0.40$  in both cases, Fig. 6a and b). For the HSR line, quail interacted significantly more often with the U bird than with the F bird (number of pecks:  $z = 1.98$ ,  $p = 0.048$ , Fig. 6c; volumetric threats:  $z = 3.02$ ,  $p = 0.003$ , Fig. 6d). Moreover, they showed a nonsignificant tendency to spend more time near and approach more often the U than the F stimulus bird ( $z = 1.83$ ,  $p = 0.067$ , Fig. 6a;  $z = 1.72$ ,  $p = 0.085$ , Fig. 6b, respectively).

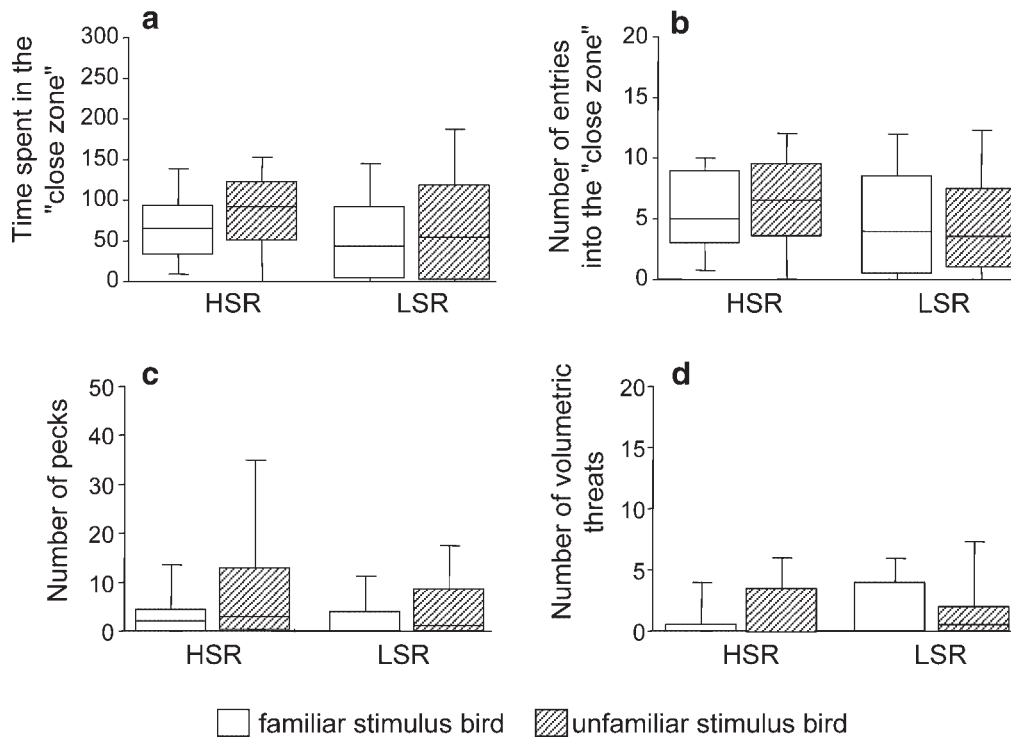
Unlike young quail, there were no significant differences between LSR and HSR male adult quail in the proportions of time near the F quail, entries into the “close zone,” pecking and volumetric threats towards

it after 1 week or 24 hr of pair contact ( $p > 0.10$  in all cases).

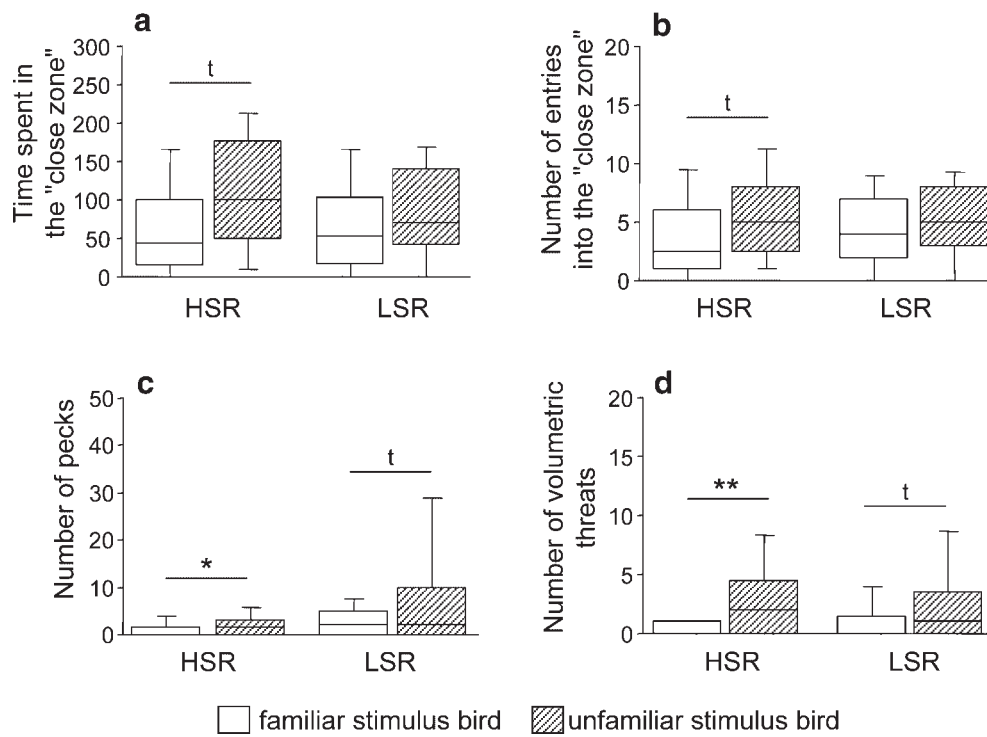
Evaluation of the aggressive behavior of quail pairs revealed that in both lines, whatever the duration of pair contact, the percentage of the area plucked on the top of the head was significantly lower in LSR than in HSR quail (1 week of pair contact:  $n_1 = n_2 = 32$ ,  $U = 822$ ,  $p < 0.0005$ ; 24 hr of pair contact:  $n_1 = n_2 = 32$ ,  $U = 861$ ,  $p < 0.0005$ ; Fig. 7). Moreover, LSR adult quail showed a significantly greater area plucked on the top of the head after 24 hr of pair contact than after 1 week of pair contact ( $n_1 = n_2 = 32$ ,  $U = 342$ ,  $p = 0.001$ ; Fig. 7), and a tendency was found in HSR adult quail ( $n_1 = n_2 = 32$ ,  $U = 360$ ,  $p = 0.038$ ).

### Social Motivation in the Simultaneous Two-Choice Test

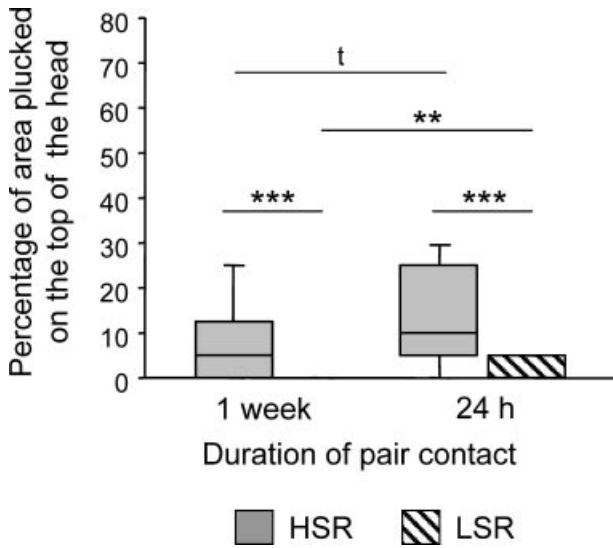
At 1 week of age, HSR quail spent significantly more time near, approached and pecked more often the stimulus birds than LSR quail, both after 1 week or 24 hr of pair contact (Tab. 1). At 6 weeks of age, no significant differences between the two lines were found for any variable after 1 week or 24 hr of pair contact.



**FIGURE 5** Comparison of responses to the familiar (F) and the unfamiliar (U) stimulus bird for the time spent in the "close zone," the number of entries, pecks and volumetric threats in 6-week-old HSR and LSR quail after 1 week of pair contact.



**FIGURE 6** Comparison of responses to the familiar (F) and the unfamiliar (U) stimulus bird for the time spent in the "close zone," the number of entries, pecks and volumetric threats in 6-week-old HSR and LSR quail after 24 hr of pair contact. *t*:  $p \leq 0.09$ , \*:  $p \leq 0.05$ , \*\*:  $p \leq 0.01$  (Wilcoxon rank test for dependent samples).



**FIGURE 7** Comparison of the percentage of the area plucked on the top of the head of HSR and LSR 6-week-old quail after 1 week or 24 hr of pair contact. t:  $p \leq 0.05$ , \*\*:  $p \leq 0.005$ , \*\*\*:  $p \leq 0.0005$  (Mann–Whitney *U*-test for independent samples with Bonferroni adjustment).

**DISCUSSION**

Our results indicate that the level of social motivation influences the display of individual discrimination in quail. A brief period of contact (24 hr) was sufficient in 1-week-old LSR quail to discriminate between a familiar and an unfamiliar bird, whereas discrimination was not evidenced in HSR chicks even after 1 week of pair contact. On the other hand, HSR quail showed discrimination at 6 weeks and a tendency to do so was found in LSR quail. As in young LSR quail, a brief period of contact was sufficient for discrimination to be displayed. Furthermore, at 1 week of age chicks showed a preference for their familiar cagemate, while at 6 weeks, discrimination was preferentially directed towards the unfamiliar conspecific.

Unlike LSR quail chicks and contrary to our hypothesis, irrespective of duration of pair contact, quail chicks of the HSR line failed to display discrimination at 1 week of age. There are two possible explanations for this lack of discrimination between the F and the U stimulus bird in the HSR line. Firstly, HSR quail chicks may be able to discriminate in the same way as LSR chicks, but do not express a preference because of their high social motivation. Indeed, their pronounced social motivation could be expressed by a strategy of actively searching for any conspecific, so that the U bird was as attractive as the F bird for tested quail. This hypothesis is supported by the fact that HSR quail spent significantly more time near and approached more often the two stimulus birds than LSR

**Table 1. Level of Social Motivation in Young and Adult Quail During the Simultaneous Two-Choice Test After 1 Week and 24 hr of Pair Contact**

	6 weeks of age					
	1 week of age			24 hr of pair contact		
	HSR	LSR	$p^a$	HSR	LSR	$p^a$
Time spent in the close zones <sup>b</sup>	227 (207–271)	98 (30–172)	***	230 (201–268)	92 (2–225)	***
Number of entries into the close zones <sup>b</sup>	7 (3–12)	3 (1–5)	*	6 (4–10)	2 (0–5)	***
Number of pecks <sup>b</sup>	15 (6–30)	1 (0–5)	***	9 (3–24)	0 (0–1)	***
Number of volumetric threats <sup>b</sup>						
				165 (125–197)	142 (74–192)	NS
				11 (7–17)	9 (5–13)	NS
				6 (1–23)	3 (0–14)	NS
				2 (0–6)	2 (0–5)	NS
				188 (142–223)	151 (115–206)	NS
				8 (5–12)	9 (4–13)	NS
				2 (0–5)	4 (1–12)	t
				2 (0–5)	1 (0–6)	NS

<sup>a</sup>Mann–Whitney *U*-test; HSR versus LSR quail; t:  $p < 0.10$ , \*:  $p \leq 0.05$ , \*\*:  $p \leq 0.001$ , \*\*\*:  $p \geq 0.10$ .

<sup>b</sup>Data expressed as median (interquartile range) of the sum of the values obtained with the F and the U stimuli.

quail, and they also interacted by pecks more often with the stimulus birds than LSR quail. In addition, previous studies, using different experimental situations, have demonstrated greater social proximity to, or a longer time spent in visual contact with conspecifics in HSR than in LSR quail (Francois, Mills, & Faure, 1998; Francois et al., 1999; Launay et al., 1991). Moreover, it is unlikely that the higher frequency of approaching both stimulus birds in HSR quail was due to a higher general activity of this line. Indeed, quail housed in undisturbed same-line groups (Mills, Jones, Faure, & Williams, 1993) or tested in pairs in an open field (Francois et al., 1999) did not differ in the time spent ambulating. The second possible explanation for the lack of discrimination in the HSR line at 1 week is a slower psychophysiological maturation in HSR quail that would result in this ability being developed later in HSR than in LSR quail chicks. The existence of a difference in the weight between both lines (HSR quail chicks are lighter than LSR ones at time of selection, unpublished data) might support the idea of a difference in the development of these two lines of quail. However it appears unlikely, that HSR quail were unable to discriminate, since individual discrimination has been reported in 1-week-old HSR and LSR chicks of the 18th generation of selection in a runway test after 1 week of pair contact (Jones et al., 1996). The difference between the results of Jones et al. (1996) and ours could result from a change in the behavior of quail or their general development caused by selection over 24 generations. However, in both lines social motivation (Richard et al., 2008) and weight (Arnould et al., unpublished work) have changed very little between the 18th and the 42nd–43rd generations. The difference of test apparatus used to perform the discrimination tests may induce these contradictory results. Indeed, in our simultaneous double choice test the distance between the two stimulus quail was small (26 cm), whereas in the runway used by Jones et al. (1996) the F and the U birds were 100 cm apart. So, our test apparatus would make the expression of the attractiveness for the two stimulus birds easier in HSR quail by the proximity of the two stimuli. Whatever the abilities of quail to discriminate between familiar and unfamiliar conspecifics may be, young HSR quail expressed no preference for familiar conspecifics under our experimental situation, whereas the preferential social proximity with the F bird in young LSR quail indicates that a preferential social relationship was developed between familiar cagemates in the quail of this line.

The behavior of male adult quail in the discrimination test differed from that obtained with young quail at two levels. Firstly, in contrast to 1-week-old quail, 6-week-old male quail in the HSR line discriminated after 24 hr of pair contact, while those in the LSR line also tended to do so. These results in adults are consistent with our hypothesis

that the higher the social motivation is, the more likely individual discrimination will be demonstrated. Secondly, at 6 weeks of age, individual discrimination was demonstrated by social interactions mainly directed towards the unfamiliar bird, in contrast to the results obtained at 1 week of age. The fact that discrimination displayed by 6-week-old quail involved social aggressive interactions (threats) rather than time spent in proximity, as for 1-week-old quail, is congruent with the development of aggressive behaviors in male adult quail. At 1 week of age, the pecks directed at the stimulus birds are nonaggressive, as defined by Evans (1967). The high frequency of these pecks directed at the familiar bird associated with the long period spent in close contact with this bird probably indicates social exploration and seeking proximity mainly with familiar conspecifics as described in domestic chicks by Zajonc, Wilson, and Rajecki (1975). On the other hand, the pecks that adult male quail expressed were more often directed at the unfamiliar stimulus bird and were accompanied by volumetric threats. Therefore, at this age, they correspond more closely to an aggressive behavioral response towards unfamiliar conspecifics as described in other studies (Mills et al., 1997; Ritters & Balthazart, 1998; Schlinger et al., 1987). The stronger discrimination displayed by HSR than LSR adult male quail could be explained by the fact that selection for HSR behavior might promote agonistic interactions in a social context, as this selection has been found to lead to increased exploration of an unfamiliar conspecific by 6-week-old HSR quail compared to LSR quail (Francois et al., 2000). In addition, more feather pecking in HSR than in LSR quail has been reported by Bilcik and Bessei (1993). Our finding of a greater area plucked on the top of the head in HSR than in LSR male adult quail supports this idea. It must be noted that even if Bonferroni corrections for multiple variables are applied, our results do support the existence of a difference between lines in discrimination and agonistic behavior in adult male quail (volumetric threats remain higher towards the unfamiliar bird compared to the familiar ones in HSR quail and the tendency disappeared in LSR ones).

Discrimination between F and U birds was observed in male adult quail after 24 hr but not 1 week of pair contact. In 1-week-old LSR quail, the number of variables which differed significantly between the F and the U birds were lower after 1 week than after 24 hr of pair contact. Contrary to our hypothesis, individual discrimination was not more strongly displayed after a week than after a 24-hr exposure to pair contact. In this latter situation, the display of discrimination may be encouraged by the social disturbance occurring only 24 hr before testing and due to the change of partner needed for the familiarization procedure. Indeed, at the time of testing, quail from the 24-hr exposure group might still be focusing more on the

establishment of a new relationship with the partner they have been in contact with for the last 24 hr than on the familiar or unfamiliar nature of the stimulus birds. In contrast, this would not apply to quail that remained in a stable social condition for 7 days. This is congruent with the hypothesis proposed in mammals that the duration of familiarization can influence the expression of discrimination with the emergence of tolerance behaviors (Ligout & Porter, 2006).

The influence of gender on the ability to discriminate could not be investigated in the present study. It therefore cannot be ruled out that the performance of 1-week-old chicks differs according to their gender, given that in 3-day-old domestic chicks, females prefer familiar companions to strangers, whereas males choose strangers (Vallortigara, 1992; Vallortigara & Andrew, 1994). Nonetheless, if this were the case in our study, the opposite performances of each gender should have led to a global absence of discrimination at 1 week, contrary to our results. On the other hand at 6 weeks of age, whether our results obtained in males apply also to females remains to be investigated. Indeed, it has been found that LSR females aged of 5 months discriminate between familiar and unfamiliar birds but not HSR ones (Formanek et al., 2008). Two elements may explain the discrepancy between our results and those of Formanek et al. (2008). Firstly, in this latter study there were distinct presentations in a runway test of two familiar and two unfamiliar birds in female quail, whereas male quail were tested in a simultaneous two choice test, and it is known that the results in discrimination can vary according to the type of test (Arnould et al., 2007; Ligout, Porter, & Bon, 2002). Secondly, discrimination seems to be evidenced mainly through aggressive behaviors towards the unfamiliar bird in male adult quail, but agonistic interactions were rare between females during confrontation tests (Formanek et al., 2008) or in semi-natural conditions (Schmid & Wechsler, 1997). Therefore, gender effect may be due to a difference between males and females in the level of expression of aggressive behaviors. This would explain why the discrimination was evidenced by a preference for the familiar bird in females in the study of Formanek et al. (2008), whereas in the present study males showed discrimination by interacting mainly with the unfamiliar stimulus. As a whole, these results suggest a gender effect on the display of discrimination in adult Japanese quail. Nonetheless, additional studies are needed to interpret them adequately.

In conclusion, our study shows that young and adult male Japanese quail are able to discriminate between a familiar cagemate and an unfamiliar conspecific after only 24 hr of pair contact. Furthermore, our results evidence for the first time an effect of social motivation on the display of this discrimination in a simultaneous two-choice test

and this effect differs with age. The individual discrimination expressed by young LSR quail is demonstrated by seeking proximity with familiar conspecifics, whereas adult male quail of both lines express discrimination by agonistic interactions towards unfamiliar conspecifics. The present study strongly suggests that social motivation influences the development of social relationships in Japanese quail. Young birds with high social motivation either take longer to establish a social bond with a partner, or they may be able to discriminate but do not express preference for familiar conspecifics. In adult male quail, a high level of social motivation seems to make the recognition of familiarity easier. As this recognition manifests itself by aggressive behaviors towards the unfamiliar bird, a consequence may be that adults with high social motivation may be less tolerant towards unfamiliar conspecifics than birds with low social motivation. Further studies are warranted to clarify whether the discrimination expressed in the two-choice test reflects the existence of a preferential relationship between the two familiar birds in a more free-field setting, especially when social groups are maintained from hatching to sexual maturity.

## NOTES

C. Schweitzer was supported by a PhD grant from the Conseil Régional du Centre and the INRA. We thank P. Constantin, M. Couty and the members of the experimental unit UEPEAT of INRA J. Besnard, J-M. Brigant, J. Delaveau, F. Favreau, J-M Hervouët, J-M. Meslier, and M. Tanzi for their technical assistance, and R.H. Porter for revision of the manuscript. English manuscript has been corrected by Interconnect (France).

## REFERENCES

- Adkins, E. K. (1973). Functional castration of the female Japanese quail. *Physiology & Behavior*, 10, 619–621.
- Arnould, C., Béry, A., & Porter, R. H. (2007). Individual discrimination following 24h of pair contact in one- and seven-day-old Japanese quail (*Coturnix japonica*). *Behaviour*, 145, 327–345.
- Balthazart, J., Massa, R., & Negri-Cesi, P. (1979). Photoperiodic control of testosterone metabolism, plasma gonadotrophins, cloacal gland growth, and reproductive behavior in the Japanese quail. *General and Comparative Endocrinology*, 39, 222–235.
- Bilcik, B., & Bessei, W. (1993). Feather pecking in Japanese quail—Comparison of six different lines. *Proceedings of the 27th International Congress of the International Society for Applied Ethology*, Berlin (Germany), p. 291–293.
- Bradshaw, R. H. (1991). Discrimination of group members by laying hens *Gallus domesticus*. *Behavioural Processes*, 24(2), 143–151.

- Bradshaw, R. H. (1992). Conspecific discrimination and social preference in the laying hen. *Applied Animal Behaviour Science*, 33(1), 69–75.
- Cabin, R. J., & Mitchell, R. J. (2000). To Bonferroni or not to Bonferroni: When and how are the questions. *Bulletin of the Ecological Society of America*, 81, 246–248.
- Dawkins, M. S. (1996). Distance and social recognition in hens: Implications for the use of photographs as social stimuli. *Behaviour*, 133, 663–680.
- Edens, F. W., Bursian, S. J., & Holladay, S. D. (1983). Grouping in Japanese quail. 1. Agonistic Behavior during feeding. *Poultry Science*, 62, 1647–1651.
- Evans, R. M. (1967). Early aggressive responses in domestic chicks. *Animal Behaviour*, 16, 24–28.
- Formanek, L., Houdelier, C., Lumineau, S., Bertin, A., Cabanès, G., & Richard-Yris, M.-A. (2008). Selection of social traits in juvenile Japanese quail affects adults' behaviour. *Applied Animal Behaviour Science*, 112(1–2), 174–186.
- Francois, N., Decros, S., Picard, M., Faure, J. M., & Mills, A. D. (2000). Effect of group disruption on social behaviour in lines of Japanese quail (*Coturnix japonica*) selected for high or low levels of social reinstatement behaviour. *Behavioural Processes*, 48(3), 171–181.
- Francois, N., Mills, A. D., & Faure, J. M. (1998). Place preferences of Japanese quail given a permanent choice between a social or a non-social but enriched situation. *Behavioural Processes*, 43(2), 163–170.
- Francois, N., Mills, A. D., & Faure, J. M. (1999). Inter-individual distances during open-field tests in Japanese quail (*Coturnix japonica*) selected for high or low levels of social reinstatement behaviour. *Behavioural Processes*, 47(2), 73–80.
- Gobbini, M. I., & Haxby, J. V. (2007). Neural systems for recognition of familiar faces. *Neuropsychologia*, 45(1), 32–41.
- Hauser, J., & Huber-Eicher, B. (2004). Do domestic hens discriminate between familiar and unfamiliar conspecifics in the absence of visual cues? *Applied Animal Behaviour Science*, 85(1–2), 65–76.
- Jones, R. B., & Mills, A. D. (1999). Divergent selection for social reinstatement behaviour in Japanese quail: Effects on sociality and social discrimination. *Poultry and Avian Biology Reviews*, 10(4), 213–223.
- Jones, R. B., Mills, A. D., & Faure, J.-M. (1996). Social discrimination in Japanese quail *Coturnix japonica* chicks genetically selected for low or high social reinstatement motivation. *Behavioural Processes*, 36(2), 117–124.
- Launay, F., Mills, A. D., & Faure, J. M. (1991). Social motivation in Japanese quail *Coturnix coturnix japonica* chicks selected for high or low levels of treadmill behaviour. *Behavioural Processes*, 24(2), 95–110.
- Ligout, S., & Porter, R. H. (2006). La reconnaissance sociale chez les mammifères: Mécanismes impliqués et bases sensorielles impliquées. *INRA Productions Animales*, 19(2), 119–133.
- Ligout, S., Porter, R. H., & Bon, R. (2002). Social discrimination in lambs: Persistence and scope. *Applied Animal Behaviour Science*, 76(3), 239–248.
- Mills, A. D., Crawford, L. L., Domjan, M., & Faure, J. M. (1997). The behavior of the Japanese or domestic quail *Coturnix japonica*. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*, 21(3), 261–281.
- Mills, A. D., & Faure, J. M. (1990). The treadmill test for the measurement of social motivation in *Phasianidae* chicks. *Medical Science Research*, 18, 179–180.
- Mills, A. D., & Faure, J.-M. (1991). Divergent selection for duration of tonic immobility and social reinstatement behavior in Japanese quail (*Coturnix coturnix japonica*) chicks. *Journal of Comparative Psychology*, 105, 25–38.
- Mills, A. D., Jones, R. B., Faure, J.-M., & Williams, J. B. (1993). Responses to isolation in Japanese quail genetically selected for high or low sociality. *Physiology & Behavior*, 53(1), 183–189.
- Orcutt, F. S., & Orcutt, A. B. (1976). Nesting and parental behavior in domestic common quail. *The Auk*, 93, 135–141.
- Perneger, T. V. (1998). What's wrong with Bonferroni adjustments. *British Medical Journal*, 316(7139), 1236–1238.
- Rice, W. R. (1989). Analysing tables of statistical tests. *Evolution*, 43, 223–225.
- Richard, S., Arnould, C., Guémené, D., Leterrier, C., Mignon-Grasteau, S., & Faure, J. M. (2008). Etude de la réactivité émotionnelle chez la caille: Une approche intégrée du bien-être animal. *INRA Production Animales*, 21(1), 71–78.
- Riters, L. V., & Balthazart, J. (1998). Behavioral evidence for individual recognition in Japanese quail. *Behaviour*, 135, 551–578.
- Ryan, C. M. E., & Lea, S. E. G. (1994). Images of conspecifics as categories to be discriminated by pigeons and chickens: Slides, video tapes, stuffed birds and live birds. *Behavioural Processes*, 33(1–2), 155–175.
- Schlinger, B. A., Palter, B., & Callard, G. V. (1987). A method to quantify aggressiveness in Japanese quail (*Coturnix c. japonica*). *Physiology & Behavior*, 40, 343–348.
- Schmid, I., & Wechsler, B. (1997). Behaviour of Japanese quail (*Coturnix japonica*) kept in semi-natural aviaries. *Applied Animal Behaviour Science*, 55(1–2), 103–112.
- Väisänen, J., & Jensen, P. (2004). Responses of young Red Jungle fowl (*Gallus gallus*) and White Leghorn layers to familiar and unfamiliar stimuli. *Poultry Science*, 83, 335–343.
- Vallortigara, G. (1992). Affiliation and aggression as related to gender in domestic chicks (*Gallus gallus*). *Journal of Comparative Psychology*, 106, 53–57.
- Vallortigara, G., & Andrew, R. J. (1994). Differential involvement of right and left hemisphere in individual recognition in the domestic chick. *Behavioural Processes*, 33(1–2), 41–57.
- Vallortigara, G., Cailotto, M., & Zanforlin, M. (1990). Sex-differences in social reinstatement motivation of the domestic chick (*Gallus-Gallus*) revealed by runway tests with social and nonsocial reinforcement. *Journal of Comparative Psychology*, 104(4), 361–367.
- Zajonc, R. B., Wilson, W. R., & Rajecki, D. W. (1975). Affiliation and social discrimination produced by brief exposure in day-old domestic chicks. *Animal Behaviour*, 23, 131–138.

## 2. Incapacité à discriminer ou discrimination masquée par la forte motivation sociale chez les cailleteaux HSR?

### 2.1. Discrimination dans le test du tapis roulant

Dans cette première expérience, nous avons testé la capacité à discriminer un groupe de congénères familiers d'un groupe de congénères inconnus, chez des cailles HSR et LSR âgées d'une semaine, en utilisant le test dit du tapis roulant. Il s'agit du test utilisé pour sélectionner les cailles sur la motivation sociale. Contrairement au test de choix, dans le test dit du tapis roulant, l'individu testé n'est pas confronté simultanément aux stimuli familial et inconnu. L'absence de conflit de motivation entre congénères familiers et inconnus, pourrait favoriser l'expression d'une attraction plus forte pour les congénères familiers. Par ailleurs, ce test nécessite des cailleteaux qu'ils travaillent (courent) pour rejoindre les congénères. Ainsi, la forte attraction pour les congénères familiers stimulerait le travail des cailleteaux en leur présence. Si les deux lignées de cailles sont capables de discriminer, les cailleteaux HSR et LSR devraient donc parcourir une plus grande distance sur le tapis roulant pour rejoindre les congénères familiers.

#### 2.1.1. Méthode

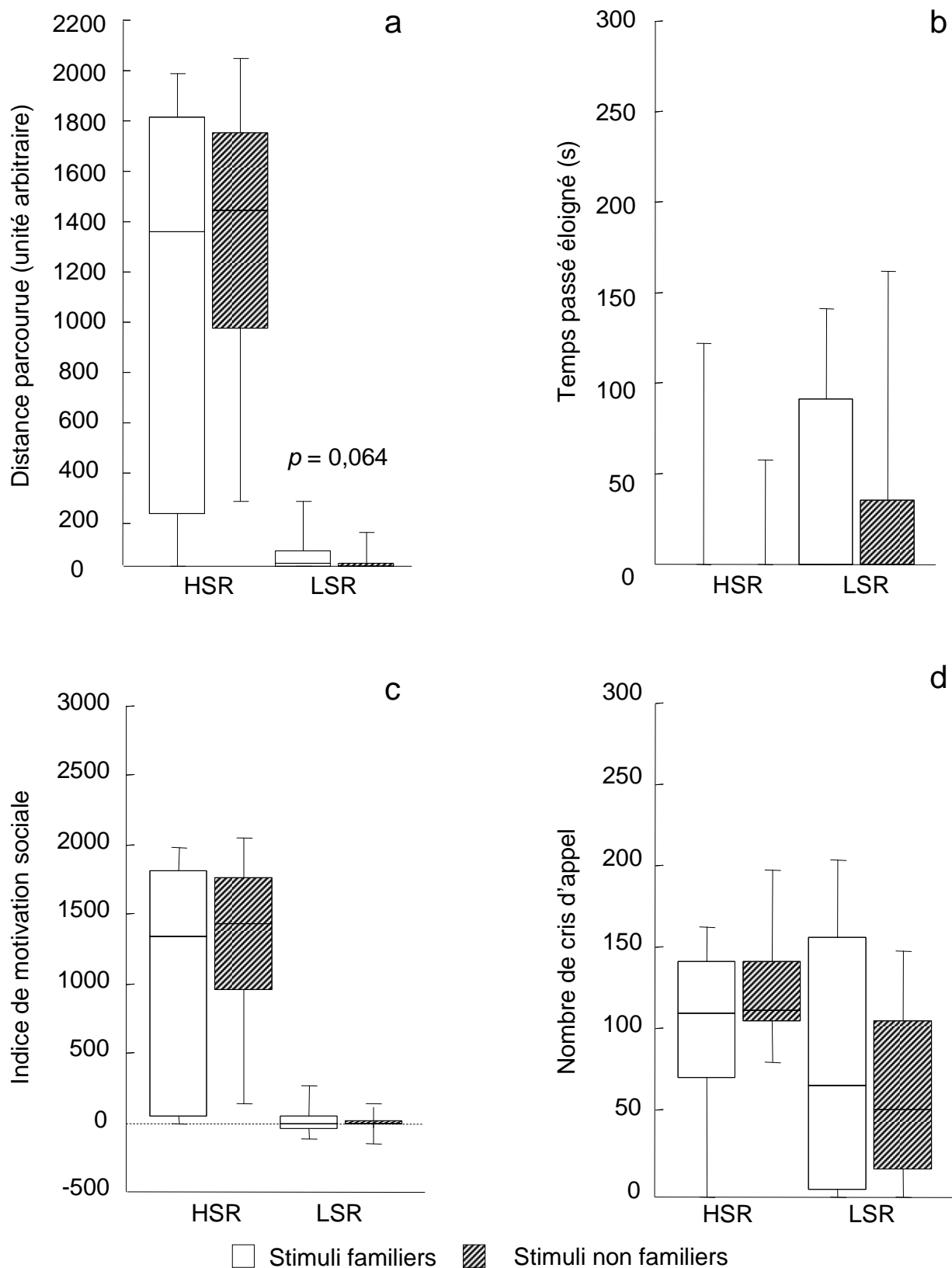
Après éclosion et baguage, les cailleteaux étaient élevés en batterie dans des groupes mixtes d'environ 60 individus composés pour moitié de cailleteaux HSR ou LSR et pour l'autre moitié de cailleteaux non sélectionnés issus de la lignée dite témoin. Les conditions d'incubation et d'élevage (température, lumière et alimentation) étaient identiques à celles des cailles élevées en batterie dans l'expérience précédentes (Schweitzer *et al.* 2009, chapitre I.1.). Pour chacune des lignées HSR et LSR, 2 groupes mixtes distincts étaient mis en place. Ainsi, des individus de la lignée témoin issu d'un groupe mixte donné constituaient des stimuli familiers pour un cailleteau issu du même groupe. Par contre, ils constituaient des stimuli non familiers pour un cailleteau issu de l'autre groupe. Quelques heures avant le démarrage des tests réalisés à l'âge d'une semaine, les cailleteaux étaient transférés dans une salle adjacente à la salle de test, et placés par groupe de 20 individus, en conservant la mixité des groupes (50% cailles HSR ou LSR et 50% cailles témoins), dans des cages en bois de L40 x P65 x H30 cm. Chaque cage était fermée par un couvercle grillagé et le fond était recouvert de copeaux. Les conditions de température, de lumière et d'alimentation étaient les mêmes que durant la période d'élevage en batterie. Les tests se déroulaient selon la procédure de



sélection décrite dans l'introduction au paragraphe 4.3.1. Chaque cailleteau était testé individuellement face à un groupe de 5 stimuli composés de cailleteaux témoins. Le cailleteau testé était alternativement familier ou inconnu avec le groupe de stimuli et les 5 congénères stimuli étaient changés tous les 5 tests. Chaque test durait 5 minutes au bout desquelles la distance parcourue par le cailleteau testé était relevée ainsi que le temps passé dans la zone éloignée des congénères. L'indice de motivation sociale était alors calculé en soustrayant la distance parcourue sur le tapis au temps passé éloigné des congénères. Cet indice est d'autant plus élevé que la motivation sociale pour rejoindre les congénères familiers ou inconnus est forte. En plus de ces mesures classiquement relevées lors du test de sélection, nous avons noté le nombre de cris d'appel émis par le cailleteau testé durant les 5 minutes de test. Nous avons comparé les valeurs obtenues pour les cailleteaux HSR et LSR en utilisant un test de Mann-Whitney.

#### 2.1.2. Résultats et discussion

Les résultats ne révélaient aucune différence significative entre les stimuli familiers et inconnus pour les différentes variables mesurées chez les deux lignées. Seuls les cailleteaux LSR montraient une tendance à parcourir une plus grande distance pour rejoindre les congénères familiers que les congénères inconnus (figure 4). Pour déterminer l'importance de l'effet de la familiarité, au-delà de sa simple non significativité statistique, nous avons calculé la taille de l'effet de la familiarité («effect size») pour la comparaison statistique entre la distance parcourue en présence des congénères familiers et inconnus chez les deux lignées. Les valeurs obtenues atteignent  $r_g = 0,25$  pour les cailles LSR, et  $r_g = -0,15$  pour les cailles HSR (méthode du coefficient de corrélation «Glass rank biserial»). Selon l'interprétation proposée par Cohen (1988 cité dans Garamszegi 2006), ces valeurs mettent en évidence un effet moyen de la familiarité sur la distance parcourue par les cailles LSR tandis qu'elles confirment le faible effet de ce facteur chez les cailles HSR (voir Becker 2000, pour une grille d'interprétation des valeurs).



**Figure 4.** Distance parcourue (a), temps passé éloigné (b), indice de motivation sociale (c) et nombre de cris d'appel émis (c) par des cailleaux HSR et LSR (N= 30/lignée/familiarité) dans le test dit du tapis roulant en présence de congénères familiers ou non familiers (Test de Mann-Whitney).

Ces résultats sont cohérents avec ceux obtenus dans le test de double choix. En effet, à nouveau nous mettons en évidence la capacité à discriminer les congénères familiers des inconnus chez les cailleaux LSR. Discrimination qui est révélée par une motivation pour restaurer le contact social avec les congénères familiers plus forte qu'avec les inconnus. Par contre, les résultats ne montrent pas de discrimination chez les cailles HSR. Cette expérience ne nous permet donc pas de conclure quant à la capacité de discrimination chez cette lignée. Cependant, le test de sélection étant basé sur l'expression de la motivation à rejoindre les congénères, il est fort probable que la forte motivation des cailleaux HSR masque l'expression d'une préférence pour les congénères familiers comme nous l'avons suggéré lors de l'utilisation du test de choix. Pour minimiser l'effet prédominant de l'attraction sociale sur l'expression de la discrimination entre congénères familiers et inconnus, nous avons testé la capacité à discriminer de cailleaux HSR et LSR dans un paradigme n'incluant pas de séparation sociale et de transfert dans un environnement nouveau. En effet, ces facteurs communs au test de choix et au test du tapis roulant pourraient favoriser chez les cailles HSR une recherche active de la proximité de n'importe quel congénère au détriment de l'expression d'une préférence pour les congénères familiers.

## 2.2 Discrimination dans le test d'habituation-déshabituaiton

Au cours de cette seconde expérience, nous avons testé la capacité à discriminer un congénère familier d'un inconnu chez des cailles HSR et LSR âgées d'une semaine dans un test d'habituation-déshabituaiton. Ce test est classiquement utilisé chez les rongeurs pour étudier la capacité des animaux à discriminer des congénères sur la base de leurs caractéristiques générales et/ou individuelles (Halpin 1986; Gheusi *et al.* 1994; Gheusi *et al.* 1997). La première phase du test consiste à exposer l'individu testé à un individu donné jusqu'à ce qu'ils deviennent familiers. Cette phase est dite phase d'habituation. Au terme de cette première phase, un nouvel individu est alors présenté à l'individu testé. Cette seconde phase est dite phase de déshabituaiton. Chez les rongeurs, la phase d'habituation se caractérise par une diminution du comportement exploratoire vis-à-vis de l'individu tandis que la présentation d'un nouvel individu lors de la phase de déshabituaiton provoque une augmentation de ce comportement. La différence de réponse vis-à-vis des deux stimuli met en évidence la capacité de l'individu testé à discriminer le congénère devenu familier du congénère inconnu. Quelques études chez plusieurs espèces d'oiseaux, et plus particulièrement chez des mâles adultes, ont également utilisées ce type de test afin de mettre en évidence la discrimination entre un congénère familier et un inconnu chez le pigeon

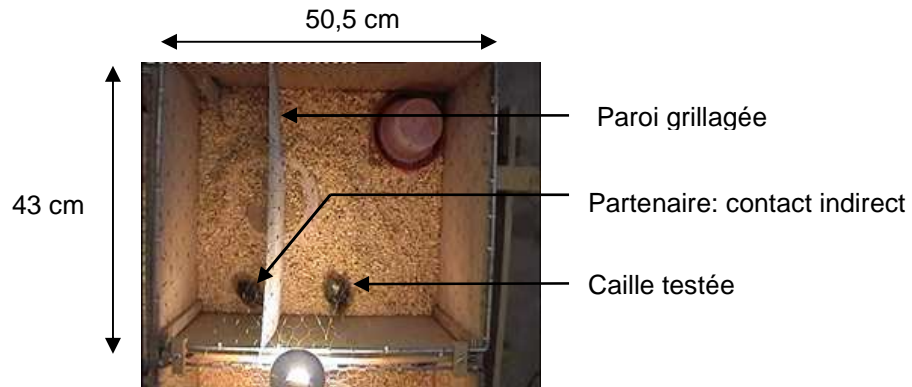
*Columba livia* (Ryan & Lea 1994), la caille *Coturnix japonica* (Riters & Balthazart 1998) et le corbeau *Corvus corax* (Boeckle & Bugnyar 2009). La procédure de base de ces trois études était la même, une phase d'habituation suivie d'une phase de déshabituaiton mais elles différaient sur la durée de familiarisation, l'intervalle entre les présentations et les variables comportementales relevées au cours du test. Afin de mettre au point un protocole adapté à la mise en évidence de la discrimination chez nos deux lignées de cailleteaux, nous avons réalisé une expérience pilote dont la procédure était basée à la fois sur le nombre de présentations utilisées par Riters et Balthazart (1998) chez la caille, la durée de présentation utilisée par Ryan et Lea (1994) et la volonté de réaliser les tests sur un maximum de trois jours afin de limiter la différence d'âge entre les individus testés. Nous avons ainsi réalisé une phase d'habituation avec un premier individu initialement inconnu qui se composait de 10 présentations de 5 min, avec 10 min d'intervalle entre chaque présentation. La phase de déshabituaiton consistait en une 11<sup>ème</sup> présentation de 5 min d'un nouvel individu inconnu. Chaque individu testé était élevé en paire dès l'éclosion, puis testé dans une cage similaire à la cage d'élevage en présence de son partenaire afin d'éliminer tout biais expérimental lié à la séparation sociale même brève. Seuls les comportements de l'individu testé dirigés vers l'individu présenté étaient relevés. A partir des résultats obtenus dans cette expérience pilote (Lafaille 2008) nous avons mis au point le protocole décrit ci-dessous.

### 2.2.1. Méthode

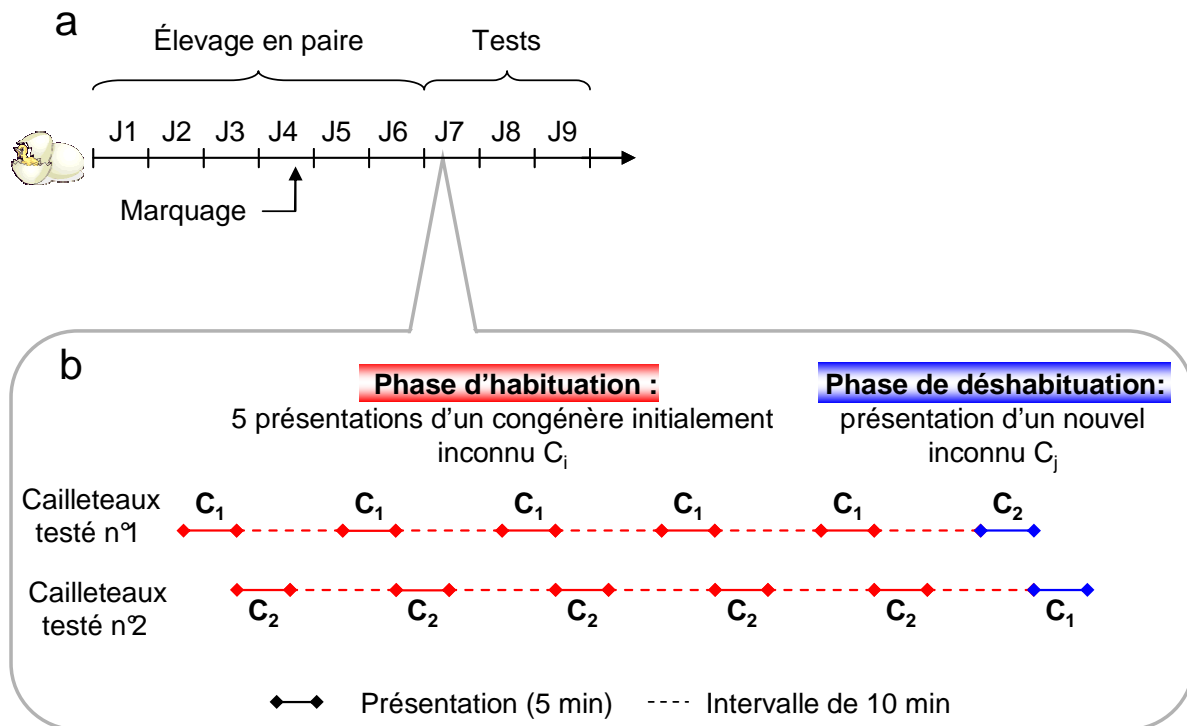
Les cailleteaux HSR et LSR étaient élevées par paire dès l'éclosion et testés entre 7 et 9 jours d'âge. Les conditions d'incubation et d'élevage (température, lumière et alimentation) étaient identiques à celles des cailles testées à l'âge d'une semaine dans le test de choix (Schweitzer *et al.* 2009, Chapitre I.1.). Dans chaque paire, un individu focal était choisi au hasard et individualisé par une marque de peinture blanche (figure 5) appliquée deux jours avant les tests. L'expérience pilote avait montré qu'un contexte social dans lequel trois individus étaient impliqués dans les interactions sociales, lors des tests, compliquait l'interprétation des résultats. Dans un souci d'éliminer tout biais expérimental lié à la séparation sociale dans cette nouvelle expérience, l'individu focal était testé dans sa cage d'élevage en présence de son partenaire mais celui-ci était placé derrière une paroi grillagée 1h15 ± 15 min avant le début du test (figure 5). Ainsi, l'implication du troisième individu dans les interactions sociales entre l'individu testé et l'individu présenté était réduite. Le test d'habituation-déshabituaiton se composait de 5 présentations successives d'un premier

congénère inconnu pendant 5 min, ce nombre de présentations étant suffisant pour qu'il y ait familiarisation aux vues du profil des réponses comportementales observées dans l'expérience pilote (Lafaille 2008). Chaque présentation était espacée de 10 min. A la 6<sup>ème</sup> présentation, un nouveau congénère inconnu était introduit pendant 5 min dans la cage de l'individu focal. Deux individus étaient testés en parallèle afin que les deux congénères présentés à l'individu focal soient placés dans des conditions de manipulation similaires (voir le protocole détaillé sur la figure 6). La réponse comportementale de l'individu focal était enregistrée par un caméscope numérique fixé au-dessus de la cage d'élevage. Deux catégories de comportements ont ensuite été analysées à l'aide du logiciel Observer® XT 6.0 (Noldus Information Technology b.v., Wageningen, The Netherlands). Nous avons relevé des comportements indiquant une perturbation: le temps passé en posture de vigilance et la fréquence des cris d'appel et des sauts. Nous avons également noté la fréquence des interactions sociales suivantes: les coups de bec agressifs et non-agressifs tels que définis par François *et al.* (2000), et les évitements (l'individu focal s'enfuit à l'approche du congénère ou il se dirige vers lui et l'évite lorsqu'il se trouve à sa hauteur, Schaller et Emlen 1962).

La familiarisation entre la 1<sup>ère</sup> et la 5<sup>ème</sup> présentation se mesure à travers une diminution de l'expression des comportements indiquant une perturbation, et de la fréquence des interactions sociales agonistiques, ainsi qu'une augmentation de la fréquence des interactions sociales positives. La capacité à discriminer le congénère familier d'un inconnu se mesure quant à elle par des variations inverses dans l'expression de ces comportements entre la 5<sup>ème</sup> et la 6<sup>ème</sup> présentation. La réponse comportementale des cailles HSR et LSR a été comparée entre les présentations 1 et 5, et 5 et 6 en utilisant un test de Wilcoxon. Une correction de Bonferroni a été appliquée puisque les mêmes valeurs étaient utilisées deux fois. Dans ce cas, le seuil de significativité considéré était  $p \leq 0,025$ . La fréquence des sauts n'a pu être analysée statistiquement du fait de la trop faible occurrence de ce comportement.



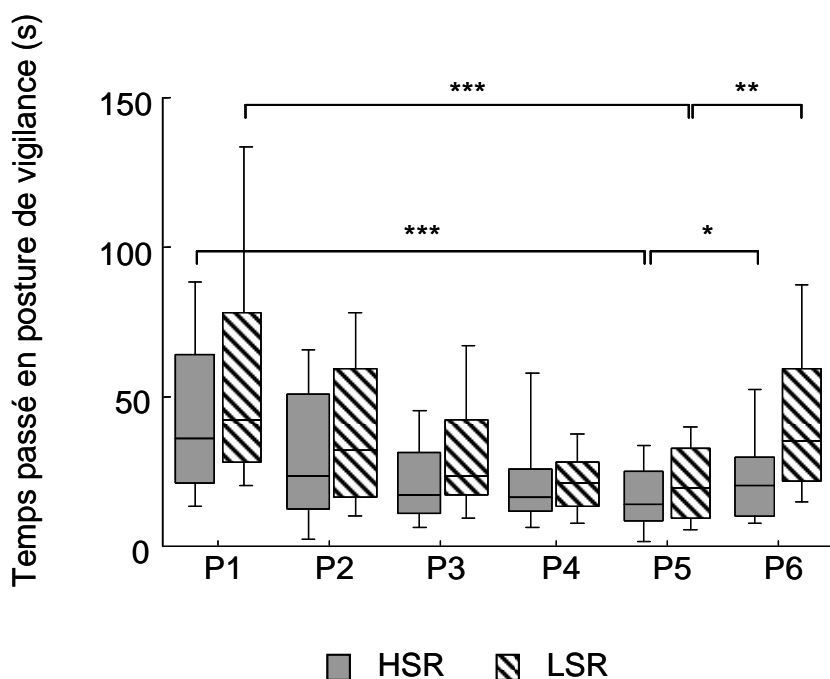
**Figure 5.** Photographie du dispositif expérimental des tests d'habituation-déshabitude avant la première présentation d'un congénère inconnu.



**Figure 6.** Protocole de l'étude des capacités de discrimination de cailleteaux HSR (N = 24) et LSR (N = 24) dans un test d'habituation-déshabitude (a), et procédure détaillée de deux tests réalisés en parallèle (b)

### 2.2.2. Résultats et discussion

La fréquence des cris d'appel et des évitements (tableau 1), et le temps passé en vigilance (figure 7) diminuaient significativement entre la 1<sup>ère</sup> et la 5<sup>ème</sup> présentation chez les cailles LSR. La fréquence des coups de bec agressifs tendait également à diminuer entre la 1<sup>ère</sup> et la 5<sup>ème</sup> présentation chez cette lignée (tableau 1). Par contre, chez les cailles HSR seul le temps passé en vigilance diminuait significativement entre ces deux présentations (figure 7) et une tendance était obtenue pour la fréquence des évitements (tableau 1). Cette diminution des cris d'appel, de la fréquence des interactions agonistiques et du temps passé en vigilance chez l'individu focal indiquent qu'il y a bien eu familiarisation avec le premier congénère présenté. Entre la 5<sup>ème</sup> et la 6<sup>ème</sup> présentation, qui correspondait à l'introduction d'un nouveau congénère inconnu, le temps passé en vigilance augmentait chez les deux lignées (figure 7 et tableau 1). Cette différence indique que l'individu focal discriminait le congénère familier du congénère inconnu.



**Figure 7.** Temps passé en posture de vigilance par les cailleteaux HSR et LSR lors des 6 présentations (P) du test d'habituation-déshabitude. P1 à P5 : présentation d'un individu A ; P5 à P6 : présentation d'un individu B. \* :  $p \leq 0,025$  ; \*\* :  $p \leq 0,005$  ; \*\*\* :  $p \leq 0,0005$ , test de Wilcoxon avec correction de Bonferroni.

**Tableau 1.** Fréquence des cris d'appel et des interactions sociales (médiane [interquartile = [25-75%]) chez les cailleaux HSR (N = 24) et LSR (N = 24) lors des 6 présentations (P) au cours du test d'habituation-déshabituaiton.

		<b>Cris d'appel</b>	<b>Coups de bec non agressif</b>	<b>Coups de bec agressif</b>	<b>Evitements</b>
<b>P1</b>	HSR	0 [0-0]	2 [1-5]	1 [0-6]	0 [0-1]
	LSR	0 [0-5]	0 [0-0]	0 [0-3]	1 [0-5]
<b>P2</b>	HSR	0 [0-4]	1 [1-3]	1 [0-4]	0 [0-1]
	LSR	0 [0-4]	0 [0-0]	0 [0-1]	0 [0-2]
<b>P3</b>	HSR	0 [0-0]	1 [0-4]	1 [0-5]	0 [0-0]
	LSR	0 [0-0]	0 [0-0]	0 [0-2]	0 [0-1]
<b>P4</b>	HSR	0 [0-0]	3 [1-5]	1 [0-3]	0 [0-0]
	LSR	0 [0-0]	0 [0-1]	0 [0-2]	0 [0-1]
<b>P5</b>	HSR	0 [0-0]	3 [1-8]	0 [0-5]	0 [0-0]
	LSR	0 [0-0]	0 [0-1]	0 [0-1]	0 [0-1]
<b>P6</b>	HSR	0 [0-0]	3 [1-5]	0 [0-3]	0 [0-0]
	LSR	0 [0-0]	0 [0-1]	0 [0-0]	0 [0-1]
<b>P1 vs. P5<sup>a</sup></b>	HSR	0,345	0,061	0,271	0,026 <sup>t</sup>
	LSR	0,011*	0,439	0,029 <sup>t</sup>	0,003**
<b>P5 vs. P6<sup>a</sup></b>	HSR	0,892	0,245	0,944	0,257
	LSR	0,168	0,364	0,952	0,223

<sup>a</sup> : Valeurs de p obtenues pour les comparaisons statistiques de la réponse comportementale des cailles HSR et LSR entre les présentations 1 et 5 (présentations d'un individu A), et 5 et 6 (présentation d'un individu B) en utilisant un test de Wilcoxon avec correction de Bonferroni.  
t : p ≤ 0,05 ; \* : p ≤ 0,025 ; \*\* : p ≤ 0,005.



Les résultats obtenus montrent que les cailles HSR sont capables de discriminer un congénère familial d'un inconnu dès l'âge d'une semaine. Ils confirment également les résultats obtenus précédemment chez les cailleaux LSR qui montraient une nette capacité à discriminer. La période de familiarisation étant courte (5 x 5 min) dans ce test, cela indique que le processus de familiarisation est rapide chez les cailleaux des deux lignées puisque cette brève période est suffisante pour permettre ensuite de discriminer le congénère familial d'un inconnu.

### 2.3. Conclusion sur l'influence de la motivation sociale sur la discrimination selon la familiarité

La mise en relation des résultats obtenus dans le test de choix, le test du tapis roulant et le test d'habituation-déshabituaiton révèlent l'influence de la situation expérimentale dans la mise en évidence de la discrimination chez les lignées de caille divergeant pour la motivation sociale. Alors que la capacité à discriminer des cailleaux LSR apparaît dans les trois tests, celle des cailleaux HSR est d'autant plus difficile à mettre en évidence que la situation induit un conflit de motivation entre recherche de la proximité sociale et préférence pour les congénères familiers. En effet, comme nous l'avons suggéré à l'issue du test dit du tapis roulant (Chapitre I.2.1.2), nos résultats renforcent l'idée que la séparation sociale et le changement d'environnement induits par les procédures expérimentales des tests de choix et du tapis roulant exacerbent le besoin de restaurer le contact social, et ce, quelle que soit la familiarité des congénères présentés. Ceci tendrait à masquer la capacité des cailleaux HSR à manifester une préférence pour un congénère familial.

## 3. Agressivité chez des cailles adultes à forte ou faible motivation sociale

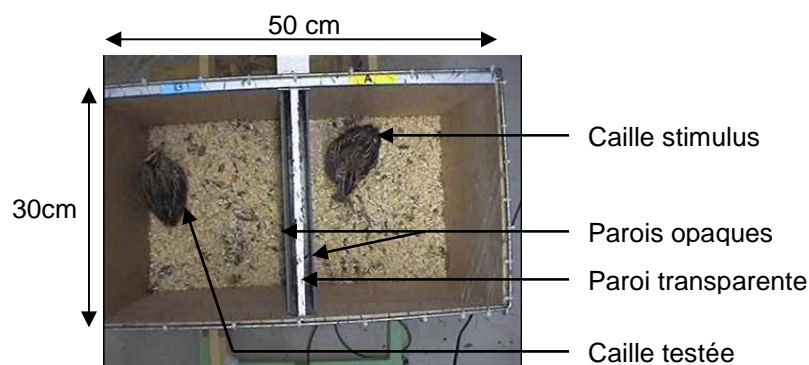
Les résultats obtenus dans le test de choix entre un congénère familial et un inconnu diffèrent entre les jeunes et les cailles adultes mâles à deux niveaux. D'une part, chez les cailles adultes, la capacité à discriminer le congénère familial d'un inconnu est mise en évidence chez les deux lignées et elle apparaît plus clairement chez les cailles HSR, tandis qu'à l'âge d'une semaine, elle n'est révélée que chez les cailleaux LSR. D'autre part, contrairement aux cailleaux qui montrent une préférence pour le congénère familial, chez les adultes de 6 semaines, la discrimination est révélée par des comportements agonistiques

(menaces volumétriques) ou supposés tels (tentatives de coups de bec au travers du grillage) plus fréquents envers l'inconnu chez les cailles adultes. Ce changement dans l'expression de la discrimination en fonction de l'âge pourrait s'expliquer par l'augmentation des comportements agressifs avec l'âge et par une plus grande agressivité des cailles HSR par rapport aux cailles LSR, comme le suggèrent nos résultats. Cependant, dans l'expérience présentée en début de chapitre, le test de double choix ne permet pas aux individus d'interagir directement (un grillage les sépare), ce qui rend l'interprétation de la nature agressive ou non des interactions sociales ambiguë. De plus, les études précédentes portant sur l'agressivité chez les lignées HSR et LSR présentent des résultats contradictoires. Faure et Mills (1998) montrent que la fréquence des attaques entre deux cailles adultes, âgées de 10 à 14 semaines, lors de confrontations directes est plus élevée chez les cailles HSR que les cailles LSR. Par contre, François *et al.* (2000) n'observent pas de différence en terme de comportements agressifs entre les lignées chez des individus âgés de 6 semaines, mais leurs résultats montrent que les cailles HSR expriment plus de comportements exploratoires vis-à-vis d'un inconnu lorsqu'un individu issu d'un groupe de 3 cailles est remplacé par un congénère inconnu à l'âge de 6 semaines. Afin de statuer sur cette potentielle différence d'agressivité entre les deux lignées et sa signification dans notre étude, nous avons réalisé des tests de confrontation entre cailles adultes de même sexe et de même lignée selon le protocole de Schlinger *et al.* (1987). Dans ce travail, le statut hiérarchique (dominant *vs.* dominé) de cailles était déterminé à partir du nombre de coups de bec dirigés vers une paroi transparente séparant deux individus. Ces auteurs ont ainsi montré que le statut hiérarchique attribué à des cailles mâles adultes lors de confrontations indirectes, était conservé lors de confrontations directes ultérieures. Notre hypothèse était donc que la fréquence des coups de bec dirigés vers une paroi transparente séparant deux cailles inconnues âgées de 6 semaines devrait être plus élevée chez les cailles HSR que LSR.

### 3.1. Méthode

Dès la mise en incubation, les œufs étaient divisés en deux groupes distincts pour chaque lignée afin que les individus, issus de chaque groupe n'aient jamais été en contact avant le test de confrontation. Dès l'éclosion, les cailles de chaque lignée étaient élevées en batterie et en lumière continue jusqu'à l'âge de 3 semaines. Les conditions d'élevage étaient identiques à celles des cailles élevées en batterie dans l'expérience précédentes (Schweitzer *et al.* 2009, Chapitre I.1.). Les cailles étaient ensuite sexées sur la base de leur plumage et

placées par paire de même sexe en 8L:16D de lumière jusqu'à l'âge de 6 semaines. Le comportement agressif de chaque caille vis-à-vis d'un congénère inconnu était alors évalué dans un test de confrontation avec un congénère inconnu de même sexe, appartenant à la même lignée mais issu d'une paire différente. Les deux cailles (testée et stimulus) étaient d'abord placées une minute dans le dispositif de test, chacune dans un compartiment séparé par une paroi opaque (figure 8). A l'issue de cette période d'habituation au dispositif de test, la paroi opaque était ôtée et la confrontation indirecte débutait pour 3 minutes, les cailles restant séparées par une paroi transparente. Puis contrairement à l'étude de Schlinger *et al.* (1987), la paroi transparente était ensuite ôtée et les cailles pouvaient interagir directement pendant une minute. L'objectif était de valider la nature agressive des coups de bec dirigés vers la paroi transparente durant les confrontations indirectes en observant la façon dont les deux congénères allaient interagir pendant ces confrontations directes. Cependant, en cas d'interactions pouvant causer des blessures, les cailles étaient immédiatement séparées. Durant les deux types de confrontations, nous nous sommes focalisés sur la réponse comportementale de la caille testée. En confrontation indirecte, le nombre de coups de bec dirigés vers la paroi et le nombre de menaces volumétriques (François 1999) ont été relevés. En confrontation directe, le nombre de cailles donnant des coups de bec agressifs et non-agressifs, et le nombre de cailles menaçant l'inconnu ont été relevés. Nous avons également relevé le nombre de paires qu'il a fallu séparer durant les confrontations directes. Ce protocole a été approuvé par le Comité régionale d'éthique pour l'expérimentation animale Centre-Limousin.



**Figure 8.** Photographie du dispositif expérimental des tests de confrontation entre congénères inconnus chez des cailles adultes mâles et femelles sélectionnées pour leur forte ou faible motivation sociale.

### 3.2. Résultats et discussion

Les cailles mâles HSR donnaient plus de coups de bec sur la paroi transparente que les cailles LSR (tableau 2). En confrontation directe, les cailles mâles HSR donnaient plus de coups de bec non agressifs que les cailles LSR tandis que ce sont les confrontations entre les cailles mâles LSR qui ont le plus souvent nécessité la séparation des deux congénères (tableau 2). La réponse comportementale des cailles femelles ne différait pas significativement entre les lignées lors des confrontations indirectes et directes.

Notre résultat obtenu en confrontation indirecte supporte l'hypothèse selon laquelle les cailles adultes mâles HSR seraient plus agressives que les cailles LSR, en accord avec l'interprétation des coups de bec donnée par Schlinger *et al.* (1987). Selon cette étude, les coups de bec dirigés vers la paroi transparente reflètent le caractère dominant de l'individu testé. Cependant, lors des confrontations indirectes, le nombre de cailles mâles donnant des coups de bec non agressifs est plutôt en faveur d'un comportement exploratoire plus important chez les cailles HSR que LSR vis-à-vis du congénère inconnu, comme l'ont observé François *et al.* (2000). Une explication à ces résultats contradictoires en confrontation directe et indirecte, serait que la fréquence élevée des coups de bec durant la confrontation indirecte permettrait aux cailles HSR d'établir le statut dominant/dominé sans confrontation directe. Ainsi en confrontation directe, la relation de dominance étant déjà établie, les individus ne s'engageraient pas dans des interactions agressives pouvant induire des blessures. Cette capacité à inférer le statut hiérarchique d'un congénère sans aucune interaction agressive directe avec lui, a été montré chez le geai des pinèdes (*Gymnorhinus cyanocephalus*) dans une situation de compétition pour avoir accès à une ressource limitée (Paz-y-Miño C *et al.* 2004). Selon cette explication, les cailles mâles HSR seraient effectivement plus agressives que les cailles LSR.

Cependant, l'interprétation des coups de bec dirigés vers la paroi transparente en confrontation indirecte comme étant des coups de bec exploratoire apparaît plus simple et plus cohérente avec la différence de motivation sociale entre lignée. En effet, selon cette interprétation, nos résultats suggèrent que le nombre plus élevé de coups de bec dirigés vers la paroi chez les cailles HSR en confrontation indirecte pourrait refléter une recherche plus active du contact avec le congénère présenté, plutôt qu'une plus forte agressivité. Ceci est cohérent avec la plus forte motivation sociale des cailles HSR dont l'influence pourrait être exacerbée du fait de la phase d'isolement que subissent les animaux durant la minute d'habituation au dispositif expérimental.

A la vue de ces deux interprétations possibles des résultats, cette expérience ne nous permet pas de conclure quant à une plus grande agressivité des cailles HSR. A l'issue de cette étude, nous ne pouvons donc pas affirmer que la discrimination plus nette chez les cailles mâles adultes HSR que LSR, observée dans le test de choix entre un congénère familier et inconnu, soit liée à une plus forte agressivité des cailles HSR.

**Tableau 2.** Réponse comportementale de cailles adultes mâles et femelles sélectionnées pour leur forte (HSR,  $N_{\sigma} = 20$  et  $N_{\varphi} = 24$ ) ou faible (LSR,  $N_{\sigma} = 26$  et  $N_{\varphi} = 16$ ) motivation sociale lors d'une confrontation indirecte (cailles séparées par une paroi transparente) puis directe avec un congénère inconnu.

	Sexe	HSR	LSR	HSR vs. LSR	
				U	p
<b>Confrontation indirecte<sup>a</sup></b>					
Nombre de coups de bec	♂	25 [9-45]	2 [0-14]	128	<b>0,003</b>
	♀	15 [1-39]	12 [3-28]	191	0,978
Nombre de menaces	♂	2 [0-2]	1 [0-2]	264	0,926
	♀	1 [0-2]	2 [1-3]	125	0,055
<b>Confrontation directe<sup>b</sup></b>					
Nombre d'individus donnant des coups de bec non agressif	♂	6	2		< <b>0,05</b>
	♀	3	1		NS
Nombre d'individus donnant des coups de bec agressif	♂	0	4		NS
	♀	0	2		NS
Nombre d'individus effectuant des menaces	♂	3	5		NS
	♀	7	6		NS
Nombre de paires séparées	♂	1	7		< <b>0,05</b>
	♀	0	2		NS

a: La réponse comportementale des cailles HSR et LSR (médiane et interquartiles [25-75%]) ont été comparées par un test de Mann-Whitney.

b: Un test du Chi-deux a été utilisé pour comparer le nombre d'individus HSR et LSR donnant des coups de bec et menaçant l'inconnu, ainsi que le nombre de paires HSR et LSR séparées lors de la confrontation directe.

## 4. Conclusion

Au terme de la première partie de cette thèse, nous pouvons conclure que les cailleaux HSR et LSR sont capables de discriminer un congénère familier d'un inconnu après une brève période de contact social. Cette capacité à discriminer se maintient à l'âge

adulte. L'expression de cette discrimination est influencée par la motivation sociale des cailles dont l'effet est plus marqué chez le jeune. Ces résultats nous ont donc conduits, dans la deuxième partie de la thèse, à étudier l'influence de la motivation sociale sur l'établissement d'un lien social entre congénères familiers en focalisant notre étude sur le jeune.



## **Chapitre II**

Lien social entre congénères familiaux:  
effet de la motivation sociale et de  
l'environnement social





Dans le chapitre précédent, nous avons mis en évidence les capacités de discrimination basée sur la familiarité chez de jeunes cailles japonaises et nous avons montré l'influence de la motivation sociale des cailles sur l'expression de cette discrimination. Toutefois, cela ne préjuge pas de la qualité du lien résultant de cette capacité de discrimination. L'étape suivante, exposée dans la première partie du présent chapitre, a donc consisté à étudier si un lien pouvait se former entre deux congénères familiers, et si la motivation sociale pouvait influencer l'intensité de ce lien. Par la suite, dans la deuxième partie de ce chapitre nous avons étudié l'influence de la taille du groupe sur la formation et l'intensité de ce lien. L'existence d'un lien social entre de jeunes cailles à forte ou faible motivation sociale, élevées par paire ou en groupe, a été testée en utilisant un test de séparation-réunion classiquement employé pour révéler l'existence d'un lien chez les mammifères tels que le rat *Rattus norvegicus* (Cirulli *et al.* 1996), la souris glaneuse *Mus spicilegus* (Bardet *et al.* 2007) et les bovins domestiques *Bos taurus* (Boissy & Le Neindre 1997; Boivin *et al.* 2000). Ce type de test a également été utilisé chez le diamant mandarin (*Taeniopygia guttata*) afin d'évaluer le stress induit par la rupture du lien chez des couples reproducteurs (Remage-Healey *et al.* 2003), et chez la caille japonaise pour évaluer l'influence de la familiarité sur leur réponse émotionnelle à la perturbation de leur environnement physique ou social (Valance *et al.* 2008). Nous avons considéré, sur la base des définitions proposées par Gubernick (1981) et Hennessy (1997), qu'un lien social existe entre deux congénères familiers si la séparation induit une réponse de détresse, la réunion des partenaires induit un état d'apaisement et les réponses comportementales lors du retour de partenaire familial ou d'un congénère non familial diffèrent. L'intensité du lien a été évaluée de deux façons. Elle a été définie à la fois comme le nombre de comportements dont l'expression diffère entre la présentation du congénère familial et d'un inconnu suite à la séparation sociale dans le cas de la comparaison entre lignées, et comme la variation du niveau d'apaisement induit par le retour du congénère pour évaluer l'influence de la taille du groupe.

## 1. Formation d'un lien social chez des paires de cailles à forte ou faible motivation sociale

La mise en évidence, dans le chapitre précédent, de la capacité des cailles HSR et LSR âgées d'une semaine à discriminer un congénère familial d'un inconnu et la forte cohésion sociale qui caractérise les couvées de cailleaux à cette âge (Guyomarc'h 1975; Waldman & Bateson 1989) rendent possible l'existence d'un lien entre congénères familiers chez cette

espèce. L'influence de la motivation sociale sur l'expression de cette discrimination suggère que l'intensité du lien pourrait être influencée par ce trait comportemental. L'objectif de la première étude présentée dans ce deuxième chapitre, était de rechercher l'existence d'un lien social entre congénères familiers vivant en paire chez de jeunes cailles à forte ou faible motivation sociale. Il a été montré que les cailles HSR passent plus de temps au contact des congénères que les cailles LSR (Launay *et al.* 1991; Carmichael *et al.* 1998; François *et al.* 1998; François *et al.* 1999; Formanek *et al.* 2008), ce qui pourrait faciliter l'acquisition des caractéristiques de ces congénères. Nous avons donc émis l'hypothèse que les cailleaux HSR pourraient établir un lien plus fort avec le congénère familial que les cailleaux LSR. Dans une première expérience, les réponses comportementales de cailleaux âgés d'une semaine ont été relevées au cours de 3 phases successives de 10 min: en situation de base, après séparation et lors du retour du congénère familial. La séparation a induit une détresse chez les cailles des deux lignées (augmentation de la fréquence des sauts et des cris d'appel) mais la perturbation était plus forte chez les cailles HSR. Les comportements plus exprimés ou moins exprimés suite à la séparation revenaient à leur niveau de base lors du retour du congénère familial quelle que soit la lignée. Ces résultats suggèrent qu'un lien social entre les congénères familiers existe chez les deux lignées.

Cependant, il est impossible de différencier une perturbation induite par l'isolement lui-même, d'une réponse à la séparation d'avec un individu familial donné. Pour pallier à cette impossibilité, la spécificité de ce lien basé sur la familiarité a été vérifiée lors d'une seconde expérience durant laquelle les réponses comportementales et vocales de paires de cailles HSR et LSR ont été comparées après séparation, puis lors du retour du congénère familial ou de la présentation d'un congénère non familial (issu d'une autre paire). Les cailles LSR montraient un apaisement plus fort lors du retour du congénère familial que de la présentation d'un congénère non familial, à la fois à travers leurs réponses comportementales (posture de vigilance) et vocales (cris d'appel et cris de contact). Par contre, la réponse des cailles HSR ne différait que pour un item comportemental (la fréquence des coups de bec agressifs). Les cailles LSR forment donc un lien social fort avec le congénère familial tandis que les cailles HSR présentent une attraction sociale pour tout congénère. Nos résultats montrent que la forte motivation sociale ne va pas de pair avec la formation d'un lien social.

Social motivation does not go hand in hand with social bonding  
between two familiar Japanese quail chicks (*Coturnix japonica*)

Schweitzer C., Houdelier C., Lumineau S., Lévy F. & Arnould C.

*Animal Behaviour* (accepté)

**Social motivation does not go hand in hand with social bonding between two familiar Japanese quail chicks (*Coturnix japonica*)**

C. SCHWEITZER<sup>1,2,3,4</sup>, C. HOUELIER<sup>5</sup>, S. LUMINEAU<sup>5</sup>, F. LÉVY<sup>1,2,3,4</sup> &  
C. ARNOULD<sup>1,2,3,4</sup>

1) INRA, UMR85 Physiologie de la Reproduction et des Comportements, F-37380 Nouzilly, France; 2) CNRS, UMR6175, F-37380 Nouzilly, France; 3) Université François Rabelais de Tours, F-37041 Tours, France; 4) Haras Nationaux, F-37380 Nouzilly, France  
5) CNRS, UMR 6552 Ethologie Animale et Humaine, Université de Rennes 1, France

**Abstract**

Social bonds between conspecifics (sexual pairmates, parent-infant or siblings) and social motivation can influence the way birds interact. Social bonds between familiar conspecifics may also be formed, especially in chicks from precocial species in which behaviour is characterized by a strong social attraction. The establishment of such a bond and the effect of social motivation were investigated using a separation/reunion test in one-week-old Japanese quail. In experiment one, the behaviour of paired quail selected for high (HSR) or low (LSR) social reinstatement behaviour was recorded during three successive 10-min situations: baseline, separation, and return of the cagemate. Both lines showed behavioural changes during social separation but distress response was higher in the HSR line. Return of the familiar cagemate induced a return to baseline activity in both lines. The specificity of this response was tested in experiment two in which paired quail of both lines were separated, and their behavioural and vocal responses to the introduction of the familiar or an unfamiliar bird were compared. LSR chicks responded differently both behaviourally and vocally according to the familiarity of the introduced bird, whereas the response of HSR chicks differed only for aggressive pecks. HSR quail chicks thus revealed a non-specific social attraction for conspecifics, whereas LSR chicks showed a bond with the cagemate. Our results highlight the importance of vocal communication as an indicator of the strength of the bond. Findings show that high social motivation in quail chicks is not related to the development of a social bond.

Keywords: bird, chick, *Coturnix japonica*, genetic selection, Japanese quail, separation/reunion test, social relationships, vocalizations, affinity

The formation and maintenance of social bonds among conspecifics play a fundamental role in social group cohesion, modulating social relationships and consequently social organization within species (Curley & Keverne 2005; Broad et al. 2006; Emery et al. 2007). A wide variety of social, sexual and maternal bonding has been described across mammalian species, including humans. Notably, they comprise affiliation defined as preferential positive interactions between two related or unrelated individuals, sexual pairing for one breeding season or in a permanent way, and mother-infant attachment defined as an affectional relationship between two individuals that is specific in its focus and endures over time (Gubernick 1981; Hennessy 1997). There is also evidence that social bonds exist in birds, especially between parents and offspring, between siblings, and between sexual partners (Waldman & Bateson 1989; Bolhuis 1991; Lefevre et al. 1998; Cézilly et al. 2000; Charrier et al. 2001; Nakagawa & Waas 2004), but little is known about social bonding between conspecifics related only by familiarity, i.e. conspecifics become familiar with individuals with which they have direct social contact (Ligout & Porter 2003).

A number of studies have shown the influence of social motivation, defined as the motivation to seek close proximity with conspecifics, on several aspects of the social interaction of birds (Jones & Mills 1999; Väisänen & Jensen 2003). Some of these studies have been performed using two lines of quail divergently selected for their high (HSR) or low (LSR) social reinstatement behaviour (Mills & Faure 1991). Under various experimental conditions, it was found that quail with high social motivation preferentially approached conspecifics and spent more time close to them than quail with low social motivation (Launay et al. 1991; Carmichael et al. 1998; François et al. 1998; François et al. 1999; Formanek et al. 2008b). These results support the idea that social motivation is likely to determine how conspecifics interact with each other and consequently might influence the formation of social bond between unrelated familiar conspecifics. To investigate how social motivation influences the formation of social bonds between familiar quail would provide a better understanding of social relationships in quail chicks. Under natural conditions, precocial chicks remains around the mother, close to each other in a compact group, and although they quickly express interest for their environment and exploratory behaviours, they show a great affinity for maternal proximity (Guyomarc'h 1975; Mills et al. 1997). In domestic quail, where chicks are bred without their mother, they also expressed a strong social attraction and consequently social bonds might be formed between familiar individuals.

The separation-reunion paradigm is commonly used to demonstrate the existence of a social bond between two individuals by assessing the distress caused by disruption of the

bond and the return to baseline activity after reunion (Cirulli et al. 1996; Boissy & Le Neindre 1997; Boivin et al. 2000; Ramage-Healey et al. 2003; Bardet et al. 2007). However, distress caused by separation from a familiar individual, either indicates a non-specific reaction caused by social isolation itself or a social bond between familiar. The most important requisite for differentiating between these two cases and to satisfy the definition of a social bond is to demonstrate different behavioural responses during the introduction of familiar and unfamiliar conspecifics following social separation; especially preferential positive interactions toward a familiar individual (Gubernick 1981; Bardet et al. 2007). Both behavioural interactions and communication between individuals can reveal differential responses to familiar and unfamiliar birds. Vocalizations are a major cue to recognition in birds (Phillmore et al. 2003; Nakagawa & Waas 2004) and are recognized as an emotional indicator of disruption of social contact (Guyomarc'h 1974b). Distress calls are commonly used to assess the effect of social separation in domestic chicks (Rajecki et al. 1977; Marx et al. 2001; Feltenstein et al. 2002) and Japanese quail (Bertin & Richard-Yris 2005; Formanek et al. 2008b). Other types of vocalization are rarely used to demonstrate preferential social relationships between conspecifics, although a rich vocal repertoire has been reported in quail (Guyomarc'h 1974a, b). Thus, an emotional response expressed by vocalizations associated with a behavioural response could provide a more precise view of social bonding between quail chicks.

The aim of this study was to determine whether Japanese quail chicks establish a social bond with familiar conspecifics and how social bonding is affected by social motivation. Our first experiment investigated social bonding in pairs of one-week-old HSR and LSR quail chicks using a separation-reunion test. We hypothesized that the disturbance induced by separation would be higher in HSR than LSR quail chicks, as observed by Mills et al. (1993). Since a return to the baseline level has been found in young domestic fowl (Feltenstein et al. 2002) and zebra finches (Ramage-Healey et al. 2003) when social contact is restored, we hypothesized that the return of the cagemate would induce a calming effect in both lines. In order to assess the specificity of the bond with the cagemate, our second experiment compared the behavioural responses of one-week-old HSR and LSR quail chicks to the return of the familiar cagemate and the introduction of an unfamiliar bird after a separation period. Indeed, as mentioned previously, the existence of a social bond is defined by distress caused by separation and calming effect following the return of the conspecific, but the most important requisite to demonstrate the specificity of the social bond between two familiar conspecifics is to observe different behavioural response between familiar and

unfamiliar conspecific (Bardet et al. 2007). It should be noted that this paradigm allows one to reveal a social discrimination based on familiarity but does not address individual recognition. The emotional response of HSR and LSR quail chicks was assessed by measuring their different vocalizations. We hypothesized that the social bond between familiar cagemates would be stronger in HSR than LSR quail chicks. We therefore predict more disturbance behaviour following social separation, and a higher variation in the behavioural and vocal responses between familiar and unfamiliar stimulus birds in HSR quail chicks than in LSR ones. This prediction is supported by the observation that inter-individual distances are smaller in pairs of HSR than LSR quail (François et al. 1999), suggesting that HSR quail chicks interact and consequently form social bonds more easily.

## METHODS

### **Animals and treatments**

This study used 43<sup>rd</sup>-generation chicks of two lines of Japanese quail (*Coturnix japonica*) selected for their high (HSR) or low (LSR) social reinstatement behaviour (Mills & Faure 1991). Quail were selected and maintained at the UEPEAT experimental unit of INRA (Nouzilly, France) where the experiment was carried out. On the day of hatching, unsexed Japanese quail chicks were housed in pairs of the same line in wooden cages measuring 50.5 x 43.0 x 31.0 cm (depth x width x height) with a floor covered with wood shavings and a wire mesh cover. To obtain birds which had never been in contact with each other prior to forming the pairs and introducing an unfamiliar conspecific, the eggs of each line were separated into two groups at incubation, so that the subject of one group served as the unfamiliar quail for the subject of the other group. Consistent with standard recommendations for quail husbandry (Kerharo 1987), chicks were housed under continuous lighting. Temperature was maintained at approximately 38°C for the first three days and then progressively reduced to 32°C by one week. Temperature was regulated using 100-watt incandescent lights (one bulb suspended above two cages). A commercial quail starter diet (Gibelit démarrage®, DP Nutrition, Loches, France) and water were provided *ad libitum*.

### **Experiment 1: separation and reunion with the familiar cagemate**

#### Testing procedures

Twenty-three pairs of HSR and LSR quail chicks were used. The test was performed at one week of age. Twenty-four hours before testing, a focal bird was chosen at random in each of



the 23 pairs and was marked on its back with a small white paint spot. The marking paint did not contain solvent and was neither toxic nor irritant (CRC Industries, F-95102 Argenteuil, France). Other chicks did not particularly peck at the paint mark. Moreover, the paint mark did not induce abnormal behaviour in the tested quail. They only expressed a little bit more preening at the mark than at the other part of the plumage. On the test day, the behavioural response of each focal chick was observed during three successive 10-min periods. They were first observed for 10 min in their home cage (baseline condition). The cagemate was then removed for 10 min and placed in a separate room. After this separation period, they were reunited for 10 min. Quail chicks from the HSR and LSR groups were tested alternately. Three categories of behaviour were recorded using digital camcorders suspended above the cages. Maintenance behaviours included the time spent feeding and in exploratory behaviour (scratching and pecking at the litter or the walls). Disturbance behaviours were assessed by measuring the frequency of jumps and distress calls, and the time spent pacing and in high posture observations. This posture is typical of alertness, animals standing on “tiptoe” with their bodies and neck fully erected. Jumps, pacing and high posture are observed during social separation, and distress calls are generally emitted at the same time (Guyomarc'h 1974b; Formanek et al. 2008a). Three types of social interaction were also recorded for the 1<sup>st</sup> and 3<sup>rd</sup> periods (baseline condition and reunion): i) the frequency of aggressive and non-aggressive pecks, as defined by François et al. (2000); ii) the frequency of avoidance behaviours (the focal bird takes flight at the approach of the stimulus bird, or the focal bird heads for the stimulus bird but avoids it by retreating nearby) (Schaller & Emlen 1962); iii) the frequency of nestling against the stimulus bird, i.e. the focal quail chick passes under the neck or body of the stimulus bird pressing itself against it. The videotapes were subsequently analysed using The Observer® Video-Pro 5.0 (Noldus Information Technology b.v., Wageningen, The Netherlands).

#### Statistical analyses

Non-parametric tests were used because the data were not normally distributed. The disturbance induced by social separation and the potential calming effect of the return of the familiar cagemate were assessed by testing the differences between the three periods using a Friedman two-way analysis of variance. When the value obtained from the Friedman test was significant, a Wilcoxon signed-rank test for dependent samples with Bonferroni's adjustment was performed to determine significant differences between periods. Differences in social interactions between the baseline condition and reunion were assessed using a Wilcoxon

signed-rank test for dependent samples. To investigate whether the behavioural responses of HSR and LSR quail chicks differed, we compared the responses of the two lines for each period using a Mann-Whitney U-test. Statistical analyses were performed using SYSTAT 10.0 and two-tailed probabilities were used. Comparisons with  $P \leq 0.05$  were considered significant, except when Bonferroni's adjustment was applied. Results are presented as medians and inter-quartile ranges [25-75%].

## **Experiment 2: reunion with familiar *versus* unfamiliar conspecifics**

### Testing procedure

Twenty four pairs of HSR and LSR quail chicks were used, but testing procedures were stopped for five HSR quail chicks due to their strong fear response; such a response induces abnormal behaviour during separation. Thus, only 19 HSR quail chicks were used for behavioural analyses. One-week-old quail chicks were tested in a cage similar to their home cage with the same environmental conditions (temperature, light and feeding) so that the familiar and unfamiliar birds were placed in the same situation during reunion. This new cage, located in a different room, provided a neutral environment to prevent a resident effect (Edens et al. 1983). In order to limit any stress associated with handling and housing in the new cage, each pair of birds was familiarized with the test cage for 20 min per day for four days. On the last day of familiarization, a focal bird was chosen at random in each pair and was marked as in experiment 1. After a day without handling, the behavioural response of the focal quail chick was observed during two successive 10-min periods. As no differences in general baseline activity were found between HSR and LSR quail chicks in the first experiment, behavioural responses in the baseline condition were not recorded again. The focal quail chicks were first placed in the test cage for 10 min. After this separation period, either the familiar cagemate (F) or an unfamiliar bird (U) was introduced for 10 min. Each focal quail chick was tested with the F and U bird. A 4-h interval separated tests with the F and U birds, and the order in which they were introduced was alternated. HSR and LSR quail chicks were tested alternately. Behaviour and quail vocalizations were recorded using a digital camcorder suspended above the cage and connected to a SONY ECM-T6 electret condenser microphone fixed to the wall of the cage. During both 10-min periods, the same behavioural measures as those described for experiment 1 were recorded and analysed with the same software. In addition, the vocalizations of quail pairs were analysed during the introduction of the F and U birds. The analyses of these vocalisations, which are a good emotional indicator, allowed us

to determine more accurately the value of the social interactions (positive or negative) when comparing responses to the cagemate and an unfamiliar chick. We measured contact calls and twittering which are vocalizations associated with the maintenance of social cohesion during feeding, exploration, resting and preening (Guyomarch & Guyomarch 1996). We also measured distress calls and vigilance trills which are emitted during social separation and are associated with high posture observations indicating a search for social contact (Guyomarch 1974a). These four types of vocalization were analysed on 12 HSR and 12 LSR quail pairs with ANA sound analysis and synthesis software (Richard 1991). These 12 pairs per line were selected at random among the recordings with the best acoustic quality.

### Statistical analyses

Non-parametric tests were used because the data were not normally distributed. To investigate whether the behavioural responses of HSR and LSR quail chicks differed according to the familiarity of the birds introduced during reunion, F and U birds were compared according to the difference in the level of maintenance and disturbance behaviours between separation and reunion. To this end, a calming index was calculated for each behaviour, obtained from the difference between the separation ( $V_s$ ) and reunion ( $V_r$ ) values, divided by the sum of these two values during separation and reunion using the formula  $[(V_r - V_s) / (V_r + V_s)]$ . A positive index value indicates that the behaviour increased at reunion, and a negative value indicates that it decreased. The index and the frequency of social interactions and vocalizations during introduction of F and U birds were compared using a Wilcoxon signed-rank test for dependent samples. Since, the sample size for the frequency of vocalisations did not reach the values which permit to use asymptotic testing according to Siegel and Castellan (1988), the Wilcoxon signed-ranks tests were performed using exact probabilities. For vigilance trills, which had low emission frequency, a binomial test was used to compare the number of quail emitting this type of vocalization in response to F and U birds. Differences between the HSR and LSR lines were assessed using a Mann-Whitney U-test. Statistical analyses were performed using the same software as in experiment 1 and comparisons with  $P \leq 0.05$  were considered significant.

### **Ethical note**

Both experiments reported in this paper were conducted under licence from the French Ministry of Agriculture. Social isolation is known to be stressful for birds. It may cause behavioural agitation and adrenocortical activation (Jones & Williams 1992; Mills et al. 1993;

Feltenstein et al. 2002; Remage-Healey et al. 2003). However, the isolation period in our experiment was short. Aggressive pecks recorded during introduction of the familiar or an unfamiliar bird are defined as pecks directed at the head, eyes and neck and followed by escape (Mills et al. 1997) but they never induced injuries. There were no mortality or lesion associated with the isolation or social encounters. After both experiments were completed, the live quail were sold to the public for human consumption. The quail breeding of UEPEAT experimental unit of INRA (Nouzilly, France) is classified under the livestock number 37175365 in the direction of veterinary services. The UEPEAT experimental unit has the licence to commercialise this species for which there is no special regulation about sale conditions in France.

## RESULTS

### **Experiment 1**

Significant differences in the maintenance and disturbance behaviours of the two lines were found between baseline condition, separation and reunion (Friedman test:  $P < 0.008$  in all cases). Therefore, differences between these periods were analysed two by two.

#### Baseline condition

No differences between HSR and LSR quail were found for any behavioural items other than for exploratory behaviours which were higher in HSR chicks, and non-aggressive pecks which were lower (Tables 1 and 2).

#### Social separation

Significant differences in maintenance and disturbance behaviours were found between baseline and separation conditions in both lines, with maintenance behaviours decreasing and disturbance behaviours increasing significantly during separation (Table 1).

During separation, HSR chicks displayed significantly more disturbance behaviours than their LSR counterparts, with higher frequency of jumps and distress calls and more time spent pacing (Table 1). In contrast, LSR quail chicks spent more time in high posture. HSR quail chicks also expressed significantly less maintenance behaviours than LSR chicks (Table 1).

**Table 1**

Maintenance and disturbance behaviours (median [25-75% quartiles]) during baseline condition, separation and reunion with the cagemate in one-week-old quail chicks selected for their high (HSR, N = 23) or low (LSR, N = 23) social motivation

		Baseline <sup>a</sup>	Separation <sup>a</sup>	Reunion <sup>a</sup>	HSR vs. LSR <sup>b</sup>					
					Baseline		Separation		Reunion	
					U	P	U	P	U	P
<b>Maintenance behaviours</b>										
Feeding (sec)	HSR	58.6 [37.7-106]	0 [0-0]	39.8 [21.8-71.1]	231	0.46	172	0.002	138	0.006
	LSR	75.8 [27.7-136]	0 [0-3.1]	93.5 [59.2-129]						
Exploratory behaviour (sec)	HSR	60.8 [35.4-81.0]	0 [0-0]	51.6 [32.9-95.5]	368	0.02	125	< 0.001	327	0.17
	LSR	36.4 [18.5-56.9]	1.1 [0-11.4]	46.2 [24.6-68.6]						
<b>Disturbance behaviours</b>										
Jumps (fr)	HSR	0 [0-0]	4 [1-18]	0 [0-0]	287	0.30	391	0.005	251	0.58
	LSR	0 [0-0]	1 [0-4]	0 [0-0]						
Distress calls (fr)	HSR	0 [0-0]	422 [347-515]	0 [0-0]	241	0.15	472	< 0.001	262	0.92
	LSR	0 [0-0]	265 [203-308]	0 [0-0]						
Pacing (sec)	HSR	0 [0-17.8]	489 [457-516]	25.0 [1.8-71.4]	266	0.97	519	< 0.001	274	0.83
	LSR	0 [0-20.5]	292 [199-355]	25.2 [2.2-72.7]						
High posture observations (sec)	HSR	7.7 [1.2-21.4]	74.6 [58.2-118]	10.3 [1.2-21.4]	286	0.63	139	0.006	298	0.46
	LSR	5.1 [0-23.3]	116 [81.2-157]	8.8 [1.4-16.1]						

<sup>a</sup> For each behaviour, the value obtained during separation differed significantly from those obtained under baseline condition and following reunion. There was no difference between the values obtained under baseline condition and following reunion except for pacing in the HSR quail chicks. Friedman two-way analysis of variance between the three periods followed by a Wilcoxon signed-rank test for dependent samples with Bonferroni's adjustment (significant difference for  $P \leq 0.017$ ).

<sup>b</sup> Mann-Whitney U-test comparing HSR and LSR quail chicks within each period.

### Reunion with the familiar cagemate

All the behaviours which increased during separation (i.e. disturbance behaviours) decreased during reunion, while those that decreased during separation (i.e. maintenance behaviours) increased during reunion in both lines. The expression of maintenance and disturbance behaviours by LSR chicks did not differ significantly between baseline condition and reunion. Similar results were found in the HSR quail chicks, except for the time spent pacing which remained significantly higher during reunion than the baseline period (Table 1). Overall, this indicates a return to the baseline level of activity in both lines. The only difference between HSR and LSR quail chicks during reunion was the time spent feeding, which was lower in HSR chicks (Table 1).

For social interactions in both quail lines, the return of the familiar cagemate induced a significant increase in the frequency of non-aggressive pecks and nestling up against the cagemate compared to the baseline condition. No significant difference in social interactions between the two lines was found (Table 2). Neither HSR nor LSR quail chicks expressed avoidance behaviours.

**Table 2**

Frequency of social interactions (median [25-75% quartiles]) expressed by one-week-old quail with high (HSR, N = 23) and low (LSR, N = 23) social motivation under baseline condition and following reunion with the familiar cagemate

		Baseline <sup>a</sup>	Reunion <sup>a</sup>	HSR vs. LSR <sup>b</sup>			
				Baseline		Reunion	
				U	P	U	P
Non-aggressive pecks	HSR	1 [0-2]	3 [2-5]	176	0.05	235	0.52
	LSR	3 [1-3]	3 [1-6]				
Nestling up against partner	HSR	1 [1-5]	5 [3-13]	285	0.64	323	0.19
	LSR	2 [0-3]	4 [2-10]				
Aggressive pecks	HSR	0 [0-0]	0 [0-0]	265	0.97	241	0.39
	LSR	0 [0-0]	0 [0-0]				

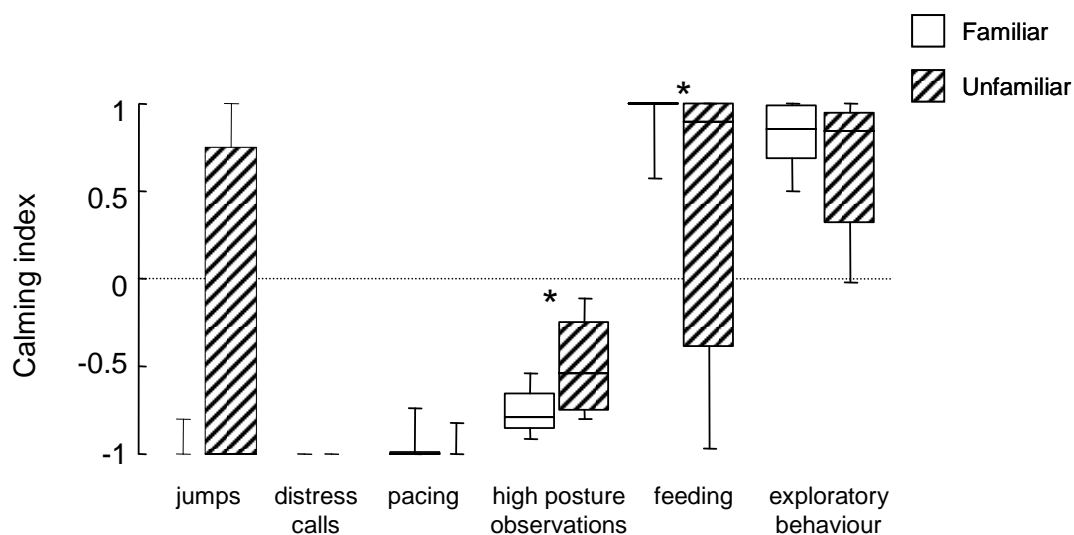
<sup>a</sup> The frequency of social interactions differed significantly between baseline condition and reunion for non-aggressive pecks and nestling up against partner, but not for aggressive pecks (Wilcoxon signed-rank test for dependent samples:  $P < 0.03$  in all cases).

<sup>b</sup> Mann-Whitney U-test comparing the HSR and the LSR quail chicks within each period.

## Experiment 2

### Maintenance and disturbance behaviours

The calming index for disturbance and maintenance behaviours of HSR quail did not differ following introduction of the F or U chick (Wilcoxon signed-rank test:  $P > 0.08$  in all cases, data not shown). In contrast, this index differed for two behaviours of LSR chicks (Fig. 1): there was a greater decrease in the time spent in high posture after reunion with the F than with the U bird (Wilcoxon signed-rank test:  $Z = 3.80$ ,  $N = 24$ ,  $P < 0.001$ ), and there was a greater increase in the time spent feeding (Wilcoxon signed-rank test:  $Z = -2.24$ ,  $N = 24$ ,  $P = 0.025$ ). There was no significant difference in other behavioural measures ( $P > 0.16$  in all cases, Fig. 1).



**Figure 1.** Calming index, which is the variation in the level of expression of the behaviour between separation ( $V_s$ ) and reunion ( $V_r$ ) calculated using the formula  $[(V_r - V_s) / (V_r + V_s)]$ . The calming index is given for quail chicks with low social motivation (LSR,  $N = 24$ ) following introduction of a familiar and unfamiliar bird. A positive index value indicates increased expression of the behaviour at reunion compared to separation, and a negative index value indicates a decrease. Results are presented as box plots with medians inside 25-75% quartile boxes and 10<sup>th</sup> and 90<sup>th</sup> percentile whiskers. \*:  $P \leq 0.05$  (Wilcoxon signed-rank test for dependent samples).

### Social interactions

Following reunion, HSR quail chicks displayed more aggressive pecks towards the U than F birds, but there was no significant difference for the other social interactions in this line (Table 3). In contrast, LSR chicks interacted differently with the F and U birds; they demonstrated a greater search for contact with the F bird (non-aggressive pecks and attempts to nestle up), and fewer agonistic interactions (aggressive pecks and avoidance behaviours) (Table 3).

**Table 3**

Frequency of social interactions (median [25-75% quartiles]) expressed by one-week-old quail with high (HSR, N = 19) and low (LSR, N = 24) social motivation following reunion with the familiar cagemate and introduction of an unfamiliar bird

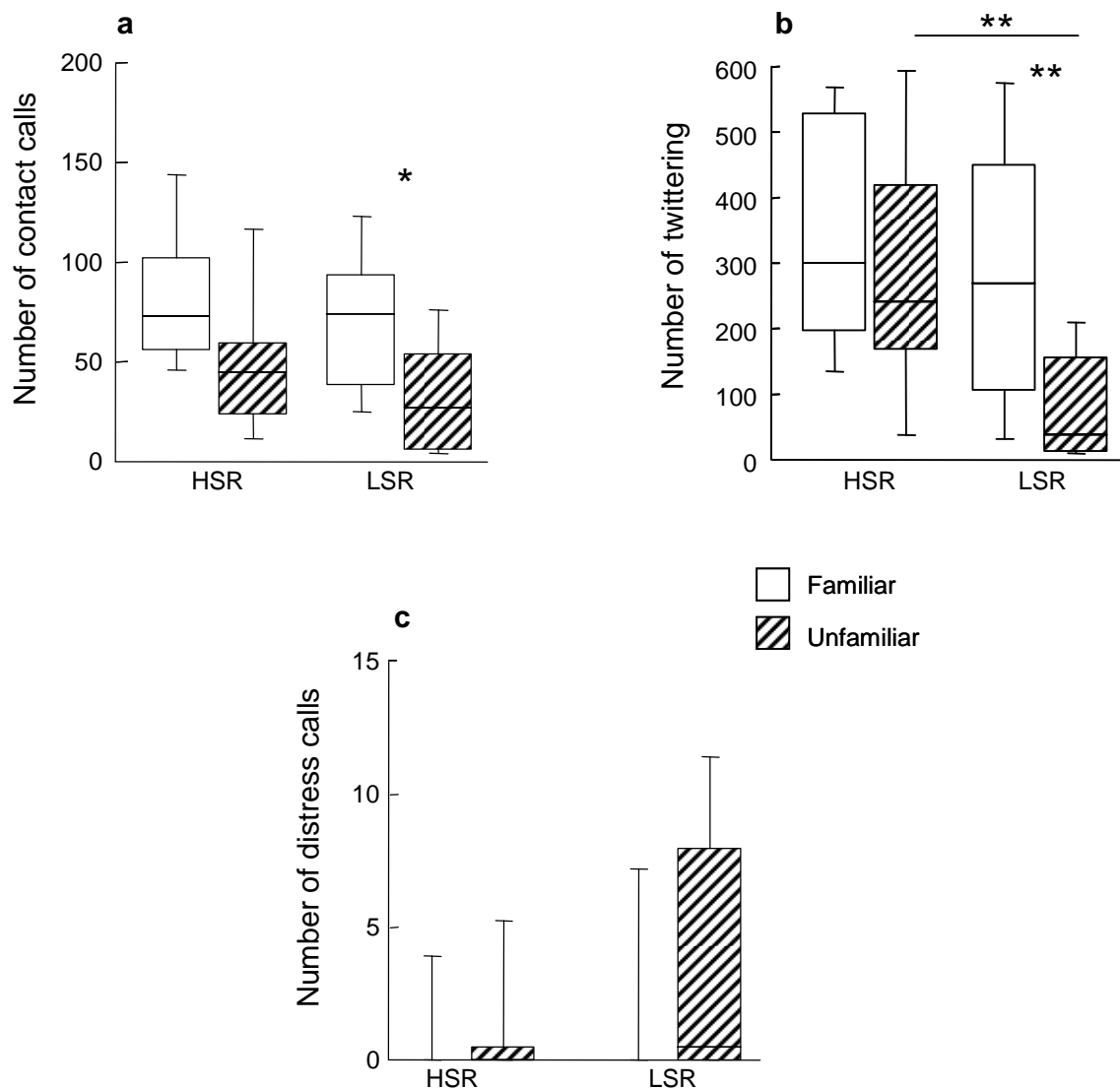
		F	U	Z	P
Non-aggressive pecks	HSR	5 [4-10]	6 [3-10]	0.18	0.86
	LSR	4 [3-6]	2 [0-6]	-2.09	0.04
Nestling up against partner	HSR	6 [3-12]	5 [2-9]	-0.85	0.39
	LSR	1 [0-3]	0 [0-2]	-1.83	0.07
Aggressive pecks	HSR	0 [0-0]	0 [0-1]	2.60	0.009
	LSR	0 [0-0]	0 [0-1]	2.49	0.01
Avoidance behaviours	HSR	0 [0-0]	0 [0-0]	1.00	0.32
	LSR	0 [0-0]	1 [0-3]	2.99	0.003

Wilcoxon's signed-rank test for dependent samples comparing the introduction of the familiar (F) and the unfamiliar (U) bird.

### Vocalizations

There was no difference in frequency of vocalizations emitted by HSR quail chicks when either F or U birds were introduced (contact calls:  $T = 57$ ,  $N = 12$ ,  $P = 0.18$ , Fig. 2a; twittering:  $T = 50$ ,  $N = 12$ ,  $P = 0.42$ , Fig. 2b; distress calls:  $T = 4$ ,  $N = 12$ ,  $P = 1.00$ ; Fig. 2c), nor any significant difference between the number of birds emitting vigilance trills (Binomial test:  $0/12$  versus  $3/12$ ,  $P = 0.12$ ). The LSR quail chicks emitted more contact calls and twittering when the F bird was introduced ( $T = 75$ ,  $N = 12$ ,  $P = 0.002$ , Fig. 2a and  $T = 77$ ,  $N = 12$ ,  $P = 0.001$ , Fig. 2b, respectively). There was no significant difference in frequency of





**Figure 2.** Frequency of contact calls (a), twittering (b), and distress calls (c) during the introduction of the familiar and unfamiliar bird made by quail chicks with high (HSR, N = 12) or low (LSR, N = 12) social motivation. Results are presented as box plots with medians inside 25-75% quartile boxes and 10<sup>th</sup> and 90<sup>th</sup> percentile whiskers. \*:  $P \leq 0.05$ ; \*\*:  $P \leq 0.01$  (Wilcoxon signed-rank test for dependent samples for comparison of responses to F and U birds and Mann-Whitney U test for comparison between lines).

distress calls emitted when either F or U birds were introduced ( $T = 0$ ,  $N = 12$ ,  $P = 1.00$ , Fig. 2c), but the number of LSR birds emitting vigilance trills was higher in response to the U bird (Binomial test:  $1/12$  versus  $7/12$ ,  $P = 0.035$ ). The frequency of twittering when the U bird was introduced was higher in HSR chicks ( $U = 124$ ,  $N_{\text{HSR}} = N_{\text{LSR}} = 12$ ,  $P = 0.003$ , Fig. 2b).

## DISCUSSION

Our results indicate that: 1) HSR quail chicks showed more behavioural disturbances than their LSR counterparts after social separation, and that the return of the cagemate induced a calming effect in both lines; 2) only LSR quail chicks clearly displayed different behaviour towards familiar and unfamiliar birds.

The greater disturbance of the HSR quail chicks following separation and the calming effect induced by the return of the cagemate in both lines support our hypotheses that social disruption would be more disturbing for the HSR than LSR line and that reinstatement of social contact would induce a calming effect for both lines. The disturbances observed following separation in both lines demonstrate the importance of social contact for young Japanese quail we tested. This indicates that among the LSR quail chicks, low social motivation does not mean a lack of interest in conspecifics, as suggested by François et al. (2000). Our results show that social separation induces a negative emotional response in these lines of Japanese quail as observed in other lines of this species (Formanek et al. 2008a; Formanek 2009). This contrasts with the findings of Valance et al. (2008) that the withdrawal of cagemate in adult Japanese quail had a calming effect and that there was a return to the initial high level of disturbance after its reintroduction. A variation with age in the search for social contact and in the relationships established between cagemate may account for this discrepancy. The finding that quail chicks show smaller inter-individual distances than adults (François et al. 1999) supports this hypothesis. Quail chicks actively search for close social proximity whereas adult quail prefer more space.

The greater disturbance of the HSR quail chicks during separation was demonstrated by an active search for the cagemate, whereas the LSR chicks spent more time displaying observation and maintenance behaviours. It could be argued that this difference in the behavioural response of the two lines during separation was due to a different strategy of response to a social disturbance. However, Mills et al. (1993) found increased plasma corticosterone levels during isolation only in HSR quail chicks, which supports the view that

social separation is more stressful for HSR than LSR chicks. These results suggest that social motivation influences the psychophysiological response of young quail to disruption of their social environment.

As both lines were disturbed by separation and calmed by the return of the cagemate, it appears that both HSR and LSR quail chicks might have established a social bond with their cagemate. In other species of birds and mammals, the social bond between pairmates or mother-infant is demonstrated by attempts to maintain contact, distress reactions following separation, calmness, and preferential interaction following reunion (Jensen & Tolman 1962; Hennessy 1997; Shepherd & French 1999; Ramage-Healey et al. 2003). The greater disturbance shown by the HSR quail following separation supports our hypothesis that this bond might be stronger in HSR quail chicks. However, disturbance behaviour can either be a specific response to separation from the cagemate, indicating a social bond with it, or a non-specific reaction caused by the social isolation itself. In the latter case, it follows that social isolation itself would induce greater disturbance in birds with the highest social motivation. Experiment 2 was performed to distinguish between specific and non-specific reactions, and supports the former.

Data from experiment 2 clearly indicate that familiarity affected the behavioural response of LSR quail chicks to the introduction of a conspecific. In contrast, the behavioural response of HSR chicks did not differ between the return of the cagemate and the introduction of an unfamiliar conspecific, except for the frequency of aggressive pecks which were higher with the unfamiliar conspecific. Contrary to our hypothesis, the finding of a strong differential response only in the LSR line indicates a preferential social bond between cagemates in LSR and a non-specific social attraction in HSR quail. This social bond was demonstrated by searching for contact (non-aggressive pecks, nestling up against the stimulus bird, contact calls) and by the emission of vocalizations related to a state of well-being (twittering) when the cagemate was brought back, and in contrast, by aggressive behaviours and fear responses when an unfamiliar bird was introduced in the cage (aggressive pecks, avoidance behaviour and vigilance trills). Our results emphasize the importance of vocalizations as a means of assessing the emotional response of quail chicks to a social situation, and provide evidence of a social bond between familiar conspecifics. It is well-known that the bond between established sexual pairs of zebra finches can be maintained by acoustic communication (Miller 1979; Silcox & Evans 1982). Our results show that acoustic communication is greatly involved in the maintenance of social bonds between familiar birds and consequently can play a fundamental role in the social cohesion of young quail. Although, there is no report of

sibling bonds among Japanese quail in nature, the findings of a social bond between familiar conspecifics in Japanese quail chicks appears consistent with the fact that quail chicks show a clumped spatial distribution and interact more with their siblings than with nonsibling (Waldman & Bateson 1989). This social bond between familiar quail chicks raises the question of the existence of such a bond at adulthood. The social relationships in adult wild Japanese quail are poorly documented and the formation of pairbonds is debated (Mills et al. 1997). However, studies in captive Japanese quail showed that males and females form strong pairbonds for one breeding season (Orcutt & Orcutt 1976; Schmid & Wechsler 1997) and are able to recognize the calls of their pairbonded mate (Guyomarch 1966; Guyomarc'h 1974b). But, it seems that same sex familiar conspecifics did not show close relationships (Schmid & Wechsler 1997). These results suggest that adult Japanese quail may not form social bonds based on preferential positive interactions between familiar conspecifics whereas pairbonds could be developed between males and females.

The higher frequency of aggressive pecks by HSR chicks towards an unfamiliar bird shows that HSR quail chicks are able to discriminate between familiar and unfamiliar birds, contrary to previous results obtained using a two-choice test (Schweitzer et al. 2009). The distinct introduction of a familiar and an unfamiliar bird in the present experiment could be better able to reveal the differential behavioural response. Although our study showed discrimination between familiar and unfamiliar conspecifics in HSR and LSR lines, it does not allow us to determine whether quail chicks display social discrimination, individual discrimination, or both. The question of discrimination based on familiarity is highly debated and there is no formal consensus on whether it should be categorized as social or individual discrimination. For some authors, discrimination based on familiarity is more or less clearly related to individual discrimination (Barrows 1975; Johnson 1977; Richter et al. 2005; Porter et al. 2006), whereas for others it is not the case, since the responses are not individualized (Bradshaw 1991; Gheusi et al. 1994; Mateo 2004; Thom & Hurst 2004; Mateo 2006; Ward et al. 2009). While the present experiment shows that HSR quail are able to discriminate between familiar and unfamiliar conspecifics, the lack of clear differences in the behavioural response towards the two types of bird during reunion, especially in terms of vocalizations, suggests that the high disturbance induced by social separation is a non-specific reaction caused by isolation. Consequently, it seems that non-specific social attraction determines how quail chicks with high social motivation interact with conspecifics.

The influence of gender on the formation of social bond between familiar conspecifics in HSR and LSR quail chicks could not be investigated in the present study. It therefore

cannot be ruled out that the strength of the bond between one-week-old quail chicks differs according to their gender, given that it has been observed in domestic chicks that young female showed a stronger social reinstatement behaviour than males (Cailotto et al. 1989). However, several studies on Japanese quail chicks from HSR and LSR lines, and from a broiler line found no significant differences in the behavioural responses of male and female quail chicks in various behavioural tests (runway, open-field and isolation tests) (Mills & Faure 1986; Formanek et al. in press). In addition, we found no significant difference in social motivation between male and female quail chicks at the 44<sup>th</sup> generation of HSR and LSR lines (unpublished data). Moreover, one-week-old quail are characterized by close proximity (François et al. 1999) and at this age, they do not express sexual attraction (Guyomarc'h 1974a) which could induce differences in the behavioural response depending on whether they are housed or tested with same- or opposite-sex conspecific. As a whole, these data suggest that gender should not greatly influence our results.

In conclusion, this study demonstrates the major influence of social motivation on social bonding in Japanese quail chicks through the behavioural responses of divergent lines for this behavioural trait. HSR quail chicks showed a non-specific social attraction to any conspecific. In contrast, LSR quail chicks showed a social bond with the familiar conspecific. These results suggest that high social motivation induces social tolerance, and consequently quail have a tendency to respond positively to the presence of any conspecific. Social tolerance may promote flocking behaviour by allowing the members of a population to converge in response to either social or environmental factors (Emlen 1952). On the other hand, low social motivation favours preferential social bonding between familiar conspecifics and consequently familiarity determines how quail chicks interact. Social relationships within a group of quail chicks may depend on their social motivation. While relationships in HSR quail chicks may be based merely on the search of social contact and interactions with any conspecifics, LSR quail chicks may form social relationships which vary according to conspecifics and notably according to familiarity as demonstrated by our results. Thus, perhaps counterintuitively, it seems that a high motivation to seek social contact does not mean that chicks with the highest motivation develop the richest social network. The fact that social motivation can modulate social relationships in young quail raises the question of whether the behavioural response of HSR and LSR quail chicks to unstable social conditions may differ.

## ACKNOWLEDGEMENTS

C. Schweitzer was supported by a PhD grant from the Conseil Régional du Centre and the INRA. We thank P. Constantin, M. Couty and members of the UEPEAT experimental unit of INRA, J. Besnard, J. Delaveau, J-M Hervouët, J-M Meslier and M. Tanzi, for their technical assistance. We also thank P. Poindron for his helpful comments on the manuscript. The English manuscript has been corrected by Interconnect (France).

## REFERENCES

- Bardet, J., Essen, D. K., Féron, C. & Gouat, P.** 2007. Evaluation of the social bond: A new method tested in *Mus spicilegus*. *Comptes Rendus Biologies*, **330**, 837-843.
- Barrows, E. M.** 1975. Individually distinctive odors in an invertebrates. *Behavioral Biology*, **15**, 57-64.
- Bertin, A. & Richard-Yris, M. A.** 2005. Mothering during early development influences subsequent emotional and social behaviour in Japanese quail. *Journal of Experimental Zoology*, **303A**, 792-801.
- Boissy, A. & Le Neindre, P.** 1997. Behavioral, cardiac and cortisol responses to brief peer separation and reunion in cattle. *Physiology & Behaviour*, **61**, 693-699.
- Boivin, X., Tournadre, H. & Le Neindre, P.** 2000. Hand-feeding and gentling influence early-weaned lambs' attachment responses to their stockperson. *Journal of Animal Science*, **78**, 879-884.
- Bolhuis, J.** 1991. Mechanism of avian imprinting: a review. *Biological Reviews*, **66**, 303-345.
- Bradshaw, R. H.** 1991. Discrimination of group members by laying hens *Gallus domesticus*. *Behavioural Processes*, **24**, 143-151.
- Broad, K. D., Curley, J. P. & Keverne, E. B.** 2006. Mother-infant bonding and the evolution of mammalian social relationships. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, **361**, 2199-2214.
- Cailotto, M., Vallortigara, G. & Zanforlin, M.** 1989. Sex difference in the response to social stimuli in young chick. *Ethology, Ecology & Evolution*, **1**, 323-327.
- Carmichael, N. L., Jones, B. R. & Mills, A. D.** 1998. Social preferences in Japanese quail chicks from lines selected for low or high social reinstatement motivation: effects of number and line identity of the stimulus birds. *Applied Animal Behaviour Science*, **58**, 353-363.

- Cézilly, F., Prévault, M., Dubois, F., Faivre, B. & Patris, B.** 2000. Pair-bonding in birds and the active role of females: a critical review of the empirical evidence. *Behavioural Processes*, **51**, 83-92.
- Charrier, I., Mathevon, N., Jouventin, P. & Aubin, T.** 2001. Acoustic communication in a Black-Headed gull colony: how do chicks identify their parents? *Ethology*, **107**, 961-974.
- Cirulli, F., Terranova, M. L. & Laviola, G.** 1996. Affiliation in periadolescent rats: Behavioral and corticosterone response to social reunion with familiar or unfamiliar partners. *Pharmacology Biochemistry and Behavior*, **54**, 99-105.
- Curley, J. P. & Keverne, E. B.** 2005. Genes, brains and mammalian social bonds. *Trends in Ecology & Evolution*, **20**, 561-567.
- Edens, F. W., Bursian, S. J. & Holladay, S. D.** 1983. Grouping in Japanese quail. 1. Agonistic Behavior during feeding. *Poultry Science*, **62**, 1647-1651.
- 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*, **362**, 489-505.
- Emlen, J. T., Jr.** 1952. Flocking behavior in birds. *The Auk*, **69**, 160-170.
- Feltenstein, M. W., Ford, N. G., Freeman, K. B. & Sufka, K. J.** 2002. Dissociation of stress behaviors in the chick social-separation-stress procedure. *Physiology & Behavior*, **75**, 675-679.
- Formanek, L.** 2009. Rythmicité comportementale et vie sociale chez la caille japonaise. Thèse de l'Université de Rennes 1.
- Formanek, L., Richard-Yris, M. A., Arnould, C., Houdelier, C. & Lumineau S.** in press. Individual behavioural rhythmicity is linked to social motivation in Japanese quail. *Applied Animal Behaviour Science*.
- Formanek, L., Houdelier, C., Lumineau, S., Bertin, A. & Richard-Yris, M. A.** 2008a. Maternal epigenetic transmission of social motivation in birds. *Ethology*, **114**, 817-826.
- Formanek, L., Houdelier, C., Lumineau, S., Bertin, A., Cabanès, G. & Richard-Yris, M.-A.** 2008b. Selection of social traits in juvenile Japanese quail affects adults' behaviour. *Applied Animal Behaviour Science*, **112**, 174-186.
- François, N., Mills, A. D. & Faure, J. M.** 1998. Place preferences of Japanese quail given a permanent choice between a social or a non-social but enriched situation. *Behavioural Processes*, **43**, 163-170.

- François, N., Mills, A. D. & Faure, J. M.** 1999. Inter-individual distances during open-field tests in Japanese quail (*Coturnix japonica*) selected for high or low levels of social reinstatement behaviour. *Behavioural Processes*, **47**, 73-80.
- François, N., Decros, S., Picard, M., Faure, J. M. & Mills, A. D.** 2000. Effect of group disruption on social behaviour in lines of Japanese quail (*Coturnix japonica*) selected for high or low levels of social reinstatement behaviour. *Behavioural Processes*, **48**, 171-181.
- Gheusi, G., Bluthe, R.-M., Goodall, G. & Dantzer, R.** 1994. Social and individual recognition in rodents: Methodological aspects and neurobiological bases. *Behavioural Processes*, **33**, 59-87.
- Gubernick, D. J.** 1981. Parent and infant attachment in mammals. In: *Parental Care in Mammals* (Ed. by Gubernick, D. J. & Klopfer, P. H.), pp. 243-305. New York: Plenum Press.
- Guyomarc'h, J. C.** 1974a. Les vocalisations des Gallinacées: structure des sons et des répertoires, ontogénèse motrice et acquisition de leur sémantique, volume II. Thèse de l'Université de Rennes 1.
- Guyomarc'h, J. C.** 1974b. Les vocalisations des Gallinacées: structure des sons et des répertoires, ontogénèse motrice et acquisition de leur sémantique, volume I. Thèse de l'Université de Rennes 1.
- Guyomarc'h, J. C.** 1975. Les cycles d'activité d'une couvée naturelle de poussins et leur coordination. *Behaviour*, **53**, 31-75.
- Guyomarc'h, J. C.** 1966. Contribution à l'étude des cris de contact chez la caille japonaise (*Coturnix c. japonica*). In: *91ème Congrès National des Sociétés Savantes, Tome 3*, pp. 353-360. Rennes.
- Guyomarc'h, J. C. & Guyomarc'h, C.** 1996. Vocal communication in European quail; comparison with Japanese quail. *Comptes Rendus De L'Académie Des Sciences Série III-Sciences De La Vie/Life sciences*, **319**, 827-834.
- Hennessy, M. B.** 1997. Hypothalamic-pituitary-adrenal responses to brief social separation. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*, **21**, 11-29.
- Jensen, G. D. & Tolman, C. W.** 1962. Mother-infant relationship in the monkey, *Macaca nemestrina*: the effect of brief separation and mother-infant specificity. *Journal of Comparative Psychology*, **55**, 131-136.
- Johnson, V. R., Jr.** 1977. Individual recognition in the banded shrimp *Stenopus hispidus* (Olivier). *Animal Behaviour*, **25**, 418-428.
- Jones, R. B. & Williams, J. B.** 1992. Responses of pair-housed male and female domestic chicks to the removal of a companion. *Applied Animal Behaviour Science*, **32**, 375-380.



- Jones, R. B. & Mills, A. D.** 1999. Divergent selection for social reinstatement behaviour in Japanese quail: effects on sociality and social discrimination. *Poultry and Avian Biology Reviews*, **10**, 213-223.
- Kerharo, A.** 1987. *L'élevage de la caille de chair en France*. Paris: Institut Technique de l'Aviculture.
- Launay, F., Mills, A. D. & Faure, J. M.** 1991. Social motivation in Japanese quail *Coturnix coturnix japonica* chicks selected for high or low levels of treadmill behaviour. *Behavioural Processes*, **24**, 95-110.
- Lefevre, K., Montgomerie, R. & Gaston, A. J.** 1998. Parent-offspring recognition in thick-billed murre (Aves: Alcidae). *Animal Behaviour*, **55**, 925-938.
- Ligout, S. & Porter, R. H.** 2003. Social discrimination in lambs: the role of indirect familiarization and methods of assessment. *Animal Behaviour*, **65**, 1109-1115.
- Marx, G., Leppelt, J. & Ellendorff, F.** 2001. Vocalisation in chicks (*Gallus gallus* dom.) during stepwise social isolation. *Applied Animal Behaviour Science*, **75**, 61-74.
- Mateo, J. M.** 2004. Recognition systems and biological organization: the perception component of social recognition. *Annales Zoologici Fennici*, **41**, 729-745.
- Mateo, J. M.** 2006. Development of individually distinct recognition cues. *Developmental Psychobiology*, **48**, 508-519.
- Miller, D. B.** 1979. The acoustic basis of mate recognition by female Zebra finches (*Taeniopygia guttata*). *Animal Behaviour*, **27**, 376-380.
- Mills, A. D. & Faure, J. M.** 1986. Apparent absence of sex differences in the behaviour of Japanese quail chicks in four behavioural tests. *IRCS Medical Science*, **14**, 844-845.
- Mills, A. D. & Faure, J.-M.** 1991. Divergent selection for duration of tonic immobility and social reinstatement behavior in Japanese quail (*Coturnix coturnix japonica*) chicks. *Journal of Comparative Psychology*, **105**, 25-38.
- Mills, A. D., Jones, R. B., Faure, J.-M. & Williams, J. B.** 1993. Responses to isolation in Japanese quail genetically selected for high or low sociality. *Physiology & Behavior*, **53**, 183-189.
- Mills, A. D., Crawford, L. L., Domjan, M. & Faure, J. M.** 1997. The behavior of the Japanese or domestic quail *Coturnix japonica*. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*, **21**, 261-281.
- Nakagawa, S. & Waas, J. R.** 2004. 'O sibling, where art thou?' - a review of avian sibling recognition with respect to the mammalian literature. *Biological Review*, **79**, 101-109.

- Orcutt, F. S. & Orcutt, A. B.** 1976. Nesting and parental behavior in domestic common quail. *The Auk*, **93**, 135-141.
- Phillmore, L. S., Sturdy, C. B. & Weisman, R. G.** 2003. Does reduced social contact affect discrimination of distance cues and individual vocalizations? *Animal Behaviour*, **65**, 911-922.
- Porter, R. H., Arnould, C., Simac, L. & Hild, S.** 2006. Retention of individual recognition in chicks and the effects of social experience. *Animal Behaviour*, **72**, 707-712.
- Rajecki, D. W., Suomi, S. J., E.A., S. & Campbell, B.** 1977. Effects of social isolation and social separation in domestic chicks. *Developmental Psychology*, **13**, 143-155.
- Remage-Healey, L., Adkins-Regan, E. & Romero, L. M.** 2003. Behavioral and adrenocortical responses to mate separation and reunion in the zebra finch. *Hormones and Behavior*, **43**, 108-114.
- Richard, J. P.** 1991. Sound analysis and synthesis using an Amiga microcomputer. *Bioacoustics*, **3**, 45-60.
- Richter, K., Wolf, G. & Engelmann, M.** 2005. Social recognition memory requires two stages of protein synthesis in mice. *Learning & Memory*, **12**, 407-413.
- Schaller, G. B. & Emlen, J. T.** 1962. The ontogeny of avoidance behaviour in some precocial birds. *Animal Behaviour*, **10**, 370-381.
- Schmid, I. & Wechsler, B.** 1997. Behaviour of Japanese quail (*Coturnix japonica*) kept in semi-natural aviaries. *Applied Animal Behaviour Science*, **55**, 103-112.
- Schweitzer, C., Poindron, P. & Arnould, C.** 2009. Social motivation affects the display of individual discrimination in young and adult Japanese quail (*Coturnix japonica*). *Developmental Psychobiology*, **51**, 311-321.
- Shepherd, R. E. & French, J. A.** 1999. Comparative analysis of sociality in Lion tamarins (*Leontopithecus rosalia*) and Marmosets (*Callithrix kuhli*): responses to separation from long-term pairmates. *Journal of Comparative Psychology*, **113**, 24-32.
- Siegel, S. & Castellan Jr., N. J.** 1988. *Nonparametric statistics for the behavioral sciences*. Singapore: McGraw-Hill International Editions.
- Silcox, A. P. & Evans, S. M.** 1982. Factors affecting the formation and maintenance of pair bonds in zebra finch, *Taeniopygia guttata*. *Animal Behaviour*, **30**, 1237-1243.
- Thom, M. D. & Hurst, J. L.** 2004. Individual recognition by scent. *Annales Zoologici Fennici*, **41**, 765-787.
- Väisänen, J. & Jensen, P.** 2003. Social versus exploration and foraging motivation in young red junglefowl (*Gallus gallus*) and White Leghorn layers. *Applied Animal Behaviour Science*, **84**, 139-158.

**Valance, D., Boissy, A., Després, G., Arnould, C., Galand, C., Favreau, A., Constantin, P. & Leterrier, C.** 2008. Changes in social environment induce higher emotional disturbance than changes in physical environment in quail. *Applied Animal Behaviour Science*, **112**, 307-320.

**Waldman, B. & Bateson, P.** 1989. Kin association in Japanese quail. *Ethology*, **80**, 283-291.

**Ward, A. J. W., Webster, M. M., Magurran, A. E., Currie, S. & Krause, J.** 2009. Species and population differences in social recognition between fishes: a role for ecology? *Behavioral Ecology*, **20**, 511-516.

## 2. Influence de la taille du groupe sur la formation du lien chez des cailles à forte ou faible motivation sociale

L'étude précédente a mis en évidence la forte influence de la motivation sociale sur le lien social établi entre deux congénères familiers vivant en paire, chez de jeunes cailles japonaises. Que ce soit en milieu naturel, au sein de la couvée, ou en situation d'élevage, les cailleaux vivent en groupe. Le groupe constitue un environnement social dynamique au sein duquel les cailleaux rencontrent de multiples congénères. Il est probable que plus le groupe est de grande taille, plus les individus sont confrontés à des congénères différents et plus le temps d'interaction avec chacun d'entre eux est réduit. Nous avons donc émis l'hypothèse que l'intensité du lien entre congénères familiers devrait diminuer avec l'augmentation de la taille du groupe. L'objectif de cette seconde étude était de tester l'existence du lien entre congénères familiers chez des cailles HSR et LSR élevées en groupe et de mesurer l'effet de la taille du groupe sur l'intensité de ce lien. Les cailles HSR et LSR ont été élevées en groupe de trois tailles différentes (6, 15 et 30 individus) jusqu'à l'âge d'une semaine, puis leurs réponses comportementales à la séparation sociale et au retour d'un congénère familier ou d'un inconnu ont été comparées. Les cailleaux étaient testés dans les mêmes conditions que celles de l'expérience précédente réalisée chez des cailleaux élevés en paires.

La perturbation induite par la séparation, et la réponse comportementale différente en présence du familier et de l'inconnu révélaient l'existence d'un lien social chez les deux lignées quelle que soit la taille du groupe. De façon cohérente avec les résultats obtenus chez les cailles élevées en paire, le lien était plus fort chez les cailles LSR que HSR dont la réponse comportementale différait entre le familier et l'inconnu pour un plus grand nombre de mesures comportementales. Par ailleurs, l'apaisement induit par le retour du congénère, la fréquence des interactions sociales positives et le temps passé en contact diminuaient lorsque la taille du groupe augmentait. Le lien social est donc plus faible dans les grands groupes et ceci, chez les individus des deux lignées. Cette diminution de l'intensité du lien avec l'augmentation de la taille du groupe pourrait s'expliquer par la mise en place d'un système social tolérant dans les grands groupes. En effet au sein de ces groupes, les processus cognitifs nécessaires à l'établissement d'un lien avec de nombreux congénères, et l'augmentation des comportements agressifs qui peuvent en découler pourraient s'avérer trop coûteux pour les individus. Ces résultats suggèrent que l'environnement social des cailleaux détermine le type de relations sociales qui s'établit entre les congénères.

Increasing group size and high social motivation decrease social bonding in young Japanese quail (*Coturnix japonica*)

Schweitzer C., Poindron P., Lévy, F. & Arnould C.

(en préparation)

## **Increasing group size and high social motivation decrease social bonding in young Japanese quail (*Coturnix japonica*)**

Cécile Schweitzer<sup>1,2,3,4</sup>, Pascal Poindron<sup>1,2,3,4</sup>, Frédéric Lévy<sup>1,2,3,4</sup> & Cécile Arnould<sup>1,2,3,4</sup>

- 1) INRA, UMR85 Physiologie de la Reproduction et des Comportements, F-37380 Nouzilly, France ; 2) CNRS, UMR6175 Physiologie de la Reproduction et des Comportements, F-37380 Nouzilly, France ; 3) Université François Rabelais de Tours, F-37041 Tours, France ; 4) Haras Nationaux, F-37380 Nouzilly, France

### **Abstract**

It is well known that social bonds between groupmates maintain social cohesion and stable social structure in mammals and birds. Social motivation influences the formation of social bond between conspecifics in Japanese quail chicks housed in pair but no information are available in quail chicks housed with more than two individuals. Here, we investigated the effect of group size and social motivation on the strength of social bonds between familiar conspecifics in Japanese quail chicks. The behaviour of quail selected for their high (HSR) or low (LSR) social reinstatement behaviour and housed in three different group sizes (6, 15 and 30 individuals) was recorded during two successive 10-min situations: separation and return of a cagemate or an unfamiliar conspecifics. In both lines and for all sizes of groups, chicks formed a social bond with cagemates, shown by the disturbance due to separation and the greater calming effect of the return of a familiar *versus* an unfamiliar stimulus. LSR quail chicks formed stronger social bonds than HSR since their behavioural response differed between familiar and unfamiliar stimuli for a higher number of behavioural measures. With increasing group size, the calming effect and the positive social interactions decreased in both lines. These results revealed that the strength of the social bond between familiar conspecifics decreases in large groups of quail chicks whatever quail chicks level of social motivation. The costly demand in terms of cognitive processes that is supposed to form social bonds with numerous individuals and a low-aggression strategy may explain these results. These findings suggest a plasticity of the social behaviour of Japanese quail which would allow them to change behavioural strategies and therefore to adapt more easily to changes in their social environment.

## **Introduction**

Group size and density maintained by animals in the wild are determined by several factors such as the current resources in the environment and the predation risk, and therefore can change if these conditions vary. Besides the increased chances of survival, living in a group can provide additional benefits such as an increase in animal fitness and welfare (Pulliam & Caraco 1984). Companionship in both rodents and primates but also in domestic animals is considered a basic need. Domestic animals are willing to work for access to conspecifics as demonstrated in studies on social motivation (Holm et al. 2002; Hovland et al. 2008; Mills & Faure 1990; Olsson & Phelps 2007; Vallortigara et al. 1990).

Recent studies support the fact that animal group size may strongly influence cognitive processes. The great social demands to deal with the complexity of relatively large and dynamic social organization may result in the development of cognitive abilities in animals (Estevez et al. 2007). Social structure in farm animals probably does not demand to maintain social relationships as multiple and complex as in their wild counterparts. Indeed, in farm animals, group size and group members are predetermined and animals have not the option of leaving the group when the upper limit on how large the group can be is reached. These breeding conditions may induce changes in social systems and dynamics of these domesticated species compared to their wild counterparts (Mench & Keeling 2001; Price 2002). However, cognitive abilities such as the discrimination of individuals who belong to their group from those who do not and then the potential social bonds formed between groupmates may contribute to social cohesion and stability into the group. In ruminants for example, it has been observed that the social organisation is characterised by preferential relationships which are responsible for the cohesion of the group (Boissy et al. 2001). In domestic birds, despite the substantial amount of research devoted to the influence of group size on recognition and spatial distribution (D'Eath & Keeling 2003; Dawkins 1982; Febrer et al. 2006; Lindberg & Nicol 1996; Nakagawa & Waas 2004; Newberry & Hall 1990), we have little information about the effect of this social factor on social bond between conspecifics. The increase in inter-individual distances in large group of domestic fowl (Leone et al. 2007) and the low level of aggressive behaviours observed in large group of laying hens and turkeys (Buchwalder & Huber-Eicher 2005; Estevez et al. 2003) suggest that the strength of the social bond between familiar conspecifics may be lower in large than in small groups of domestic birds.

It is well known that social motivation, defined as the motivation to seek proximity with conspecifics, influences social behaviour in Japanese quail (Jones & Mills 1999 for review). Especially social relationships are affected by social motivation. Quail chicks selected for their low social motivation display a preference for familiar conspecific whereas this is not observed in quail chicks selected for their high social motivation (Schweitzer et al. 2009). Furthermore, in quail chicks housed in pairs, low social motivation favours social bonding between cagemates whereas quail chicks with high social motivation express a social attraction for any conspecific whatever familiarity (Schweitzer et al. in press).

The aim of this study was to determine how group size influences the strength of social bond between familiar conspecifics in young Japanese quail according to social motivation. The social bond was assessed using the separation-reunion paradigm in two lines of quail divergently selected for their high (HSR) or low (LSR) social reinstatement behaviour (Mills & Faure 1991). This paradigm is commonly used to demonstrate the existence of a social bond between two individuals by assessing the distress caused by disruption of the bond, calming effect and preferential interactions towards the familiar partner following reunion in birds including Japanese quail (Ramage-Healey et al. 2003; Schweitzer et al. in press; Valance et al. 2008) and in mammals (Bardet et al. 2007; Boissy & Le Neindre 1997; Cirulli et al. 1996; Hennessy 1997; Shepherd & French 1999). The existence of social bonds between familiar conspecifics in HSR and LSR quail chicks housed in group was investigated by comparing their behavioural responses to the return of a cagemate and to the introduction of an unfamiliar conspecific following separation. Since living in group can stimulate cognitive processes such as individual discrimination ability and social memory in animals (Croney & Newberry 2007), we therefore hypothesized that quail chicks of both lines may reveal a social bond with familiar conspecifics in the separation-reunion paradigm but the bond may be stronger in LSR than HSR quail chicks. Once social bond between conspecifics evidenced in these quail chicks, we investigated the influence of group size on the strength of the social bond. It was assessed by measuring the variation in the level of the calming effect induced by reunion. We hypothesized that the strength of the social bond should decrease with the increase in group size since large group size induces an increase in inter-individual distances and a low level of aggressive behaviour in domestic fowls (Estevez et al. 2003; Leone et al. 2007).



## Methods

### Animals and husbandry

Japanese quail (*Coturnix japonica*) chicks of the 46<sup>th</sup> generation of two lines selected for their high (HSR) or low (LSR) social reinstatement behaviour (Mills & Faure 1991) were used in the present experiment. Quail were selected and maintained at the UEPEAT experimental unit of INRA (Nouzilly, France) where the experiment was carried out. To obtain birds which had never been in contact with each other prior to presentation of an unfamiliar conspecific, the eggs of each line were separated into two groups at incubation, so that the subject of one group served as the unfamiliar quail for the subject of the other group. On the day of hatching, unsexed Japanese quail chicks were housed in groups of the same line in wooden cages with a floor covered with wood shavings and a wire mesh cover. For each line, quail chicks were divided in three different group sizes containing respectively 6, 15 and 30 quails. The housing cages measured respectively 50.5 x 43.0 x 31.0 cm (depth x width x height), 100.0 x 50.0 x 31.0 cm and 100.0 x 100.0 x 31.0 cm (density =  $29 \pm 0.79$  quail/m<sup>2</sup>). Consistent with standard recommendations for quail husbandry (Kerharo 1987), chicks were housed under continuous lighting. Temperature was maintained at approximately 38°C for the first three days and then progressively reduced to 32°C by one week. Temperature was regulated using 100-watt incandescent lights (bulbs suspended above cages). A commercial quail starter diet (Gibelit démarrage®, DP Nutrition, Loches, France) and water were provided *ad libitum*.

### Testing procedures

For each line, there were two housing cages per group size. In each cage, three quail were randomly designated as the tested quail and three others were randomly designated as the stimuli. The stimuli were familiar stimuli for the tested quail from the same group and were used as unfamiliar stimuli for the tested quail belonging to the second group of the same size. For each line, six quail were tested per group size. This procedure was replicated four times to obtain a sample size of  $N_6 = 22$ ;  $N_{15} = 22$ ;  $N_{30} = 23$  for HSR and of  $N_6 = 23$ ;  $N_{15} = 24$ ;  $N_{30} = 24$  for LSR. Quail chicks were tested in a wooden cage measuring 50.5 x 43.0 x 31.0 cm (depth x width x height) with a floor covered with wood shavings and a wire mesh cover. This cage, located in a different room but with the same environmental conditions as in their home cage (temperature, light, food and water), provided a neutral environment for the familiar and the unfamiliar quail to prevent any resident effect (Edens et al. 1983). In order to limit any

stress associated with handling and housing in the new cage, the tested quail and the familiar stimuli were familiarized by pairs with the test cage for 20 min per day during four successive days. Quail chicks were tested between seven and nine days of age. The behavioural response of each tested quail chick was observed during two successive 10-min periods as done in a previous study (Schweitzer et al. in press). The quail chicks were first placed in the test cage for 10 min. After this separation period, either the familiar stimulus (F) or an unfamiliar one (U) was introduced for 10 min. The familiar stimulus was never the same as during the familiarization to the test cage. Each quail chick was tested with the F and U bird. A 4-h interval ( $\pm 30$  min) separated tests with the F and U birds, and the order in which they were introduced was alternated. An HSR and an LSR quail chick were tested alternately. Three categories of behaviour were recorded using digital camcorders suspended above the cages. Disturbance behaviours were assessed by measuring the frequency of jumps and distress calls, and the time spent pacing and in high posture observations (animals standing on “tiptoe” with their bodies and neck fully erected). This last posture is typical of alertness. Jumps, pacing and high posture observations are observed during social separation, and distress calls are generally emitted at the same time (Formanek et al. 2008; Guyomarc'h 1974). One type of maintenance behaviour was measured; it was the time spent feeding. Social interactions were also recorded during the reunion period. There were: i) the frequency of aggressive and non-aggressive pecks, as defined by François et al. (2000); ii) the frequency of avoidance behaviours, i.e. the focal bird takes flight at the approach of the stimulus bird, or the focal bird heads for the stimulus bird but avoids it by retreating nearby (Schaller & Emlen 1962); iii) the frequency of nestling up against the partner, i.e. the focal quail chick passes under the neck or body of its partner pressing itself against it, iiiii) the time the two quail spent in contact during the reunion period, i.e. the duration that the two quail remained in physical contact. All these behaviours had already been used to assess social bond in pairs of quail in a previous study (Schweitzer et al. in press). The video recordings were subsequently analysed using The Observer® XT 7.0 (Noldus Information Technology b.v., Wageningen, The Netherlands).

### Statistical analyses

As the social bond is demonstrated by distress reactions following separation and calmness following reunion, analysis of disturbance and maintenance behaviours were performed on the difference in their level of expression between separation and reunion. To this end, a calming index was calculated for each behaviour recorded during separation and reunion, as

previously described in Schweitzer *et al.* (in press). This index was obtained from the difference between the separation ( $V_s$ ) and reunion ( $V_r$ ) values divided by the sum of these two values during separation and reunion using the formula  $[(V_r - V_s) / (V_r + V_s)]$ . A positive index value indicates that the behaviour increased at reunion, and a negative index value that it decreased. Direct statistical analyses were performed for the frequency of social interactions as these behaviours were only expressed during the reunion period.

We analysed the social bond between conspecifics using an ANOVA for repeated measures evaluating the effects of line, group size and familiarity of the stimulus (the repeated measures term) on the behavioural responses of quail chicks, and including tests for combined effect. Firstly, we analysed the existence of social bonds between conspecifics in HSR and LSR quail chicks. For that, we focused on the effects of familiarity and line. Secondly, we assessed the influence of group size on the strength of the bond in HSR and LSR quail chicks. We performed an additional two-way ANOVA evaluating the effects of line and group size on the behavioural responses of quail chicks to social separation, and we also analysed these two effects using the previous ANOVA for repeated measures described above.

Statistical analyses were performed using Statistica 6.0 (Statsoft, Inc., USA) and two-tailed probabilities were used. We square-root-transformed all frequencies of social interactions after checking residuals. Such transformation was necessary to ensure that the analyses conformed to the usual assumptions of normality. We considered values of  $p < 0.05$  to test the significance of the ANOVA effects and then pairwise comparisons were performed using Tukey's HSD *post-hoc* tests. Data are given as mean  $\pm$  SE and are presented as untransformed data.

#### Ethical note

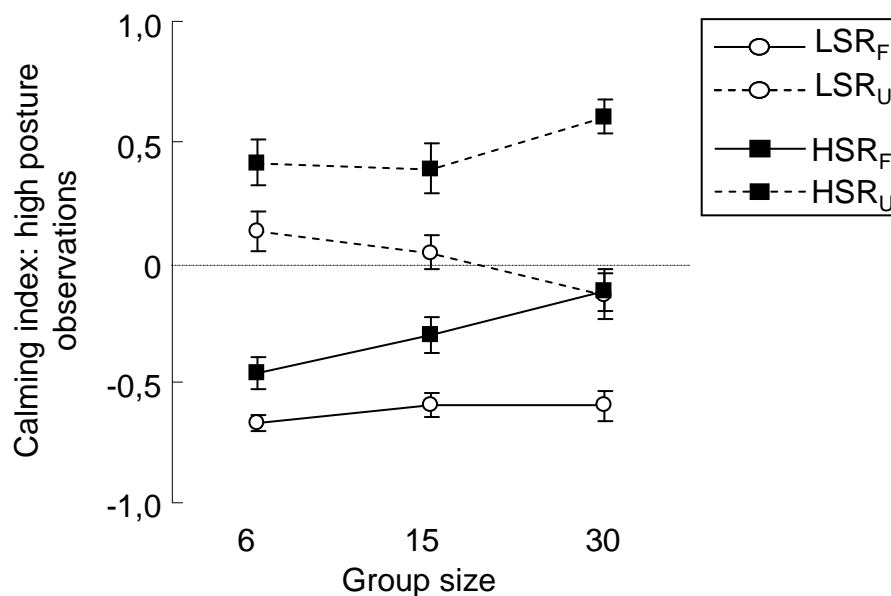
Animal care and all experimental procedures reported in this paper were in accordance with French and European regulations concerning animal experimentation, including authorization n°37-129 from the French Ministry of Agriculture. Social isolation is known to be stressful for birds. It may cause behavioural agitation and adrenocortical activation (Feltenstein *et al.* 2002; Jones & Williams 1992; Mills *et al.* 1993; Ramage-Healey *et al.* 2003). However, the isolation period in our experiment was short. Aggressive pecks as defined by Mills *et al.* (1997) were rare during introduction of the familiar or an unfamiliar bird and never induced injuries. There were no mortality or lesion associated with the isolation or social encounters.

After the experiment was completed, the live quail were sold to the public for human consumption.

## Results

### Existence of social bonds in grouped quail

Differences in response to the introduction of a familiar or an unfamiliar conspecific are evidenced from the significant effect of the familiarity factor on the calming index for high posture observations, pacing and distress calls, and on the frequency of nestling up against partner (Table 1). In both lines and regardless of group size, the time spent in high posture observations decreased during the return of the F stimulus compared to separation whereas it increased when an U stimulus was introduced (Fig. 1). These results indicate that HSR and LSR quail chicks calmed down more to the return of a familiar conspecific than to the introduction of an unfamiliar one ( $p < 0.001$  for both lines, Tukey's HSD *post-hoc* test). Furthermore, the frequency of nestling up against partner was higher with the F than the U stimulus ( $p = 0.042$ ; Tukey's HSD *post-hoc* test, Fig. 2).



**Figure 1.** Mean calming index  $\pm$  SE calculated for the high posture observations during introduction of a familiar (F) or an unfamiliar (U) conspecific after separation, in quail chicks selected for their high (HSR) and low (LSR) social motivation. A positive index value indicates that the behaviour increased at reunion compared to separation, and a negative index value indicates that it decreased. The quail chicks were housed in groups of 6, 15 or 30 individuals.

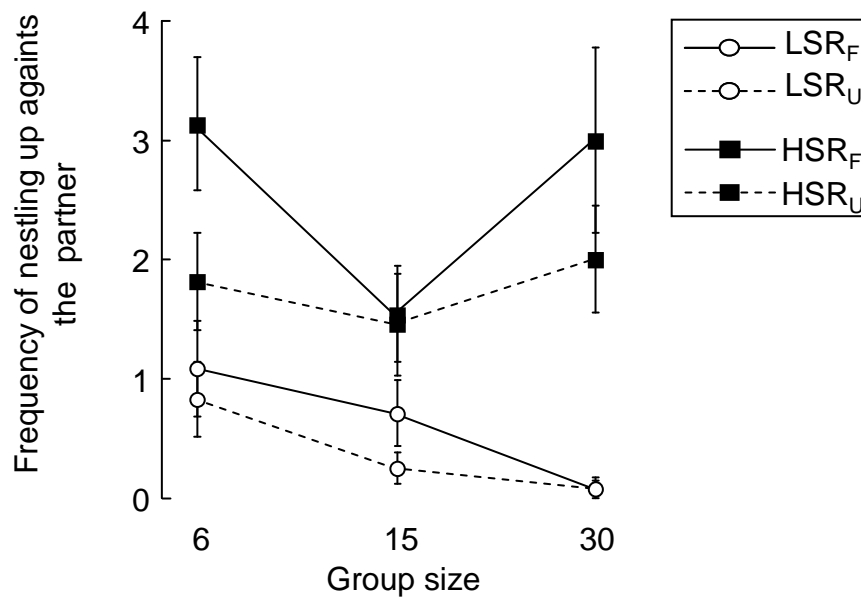
**Table 1**

Results from the ANOVA for repeated measures on the behavioural responses of HSR and LSR quail chicks to the return of a familiar conspecific or the introduction of an unfamiliar one following social separation.

		Line	Group size	Familiarity	Line x Group size	Familiarity x Line	Familiarity x Group size
	<i>df</i>	1	2	1	2	1	2
<b>Disturbance behaviours</b>							
Pacing (ci)	<i>MS</i>	2.74	0.11	3.31	0.02	1.61	0.02
	<i>F</i>	49.27***	2.02	29.31***	0.41	14.26***	0.15
High posture observations (ci)	<i>MS</i>	10.33	0.16	32.93	0.82	0.31	0.34
	<i>F</i>	66.45***	1.06	288.58***	5.27**	2.68	2.97
Distress calls (ci)	<i>MS</i>	0.37	0.17	0.45	0.24	0.50	9 x 10 <sup>-3</sup>
	<i>F</i>	3.85	1.76	5.68*	2.58	6.28*	0.11
<b>Maintenance behaviour</b>							
Feeding (ci)	<i>MS</i>	1.97	1.09	0.01	0.04	0.29	0.34
	<i>F</i>	7.25**	4.01*	0.05	0.13	1.39	1.65
<b>Social interactions</b>							
Frequency of non-aggressive pecks	<i>MS</i>	27.57	5.44	0.08	1.99	0.02	1.16
	<i>F</i>	28.52***	5.63**	0.10	2.06	0.02	1.46
Frequency of nestling up against partner	<i>MS</i>	43.94	2.72	2.19	2.33	0.24	0.29
	<i>F</i>	59.24***	3.67*	4.21*	3.14*	0.46	0.55
Frequency of avoidance behaviour	<i>MS</i>	6.03	0.48	0.36	1.33	0.02	0.25
	<i>F</i>	12.58***	0.99	1.06	2.76	0.07	0.74
Time spent in contact (s)	<i>MS</i>	4.22 x 10 <sup>5</sup>	1.46 x 10 <sup>5</sup>	0.20 x 10 <sup>5</sup>	3.02 x 10 <sup>3</sup>	3.25 x 10 <sup>3</sup>	14.72 x 10 <sup>3</sup>
	<i>F</i>	23.58***	8.15***	1.96	0.17	0.31	1.43

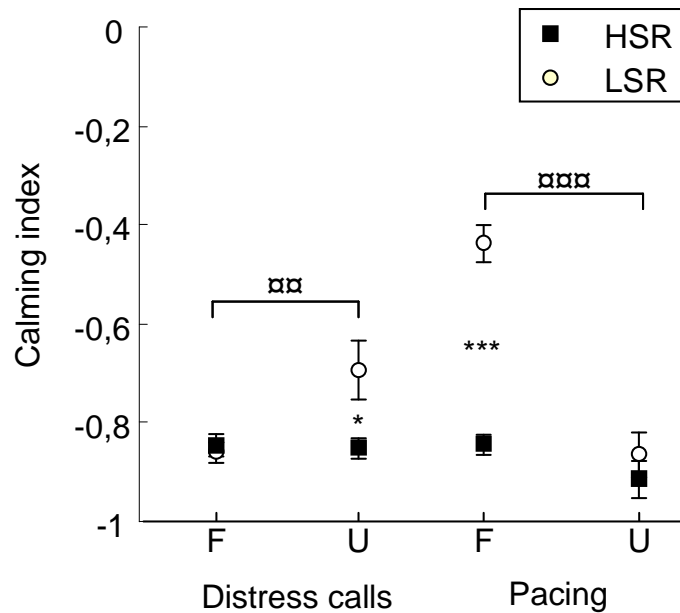
*df*: degrees of freedom, *MS*: Means squares, *F*: Fisher's *F*, *ci*: calming index

\*  $p < 0.05$ ; \*\*  $p < 0.01$ ; \*\*\*  $p < 0.001$



**Figure 2.** Frequency of nestling up against partner (mean  $\pm$  SE) during introduction of a familiar (F) or an unfamiliar (U) conspecific after separation, in quail chicks selected for their high (HSR) and low (LSR) social motivation. The quail chicks were housed in groups of 6, 15 or 30 individuals.

The frequency of distress calls and the time spent pacing were affected by the introduction of the F or the U stimuli differently for HSR and LSR quail chicks, as indicated by a significant interaction between familiarity and line (Table 1). Whatever group size, only LSR quail chicks differed in their behavioural responses to the introduction of the F or the U stimulus. They showed a greater decrease in their emission of distress calls during the introduction of the F than the U stimulus, and more surprisingly, a lower decrease in their time spent pacing (Fig. 3). These results indicate that for these two behavioural items, the calming effect of the return of a conspecific differs according to the familiarity in LSR quail chicks but not in HSR ones. The feeding's calming index, the frequencies of non-aggressive pecks and avoidance behaviours, and the time spent in contact were not significantly affected by familiarity (Table 1). Aggressive pecks (HSR:  $0.07 \pm 0.04$  and LSR:  $0.20 \pm 0.05$  with the F stimulus; HSR:  $0.21 \pm 0.08$  and LSR:  $0.21 \pm 0.09$  with the U stimulus) and jumps (HSR:  $0.34 \pm 0.18$  and LSR:  $0.10 \pm 0.05$  with the F stimulus; HSR:  $0.12 \pm 0.07$  and LSR:  $0.00 \pm 0.00$  with the U stimulus) were rare during the reunion period whatever the stimulus introduced, therefore these behavioural measures could not be statistically analyzed.

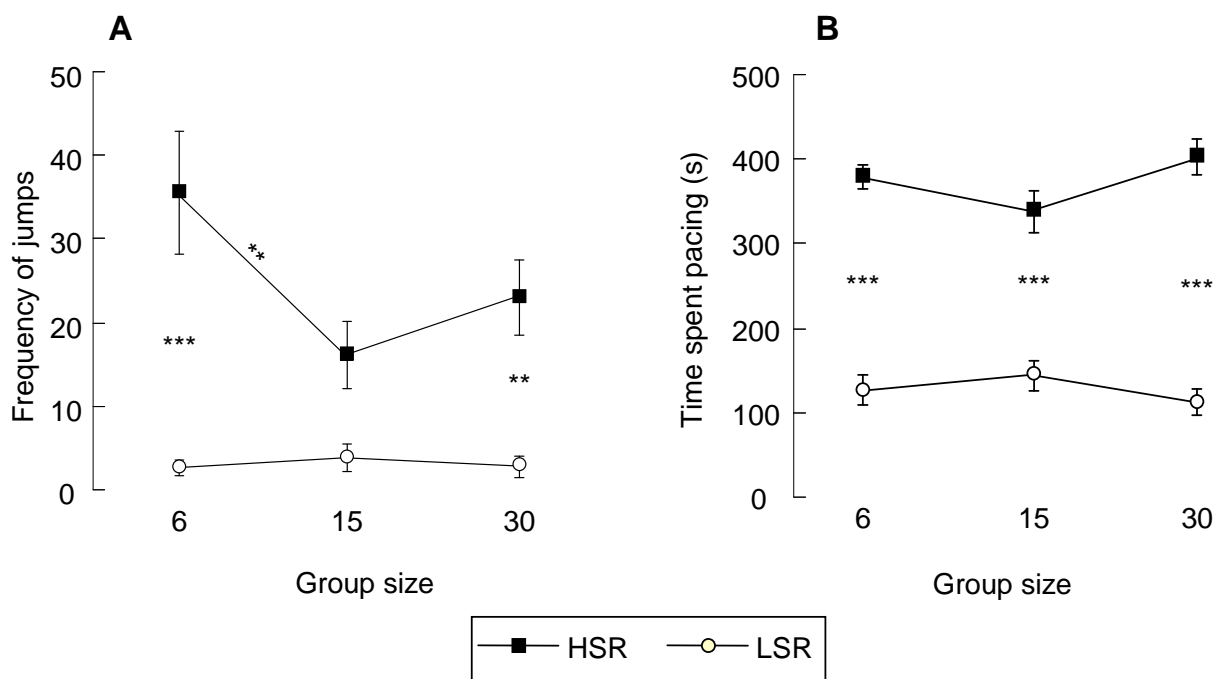


**Figure 3.** Mean calming index ( $\pm$  SE) calculated for the frequency of distress calls and the time spent pacing during introduction of a familiar (F) or an unfamiliar (U) conspecific after separation, in quail chicks selected for their high (HSR) and low (LSR) social motivation regardless of group size since there was no group size effect for these behavioural measures. A positive index value indicates that the behaviour increased at reunion compared to separation, and a negative index value indicates that it decreased. <sup>\*\*\*</sup>  $p < 0.01$ ; <sup>\*\*\*\*</sup>  $p < 0.001$  (Tukey's HSD *post-hoc* test after ANOVA for repeated measures, for comparisons of responses to F and U birds). \*:  $p < 0.05$ ; \*\*\*:  $p < 0.001$  (Tukey's HSD *post-hoc* test after ANOVA for repeated measures, for comparisons between lines).

#### Group size and strength of the social bond with cagemates

Disturbance and maintenance behaviours during separation revealed that both lines whatever group size responded to separation from conspecifics. Only two disturbance behaviours were affected by group size during separation. There was a significant interaction between line and group size on the frequency of jumps and the time spent pacing (Table 2). The frequency of jumps decreased significantly between the groups of 6 and 15 individuals in HSR quail chicks whereas there were no significant differences between group sizes in LSR ones (Fig. 4A). Despite the significant line  $\times$  group interaction on the time spent pacing, *post-hoc* tests failed to reveal any significant differences between group sizes in HSR and LSR quail chicks (Fig. 4B). A significant main effect for line was found on all disturbance and maintenance

behaviours during separation (table 2). HSR quail chicks spent more time pacing, jumped more (Fig. 4) and emitted more distress calls (HSR:  $387.93 \pm 12.62$  and LSR:  $302.74 \pm 13.89$ ) whereas LSR quail chicks spent more time in high posture observations (HSR:  $181.94 \pm 9.45$  s and LSR:  $296.44 \pm 8.52$  s) and feeding (HSR:  $0.66 \pm 0.49$  s and LSR:  $6.19 \pm 1.59$  s).



**Figure 4.** Frequency of jumps (A) and time spent pacing (B) (means  $\pm$  SE) expressed by quail chicks selected for their high (HSR) low (LSR) social motivation during social separation. The quail chicks were housed in groups of 6, 15 or 30 individuals. \*  $p < 0.05$ ; \*\*\*  $p < 0.001$  (Tukey's HSD *post-hoc* test).



**Table 2**

Two-way ANOVA's results for the disturbance and maintenance behaviours in HSR and LSR quail chicks during separation.

	<i>df</i>	Line	Group size	Line x group size
		1	2	2
<b>Disturbance behaviours</b>				
Time spent pacing (s)	<i>MS</i>	$2.08 \times 10^6$	$3.26 \times 10^3$	$26.61 \times 10^3$
	<i>F</i>	255.71***	0.40	3.27*
Time spent in high posture observations (s)	<i>MS</i>	$4.49 \times 10^5$	$6.58 \times 10^3$	$3.92 \times 10^3$
	<i>F</i>	80.62***	1.18	0.70
Frequency of jumps	<i>MS</i>	$16.42 \times 10^3$	$1.00 \times 10^3$	$1.24 \times 10^3$
	<i>F</i>	48.31***	2.94	3.64*
Frequency of distress calls	<i>MS</i>	$2.50 \times 10^5$	$1.27 \times 10^3$	$1.04 \times 10^3$
	<i>F</i>	19.89***	0.10	0.08
<b>Maintenance behaviour</b>				
Time spent feeding (s)	<i>MS</i>	$1.06 \times 10^3$	38.24	41.91
	<i>F</i>	10.43**	0.37	0.41

*df*: degrees of freedom, *MS*: Means squares, *F*: Fisher's *F*

\*  $p < 0.05$ ; \*\*  $p < 0.01$ ; \*\*\*  $p < 0.001$

The calming effect caused by the return of a conspecific was affected by group size. There was a significant effect of group size on all the social interactions (the frequency of nestling up against partner and non-aggressive pecks, and the time spent in contact) except one and the maintenance behaviour (the time spent feeding). In addition, a significant interaction between line and group size was found for the calming index of the time spent in a disturbance behaviour (high posture observations) and the frequency of a social interaction (nestling up against partner) (Table 1). The increase in group size caused a decrease in the expression of positive social interactions: the frequency of non-aggressive pecks and the time spent in contact in both lines (Table 3), and the frequency of nestling up against partner only in LSR quail chicks (Fig. 2). Concerning the behaviour indicating a disturbance, data revealed that HSR quail chicks showed a lower decrease in the time spent in high posture observations during reunion when the group size increased (6 vs 30:  $p = 0.02$ , Tukey's HSD *post-hoc* test, Fig. 1), whereas LSR quail chicks showed a decrease which did not differ with increasing

group size (6 vs 30:  $p = 0.85$ , Tukey's HSD *post-hoc* test, Fig. 1). All these effects of group size on social interactions and disturbance behaviours expressed by HSR and LSR quail chicks indicate that the calming effect of the return of a conspecific decreases while the group size increases.

**Table 3**

Behavioural response to the return of a familiar and an unfamiliar conspecifics following a separation period in HSR and LSR quail chicks (mean  $\pm$  SE) housed in three different group sizes.

Group size	6	15	30
Calming index of the time spent feeding	$0.82 \pm 0.04^a$	$0.53 \pm 0.09^b$	$0.76 \pm 0.06^a$
Frequency of non-aggressive pecks	$3.32 \pm 0.33^a$	$2.09 \pm 0.25^b$	$2.46 \pm 0.37^b$
Time spent in contact (s)	$184.51 \pm 14.60^a$	$127.90 \pm 13.40^b$	$107.34 \pm 10.72^b$

Lowercase letters indicate significant differences between group sizes ( $P < 0.05$ , Tukey's HSD *post-hoc* test after ANOVA for repeated measures, see table 1 for ANOVA results)

## Discussion

Our results indicate that HSR and LSR quail chicks housed in group developed a social bond with familiar conspecifics but this bond was stronger in LSR quail chicks. They also reveal that group size influenced the strength of social bond in quail chicks. The increase in group size caused a decrease in the strength of the social bond regardless of social motivation.

Social bond between familiar quail chicks supposes to discriminate a familiar individual from a stranger and to express preferential interactions towards this individual over another (Hennessy 1997). The greater calming effect induced by the return of a familiar *versus* an unfamiliar stimulus in the present study demonstrates the existence of this type of bond in both lines, as expected. This ability is consistent with the fact that these birds are able to form bonds which demand relatively more complex cognitive abilities than the formation

of social bond based on familiarity. Indeed, Japanese quail have kin-recognition abilities (Bateson 1982) and interact more with their siblings than with nonsiblings (Kawahara 1967; Mills et al. 1997; Waldman & Bateson 1989). Furthermore, the formation of males and females pair bonds has been reported (Orcutt & Orcutt 1976). Precocial chicks remain around the mother, closed to each other in a compact group (Guyomarc'h 1975; Mills et al. 1997). Thus, it is likely that the formation of social bonds between conspecifics in grouped quail chicks is involved in social cohesion and would be particularly beneficial for domestic quail where chicks develop without their mother.

Our results reveal a social bond in HSR and LSR quail chicks contrary to a previous study which showed social bond between LSR conspecifics housed in pair but failed to reveal this bond in HSR quail chicks (Schweitzer et al. in press). The social enrichment that provides life in group may explain the discrepancy between these two studies. In chicken, it has been suggested that limitation of social experience as a result of rearing in small stable groups may impair ability to learn to discriminate and remember other individuals (Cronley & Newberry 2007). Conversely, increasing social interactions with flock members other than the mother facilitates the development of filial bonding in lambs (Val-Laillet & Nowak 2006). Similarly, results obtained in mice suggest that exposure to individual odours of multiple mice could improve olfactory social memory (Rocheffort et al. 2002). These results suggest that the socio-enriched environment provided by housing in group, in the present experiment, can explain the formation of a social bond between familiar conspecifics in HSR quail chicks, contrary to what it was previously observed in these quail chicks housed in pair. The way HSR quail chicks interact during encounter with unfamiliar conspecifics may additionally be influenced by a conflict of motivation between their ability to discriminate a familiar individual over another and their strong social attraction for any conspecifics. The influence of social attraction on the behavioural responses of HSR quail chicks to separation may be lower when they are housed in group than in pair because the group appears as a dynamic social environment with encounters between many conspecifics. On the contrary, quail housed in pair were in constant contact and could only interact with one individual. In this case, HSR quail chicks housed in group may reveal difference in calming effect of returning a familiar *versus* an unfamiliar stimulus rather than a social attraction for any conspecifics.

The behavioural response of LSR quail chicks during reunion differed between familiar and unfamiliar stimuli for more behavioural measures than in HSR quail chicks. Indeed, the greater decrease in the frequency of distress calls with the familiar than the unfamiliar conspecific and in the time spent pacing with the unfamiliar than the familiar one

was obtained only in LSR quail. These results reveal that LSR quail chicks formed stronger social bonds with familiar conspecifics than HSR ones. The decrease in the distress calls indicates a greater calming effect of the return of a familiar conspecific as observed for the other behaviours. The opposite effect observed for the time spent pacing seems to contradict this result. However, the stress caused by the change of physical environment during the separation-reunion test may explain this contradictory result. Indeed, during reunion with the familiar conspecific, LSR quail chicks faced with a well known individual and consequently they might focus their attention to the environment and attempt to escape in order to reinstate social contact with their other groupmates as indicated by pacing. On the contrary, faced with an unfamiliar stimulus, LSR quail chicks probably focused their attention to this unknown conspecific and then expressed more distress calls instead of trying to reinstate social contact with their groupmates. The finding of Feltenstein et al. (2002) that the behavioural response of chicks may be mediated by different environmental factors according to the context supports our hypothesis.

The strength of the social bond between familiar conspecifics decreases with increasing group size. Indeed, the disturbance of HSR quail chicks indicated by the frequency of jumps during separation, the calming effect of the reunion and the expression of positive social interactions during reunion decreased with increasing group size in quail chicks of both lines. These results are consistent with our hypothesis and with previous results showing larger inter-individual distances in larger groups of domestic chicks (Leone et al. 2007) and low levels of aggression in large group sizes in laying hens and turkeys (Buchwalder & Huber-Eicher 2005; D'Eath & Keeling 2003; Estevez et al. 2003; Estevez et al. 2002; Lindberg & Nicol 1996), but also in pigs (Nielsen et al. 1995; Schmolke et al. 2004; Turner et al. 2001) and fish (Syarifuddin & Kramer 1996). According to these results, the low level of aggressive behaviours during reunion in the present study, compared to a previous one performed in quail housed in pair (Schweitzer et al. in press), appears as a consequence of life in group which induced lower bonds between conspecifics. In large group, an individual is likely to encounter a lot of different conspecifics and then to spend less time in proximity with each of them. In this social context, the formation of social bond would be more difficult. Besides the costly demand in terms of cognitive processes that supposed to form social bonds with a high number of individuals, the frequency of aggression between individuals is likely to increase in a social structure based on strong social bonds. Consequently, when the number of conspecifics increases, individuals benefit from not forming strong bonds with conspecifics and thus not getting involved in fights since it will be costly in terms of energy and risk of

injuries. The establishment of such a tolerant social structure has been observed in chickens (Estevez et al. 2003; Estevez et al. 1997) and pigs (Andersen et al. 2004). Our results in quail chicks suggest that they establish a similar strategy based on little aggressions, larger social proximity and few bonding between conspecifics. The development of this tolerant social structure with increasing group size reflects a plasticity of social behaviour in domesticated quail chicks. This plasticity would allow quail to change their behavioural strategies and therefore to adapt more easily to changes in their social environment.

To conclude, we showed that HSR and LSR quail chicks living in groups are able to recognize an individual from a group of 30 birds as a familiar conspecific and form social bonds with their groupmates. Our results also demonstrate the major influence of social motivation on this bond as LSR quail chicks showed a stronger social bond with conspecifics than HSR ones. Furthermore, regardless of social motivation, the strength of social bonds with familiar conspecifics decreases with the increase in group size. As we observed social bonds in groups of 15 individuals, which is a common size of Japanese quail brood (Kawahara 1967), our results suggest that social bonds between Japanese quail chicks may form under natural condition and be involved in social cohesion.

### **Acknowledgments**

C. Schweitzer was supported by a PhD grant from the Conseil Régional du Centre and the INRA. We thank P. Constantin, M. Couty and members of the UEPEAT experimental unit of INRA, J. Delaveau, J-M Hervouët, F. Mercierand, J-M Meslier, N. Sellier, P. Servant, M. Tanzi and M. Vogel for their technical assistance. The English manuscript has been corrected by Interconnect (France).

### **Literature cited**

- Andersen, I. L., Nævdal, E., Bakken, M. & Bøe, K. E. 2004: Aggression and group size in domesticated pigs, *Sus scrofa*: [ ]when the winner takes it all and the loser is standing small'. *Anim. Behav.* **68**, 965-975.
- Bardet, J., Essen, D. K., Féron, C. & Gouat, P. 2007: Evaluation of the social bond: A new method tested in *Mus spicilegus*. *C. R. Biol.* **330**, 837-843.
- Bateson, P. 1982: Preferences for cousins in Japanese quail. *Nature* **295**, 236-237.
- Boissy, A. & Le Neindre, P. 1997: Behavioral, cardiac and cortisol responses to brief peer separation and reunion in cattle. *Physiology & Behaviour* **61**, 693-699.

- Boissy, A., Nowak, R., Orgeur, P. & Veissier, I. 2001: Les liens sociaux chez les ruminants d'élevage: limites et moyens d'action pour favoriser l'intégration de l'animal dans son milieu. *INRA Productions animales* **14**, 79-90.
- Buchwalder, T. & Huber-Eicher, B. 2005: Effect of group size on aggressive reactions to an introduced conspecific in groups of domestic turkeys (*Meleagris gallopavo*). *Applied Animal Behaviour Science* **93**, 251-258.
- Cirulli, F., Terranova, M. L. & Laviola, G. 1996: Affiliation in periadolescent rats: Behavioral and corticosterone response to social reunion with familiar or unfamiliar partners. *Pharmacol. Biochem. Behav.* **54**, 99-105.
- Croney, C. C. & Newberry, R. C. 2007: Group size and cognitive processes. *Appl. Anim. Behav. Sci.* **103**, 215-228.
- D'Eath, R. B. & Keeling, L. J. 2003: Social discrimination and aggression by laying hens in large groups: from peck orders to social tolerance. *Appl. Anim. Behav. Sci.* **84**, 197-212.
- Dawkins, M. S. 1982: Elusive concept of preferred group size in domestic hens. *Appl. Anim. Ethol.* **8**, 365-375.
- Edens, F. W., Bursian, S. J. & Holladay, S. D. 1983: Grouping in Japanese quail. 1. Agonistic Behavior during feeding. *Poult Sci* **62**, 1647-1651.
- Estevez, I., Andersen, I.-L. & Nævdal, E. 2007: Group size, density and social dynamics in farm animals. *Appl. Anim. Behav. Sci.* **103**, 185-204.
- Estevez, I., Keeling, L. J. & Newberry, R. C. 2003: Decreasing aggression with increasing group size in young domestic fowl. *Appl. Anim. Behav. Sci.* **84**, 213-218.
- Estevez, I., Newberry, R. C. & de Reyna, L. A. 1997: Broiler chickens: a tolerant social system? *Etologia* **5**, 19-29.
- Estevez, I., Newberry, R. C. & Keeling, L. J. 2002: Dynamics of aggression in the domestic fowl. *Appl. Anim. Behav. Sci.* **76**, 307-325.
- Febrer, K., Jones, T. A., Donnelly, C. A. & Dawkins, M. S. 2006: Forced to crowd or choosing to cluster? Spatial distribution indicates social attraction in broiler chickens. *Anim. Behav.* **72**, 1291-1300.
- Feltenstein, M. W., Ford, N. G., Freeman, K. B. & Sufka, K. J. 2002: Dissociation of stress behaviors in the chick social-separation-stress procedure. *Physiol. Behav.* **75**, 675-679.
- Formanek, L., Houdelier, C., Lumineau, S., Bertin, A. & Richard-Yris, M. A. 2008: Maternal epigenetic transmission of social motivation in birds. *Ethology* **114**, 817-826.

- François, N., Decros, S., Picard, M., Faure, J. M. & Mills, A. D. 2000: Effect of group disruption on social behaviour in lines of Japanese quail (*Coturnix japonica*) selected for high or low levels of social reinstatement behaviour. *Behav. Process.* **48**, 171-181.
- Guyomarc'h, J. C. 1974: Les vocalisations des Gallinacées: structure des sons et des répertoires, ontogénèse motrice et acquisition de leur sémantique, volume I. Thèse de l'Université de Rennes 1.
- Guyomarc'h, J. C. 1975: Les cycles d'activité d'une couvée naturelle de poussins et leur coordination. *Behaviour* **53**, 31-75.
- Hennessy, M. B. 1997: Hypothalamic-pituitary-adrenal responses to brief social separation. *Neurosci. Biobehav. Rev.* **21**, 11-29.
- Holm, L., Jensen, M. B. & Jeppesen, L. L. 2002: Calves' motivation for access to two different types of social contact measured by operant conditioning. *Appl. Anim. Behav. Sci.* **79**, 175-194.
- Hovland, A. L., Mason, G. J., Kirkden, R. D. & Bakken, M. 2008: The nature and strength of social motivations in young farmed silver fox vixens (*Vulpes vulpes*). *Appl. Anim. Behav. Sci.* **111**, 357-372.
- Jones, R. B. & Mills, A. D. 1999: Divergent selection for social reinstatement behaviour in Japanese quail: effects on sociality and social discrimination. *Poult. Avian Biol. Rev.* **10**, 213-223.
- Jones, R. B. & Williams, J. B. 1992: Responses of pair-housed male and female domestic chicks to the removal of a companion. *Appl. Anim. Behav. Sci.* **32**, 375-380.
- Kawahara, T. 1967: Wild Coturnix quail in Japan. *Quail Quarterly* **4**, 62-63.
- Kerharo, A. 1987: L'élevage de la caille de chair en France. Institut Technique de l'Aviculture, Paris.
- Leone, E. H., Estevez, I. & Christman, M. C. 2007: Environmental complexity and group size: Immediate effects on use of space by domestic fowl. *Appl. Anim. Behav. Sci.* **102**, 39-52.
- Lindberg, A. C. & Nicol, C. J. 1996: Effects of social and environmental familiarity on group preferences and spacing behaviour in laying hens. *Appl. Anim. Behav. Sci.* **49**, 109-123.
- Mench, J. & Keeling, L. J. 2001: The social behaviour of domestic birds. In: *Social behaviour in farm animals*. (Keeling, L. J. & Gonyou, H. W., eds). CAB International Publishing, Wallingford. pp. 177-209.

- Mills, A. D., Crawford, L. L., Domjan, M. & Faure, J. M. 1997: The behavior of the Japanese or domestic quail *Coturnix japonica*. *Neurosci Biobehav Rev* **21**, 261-281.
- Mills, A. D. & Faure, J.-M. 1991: Divergent selection for duration of tonic immobility and social reinstatement behavior in Japanese quail (*Coturnix coturnix japonica*) chicks. *J. Comp. Psychol.* **105**, 25-38.
- Mills, A. D. & Faure, J. M. 1990: The treadmill test for the measurement of social motivation in *Phasianidae* chicks. *Med. Sci. Res.* **18**, 179-180.
- Mills, A. D., Jones, R. B., Faure, J.-M. & Williams, J. B. 1993: Responses to isolation in Japanese quail genetically selected for high or low sociality. *Physiol. Behav.* **53**, 183-189.
- Nakagawa, S. & Waas, J. R. 2004: 'O sibling, where art thou?' - a review of avian sibling recognition with respect to the mammalian literature. *Biol. Rev.* **79**, 101-109.
- Newberry, R. C. & Hall, J. W. 1990: Use of pen space by broiler chickens: Effects of age and pen size. *Appl. Anim. Behav. Sci.* **25**, 125-136.
- Nielsen, B. L., Lawrence, A. B. & Whittemore, C. T. 1995: Effect of group size on feeding behaviour, social behaviour, and performance of growing pigs using single-space feeders. *Livest. Prod. Sci.* **44**, 73-85.
- Olsson, A. & Phelps, E. A. 2007: Social learning of fear. **10**, 1095-1102.
- Orcutt, F. S. & Orcutt, A. B. 1976: Nesting and parental behavior in domestic common quail. *The Auk* **93**, 135-141.
- Price, E. O. 2002: *Animal domestication and behavior*. CABI Publishing, London, UK.
- Pulliam, H. R. & Caraco, T. 1984: Living in groups: is there an optimal group size? In: *Behavioural ecology: an evolutionary approach*. 2nd ed. (Krebs, J. R. & Davies, N. B., eds). Blackwell Scientific Publications Ltd., London. pp. 122-147.
- Remage-Healey, L., Adkins-Regan, E. & Romero, L. M. 2003: Behavioral and adrenocortical responses to mate separation and reunion in the zebra finch. *Horm. Behav.* **43**, 108-114.
- Rocheffort, C., Gheusi, G., Vincent, J.-D. & Lledo, P.-M. 2002: Enriched odor exposure increases the number of newborn neurons in the adult olfactory bulb and improves odor memory. *J. Neurosci.* **22**, 2679-2689.
- Schaller, G. B. & Emlen, J. T. 1962: The ontogeny of avoidance behaviour in some precocial birds. *Anim. Behav.* **10**, 370-381.
- Schmolke, S. A., Li, Y. Z. & Gonyou, H. W. 2004: Effects of group size on social behavior following regrouping of growing-finishing pigs. *Appl. Anim. Behav. Sci.* **88**, 27-38.



- Schweitzer, C., Houdelier, C., Lumineau, S., Lévy, F. & Arnould, C. in press: Social motivation does not go hand in hand with social bonding in young Japanese quail (*Coturnix japonica*). *Anim. Behav.*
- Schweitzer, C., Poindron, P. & Arnould, C. 2009: Social motivation affects the display of individual discrimination in young and adult Japanese quail (*Coturnix japonica*). *Dev. Psychobiol.* **51**, 311-321.
- Shepherd, R. E. & French, J. A. 1999: Comparative analysis of sociality in Lion tamarins (*Leontopithecus rosalia*) and Marmosets (*Callithrix kuhli*): responses to separation from long-term pairmates. *J. Comp. Psychol.* **113**, 24-32.
- Syarifuddin, S. & Kramer, D. L. 1996: The effect of group size on space use and aggression at a concentrated food source in blue gouramis, *Trichogaster trichopterus* (Pisces: Belontiidae). *Environ. Biol. Fishes* **46**, 289-296.
- Turner, S. P., Horgan, G. W. & Edwards, S. A. 2001: Effect of social group size on aggressive behaviour between unacquainted domestic pigs. *Appl. Anim. Behav. Sci.* **74**, 203-215.
- Val-Laillet, D. & Nowak, R. 2006: Socio-spatial criteria are important for the establishment of maternal preference in lambs. *Appl. Anim. Behav. Sci.* **96**, 269-280.
- Valance, D., Boissy, A., Després, G., Arnould, C., Galand, C., Favreau, A., Constantin, P. & Leterrier, C. 2008: Changes in social environment induce higher emotional disturbance than changes in physical environment in quail. *Appl. Anim. Behav. Sci.* **112**, 307-320.
- Vallortigara, G., Cailotto, M. & Zanforlin, M. 1990: Sex-differences in social reinstatement motivation of the domestic chick (*Gallus-Gallus*) revealed by runway tests with social and nonsocial reinforcement. *J. Comp. Psychol.* **104**, 361-367.
- Waldman, B. & Bateson, P. 1989: Kin association in Japanese quail. *Ethology* **80**, 283-291.

### 3. Conclusion

Au cours de ce deuxième chapitre de la thèse, nous avons révélé l'existence d'un lien social entre congénères familiers chez la caille japonaise âgée d'une semaine. Nos résultats ont également mis en évidence l'influence de la motivation sociale sur l'intensité de ce lien. Les cailleteaux à faible motivation sociale forment un lien plus fort que les cailleteaux à forte motivation sociale. De plus, nous avons montré que la vie en groupe favorise la formation d'un lien, dont l'intensité diminue avec l'augmentation de la taille du groupe, chez les deux lignées de cailles.

L'environnement social auquel sont soumises les cailles domestiques implique, comme chez de nombreuses espèces d'oiseaux de rente, de fréquentes séparations d'avec les congénères familiers et de nombreuses confrontations avec des congénères inconnus au sein des groupes. A la vue des résultats obtenus dans le présent chapitre, ce contexte d'instabilité sociale qui se caractérise par des périodes de rupture des liens entre congénères familiers constitue une situation potentiellement stressante pour les individus. L'exposition à ce stress social est susceptible d'affecter la réactivité émotionnelle des cailles et à terme, d'altérer le bien-être de ces oiseaux. La troisième étape de la thèse a donc consisté à évaluer l'influence de changements répétés de partenaire sur la réactivité émotionnelle de jeunes cailles HSR et LSR.



## **Chapitre III**

Réponse émotionnelle de cailles à forte ou  
faible motivation sociale en situation  
d'instabilité sociale






L'étude présentée dans ce troisième chapitre a porté sur la réponse émotionnelle de cailleteaux HSR et LSR exposés à une période d'instabilité sociale. A la vue des résultats précédents portant sur le lien social entre congénères familiers élevés en paire chez ces deux lignées, nous avons émis l'hypothèse que la situation d'instabilité sociale ne devrait pas affecter la réactivité émotionnelle des cailleteaux HSR. Au contraire, les cailleteaux LSR, qui forment un lien social fort, devraient être plus sensibles à cette situation instable, ce qui pourrait induire une augmentation de leur réactivité émotionnelle.

Des cailleteaux de chaque lignée étaient élevés en paire pendant 13 jours soit en condition stable, le partenaire de l'individu focal étant manipulé une fois par jour, soit en condition instable, l'individu focal changeant chaque jour de partenaire du 6<sup>ème</sup> au 13<sup>ème</sup> jour. Dans les deux conditions, l'individu focal restait dans sa cage d'élevage initiale durant toute la période du traitement. La réactivité émotionnelle de l'individu focal était ensuite mesurée au travers de sa réponse dans trois tests comportementaux classiquement utilisés pour évaluer le niveau de peur des animaux : le test d'objet nouveau (14<sup>ème</sup> jour), le test d'émergence (matin du 15<sup>ème</sup> jour) et le test d'immobilité tonique (après-midi du 15<sup>ème</sup> jour) (tableau 3).

La réactivité émotionnelle des cailleteaux différait selon les conditions d'élevage uniquement pour la lignée LSR. Le nombre d'inductions nécessaires pour induire l'immobilité tonique (IT) était plus faible chez les cailles élevées en situation stable qu'en situation instable. Elles tendaient également à émettre plus de cris d'appel lors du test d'émergence que les cailles LSR élevées en situation instable. Les résultats révélaient par ailleurs que quel que soit le contexte social (stable ou instable), les cailles HSR réagissaient plus fortement à une situation effrayante que les cailles LSR dans les trois tests comportementaux. L'instabilité n'affecte donc pas la réactivité émotionnelle des cailleteaux HSR qui reste élevée quelle que soit la situation. Par contre, le changement répété de partenaire affecte les cailleteaux LSR, mais contrairement à notre hypothèse, cette situation induit une diminution de leur réactivité émotionnelle. Ces derniers sembleraient donc mieux adaptés aux conditions d'élevage en grands groupes qui se caractérisent par une instabilité sociale.

**Tableau 3.** Les tests comportementaux utilisés pour évaluer la réactivité émotionnelle des cailles HSR et LSR élevées en conditions sociales stables ou instables: dispositif expérimental, stimuli inducteurs de la réponse émotionnelle et mesures comportementales indicatrices de l'état émotionnel.

Dispositif du test	Stimuli inducteurs de la réponse émotionnelle	Mesures comportementales
<p>Test d'objet nouveau</p> 	<ul style="list-style-type: none"> <li>- Nouveauté</li> </ul>	<ul style="list-style-type: none"> <li>- Durée des déplacements stéréotypés (en s)</li> <li>- Temps passé en vigilance (en s)</li> <li>- Nombre de sauts</li> <li>- Nombre de cris d'appel</li> </ul>
<p>Test d'émergence</p> 	<ul style="list-style-type: none"> <li>- Manipulation par l'Homme</li> <li>- Nouveauté de l'environnement</li> <li>- Isolement social</li> </ul>	<ul style="list-style-type: none"> <li>- Latence d'émergence de la tête et du corps (en s)</li> <li>- Nombre de cris d'appel après l'émergence</li> </ul>
<p>Test d'immobilité tonique</p> 	<ul style="list-style-type: none"> <li>- Manipulation par l'Homme</li> <li>- Nouveauté de l'environnement</li> <li>- Isolement social</li> <li>- Contention</li> </ul>	<ul style="list-style-type: none"> <li>- Durée d'immobilité tonique (en s)</li> <li>- Nombre d'inductions</li> </ul>

Emotional reactivity of Japanese quail chicks with high or low social  
motivation reared under unstable social conditions

Schweitzer C & Arnould C.

*Applied Animal Behaviour Science* (soumis)



## **Emotional reactivity of Japanese quail chicks with high or low social motivation reared under unstable social conditions**

Cécile SCHWEITZER<sup>1,2,3,4</sup> & Cécile ARNOULD<sup>1,2,3,4</sup>

1) INRA, UMR85 Physiologie de la Reproduction et des Comportements, F-37380 Nouzilly, France ; 2) CNRS, UMR6175 Physiologie de la Reproduction et des Comportements, F-37380 Nouzilly, France ; 3) Université François Rabelais de Tours, F-37041 Tours, France ;  
4) Haras Nationaux, F-37380 Nouzilly, France

### **Abstract**

Repeated encounters with unfamiliar conspecifics in large groups of domestic birds create a potentially stressful social environment which can affect the birds' emotional reactivity and consequently their welfare. As social relationships between young quail are particularly influenced by their social motivation (i.e., the motivation to seek close proximity with conspecifics), it is likely that the reaction of quail to repeated encounters with strangers depends on their social motivation. The aim of this study was to assess the emotional reactivity of quail chicks with high (HSR) or low (LSR) social motivation housed under stable and unstable social conditions. Quail chicks were housed either in stable pairs, i.e. remaining with the same cagemate until testing ( $N_{\text{HSR}}=19$  and  $N_{\text{LSR}}=18$  pairs), or in unstable pairs, i.e. changing cagemate daily from 6 to 13 days of age ( $N_{\text{HSR}}=20$  and  $N_{\text{LSR}}=19$  pairs). Emotional reactivity was measured using a novel object test on day 14, and an emergence test and a tonic immobility test on day 15. The emotional reactivity of quail chicks differed between the two social conditions in the tonic immobility test, but only in the LSR quail chicks. The number of induction attempts was lower under the stable than under the unstable social condition ( $P < 0.01$ ). Moreover, the LSR quail chicks tended to emit more distress calls in the emergence test under the stable than under the unstable social condition ( $P < 0.09$ ). Under both social conditions, the HSR chicks showed greater disturbance than the LSR one in the three behavioural tests. In conclusion, social instability did not affect the emotional reactivity of HSR quail chicks, which was high, regardless of social condition. In contrast, repeated cagemate changes decreased the emotional reactivity of LSR quail chicks. This is likely to enable them to adapt more easily to the social instability encountered in large flocks.

Keywords: emotional reactivity, quail, emotions, novel object test, tonic immobility, emergence test

## 1. Introduction

The ancestors of the most common domesticated birds (e.g. wild turkeys, Red Junglefowl or wild Japanese quail) are social species which live in small family groups or in larger mixed groups with an established social structure (Mench and Keeling, 2001). However, current farming practices place birds in very large groups and with no evidence in meat type chicken of delineated home ranges shown in the movement of the birds within flocks (Hughes et al., 1974). These rearing conditions thus involve separation from familiar conspecifics and repeated encounters with unknown conspecifics.

It is known that domestic hens prefer to be in proximity with familiar flockmates and to avoid unfamiliar birds (Dawkins, 1982; Bradshaw, 1992). Furthermore, repeated group disruptions induce increased aggressive behaviour in domestic hens (Väisänen et al., 2005), and similar effects have been observed when unknown conspecifics are introduced into groups of domestic turkeys (Buchwalder and Huber-Eicher, 2005). Moreover, there is physiological evidence that both domestic chickens and Japanese quail express stress responses due to repeated encounters with strangers (Edens, 1987; Anthony et al., 1988). An unstable social context is thus potentially stressful, particularly for young birds, because precocial chicks show a strong social attraction to imprinted companions and express early aggressive and avoidance behaviours towards strangers (Schaller and Emlen, 1962; Evans, 1967). This unstable social context may affect birds' emotional reactivity, which is defined as the predisposition to express strong, quick and lasting emotions in response to external events (Boissy et al., 2005). This modification in reactivity determines a bird's behavioural response to stressful events and is consequently likely to affect its welfare (Boissy et al., 2007). It is therefore of interest to investigate the impact of social disruption on the emotional reactivity of birds.

Relationships between individuals play a fundamental role in flock cohesion. In domestic birds, motivation to seek close proximity with conspecifics, defined as social motivation, influences the type of social contact that an individual seeks (e.g. mating, affiliation, dominance) and its behavioural and physiological responses to these specific social interactions. Mills and Faure (1991) developed divergent lines of Japanese quail selected for their high or low social reinstatement behaviour, reflecting underlying social motivation. These two lines provide a valuable biological model for investigating the influence of social motivation on the consequences of social stress such as unstable social conditions. Several studies using these quail lines have provided considerable information about the effects of

divergent selection for social motivation on social behaviour (François et al., 1999; Jones and Mills, 1999; Formanek et al., 2008a). It has recently been demonstrated that the social motivation of quail chicks influences the display of discrimination between familiar and unfamiliar conspecifics and the establishment of social bonds between familiar partners: quail chicks with high social motivation revealed a non-specific social attraction towards conspecifics, whereas quail with low social motivation showed a clear social bond with familiar partners (Schweitzer and Arnould, 2008; Schweitzer et al., 2009). These differences in social relationships between the two lines suggest that the social motivation of young quail influences the effects induced by repeated change of cagemate.

The aim of this study was to assess the emotional reactivity of young Japanese quail housed under stable and unstable social conditions, and to determine how social motivation can affect their emotional responses using quail selected for their high (HSR) or low (LSR) social reinstatement behaviour. Emotional responses were measured using three behavioural tests commonly used to evaluate fearfulness in birds and mammals (Jones, 1996; Forkman et al., 2007). Because LSR quail chicks develop a social bond with familiar conspecifics (Schweitzer and Arnould, 2008), they should be more sensitive to social disruption. It was therefore expected that unstable social conditions would induce an increase in emotional reactivity for LSR quail chicks, but that the housing conditions would not affect the emotional reactivity of HSR chicks.

## **2. Material and method.**

### **2.1. Animals and husbandry**

Chicks of the 46<sup>th</sup> generation of two lines of Japanese quail (*Coturnix japonica*) selected for their high (HSR) or low (LSR) social reinstatement behaviour (Mills and Faure, 1991) were used. Quail were selected and maintained at the UEPEAT experimental unit of INRA (Nouzilly, France) where the experiment was carried out. On the day of hatching, chicks were housed in pairs of the same line in wooden cages measuring 50.5 x 43.0 x 31.0 cm (depth x width x height) with a wire mesh cover and the floor covered with wood shavings. To obtain birds which had never previously been in contact with each other, the eggs of each line were separated into two groups at incubation. The pairs consisted of one bird from each of these two groups. Chicks were housed under continuous lighting. Temperature was regulated using 100-watt incandescent light-bulbs (one bulb suspended above two cages). Temperature was maintained at approximately 38°C under the bulb for the first three days and then

progressively reduced to 25°C until 15 days of age. A commercial quail starter diet (Gibelit démarrage®, DP Nutrition, Loches, France) and water were provided ad libitum.

## 2.2. Treatment

Quail were reared in pairs until 13 days of age. Two social conditions were used. Twenty pairs of HSR quail and 19 pairs of LSR quail were unstable pairs: one focal bird chosen at random in the pair was designated as a resident and the other was designated as a visitor. The visitor was changed every day for 8 consecutive days (from day 6 to day 13), always at the same time. The residents remained in their assigned cages throughout the 8-day treatment period, and each visitor was transferred every day to another cage containing an unfamiliar resident, remaining with it for 24hr. The visitor quail was never recaged with the same resident, and the visitor and the resident came from the two different incubation groups. Another 19 pairs of HSR quail and 18 pairs of LSR quail were grouped as stable pairs. The focal quail chosen at random remained with the same cagemate throughout the 8-day treatment period; the cagemate was handled daily.

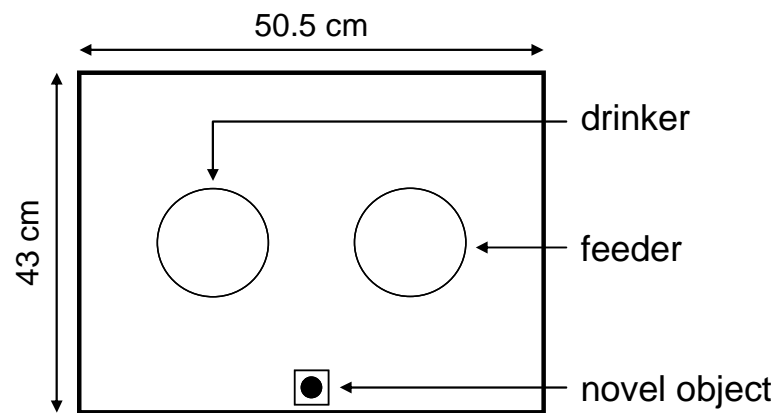
## 2.3. Behavioural tests

After the 8-day treatment period, three behavioural tests were carried out to measure the emotional reactivity of the focal quail under both conditions (stable and unstable).

### 2.3.1. Novel object test

All quail were tested in their home cage on day 14. The object consisted of a 10 cm multicoloured cylinder ( $\varnothing$ : 2 cm) set on a 5 x 5 x 1 cm (length x width x height) base. It was covered with strips of blue, white, red, yellow, green and grey tape. The object was introduced into the cage gently by hand (Figure 1) and withdrawn after 5 min. Quail behaviour was recorded using digital camcorders suspended above the cages. The experimenter noted the time spent pacing and in high posture observations, and the frequency of jumps and distress calls. The high posture observation, animals standing on “tiptoe” with their body and neck fully erected, is typical of alertness. Jumps, pacing and high posture reflect an emotional reaction of birds to novelty (Saint-Dizier et al., 2008), and distress calls are generally emitted at the same time (Guyomarc'h, 1974; Formanek et al., 2008b). The manual introduction of the novel object involved a human component, potentially inducing a fear reaction. A pilot experiment showed that with or without a novel object, the hand induced

some jumping and pacing responses, however, these behavioural reactions were significantly greater when the novel object was introduced (unpublished data).



**Figure 1.** Diagram of a housing cage viewed from the top with roof removed, showing where the novel object was placed.

### 2.3.2. Emergence test

Each focal quail was underwent an emergence test in a room adjacent to the rearing house on the morning of day 15. This common test is based on the premise that fearful birds will take longer than less fearful ones to emerge from a dark sheltered place into an exposed, brightly lit, unfamiliar and therefore potentially frightening area (Jones, 1996). The apparatus consisted of a wooden box (70 x 27 x 29 cm, length x width x height) with two compartments of equal size: one dark with a wooden roof, and one brightly lit with a wire mesh roof. Only the floor of the brightly lit compartment was covered with wood shavings. A guillotine trapdoor covered a 17 cm x 10 cm (height x width) opening in the middle of the wooden wall separating the two compartments. Each quail was placed in the dark compartment and allowed a 1-min familiarization period before the door was raised to give access to the brightly lit compartment for 3 min. Quail behaviour was recorded using digital camcorders suspended above the cages. The experimenter noted the latency of emergence of the head and whole body from the dark to the light compartment and the frequency of distress calls after the door was opened. These variables are commonly used to assess the emotional response of birds in the emergence test (Forkman et al., 2007). If a quail had not emerged after 3 min, a maximum score of 180 s was recorded.

### 2.3.3. Tonic immobility (TI) test

The TI test was performed 4 hr ( $\pm$  30 min) after the emergence test and in the same room. Our procedure was similar to that described by Mills and Faure (1991). Each quail was placed on its back in a U-shaped apparatus and restrained for 10 s. If a TI induction attempt was unsuccessful (i.e. if the quail righted itself less than 10 s after the end of restraint), the experimenter immediately reattempted to induce TI. The experimenter recorded the TI duration, i.e. the time until the bird righted itself after the end of restraint, and the number of induction attempts. If TI had not been induced after five attempts, a TI duration score of 0 s was noted. If a quail failed to right itself after 5 min, the test was stopped and a maximum duration of 300 s was assigned.

### 2.4. Statistical analyses

Nonparametric tests were used because the data were not normally distributed. Differences in emotional reactivity according to social condition (stable or unstable) were assessed in both lines using a Mann-Whitney U-test. The same statistical test was used to compare the behavioural responses of HSR and LSR quail chicks. When there were significant differences between the two social conditions, the responses of HSR and LSR chicks were compared under each condition separately; otherwise, data for the two social conditions were combined for each line. Statistical analyses were performed using Statview 5.0 (SAS Institute Inc., USA) and two-tailed probabilities were used. Comparisons with  $P \leq 0.05$  were considered significant. Results are presented as medians and inter-quartile ranges [25-75%].

## 3. Results

### 3.1. Novel object test

Within lines no significant differences were observed in the responses to the novel object between the two social conditions (Table 1). In addition, HSR chicks spent significantly more time pacing and jumping and less time in high posture observations than LSR chicks, and tended to emit fewer distress calls (Table 1).

**Table 1**

Novel object test. Time spent pacing and in high posture observations, and frequency of jumps and distress calls (median [25-75% quartiles]) in 14-day-old quail chicks with high (HSR) or low (LSR) social motivation housed under stable ( $N_{\text{HSR}}=19$  and  $N_{\text{LSR}}=18$ ) or unstable social conditions ( $N_{\text{HSR}}=20$  and  $N_{\text{LSR}}=19$ )

		Social condition <sup>a</sup>		HSR vs. LSR <sup>b</sup>	
		stable	unstable	Z	P
Pacing (s)	HSR	211 [167-246]	203 [124-246]	-6.26	< 0.001
	LSR	28 [0-110]	47 [0-78]		
High posture observations (s)	HSR	25 [10-37]	27 [18-43]	-6.27	< 0.001
	LSR	83 [61-117]	97 [67-111]		
Jumps	HSR	11 [4-19]	9 [3-25]	-4.74	< 0.001
	LSR	1 [0-3]	3 [0-5]		
Distress calls	HSR	0 [0-0]	0 [0-3]	-1.73	0.084
	LSR	0 [0-11]	0 [0-13]		

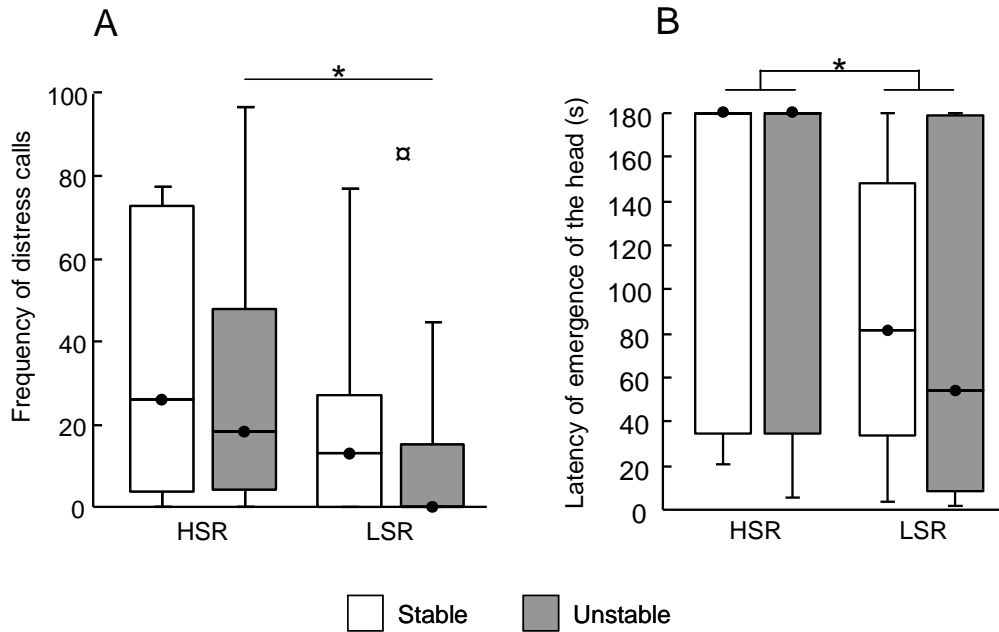
<sup>a</sup> Behavioural response of quail chicks did not differ significantly between stable and unstable social conditions in either line (Mann-Whitney U-test:  $Z \geq -0.17$ ,  $P > 0.38$  in all cases).

<sup>b</sup> Mann-Whitney U-test comparing HSR and LSR quail chicks, combining data for stable and unstable social conditions.

### 3.2. Emergence test

The LSR quail chicks housed under the stable social condition tended to emit more distress calls than those housed under the unstable condition after the door was opened ( $Z = -1.71$ ,  $P = 0.087$ , Fig. 2A). There were no significant differences for the HSR quail chicks ( $Z = -0.34$ ,  $P = 0.73$ ). No significant differences between social conditions were observed in the time for the head to emerge in either line (HSR:  $Z = -0.18$ ,  $P = 0.85$  and LSR:  $Z = -0.26$ ,  $P = 0.79$ ; Fig. 2B). Similar results were found for emergence of the whole body (HSR: 180s [35-180] vs. 180s [36-180],  $Z = -0.12$ ,  $P = 0.90$  and LSR: 84s [36-148] vs. 56s [10-180],  $Z = -0.11$ ,  $P = 0.91$ ).

The HSR quail chicks emitted significantly more distress calls than the LSR chicks under the unstable social condition ( $Z = -2.36$ ,  $P = 0.018$ ), but no significant differences were observed between HSR and LSR quail under the stable condition ( $Z = -1.07$ ,  $P = 0.28$ ) (Fig. 2A). The HSR quail chicks took longer to emerge from the dark compartment than the LSR quail chicks (head:  $Z = -2.02$ ,  $P = 0.043$ , Fig. 2B; whole body: 180s [36-180] vs. 83s [13-180],  $Z = -1.90$ ,  $P = 0.057$ ).



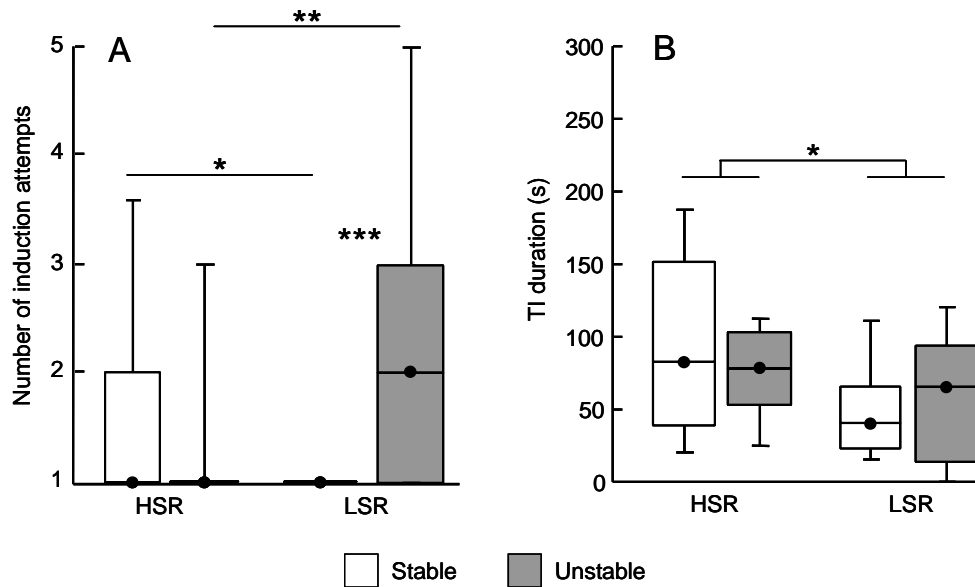
**Figure 2.** Frequency of distress calls emitted (A) and latency of emergence of head in HSR and LSR quail chicks (B) housed under stable ( $N_{\text{HSR}}=19$  and  $N_{\text{LSR}}=18$ ) or unstable social condition ( $N_{\text{HSR}}=20$  and  $N_{\text{LSR}}=19$ ) during the emergence test. Results are presented as box plots with medians inside 25-75% quartile boxes, and 10<sup>th</sup> and 90<sup>th</sup> percentile whiskers:  $\alpha$ :  $P < 0.10$ ; \*:  $P \leq 0.05$  (Mann-Whitney U test).

### 3.3. Tonic immobility test

Four of the 19 LSR quail housed under the unstable condition and one of the 19 HSR quail housed under the stable condition could not be induced into TI after 5 attempts. The number of induction attempts was significantly lower for the LSR quail chicks from the stable than from the unstable condition ( $Z = -3.66$ ,  $P < 0.001$ , Fig. 3A). There was no significant difference in the HSR quail chicks ( $Z = -1.08$ ,  $P = 0.28$ ). TI duration did not differ significantly between quail chicks housed under the stable and unstable condition in either line (LSR:  $Z = -0.15$ ,  $P = 0.88$  and HSR:  $Z = -0.52$ ,  $P = 0.60$ ) (Fig. 3B).

The number of induction attempts was significantly higher for the HSR than for the LSR quail chicks under the stable social condition ( $Z = -2.33$ ,  $P = 0.020$ ), but lower under the unstable condition ( $Z = -2.72$ ,  $P = 0.006$ ). TI duration was significantly higher in the HSR than in the LSR quail chicks under both social conditions ( $Z = -2.52$ ,  $P = 0.012$ ) (Fig. 3).





**Figure 3.** Induction attempts (A) and TI duration (B) in HSR and LSR quail chicks under stable ( $N_{\text{HSR}}=19$  and  $N_{\text{LSR}}=18$ ) and unstable social conditions ( $N_{\text{HSR}}=20$  and  $N_{\text{LSR}}=19$ ). Results are presented as box plots with medians inside 25-75% quartile boxes and 10<sup>th</sup> and 90<sup>th</sup> percentile whiskers: \*:  $P \leq 0.05$ ; \*\*:  $P \leq 0.01$ , \*\*\*:  $P \leq 0.001$  (Mann-Whitney U test).

#### 4. Discussion

Our results revealed that social instability did not affect the emotional reactivity of the HSR quail chicks, whereas the emotional reactivity of the LSR quail chicks housed under the unstable social condition tended to decrease compared with those under the stable condition. Surprisingly, this experiment also found that the HSR quail chicks expressed higher emotional responses than the LSR quail chicks in the three behavioural tests, in both social conditions.

The fact that the HSR chicks showed similar responses whether the cagemate was changed or not supports our hypothesis that the social condition would not affect the emotional reactivity of these birds, due to their strong need for social contact (Launay et al., 1991; François et al., 1999) and because they do not establish a social bond with familiar partners when housed in pairs (Schweitzer and Arnould, 2008). HSR quail chicks favour social proximity regardless of the familiarity of the conspecific. By contrast, as we hypothesized, social instability influenced the emotional reactivity of the LSR quail chicks. However, the reduced emotional reactivity observed in the unstable social pairs compared with that of stable pairs contradicts our hypothesis, as we had expected that the repeated

change of partner would induce increased emotional reactivity in LSR quail. The decrease in emotional reactivity suggests that early exposure to an unstable social environment may enhance the plasticity of the emotional response system in quail chicks selected for low social motivation. Evidence for this phenomenon has previously been found in some mammals. For example, young rats exposed daily to a novel environment exhibited habituation of the corticosterone response when they encountered a social competition situation in adulthood (Akers et al., 2008), and peri-adolescent mice exposed to chronic social stress showed reduced plasma corticosterone release when faced with an acute environmental change (Laviola et al., 2002). Adaptation to social stress has also been observed in heifers and steers exposed to repeated regrouping and relocation (Raussi et al., 2006; Gupta et al., 2008). All these results show that early exposure to chronic stress conditions might alleviate, rather than potentiate, the stress response of animals. This supports the existence of a plasticity of the emotional response system of the young. This plasticity could facilitate the habituation of young LSR quail to an unstable social condition and reduce their emotional reactivity when placed in an unknown situation. It is likely that the quail chicks exposed to repeated social changes had come to expect these changes as it is known that domestic fowl can anticipate (Izawa et al., 2003; Abeyesinghe et al., 2005). Quail chicks emotional reactivity could have decreased in order to prevent the development of a chronic stress state or the expression of strong reactions to further changes in their social environment. The change of conspecific may constitute a social enrichment for these young animals.

In our study, the effect of the repeated change of conspecific on the emotional reactivity of young quail was only revealed in the behavioural tests with a social component (emergence and TI tests). These tests involved isolating the quail, unlike the novel object test. This suggests that the emotional response of quail we measured is specific to stressful social situations.

Comparing the emotional responses of HSR and LSR quail chicks revealed a greater emotional reactivity in the HSR than the LSR quail, regardless of social conditions. There was only one exception: the difference between the two lines was reversed for the number of attempts required to induce tonic immobility in quail under the stable social condition. However, this difference is consistent with the values for induction attempts observed in both lines after eight generations of selection (Mills and Faure, 1991). The greater emotional reactivity observed in HSR than in LSR quail chicks is surprising, because HSR and LSR lines are weighted for independence from TI duration during the selection process in order to maintain an average level of emotional reactivity in both lines (Mills and Faure, 1991).

Several factors could explain the difference in emotional reactivity observed between the two lines in our experiment, which is inconsistent with the selection criteria. Fear is known to be multidimensional: diverse events may generate fear responses, and it is likely that these events are not perceived equally by animals and generate diverse internal states (Désiré et al., 2002; Saint-Dizier et al., 2008). Thus, according to behavioural test used to assess fear, birds' response could differ. This could explain the different responses observed between lines in the novel object test and the emergence test although lines are weighted for independence from TI duration. However, our results also revealed a difference between lines in TI duration and TI induction attempts. This inconsistent difference with the selection criteria could be explained by the sequence of disturbances experienced during both the social treatment and the successive behavioural tests which might have heightened an underlying difference between these lines. Indeed, quail were first exposed to a period of social instability, or at least of handling (stable social condition), which involved a brief social separation, followed by the novel object test and the emergence test, and finally the TI test. It is likely that exposure to these numerous situations involving various fear inductors was not perceived equally by HSR and LSR quail and therefore favoured the expression of different emotional reactivity between these lines. Selection for social motivation is probably accompanied by a difference in sensitivity to stressful situations at least when they include a social component. This difference may be due in part to a co-selection of these traits. In humans, the fact that the rate of anxiety in children with autistic disorders is higher than in community samples (White et al., 2009) is an example of a potential co-selection of social traits and fearfulness.

In conclusion, the emotional response of young quail exposed to chronic social stress is not a single response but depends on the interaction between individual characteristics and situational factors (social isolation, handling or novel environment). Social motivation appears to be a major social trait which influences the response to an unstable social situation in this precocial species. Because quail chicks with low social motivation seem to adapt better and to be less sensitive to social instability, this line might be better suited for housing in the large flocks commonly found in modern poultry farming practices. However, these findings focused on chicks, and it would be interesting to investigate whether the emotional responses observed in HSR and LSR quail to an unstable social environment persists into adulthood.

## 5. Acknowledgments

C. Schweitzer was supported by a PhD grant from the Conseil Régional du Centre and the INRA. We thank C. Moussu for her help in the behavioural tests and J-M Hervouët for animal care and for performing the tonic immobility tests. We also thank M. Couty and members of the UEPEAT experimental unit of INRA, J. Besnard, J. Delaveau, F. Mercierand, J-M Meslier, M. Tanzi and J-D. Terlot-Bryssine for their technical assistance. The English manuscript has been corrected by Interconnect (France).

## 6. References

- Abeyesinghe, S.M., Nicol, C.J., Hartnell, S.J., Wathes, C.M., 2005. Can domestic fowl, *Gallus gallus domesticus*, show self-control? *Anim. Behav.* 70, 1-11.
- Akers, K.G., Yang, Z., DelVecchio, D.P., Reeb, B.C., Romeo, R.D., McEwen, B.S., Tang, A.C., 2008. Social competitiveness and plasticity of neuroendocrine function in old age: influence of neonatal novelty exposure and maternal care reliability. *PLoS ONE* 3, e2840.
- Anthony, N.B., Katanbaf, M.N., Siegel, P.B., 1988. Responses to social disruption in two lines of White Leghorn chickens. *Appl. Anim. Behav. Sci.* 21, 243-250.
- Boissy, A., Arnould, C., Chaillou, E., Désiré, L., Duvaux-Ponter, C., Greiveldinger, L., Leterrier, C., Richard, S., Roussel, S., Saint-Dizier, H., Meunier-Salaün, M.C., Valance, D., Veissier, I., 2007. Emotions and cognition: a new approach to animal welfare. *Anim. Welf.* 16, 37-43.
- Boissy, A., Bouix, J., Orgeur, P., Poindron, P., Bibé, B., Le Neindre, P., 2005. Genetic analysis of emotional reactivity in sheep: effects of the genotypes of the lambs and of their dams. *Genet. Sel. Evol.* 37, 381-401.
- Bradshaw, R.H., 1992. Conspecific discrimination and social preference in the laying hen. *Appl. Anim. Behav. Sci.* 33, 69-75.
- Buchwalder, T., Huber-Eicher, B., 2005. Effect of group size on aggressive reactions to an introduced conspecific in groups of domestic turkeys (*Meleagris gallopavo*). *Appl. Anim. Behav. Sci.* 93, 251-258.
- Dawkins, M.S., 1982. Elusive concept of preferred group size in domestic hens. *Appl. Anim. Ethol.* 8, 365-375.

- Désiré, L., Boissy, A., Veissier, I., 2002. Emotions in farm animals: a new approach to animal welfare in applied ethology. *Behav. Process.* 60, 165-180.
- Edens, F.W., 1987. Manifestations of social stress in grouped Japanese quail. *Comp. Biochem. Physiol. A* 86, 469-472.
- Evans, R.M., 1967. Early aggressive responses in domestic chicks. *Anim. Behav.* 16, 24-28.
- Forkman, B., Boissy, A., Meunier-Salaün, M.C., Canali, E., Jones, R.B., 2007. A critical review of fear tests used on cattle, pigs, sheep, poultry and horses. *Physiol. Behav.* 92, 340-374.
- Formanek, L., Houdelier, C., Lumineau, S., Bertin, A., Cabanès, G., Richard-Yris, M.-A., 2008a. Selection of social traits in juvenile Japanese quail affects adults' behaviour. *Appl. Anim. Behav. Sci.* 112, 174-186.
- Formanek, L., Houdelier, C., Lumineau, S., Bertin, A., Richard-Yris, M.A., 2008b. Maternal epigenetic transmission of social motivation in birds. *Ethology* 114, 817-826.
- François, N., Mills, A.D., Faure, J.M., 1999. Inter-individual distances during open-field tests in Japanese quail (*Coturnix japonica*) selected for high or low levels of social reinstatement behaviour. *Behav. Process.* 47, 73-80.
- Gupta, S., Earley, B., Nolan, M., Formentin, E., Crowe, M.A., 2008. Effect of repeated regrouping and relocation on behaviour of steers. *Appl. Anim. Behav. Sci.* 110, 229-243.
- Guyomarc'h, J.C., 1974. Les vocalisations des Gallinacées: structure des sons et des répertoires, ontogénèse motrice et acquisition de leur sémantique, volume II, Université de Rennes 1, Rennes.
- Hughes, B.O., Wood-Gush, D.G.M., Jones, R.M., 1974. Spatial organization in flocks of domestic fowls. *Anim. Behav.* 22, 438-445.
- Izawa, E.-I., Zachar, G., Yanagihara, S., Matsushima, T., 2003. Localized lesion of caudal part of lobus parolfactorius caused impulsive choice in the domestic chick: evolutionarily conserved function of ventral striatum. *J. Neurosci.* 23, 1894-1902.
- Jones, R.B., 1996. Fear and adaptability in poultry: insights, implications and imperatives. *Worlds Poult. Sci. J.* 52, 131-173.

- Jones, R.B., Mills, A.D., 1999. Divergent selection for social reinstatement behaviour in Japanese quail: effects on sociality and social discrimination. *Poult. Avian Biol. Rev.* 10, 213-223.
- Launay, F., Mills, A.D., Faure, J.M., 1991. Social motivation in Japanese quail *Coturnix coturnix japonica* chicks selected for high or low levels of treadmill behaviour. *Behav. Process.* 24, 95-110.
- Laviola, G., Adriani, W., Morley-Fletcher, S., Terranova, M., 2002. Peculiar response of adolescent mice to acute and chronic stress and to amphetamine: evidence of sex differences. *Behav. Brain Res.* 130, 117-125.
- Mench, J., Keeling, L.J., 2001. The social behaviour of domestic birds, in: Keeling, L.J., Gonyou, H.W. (Eds.), *Social behaviour in farm animals*. CAB International Publishing, Wallingford, pp. 177-209.
- Mills, A.D., Faure, J.-M., 1991. Divergent selection for duration of tonic immobility and social reinstatement behavior in Japanese quail (*Coturnix coturnix japonica*) chicks. *J. Comp. Psychol.* 105, 25-38.
- Raussi, S., Boissy, A., Andanson, S., Kaihilahti, J., Pradel, P., Veissier, I., 2006. Repeated regrouping of pair-housed heifers around puberty affects their behavioural and HPA axis reactivities. *Anim. Res.* 55, 131-144.
- Saint-Dizier, H., Leterrier, C., Lévy, F., Richard, S., 2008. Selection for tonic immobility duration does not affect the response to novelty in quail. *Appl. Anim. Behav. Sci.* 112, 297-306.
- Schaller, G.B., Emlen, J.T.J., 1962. The ontogeny of avoidance behaviour in some precocial birds. *Anim. Behav.* 3-4, 370-381.
- Schweitzer, C., Arnould, C., 2008. Low social motivation favours social bonding in young Japanese quail (*Coturnix japonica*), 4th European Conference on Behavioural Biology, Dijon, France, p. 174.
- Schweitzer, C., Poindron, P., Arnould, C., 2009. Social motivation affects the display of individual discrimination in young and adult Japanese quail (*Coturnix japonica*). *Dev. Psychobiol.* 51, 311-321.

Väisänen, J., Håkansson, J., Jensen, P., 2005. Social interactions in Red Junglefowl (*Gallus gallus*) and White Leghorn layers in stable groups and after re-grouping. *Br. Poult. Sci.* 46, 156-168.

White, S.W., Oswald, D., Ollendick, T., Scahill, L., 2009. Anxiety in children and adolescents with autism spectrum disorders. *Clin. Psychol. Rev.* 29, 216-229.

## Discussion générale





## 1. Rappel des principaux résultats

Les travaux effectués au cours de cette thèse apportent des résultats originaux concernant le comportement social d'une espèce d'oiseau nidifuge : la caille japonaise. Ils soulignent également l'influence majeure de la motivation sociale sur le comportement social chez cette espèce, au travers de la comparaison des réponses comportementales des lignées de cailles à forte (HSR) ou faible (LSR) motivation sociale dans trois paradigmes sociaux dont les résultats ont été résumés dans le tableau 4. Ces travaux ont mis en évidence l'existence d'un lien social entre congénères familiers chez de jeunes cailles japonaises, après avoir démontré que les cailles des deux lignées étaient capables de discriminer un congénère familier d'un inconnu. De plus, nous avons montré que l'intensité du lien social entre les congénères familiers dépend de la motivation sociale des jeunes cailles ainsi que de l'environnement social (taille du groupe). Le lien est plus faible chez les cailleteaux HSR qui ont une motivation sociale forte, ce qui à priori semble contre-intuitif, mais est cohérent avec la difficulté à mettre en évidence la discrimination chez ces cailleteaux. Par ailleurs, le lien est d'autant plus faible que les cailleteaux vivent en grand groupe. Enfin, la sélection sur la motivation sociale ayant pour origine la recherche d'oiseaux plus tolérants aux conditions d'élevage en grands groupes et à forte densité, nous avons évalué l'impact d'un changement fréquent de partenaire sur la réactivité émotionnelle de cailles à forte et faible motivation sociale. En effet, les confrontations répétées avec des congénères inconnus sont caractéristiques des conditions d'élevage en grands groupes. Ces conditions favorisent les interactions brèves avec de multiples congénères. Les résultats montrent que les cailles HSR ne semblent pas affectées par la situation d'instabilité sociale, ce qui est à nouveau cohérent avec le fait que le lien entre congénères familiers soit plus faible chez cette lignée, tandis que la situation d'instabilité sociale provoque une diminution de la réactivité émotionnelle chez les cailles LSR. Cependant l'absence d'effet de l'instabilité sociale chez les cailles HSR ne doit pas masquer le fait que la réactivité émotionnelle de ces animaux est dans tous les cas élevée.

Au cours de la discussion qui suit, nous replacerons d'abord nos résultats dans le cadre des connaissances actuelles sur l'organisation sociale de la caille japonaise. Nous aborderons ensuite une réflexion sur la relation entre motivation sociale et relations sociales chez cette espèce. En effet, la correspondance entre ces deux notions n'est pas aussi intuitive qu'il y paraît. Enfin, nous discuterons de l'adaptation de chacune des lignées aux conditions d'élevage dans un cadre d'amélioration du bien-être des oiseaux de rente.

**Tableau 4.** Principaux résultats obtenus concernant l'influence de la motivation sociale sur le comportement social de la caille japonaise. Les différences entre les cailles à forte (HSR) et faible (LSR) motivation sociale sont présentées en terme de capacité à discriminer des congénères sur la base de leur familiarité, d'établissement d'un lien social entre congénères familiers et de réponse émotionnelle à une situation d'instabilité sociale.

		HSR	LSR
<b>Mise en évidence de la discrimination selon la familiarité</b>			
<i>Test de choix</i>			
Age :	Durée de familiarisation :		
- 1 semaine	24h	✗	✓
	1 semaine	✗	✓
- 6 semaines	24h	✓	✓
	1 semaine	✗	✗
<i>Test du tapis roulant</i>		✗	✓
<i>Test d'habituation-déshabituaton</i>		✓	✓
<b>Mise en évidence du lien social entre congénères familiers</b>			
<i>Test de séparation-réunion chez des cailleteaux élevées :</i>			
- en paires	formation d'un lien	✗	✓
- en groupes	formation d'un lien	✓	✓
	intensité du lien	HSR < LSR	
	effet de la taille du groupe	✓	✓
<b>Réponse émotionnelle à l'instabilité sociale</b>			
Effet du changement fréquent de partenaire		✗	✓ (habituation)
Niveau de la réactivité émotionnelle		HSR > LSR	

✓ = oui ; ✗ = non

## 2. Le comportement social de la caille japonaise

En milieu naturel, les poussins restent à proximité de leur mère et proches les uns des autres, au sein de la couvée composée d'environ 7 à 12 individus (Kawahara 1967). Au contraire, les conditions d'élevage de rente placent les cailles en grands groupes dès l'éclosion, sans la présence de la mère et principalement avec des congénères non apparentés. La recherche de la proximité sociale et la forte cohésion observée au sein des couvées (Guyomarc'h 1975; Mills *et al.* 1997) qui selon Bolhuis (1991) serait liée au phénomène d'empreinte, suggèrent que des liens sociaux pourraient se former entre les cailleteaux, au moins avant l'âge de dispersion de la couvée (11-12 jours). Bien qu'aucune étude en milieu naturel ne fasse état de l'existence d'un lien entre frères et sœurs chez la caille japonaise, le fait que les cailleteaux restent en groupe compact et qu'ils interagissent préférentiellement avec des congénères apparentés (Waldman & Bateson 1989) semble cohérent avec l'hypothèse de l'existence de liens sociaux entre cailleteaux au sein de la couvée. A la vue des conditions d'élevage, la formation de tels liens pourrait alors être basée sur la principale caractéristique susceptible de rapprocher les cailleteaux : la familiarité. Nos travaux ont permis d'appuyer cette hypothèse puisque nous avons montré l'existence d'un lien social entre des cailles âgées d'une semaine et vivant en groupe chez les deux lignées de cailles sélectionnées sur la motivation sociale. Les jeunes cailleteaux expriment une préférence pour les congénères familiaux. Cependant notre paradigme ne nous permet pas de déterminer si des affinités spécifiques sont susceptibles d'exister entre certains congénères. Il serait donc intéressant de regarder si des relations d'affinité préférentielles existent entre deux ou plusieurs individus quant les cailleteaux sont élevés en groupes.

La mise en évidence d'un lien entre congénères familiaux chez les cailleteaux soulève la question de l'existence d'un tel lien chez les cailles adultes. L'organisation sociale de la caille japonaise reste peu connue et controversée. Les quelques observations en milieu naturel suggèrent que les cailles japonaises se rassemblent hors de la saison de reproduction tandis qu'en période de reproduction les mâles migrent et établissent chacun leur territoire. Les femelles arrivent quelque temps plus tard et sélectionnent le mâle avec lequel elles s'accoupleront (Kovach 1974 pour synthèse). Selon Kawahara (1967), mâles et femelles vivent alors en paire durant cette période. Par contre, Dement'ev *et al.* (cité dans Kovach 1974) affirment que la caille japonaise serait une espèce polygame. Les études réalisées en captivité indiquent que mâles et femelles forment un couple uni pour une saison de reproduction, durant laquelle les mâles sont monogames et ne courtisent que leur propre

partenaire (Orcutt & Orcutt 1976; Schmid & Wechsler 1997). De plus, Guyomarc'h (1974) a montré qu'au sein d'un couple de cailles, les individus semblent capables d'identifier les cris de leur partenaire sexuel, et il existe des différences individuelles pour les caractères quantitatifs du chant chez cette espèce (Cariou 1969). Cependant, l'apparition des comportements agressifs et reproducteurs, et l'absence de relations d'affinité entre des congénères de même sexe en situation semi-naturelle (Schmid & Wechsler 1997) suggèrent qu'il est peu probable que des congénères familiers forment un lien social à l'âge adulte, en dehors de liens sexuels basés sur la formation de couples reproducteurs. En l'absence de données plus précises, il serait donc intéressant de déterminer quels types de relations sociales existent chez les cailles japonaises adultes.

Groothuis et Carere (2005) ont récemment montré que les oiseaux, tels les mammifères, pouvaient être caractérisés par leur personnalité, c'est-à-dire un ensemble de caractéristiques comportementales stables dans le temps et entre différentes situations (Gosling & John 1999; Lansade 2005; Mehta & Gosling 2008). Dans notre contexte, ceci peut certainement s'appliquer aux différences de motivation sociale des cailles, au moins au niveau de nos deux lignées, d'autant plus que les différences obtenues entre les animaux sont le résultat d'une sélection génétique. La différence de motivation sociale entre les cailles HSR et LSR se maintient à l'âge adulte (Launay *et al.* 1993a; Formanek *et al.* 2008) et d'après nos résultats et les précédentes études réalisées sur les deux lignées (Jones & Mills 1999), les cailles à forte motivation sociale se caractérisent toujours par une recherche du contact social quel que soit le contexte. La motivation sociale vérifie donc les critères de définition des traits de personnalité. Or, de récentes études ont démontré que les traits de personnalité tels que l'exploration, l'audace, l'agressivité, l'activité générale, l'émotivité, la timidité et la socialité peuvent influencer la façon dont l'animal va percevoir son environnement et le type de stratégie qu'il va mettre en place pour faire face à cet environnement (Cockrem 2007; Mehta & Gosling 2008). Dès lors, il paraît logique que la motivation sociale des cailles influence la formation et le maintien des relations sociales entre congénères chez cette espèce, notamment entre congénères familiers, comme nos résultats le montrent. A priori, on pourrait s'attendre à ce que forte motivation sociale et, intensité et richesse des relations sociales soient corrélées positivement puisque la motivation sociale se définit comme la recherche du contact social, favorisant les interactions entre congénères (Mills & Faure 1991). Cependant, nos résultats montrent, par la mise en évidence d'un lien social entre congénères familiers chez les cailles LSR, qu'une faible motivation sociale ne signifie pas une indifférence vis-à-vis des congénères contrairement à ce que suggérait François *et al.* (2000). Ils montrent également

que l'intensité du lien entre congénères familiaux est plus forte chez les cailles LSR que HSR, la forte motivation sociale de ces dernières favorisant l'attraction pour tout congénère quelle que soit leur nature (la familiarité dans le cas présent). Il apparaît donc que la relation entre motivation sociale et relations sociales ne soit pas aussi évidente qu'il y paraît, comme nous allons maintenant le voir.

### 3. Motivation sociale, familiarité et liens sociaux : quelle(s) relation(s) ?

L'ensemble de nos résultats montrent que les cailles à forte motivation sociale recherchent la proximité des congénères quels qu'ils soient lorsqu'ils sont dans une situation expérimentale qui présente des composantes sociales telles que l'isolement, l'impossibilité d'interagir directement avec les congénères présentés ou la nécessité de travailler pour accéder aux congénères (tapis roulant). Cette recherche active du contact social va déterminer la façon dont les cailles HSR vont se comporter vis-à-vis des congénères. Lors du test de choix et du test du tapis roulant, les cailles sont confrontées aux perturbations sociales cités ci-dessus, qui pour des cailles HSR caractérisées par une forte recherche de la proximité des congénères, représentent des événements potentiellement stressants. Cela expliquerait donc que la recherche du contact social soit prépondérante dans leur réponse comportementale et par conséquent, que les cailles HSR n'expriment pas de préférence pour le ou les congénères familiaux dans ces situations. Il apparaît nécessaire de toujours prendre en compte cet effet majeur de la motivation sociale pour interpréter les réponses comportementales de la lignée HSR, et d'éviter les situations stimulant l'expression de leur motivation sociale. En effet, la mise en évidence de la capacité à discriminer un congénère familial d'un inconnu dans le test d'habituation-déshabituation, où l'individu est testé dans sa cage d'élevage en présence de son partenaire, et l'absence de discrimination, chez cette lignée, dans les deux autres tests (choix et tapis roulant) montrent qu'une absence de différence dans un paradigme ne signifie pas une incapacité à répondre à la question mais est sans doute une conséquence de l'expression de la forte motivation sociale. Au-delà de l'aspect moins stressant du test d'habituation-déshabituation, au moins d'un point de vue social, cette procédure constitue également une situation sociale plus dynamique. En effet, l'individu testé se retrouve confronté de façon brève et multiple à d'autres congénères. Cette situation pourrait représenter un environnement social plus stimulant pour les cailleaux HSR testés, ce qui favoriserait l'expression de leur capacité de discrimination et atténuerait l'influence majeure de la motivation sociale.

L'environnement social dont les cailles sont issues pourrait avoir un effet similaire. Nous avons montré que les cailles HSR forment un lien avec les congénères familiers dès lors qu'elles vivent en groupe, contrairement à celles élevées en paire. Une explication possible est que le groupe constituerait un enrichissement social qui stimulerait la capacité d'un individu à identifier les caractéristiques des congénères avec lesquels il vit et favoriserait la formation de liens avec les congénères familiers. En effet, le groupe constitue un environnement dynamique où les individus sont fréquemment confrontés à différents congénères. Ainsi, les cailleaux élevés en groupe pourront exprimer plus facilement une différence de réponse entre un congénère familier, issu de leur groupe, et un inconnu. Au contraire, la paire constitue un environnement social pauvre et moins stimulant que le groupe, notamment pour les cailles à forte motivation sociale. Cet effet de l'environnement social peut se rapprocher de celui rapporté dans certaines études du lien mère-jeune chez les mammifères. Des agneaux élevés dans des groupes composés de leur mère et d'autres dyades brebis-agneaux expriment une préférence pour leur mère *versus* une brebis inconnue 12h et 24h après la naissance, tandis que des agneaux élevés en paire uniquement avec leur mère jusqu'au moment du test n'expriment pas de préférence, même 24h après la naissance (Val-Laillet & Nowak 2006). La situation sociale en paire associée à l'épisode stressant de la phase de séparation explique très certainement que contrairement aux cailles HSR élevées en groupe, les cailles élevées en paire vont surtout exprimer une recherche du contact social dans le test de séparation-réunion qui se traduit par une attraction sociale pour tout congénère présenté.

Cependant, même si un lien existe entre congénères familiers chez les cailles HSR, ce lien est toujours plus faible que celui formé par les cailles LSR. En effet, la réponse comportementale des cailleaux LSR face à un congénère familier ou un inconnu se caractérise par une proximité, un état d'apaisement et des interactions sociales positives (coups de bec non agressifs, blotissement, cris de contact et cris d'équilibre psychophysique) avec le familier, et par des comportements agonistiques (coups de becs agressifs, menaces, évitements, cris de vigilance) et un état d'apaisement plus faible en présence de l'inconnu. La façon dont les cailles LSR vont réagir lors de rencontre avec des congénères semble donc fortement modulée par la nature du congénère, familier ou inconnu. On peut supposer que d'autres caractéristiques telles que la parenté pourrait également moduler la façon dont les cailles LSR vont interagir avec leurs congénères, puisque des études ont montré que les cailles japonaises reconnaissent leurs frères et sœurs et interagissent plus avec ces apparentés (Bateson 1982; Waldman & Bateson 1989).

La motivation sociale et l'environnement social jouent donc un rôle majeur dans l'établissement des relations sociales entre de jeunes cailles japonaises. La faible motivation sociale et un environnement social dynamique mais de taille limitée, puisque nous avons montré que la force du lien est d'autant plus faible que la taille du groupe augmente, semblent favoriser le développement de relations sociales qui vont varier selon les caractéristiques générales, voire individuelles, des congénères.

#### 4. Motivation sociale et bien-être en élevage

La sélection sur la motivation sociale a été mise en œuvre par Mills et Faure (1991) en formulant l'hypothèse que des cailles fortement motivées socialement seraient plus tolérantes envers les congénères et par conséquent mieux adaptées aux conditions d'élevage en très grand groupe et à forte densité. Cet ajustement du comportement social des cailles devrait faciliter leur adaptation au milieu d'élevage et ainsi améliorer leur bien-être. La caille japonaise présente des caractéristiques comportementales et physiologiques proches de celles de l'espèce *Gallus gallus* (poule domestique), et des conditions d'élevage similaires (Mills *et al.* 1997). Les lignées de cailles à forte et faible motivation sociale constituent donc un modèle d'étude des facteurs pouvant influencer le bien-être des oiseaux de rente. Au sein des grands groupes d'élevage, les oiseaux sont fréquemment séparés de leurs congénères familiers et confrontés à des congénères inconnus. Une exposition répétée à ces confrontations induit une réponse de stress chez le poulet (Candland *et al.* 1969; Gross & Siegel 1985; Anthony *et al.* 1988). Par ailleurs, nous avons montré que des liens se forment entre congénères familiers chez les cailleaux HSR et LSR. Or, la rupture du lien peut être source de stress chez de jeunes animaux (Jensen & Tolman 1962; Mineka & Suomi 1978; Panksepp *et al.* 1978). A la lumière des résultats présentés dans cette thèse et des données de la littérature, pouvons-nous définir si l'une ou l'autre des lignées serait mieux adaptée à ces conditions d'élevage potentiellement stressantes? Nos résultats montrent que le lien entre congénères familiers est plus faible chez les cailleaux HSR que LSR, et de façon cohérente avec ce résultat, un environnement social instable va affecter uniquement la réponse émotionnelle des cailleaux LSR, mais sans pour autant exacerber nécessairement leur réactivité émotionnelle. En effet, de fréquents changements de partenaire induisent une diminution de la réactivité émotionnelle des cailleaux LSR. Ces cailleaux semblent donc s'habituer à la situation d'instabilité sociale. A l'inverse, bien que les cailleaux HSR ne soient pas affectés par l'exposition à une situation d'instabilité sociale, ils présentent une plus forte réactivité émotionnelle que les cailleaux LSR dans les tests de peur. Cette forte réponse de peur et la plus grande



perturbation comportementale exprimée lors des périodes de séparation chez cette lignée suggèrent que les individus présentant une forte motivation sociale sont plus sensibles aux perturbations de leur environnement (manipulation par l'Homme, isolement, nouveauté,...). Ceci apparaît cohérent avec certains résultats antérieurs (Launay *et al.* 1993b; Mills *et al.* 1993). L'habituation et la moindre sensibilité aux perturbations de l'environnement des cailleteaux LSR suscitent deux considérations.

Tout d'abord, il apparaît que les cailles à faible motivation sociale sont mieux adaptées aux conditions d'élevage en grands groupes puisque moins sujettes à exprimer des émotions négatives dans ces conditions. Si l'on considère la définition du bien-être animal selon laquelle l'animal doit pouvoir exprimer des émotions positives (joie, plaisir, satisfaction liée à une récompense,...) (Dawkins 1983; Duncan 1994; Fraser 1995; Désiré *et al.* 2002; Boissy *et al.* 2007a), la formation d'un lien avec les congénères familiers pourrait constituer un facteur favorisant un état de bien-être, comme cela est indiqué par diverses études pharmacologiques chez les mammifères et les oiseaux (Nelson & Panksepp 1998 pour synthèse). En effet, la formation d'un lien social et la possibilité de restaurer ce lien après une période de séparation mettent en jeu la libération de peptides (arginine vasopressine et opioïdes) qui pourraient agir comme un signal de récompense (Adkins-Regan 2005 pour synthèse). L'ensemble de nos résultats et ces données de la littérature, suggèrent que la formation d'un lien social fort entre congénères familiers chez les cailleteaux LSR et les interactions sociales entre ces congénères sont susceptibles de favoriser une sensation de confort et de satisfaction contrairement au cas des cailles à forte motivation.

Par ailleurs, la moindre sensibilité et l'habituation aux perturbations de l'environnement des cailleteaux LSR soulèvent la question d'une différence sous-jacente de réactivité émotionnelle entre les lignées qui serait le résultat d'une co-sélection. Ceci est tout à fait probable puisque selon le principe de sélection divergente les mécanismes et la voie neurobiologique impliqués dans l'expression du trait comportemental sont sélectionnés dans leur totalité (Landgraf *et al.* 2007). Ainsi, le processus de sélection sur la motivation sociale pourrait induire des divergences au niveau physiologique puisqu'il repose sur l'utilisation du tapis roulant qui demande aux animaux un effort physique intense (courir vers les congénères). Une différence de poids observée dès l'éclosion entre les cailles HSR et LSR ( $HSR < LSR$ ) et qui se maintient dans le temps (Formanek *et al.* in press) renforce cette hypothèse. Cependant, il n'existe pas de différence d'activité locomotrice (Mills *et al.* 1993) ou d'activité générale entre les lignées (Schweitzer *et al.* accepté, Chapitre II.1.) contrairement à ce que l'on pourrait présumer. Des divergences au niveau neurobiologique

pourraient également être envisagées puisque nous avons montré que la motivation sociale va influencer la formation et la force du lien entre congénères familiers; or ces liens sont vraisemblablement sous le contrôle du réseau cérébral des comportements sociaux des oiseaux (Goodson 2005).

## 5. Conclusion et perspectives

Pour conclure, nos travaux ont permis d'acquérir des connaissances sur le comportement social de la caille japonaise domestique. Il apparaît que les cailleteaux âgés d'une semaine sont capables de mettre en place une discrimination des congénères familiers en 24 h ou moins. Elevés en petits groupes sociaux, non seulement ils discriminent leurs congénères familiers après une brève période de contact mais de plus ils établissent des liens sociaux avec ces congénères. Nos résultats soulignent également l'influence majeure d'un trait comportemental, la motivation sociale, sur la formation et la force du lien entre congénères familiers, et suggèrent que la distribution des relations sociales entre les individus est modulée par les traits du tempérament des jeunes cailles. Enfin, à l'issue de ces travaux et contrairement à l'hypothèse initiale proposée dans les premières études (Faure & Mills 1998; Jones & Mills 1999), nous pouvons conclure que les cailleteaux à faible motivation sociale semblent mieux adaptées au contexte social rencontré dans les conditions d'élevage en grands groupes. Cette conclusion est cohérente avec l'hypothèse plus récente selon laquelle les cailles HSR, pourtant sélectionnées pour un regroupement actif, seraient moins bien adaptées aux conditions contraignantes de l'élevage en grands groupes, car plus agressives et plus sensibles aux perturbations de l'environnement (François 1999; Richard *et al.* 2008).

Les résultats de cette thèse ont permis de mettre en évidence la formation d'un lien social entre congénères familiers chez de jeunes cailles âgées d'une semaine. Ces résultats soulèvent à la fois la question du maintien de ce type de relations sociales chez l'adulte, et des conséquences des relations formées dans le jeune âge sur la distribution de ces relations chez l'adulte. Ainsi, les relations d'affinité entre congénères adultes vont-elles être déterminées par ce lien ? Par exemple, deux cailleteaux de même sexe ayant établis un lien dans le jeune âge seront-ils plus proches et vont-ils interagir de façon préférentielle à l'âge adulte ? Par ailleurs, qu'en est-il de cailleteaux mâle et femelle ? Vont-ils former un couple reproducteur à l'âge adulte où, au contraire, vont-ils éviter le congénère familial? Dans la mesure où au sein de la couvée, il existe un lien de parenté avec le familial, la seconde possibilité semble plus

plausible. En effet, une influence de l'exposition précoce à un congénère donné, sur le choix du partenaire sexuel à l'âge adulte a été mise en évidence chez la caille japonaise. Des mâles adultes expriment une préférence pour des femelles inconnues qui diffèrent légèrement, mais pas trop, de la femelle qui leur est familière (Bateson 1978). Cet effet est d'autant plus fort que l'exposition a lieu au cours de la semaine qui suit l'éclosion (Gallagher 1976). Pour répondre à ces questions, les relations d'affinité entre congénères pourraient être évaluées dans un groupe de caille formé à l'âge de 12 jours (âge de dispersion de la couvée), à partir de cailleteaux élevés en paire depuis l'éclosion. Les relations d'affinité pourraient être mesurées par les distances inter-individuelles et les interactions sociales (coups de bec agressifs ou non agressifs, et évitements) relevées chez les individus du groupe, jusqu'à l'âge de la maturité sexuelle. L'expérience pourrait être réalisée avec des groupes de cailles composés de cailles LSR ou HSR puisque nos résultats ont montré que seuls les cailleteaux LSR élevés en paire forment un lien avec le congénère familial. L'observation des deux lignées nous permettrait donc de comparer les relations d'affinité, dans des groupes composés ou non, d'individus ayant préalablement établi un lien social avec un individu donné du groupe.

Le lien social entre congénères familiers et l'influence de la motivation sociale sur l'intensité de ce lien ont été mis en évidence chez des cailleteaux vivant en petits groupes. Dans ce contexte social, le lien est plus fort chez les cailleteaux LSR que HSR, mais l'intensité du lien diminue lorsque la taille du groupe augmente (de 6 à 30 individus) chez les deux lignées de cailles. Ces résultats suggèrent qu'au sein des très grands groupes (>100 individus) caractéristiques des élevages de rente, les cailles ne forment pas de lien. Ceci est appuyé par le fait que les poulets ne semblent pas former de sous-groupes stables au sein des grands groupes d'élevage (Craig & Guhl 1969; Hughes *et al.* 1974; Preston & Murphy 1989) mais aucune étude n'a étudié ce phénomène chez la caille japonaise. Il serait donc intéressant pour renforcer les résultats présentés dans cette thèse, d'étudier si des liens se forment entre congénères familiers chez des cailleteaux élevés en très grand groupe et de tester si l'influence de la motivation sociale est maintenue dans ces conditions sociales. Cependant, l'évaluation de ce lien directement sur des cailles vivant en très grands groupes (>100 individus) pose un problème technique. Il semble difficile de déterminer, au sein de tels groupes, quels sont les individus susceptibles d'avoir établis des relations d'affinité. Dans ce contexte, une méthode indirecte pourrait être envisagée via l'étude de l'influence de l'exposition à un très grand groupe (>100 individus) sur la capacité de cailleteaux à établir un lien avec un congénère familial. Des cailleteaux HSR et LSR pourraient être élevés, dès l'éclosion, dans des groupes de grandes tailles (>100 individus) composés d'individus de la

même lignée. A l'âge d'une semaine, des paires seraient formées en choisissant des cailleaux au hasard dans les grands groupes. Les paires seraient composées de congénères de la même lignée mais issus de deux groupes distincts. Après une semaine de contact en paire, les cailleaux seraient testés dans un test de séparation-réunion afin de mettre en évidence la formation d'un lien et d'évaluer son intensité.

Au-delà de ces deux études qui permettraient d'approfondir l'influence des facteurs sociaux sur la formation d'un lien entre congénères familiers chez la caille, il serait intéressant de mieux comprendre les mécanismes neurobiologiques contrôlant la formation de ce lien. L'ocytocine joue un rôle fondamental dans la mise en place et le maintien des liens entre partenaires mâles et femelles, et entre la mère et son jeune chez les mammifères. Or, un réseau cérébral des comportements sociaux similaire à celui des mammifères a été mis en évidence chez les oiseaux (Goodson 2005). On peut s'attendre à ce que la mésotocine, l'équivalent de l'ocytocine pour les oiseaux, intervienne aussi dans la mise en place des liens sociaux. A l'heure actuelle très peu d'études ont été réalisées sur ce sujet et les résultats obtenus semblent contradictoires. Selon Panksepp (1992), un traitement à l'ocytocine va réduire la détresse causée par la séparation sociale chez des poussins, ce qui va dans le sens d'une implication de cette hormone dans le maintien du lien social chez de jeunes oiseaux. Cependant, Goodson *et al.* (2004) n'observent aucun effet de la mésotocine sur la préférence pour le partenaire sexuel chez le diamant mandarin (*Taeniopygia guttata*). Nos travaux ont mis en évidence l'existence de liens sociaux entre congénères familiers chez de jeunes cailles. Les cailleaux représentent donc un modèle biologique intéressant pour tester l'implication possible de la mésotocine dans la formation de liens sociaux, autres que des liens sexuels, chez les oiseaux. Pour cela, il serait intéressant d'évaluer le lien formé entre de jeunes cailles japonaises élevées en paire, qui auraient été injectées ou non à la mésotocine, ou traitées avec un antagoniste. Le lien pourrait être mesuré dans un test de séparation-réunion avec retour du partenaire familial ou présentation d'un inconnu. Le lien entre congénères familiers devrait être le plus fort chez les cailles injectées à la mésotocine, et inversement, il devrait être le plus faible chez les cailles traitées avec un antagoniste. Une fois l'implication de la mésotocine dans la formation des liens sociaux validée, la comparaison de l'expression de ce peptide chez les lignées à forte et faible motivation sociale permettrait d'étudier les mécanismes centraux sous-tendant l'expression de ce trait comportemental chez les oiseaux. Pour cela, l'expression de la mésotocine pourrait être mesurée par des méthodes radioimmunologiques au niveau de structures centrales telles que le septum, le noyau médian de la strie terminale et le noyau taeniae chez les deux lignées de cailles. En effet, ces structures cérébrales, qui appartiennent

au réseau cérébral des comportements sociaux chez les oiseaux, semblent impliquées dans le maintien des couples reproducteurs, la communication sociale et le comportement d'agrégation chez les oiseaux (Goodson *et al.* 1999, 2005 & 2006). De plus, la présence de mésotocine en quantité importante a été détectée dans ces structures (Robinson *et al.* 1988).

Les résultats présentés dans cette thèse associés aux informations que pourraient fournir les trois études proposées ci-dessus, s'inscrivent dans une vision intégrative des comportements sociaux des oiseaux nidifuges, qui permettrait de mieux appréhender les facteurs sociaux et les mécanismes régulant la formation et le maintien des relations sociales chez ces oiseaux.

# Bibliographie



- Adkins-Regan, E.** 2005. *Hormones and Animal Social Behavior*. Princeton: Princeton University Press.
- Anthony, N. B., Katanbaf, M. N. & Siegel, P. B.** 1988. Responses to social disruption in two lines of White Leghorn chickens. *Applied Animal Behaviour Science*, **21**, 243-250.
- Arnould, C., Béry, A. & Porter, R. H.** 2007. Individual discrimination following 24h of pair contact in one- and seven-day-old Japanese quail (*Coturnix japonica*). *Behaviour*, **145**, 327-345.
- Aron, S. & Passera, L.** 2000. *Les sociétés animales, évolution de la coopération et organisation sociale*. Bruxelles: De Boeck Université.
- Bardet, J., Essen, D. K., Féron, C. & Gouat, P.** 2007. Evaluation of the social bond: a new method tested in *Mus spicilegus*. *Comptes Rendus Biologies*, **330**, 837-843.
- Barrows, E. M.** 1975. Individually distinctive odors in an invertebrates. *Behavioral Biology*, **15**, 57-64.
- Bateson, P.** 1978. Sexual imprinting and optimal outbreeding. *Nature*, **273**, 659-660.
- Bateson, P.** 1982. Preferences for cousins in Japanese quail. *Nature*, **295**, 236-237.
- Becker, L.A.** 2000. Effect Size (ES), <http://www.uccs.edu/lbecker/Psy590/es.htm> (21 mars).
- Belyaev, D. K.** 1979. Destabilizing selection as a factor in domestication. *Journal of Heredity*, **70**, 301-308.
- Bessei, W.** 1995. Genetics of feather pecking. In: *2nd European Poultry Breeders Roundtable*, pp. 9-22. 6-8 September, research Center Foulum, Denmark.
- Blokhuis, H. J. & Wiepkema, P. R.** 1998. Studies of feather pecking in poultry. *Veterinary Quarterly*, **20**, 6-9.
- Boeckle, M. & Bugnyar, T.** 2009. Who are you? Individual recognition in common ravens using a habituation/dishabituation design. In: *XXXI International Ethological Conference*, p. 150. Rennes.
- Boissy, A.** 1995. Fear and fearfulness in animals. *Quarterly Review of Biology*, **70**, 165-191.
- Boissy, A. & Le Neindre, P.** 1997. Behavioral, cardiac and cortisol responses to brief peer separation and reunion in cattle. *Physiology & Behaviour*, **61**, 693-699.
- Boissy, A., Veissier, I. & Roussel, S.** 2001a. Behavioural reactivity affected by chronic stress: an experimental approach in calves submitted to environmental instability. *Animal Welfare*, **10**, S175-185.
- Boissy, A., Nowak, R., Orgeur, P. & Veissier, I.** 2001b. Les liens sociaux chez les ruminants d'élevage: limites et moyens d'action pour favoriser l'intégration de l'animal dans son milieu. *INRA Productions animales*, **14**, 79-90.
- Boissy, A., Le Neindre, P., Gastinel, P. L. & Bouix, J.** 2002. Génétique et adaptation comportementale chez les ruminants: perspectives pour améliorer le bien-être en élevage. *INRA Productions Animales*, **15**, 373-382.
- Boissy, A., Bouix, J., Orgeur, P., Poindron, P., Bibé, B. & Le Neindre, P.** 2005. Genetic analysis of emotional reactivity in sheep: effects of the genotypes of the lambs and of their dams. *Genetics Selection Evolution*, **37**, 381-401.



- Boissy, A., Arnould, C., Chaillou, E., Désiré, L., Duvaux-Ponter, C., Greiveldinger, L., Leterrier, C., Richard, S., Roussel, S., Saint-Dizier, H., Meunier-Salaün, M. C., Valance, D. & Veissier, I.** 2007a. Emotions and cognition: a new approach to animal welfare. *Animal Welfare*, **16**, 37-43.
- Boissy, A., Arnould, C., Chaillou, E., Colson, V., Desire, L., Duvaux-Ponter, C., Greiveldinger, L., Leterrier, C., Richard, S., Roussel, S., Saint-Dizier, H., Meunier-Salaün, M. C. & Valance, D.** 2007b. Emotions et cognition : stratégie pour répondre à la question de la sensibilité des animaux. *Productions Animales*, **20**, 17-22.
- Boivin, X., Tournadre, H. & Le Neindre, P.** 2000. Hand-feeding and gentling influence early-weaned lambs' attachment responses to their stockperson. *Journal of Animal Science*, **78**, 879-884.
- Bolhuis, J.** 1991. Mechanism of avian imprinting: a review. *Biological Reviews*, **66**, 303-345.
- Bouissou, M.-F. & Andrieu, S.** 1978. Etablissement des relations préférentielles chez les bovins domestiques. *Behaviour*, **64**, 148-157.
- Bouissou, M. F., Boissy, A., Le Neindre, P. & Veissier, I.** 2001. The social behaviour of cattle. In: *Social behaviour in farm animals* (Ed. by Keeling, L. J. & Gonyou, H. W.), pp. 113-145: CABI Publishing.
- Bowlby, J.** 1969. *Attachment, Attachment and Loss, Vol. 1*. New York: Basic Books.
- Bradshaw, R. H.** 1991. Discrimination of group members by laying hens *Gallus domesticus*. *Behavioural Processes*, **24**, 143-151.
- Brennan, P. A. & Kendrick, K. M.** 2006. Mammalian social odours: attraction and individual recognition. *Philosophical Transactions of the Royal Society B-Biological Sciences*, **361**, 2061-2078.
- Brown, G. E.** 2003. Learning about danger: chemical alarm cues and local risk assessment in prey fishes. *Fish and Fisheries*, **4**, 227-234.
- Candland, D. K. & Nagy, Z. M.** 1969. The open field: some comparative data. *Annals of the New York Academy of Sciences*, **159**, 831-851.
- Candland, D. K., Taylor, D. B., Dresdale, L., Leiphart, J. M. & Solow, S. P.** 1969. Heart rate, aggression, and dominance in the domestic chicken. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, **67**, 70-76.
- Cariou, M. L.** 1969. Etude du chant de la caille japonaise, *Coturnix doturnix japonica*: variance individuelle et comparaison de trois populations. *Bulletin Biologique de la France et de la Belgique*, **103**, 323-338.
- Carmichael, N. L., Jones, B. R. & Mills, A. D.** 1998. Social preferences in Japanese quail chicks from lines selected for low or high social reinstatement motivation: effects of number and line identity of the stimulus birds. *Applied Animal Behaviour Science*, **58**, 353-363.
- Cesarini, D., Dawes, C. T., Fowler, J. H., Johannesson, M., Lichtenstein, P. & Wallace, B.** 2008. Heritability of cooperative behavior in the trust game. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **105**, 3721-3726.
- Cheney, D. L. & Seyfarth, R. M.** 1999. Recognition of other individuals' social relationships by female baboons. *Animal Behaviour*, **58**, 67-75.
- Cheney, D. M. & Seyfarth, R. M.** 1990. *How monkeys see the world: inside the mind of another species*. Chicago: University of Chicago Press.

- Cirulli, F., Terranova, M. L. & Laviola, G.** 1996. Affiliation in periadolescent rats: Behavioral and corticosterone response to social reunion with familiar or unfamiliar partners. *Pharmacology Biochemistry and Behavior*, **54**, 99-105.
- Clayton, N. S.** 1990. Mate choice and pair formation in Timor and Australian Mainland zebra finches. *Animal Behaviour*, **39**, 474-480.
- Cockrem, J. F.** 2007. Stress, corticosterone responses and avian personalities. *Journal of Ornithology*, **148**, S169-S178.
- Cohen, L. J.** 1974. The operational definition of human attachment. *Psychological Bulletin*, **81**, 207-217.
- Collias, N. E.** 1952. The development of social behavior in birds. *The Auk*, **69**, 127-159.
- Craig, J. V. & Guhl, A. M.** 1969. Territorial behavior and social interactions of pullets kept in large flocks. *Poultry Science*, **48**, 1622-1628.
- Dantzer, R.** 1988. *Les émotions*. Paris: Presses Universitaires de France.
- Dantzer, R.** 1990. The concept of social stress. In: *Social stress in domestic animals* (Ed. by Zayan, R. & Dantzer, R.), pp. 3-7. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers.
- Dawkins, M. S.** 1982. Elusive concept of group size in domestic hens. *Applied Animal Ethology*, **8**, 365-375.
- Dawkins, M. S.** 1983. *La souffrance animale*. Maisons-Alfort, France: Editions du Point Vétérinaire.
- Dawkins, M. S.** 1995. How do hens view other hens? The use of lateral and binocular visual fields in social recognition. *Behaviour*, **132**, 591-606.
- de Kort, S. R., Emery, N. J. & Clayton, N. S.** 2006. Food sharing in jackdaws, *Corvus monedula*: what, why and with whom? *Animal Behaviour*, **72**, 297-304.
- Delaval, M.** 2000. Effet de l'âge et de la souche sur le comportement social de cailles japonaises sélectionnées pour une sociabilité forte ou faible. DEA, Université de Rennes 1.
- Désiré, L., Boissy, A. & Veissier, I.** 2002. Emotions in farm animals: a new approach to animal welfare in applied ethology. *Behavioural Processes*, **60**, 165-180.
- DeVries, A. C., DeVries, M. B., Taymans, S. & Carter, C. S.** 1995. Modulation of pair bonding in female prairie voles (*Microtus ochrogaster*) by corticosterone. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **92**, 7744-7748.
- Duncan, I. J. H.** 1994. Animal welfare defined in terms of feelings. *Acta Agriculturae Scandinavica Section A Animal Science*, **27**, 29-35.
- 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*, **362**, 489-505.
- Faure, J. M. & Mills, A. D.** 1998. Improving the adaptability of animals by selection. In: *Genetics and the Behaviour of Domestic Animals* (Ed. by Grandin, T.), pp. 235-264. San Diego: Academic Press.
- Faure, J. M., Arnould, C., Beaumont, C., Guéméné, D., Leterrier, C., Mills, A. D. & Richard, S.** 2006. Consequences of selection for fear in Japanese quail. *Archiv für Geflügelkunde*, **70**, 216-222.

- Ferreira, G., Terrazas, A., Poindron, P., Nowak, R., Orgeur, P. & Lévy, F.** 2000. Learning of olfactory cues is not necessary for early lamb recognition by the mother. *Physiology & Behavior*, **69**, 405-412.
- Flisikowski, K., Schwarzenbacher, H., Wysocki, M., Weigend, S., Preisinger, R., Kjaer, J. B. & Fries, R.** 2009. Variation in neighbouring genes of the dopaminergic and serotonergic systems affects feather pecking behaviour of laying hens. *Animal Genetics*, **40**, 192-199.
- Forkman, B., Boissy, A., Meunier-Salaün, M. C., Canali, E. & Jones, R. B.** 2007. A critical review of fear tests used on cattle, pigs, sheep, poultry and horses. *Physiology & Behavior*, **92**, 340-374.
- Formanek, L., Richard-Yris, M. A., Arnould, C., Houdelier, C. & Lumineau, S.** in press. Individual behavioural rhythmicity is linked to social motivation in Japanese quail. *Applied Animal Behaviour Science*.
- Formanek, L., Houdelier, C., Lumineau, S., Bertin, A., Cabanès, G. & Richard-Yris, M. A.** 2008. Selection of social traits in juvenile Japanese quail affects adults' behaviour. *Applied Animal Behaviour Science*, **112**, 174-186.
- Fowler, J. H., Dawes, C. T. & Christakis, N. A.** 2009. Model of genetic variation in human social networks. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **106**, 1687-1688.
- François, N.** 1999. Influence d'une sélection pour la motivation sociale sur le comportement social des cailles domestiques. Thèse de l'Université François-Rabelais de Tours.
- François, N., Mills, A. D. & Faure, J. M.** 1998. Place preferences of Japanese quail given a permanent choice between a social or a non-social but enriched situation. *Behavioural Processes*, **43**, 163-170.
- François, N., Mills, A. D. & Faure, J. M.** 1999. Inter-individual distances during open-field tests in Japanese quail (*Coturnix japonica*) selected for high or low levels of social reinstatement behaviour. *Behavioural Processes*, **47**, 73-80.
- François, N., Decros, S., Picard, M., Faure, J. M. & Mills, A. D.** 2000. Effect of group disruption on social behaviour in lines of Japanese quail (*Coturnix japonica*) selected for high or low levels of social reinstatement behaviour. *Behavioural Processes*, **48**, 171-181.
- Fraser, A. F. & Broom, D. M.** 1990. *Farm animal behaviour and welfare*. Wallingford (GBR): CAB International.
- Fraser, D.** 1995. Science, values and animal welfare: exploring the 'inextricable connection'. *Animal Welfare*, **4**, 103-117.
- Gallagher, J.** 1976. Sexual imprinting: effects of various regimens of social experience on mate preference in Japanese quail *Coturnix coturnix japonica*. *Behaviour*, **57**, 91-115.
- Gallup Jr., G. G.** 1976. Strain differences among chickens in tonic immobility: evidence for an emotionality component. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, **90**, 1075-1081.
- Garamszegi, L. Z.** 2006. Comparing effect sizes across variables: generalization without the need for Bonferroni correction. *Behavioral Ecology*, **17**, 682-687.
- Garamszegi, L. Z., Eens, M. & Török, J.** 2008. Birds reveal their personality when singing. *PLoS ONE*, **3**, e2647.

- Gheusi, G., Goodall, G. & Dantzer, R.** 1997. Individually distinctive odours represent individual conspecifics in rats. *Animal Behaviour*, **53**, 935-944.
- Gheusi, G., Bluthé, R.-M., Goodall, G. & Dantzer, R.** 1994. Social and individual recognition in rodents: methodological aspects and neurobiological bases. *Behavioural Processes*, **33**, 59-87.
- Goodson, J. L.** 2005. The vertebrate social behavior network: evolutionary themes and variations. *Hormones and Behavior*, **48**, 11-22.
- Goodson, J. L., Eibach, R., Sakata, J. & Adkins-Regan, E.** 1999. Effect of septal lesions on male song and aggression in the colonial zebra finch (*Taeniopygia guttata*) and the territorial field sparrow (*Spizella pusilla*). *Behavioural Brain Research*, **98**, 167-180.
- Goodson, J. L., Lindberg, L. & Johnson, P.** 2004. Effects of central vasotocin and mesotocin manipulations on social behavior in male and female zebra finches. *Hormones and Behavior*, **45**, 136-143.
- Goodson, J. L., Evans, A. K., Lindberg, L. & Allen, C. D.** 2005. Neuro-evolutionary patterning of sociality. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **272**, 227-235.
- Goodson, J. L., Evans, A. K. & Wang, Y.** 2006. Neuropeptide binding reflects convergent and divergent evolution in species-typical group sizes. *Hormones and Behavior*, **50**, 223-236.
- Gosling, S. D. & John, O. P.** 1999. Personality dimensions in nonhuman animals: a cross-species review. *Current Directions in Psychological Science*, **8**, 69-75.
- Grigor, P. N., Hughes, B. O. & Appleby, M. C.** 1995. Social inhibition of movement in domestic hens. *Animal Behaviour*, **49**, 1381-1388.
- Groothuis, T. G. G. & Carere, C.** 2005. Avian personalities: characterization and epigenesis. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*, **29**, 137-150.
- Gross, W. B. & Siegel, P. B.** 1985. Selective breeding of chickens for corticosterone response to social stress. *Poultry Science*, **64**, 2230-2233.
- Gubernick, D. J.** 1981. Parent and infant attachment in mammals. In: *Parental Care in Mammals* (Ed. by Gubernick, D. J. & Klopfer, P. H.), pp. 243-305. New York: Plenum Press.
- Guhl, A. M.** 1953. Social behavior of the domestic fowl. *Kansas State Agricultural Experiment Station Technical Bulletin*, **73**, 3-48.
- Gupta, S., Earley, B., Nolan, M., Formentin, E. & Crowe, M. A.** 2008. Effect of repeated regrouping and relocation on behaviour of steers. *Applied Animal Behaviour Science*, **110**, 229-243.
- Guyomarc'h, J. C.** 1974. Les vocalisations des Gallinacées: structure des sons et des répertoires, ontogénèse motrice et acquisition de leur sémantique, volume I. Thèse de l'Université de Rennes 1.
- Guyomarc'h, J. C.** 1975. Les cycles d'activité d'une couvée naturelle de poussins et leur coordination. *Behaviour*, **53**, 31-75.
- Halpin, Z. T.** 1986. Individual odors among mammals: origins and functions. *Advances in the Study of Behavior*, **16**, 39-70.
- Hansen, S. W.** 1996. Selection for behavioural traits in farm mink. *Applied Animal Behaviour Science*, **49**, 137-148.

- Hennessy, M. B.** 1997. Hypothalamic-pituitary-adrenal responses to brief social separation. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*, **21**, 11-29.
- Hughes, B. O., Wood-Gush, D. G. M. & Jones, R. M.** 1974. Spatial organization in flocks of domestic fowls. *Animal Behaviour*, **22**, 438-445.
- Hugues, B. O.** 1977. Selection of group size by individual laying hens. *British Poultry Science*, **18**, 9-18.
- Jensen, G. D. & Tolman, C. W.** 1962. Mother-infant relationship in the monkey, *Macaca nemestrina*: the effect of brief separation and mother-infant specificity. *Journal of Comparative Psychology*, **55**, 131-136.
- Jensen, P., Buitenhuis, B., Kjaer, J., Zanella, A., Mormède, P. & Pizzari, T.** 2008. Genetics and genomics of animal behaviour and welfare--Challenges and possibilities. *Applied Animal Behaviour Science*, **113**, 383-403.
- Johnson, V. R., Jr.** 1977. Individual recognition in the banded shrimp *Stenopus hispidus* (Olivier). *Animal Behaviour*, **25**, 418-428.
- Jones, R. B.** 1986. The tonic immobility reaction of the domestic fowl: a review. *World's Poultry Science Journal*, **42**, 82-97.
- Jones, R. B.** 1996. Fear and adaptability in poultry: insights, implications and imperatives. *World's Poultry Science Journal*, **52**, 131-173.
- Jones, R. B. & Satterlee, D. G.** 1996. Threat-induced behavioural inhibition in Japanese quail genetically selected for contrasting adrenocortical response to mechanical restraint. *British Poultry Science*, **37**, 465-470.
- Jones, R. B. & Mills, A. D.** 1999. Divergent selection for social reinstatement behaviour in Japanese quail: effects on sociality and social discrimination. *Poultry and Avian Biology Reviews*, **10**, 213-223.
- Jones, R. B., Satterlee, D. G. & Ryder, F. H.** 1992. Fear and distress in Japanese quail chicks of two lines genetically selected for low or high adrenocortical response to immobilization stress. *Hormones and Behavior*, **26**, 385-393.
- Jones, R. B., Satterlee, D. G. & Ryder, F. H.** 1994. Fear of humans in Japanese quail selected for low or high adrenocortical response. *Physiology & Behavior*, **56**, 379-383.
- Kawahara, T.** 1967. Wild Coturnix quail in Japan. *Quail Quarterly*, **4**, 62-63.
- Kjaer, J. B., Sørensen, P. & Su, G.** 2001. Divergent selection on feather pecking behaviour in laying hens (*Gallus gallus domesticus*). *Applied Animal Behaviour Science*, **71**, 229-239.
- Komdeur, J. & Hatchwell, B. J.** 1999. Kin recognition: function and mechanism in avian societies. *Trends in Ecology & Evolution*, **14**, 237-241.
- Koski, S. E. & Sterck, E. H. M.** 2009. Post-conflict third-party affiliation in chimpanzees: what's in it for the third party? *American Journal of Primatology*, **71**, 409-418.
- Kovach, J. K.** 1974. The behaviour of Japanese quail: review of literature from a bioethological perspective. *Applied Animal Ethology*, **1**, 77-102.
- Kummer, H.** 1978. Value of social relationships to nonhuman-primates: a heuristic scheme. *Social science information sur les sciences sociales*, **17**, 687-705.
- Lack, D.** 1968. *Ecological adaptations for breeding in birds*. London: Methuen.

- Lafaille, M.** 2008. Capacités de discrimination individuelle de cailleteaux (*Coturnix japonica*) âgés d'une semaine sélectionnés pour leur forte motivation sociale. Master 1, Université François-Rabelais de Tours.
- Landgraf, R. & Wigger, A.** 2002. High vs low anxiety-related behavior rats: an animal model of extremes in trait anxiety. *Behavior Genetics*, **32**, 301-314.
- Landgraf, R., Keßler, M. S., Bunck, M., Murgatroyd, C., Spengler, D., Zimbelmann, M., Nußbaumer, M., Czibere, L., Turck, C. W., Singewald, N., Rujescu, D. & Frank, E.** 2007. Candidate genes of anxiety-related behavior in HAB/LAB rats and mice: focus on vasopressin and glyoxalase-I. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*, **31**, 89-102.
- Lansade, L.** 2005. Le tempérament du cheval : étude théorique - application à la sélection des chevaux destinés à l'équitation. Thèse de l'Université François-Rabelais de Tours.
- Launay, F.** 1993. Conséquences comportementales et physiologiques de la sélection pour l'émotivité et l'attraction sociale chez la caille japonaise (*Coturnix japonica*). Thèse de l'Université de Rennes 1.
- Launay, F., Mills, A. D. & Faure, J. M.** 1991. Social motivation in Japanese quail *Coturnix coturnix japonica* chicks selected for high or low levels of treadmill behaviour. *Behavioural Processes*, **24**, 95-110.
- Launay, F., Mills, A. D. & Faure, J. M.** 1993a. Effects of test age, line and sex on tonic immobility responses and social reinstatement behaviour in Japanese quail *Coturnix japonica*. *Behavioural Processes*, **29**, 1-16.
- Launay, F., Mills, A. D., Faure, J. M. & Williams, J. B.** 1993b. Effects of CRF on isolated Japanese quails selected for fearfulness and for sociality. *Physiology & Behavior*, **54**, 111-118.
- Lemasson, A. & Hausberger, M.** 2004. Patterns of vocal sharing and social dynamics in a captive group of campbell's monkeys (*Cercopithecus campbelli campbelli*). *Journal of Comparative Psychology*, **118**, 347-359.
- Ligon, D. L. & Ligon, S. H.** 1978. Communal breeding in green woodhoopoes a case for reciprocity. *Nature*, **276**, 496-498.
- Ligout, S. & Porter, R. H.** 2003. Social discrimination in lambs: the role of indirect familiarization and methods of assessment. *Animal Behaviour*, **65**, 1109-1115.
- Ligout, S. & Porter, R. H.** 2006. La reconnaissance sociale chez les mammifères : mécanismes impliqués et bases sensorielles impliquées. *INRA Productions Animales*, **19**, 119-133.
- Lim, M. M. & Young, L. J.** 2006. Neuropeptidergic regulation of affiliative behavior and social bonding in animals. *Hormones and Behavior*, **50**, 506-517.
- Mateo, J. M.** 2004. Recognition systems and biological organization: the perception component of social recognition. *Annales Zoologici Fennici*, **41**, 729-745.
- Mateo, J. M.** 2006. Development of individually distinct recognition cues. *Developmental Psychobiology*, **48**, 508-519.
- Mehta, P. H. & Gosling, S. D.** 2008. Bridging human and animal research: A comparative approach to studies of personality and health. *Brain, Behavior, and Immunity*, **22**, 651-661.

- Mench, J. & Keeling, L. J.** 2001. The social behaviour of domestic birds. In: *Social behaviour in farm animals* (Ed. by Keeling, L. J. & Gonyou, H. W.), pp. 177-209. Wallingford: CAB International Publishing.
- Mendl, M., Randle, K. & Pope, S.** 2002. Young female pigs can discriminate individual differences in odours from conspecific urine. *Animal Behaviour*, **64**, 97-101.
- Mignon-Grasteau, S. & Faure, J. M.** 2002. Génétique et adaptation: le point des connaissances chez les volailles. *INRA Productions Animales*, **15**, 357-364.
- Mignon-Grasteau, S., Boissy, A., Bouix, J., Faure, J.-M., Fisher, A. D., Hinch, G. N., Jensen, P., Le Neindre, P., Mormède, P., Prunet, P., Vandeputte, M. & Beaumont, C.** 2005. Genetics of adaptation and domestication in livestock. *Livestock Production Science*, **93**, 3-14.
- Miller, D. B.** 1979. The acoustic basis of mate recognition by female zebra finches (*Taeniopygia guttata*). *Animal Behaviour*, **27**, 376-380.
- Mills, A. D. & Faure, J. M.** 1986. The estimation of fear in domestic quail: correlations between various methods and measures. *Biology of Behaviour*, **11**, 235-243.
- Mills, A. D. & Faure, J. M.** 1990a. The treadmill test for the measurement of social motivation in *Phasianidae* chicks. *Medical Science Research*, **18**, 179-180.
- Mills, A. D. & Faure, J. M.** 1990b. Panic and hysteria in domestic fowl: a review. In: *Social stress in domestic animals* (Ed. by Zayan, R. & Dantzer, R.), pp. 248-272. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers.
- Mills, A. D. & Faure, J.-M.** 1991. Divergent selection for duration of tonic immobility and social reinstatement behavior in Japanese quail (*Coturnix coturnix japonica*) chicks. *Journal of Comparative Psychology*, **105**, 25-38.
- Mills, A. D., Jones, R. B. & Faure, J. M.** 1995. Species specificity of social reinstatement in Japanese quail *Coturnix japonica* genetically selected for high or low levels of social reinstatement behaviour. *Behavioural Processes*, **34**, 13-22.
- Mills, A. D., Jones, R. B., Faure, J.-M. & Williams, J. B.** 1993. Responses to isolation in Japanese quail genetically selected for high or low sociality. *Physiology & Behavior*, **53**, 183-189.
- Mills, A. D., Crawford, L. L., Domjan, M. & Faure, J. M.** 1997. The behavior of the Japanese or domestic quail *Coturnix japonica*. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*, **21**, 261-281.
- Mineka, S. & Suomi, S. J.** 1978. Social separation in monkeys. *Psychological Bulletin*, **85**, 1376-1400.
- Nakagawa, S. & Waas, J. R.** 2004. 'O sibling, where art thou?' - a review of avian sibling recognition with respect to the mammalian literature. *Biological Review*, **79**, 101-109.
- Nelson, E. E. & Panksepp, J.** 1998. Brain substrates of infant-mother attachment: contributions of opioids, oxytocin, and norepinephrine. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*, **22**, 437-452.
- Orcutt, F. S. & Orcutt, A. B.** 1976. Nesting and parental behavior in domestic common quail. *The Auk*, **93**, 135-141.

- Panksepp, J.** 1992. Oxytocin effects on emotional processes: separation distress, social bonding, and relationships to psychiatric disorders. *Annals of the New York Academy of Sciences*, **652**, 243-252.
- Panksepp, J., Herman, B., Conner, R., Bishop, P. & Scott, J. P.** 1978. The biology of social attachments: opiates alleviate separation distress. *Biological Psychiatry*, **13**, 607-618.
- Paz-y-Miño C, G., Bond, A. B., Kamil, A. C. & Balda, R. P.** 2004. Pinyon jays use transitive inference to predict social dominance. *Nature*, **430**, 778-781.
- Petit, O. & Pascalis, O.** 2004. Discrimination et perception sociale. In: *L'éthologie cognitive* (Ed. by Vauclair, J. & Kreutzer, M.), pp. 161-177. Paris: Editions Ophrys & Editions de la Maison des sciences de l'homme.
- Poindron, P., Gilling, G., Hernandez, H., Serafin, N. & Terrazas, A.** 2003. Early recognition of newborn goat kids by their mother: I. Nonolfactory discrimination. *Developmental Psychobiology*, **43**, 82-89.
- Porter, R. H., Roelofsen, R., Picard, M. & Arnould, C.** 2005. The temporal development and sensory mediation of social discrimination in domestic chicks. *Animal Behaviour*, **70**, 359-364.
- Porter, R. H., Arnould, C., Simac, L. & Hild, S.** 2006. Retention of individual recognition in chicks and the effects of social experience. *Animal Behaviour*, **72**, 707-712.
- Pratte, M.** 1999. Relations de dominance et reconnaissance, le cas de l'association de fondatrices chez les guêpes sociales *Polistes*. In: *Éléments d'éthologie cognitive, du déterminisme biologique au fonctionnement cognitif* (Ed. by Gervet, J. & Pratte, M.), pp. 307-324. Paris: Hermes Science Publications.
- Preston, A. P. & Murphy, L. B.** 1989. Movement of broiler chickens reared in commercial conditions. *British Poultry Science*, **30**, 519-532.
- Rajecki, D. W., Suomi, S. J. & Lamb, M. E.** 1978. Effects of multiple peer separation in domestic chicks. *Developmental Psychology*, **14**, 379-387.
- Reichard, U. H.** 2003. Monogamy: past and present. In: *Monogamy: mating strategies and partnerships in birds, humans and other mammals* (Ed. by Reichard, U. H. & Boesch, C.). Cambridge, UK: Cambridge University Press.
- Remage-Healey, L., Adkins-Regan, E. & Romero, L. M.** 2003. Behavioral and adrenocortical responses to mate separation and reunion in the zebra finch. *Hormones and Behavior*, **43**, 108-114.
- Richard, S., Arnould, C., Guémené, D., Leterrier, C., Mignon-Grasteau, S. & Faure, J. M.** 2008. Etude de la réactivité émotionnelle chez la caille : une approche intégrée du bien-être animal. *INRA Production Animales*, **21**, 71-78.
- Richter, K., Wolf, G. & Engelmann, M.** 2005. Social recognition memory requires two stages of protein synthesis in mice. *Learning & Memory*, **12**, 407-413.
- Riters, L. V. & Balthazart, J.** 1998. Behavioral evidence for individual recognition in Japanese quail. *Behaviour*, **135**, 551-578.
- Roberts, R. L., Williams, J. R., Wang, A. K. & Carter, C. S.** 1998. Cooperative breeding and monogamy in prairie voles: influence of the sire and geographical variation. *Animal Behaviour*, **55**, 1131-1140.



- Robinzon, B., Koike, T. I., Neldon, H. L. & Kinzler, S. L.** 1988. Distribution of immunoreactive mesotocin and vasotocin in the brain and pituitary of chickens. *Peptides*, **9**, 829-833.
- Ryan, C. M. E. & Lea, S. E. G.** 1994. Images of conspecifics as categories to be discriminated by pigeons and chickens: slides, video tapes, stuffed birds and live birds. *Behavioural Processes*, **33**, 155-175.
- Sandnabba, N. K.** 1996. Selective breeding for isolation-induced intermale aggression in mice: associated responses and environmental influences. *Behavior Genetics*, **26**, 477-488.
- Satterlee, D. G. & Johnson, W. A.** 1988. Selection of Japanese quail for contrasting blood corticosterone response to immobilization. *Poultry Science*, **67**, 25-32.
- Schaller, G. B. & Emlen, J. T.** 1962. The ontogeny of avoidance behaviour in some precocial birds. *Animal Behaviour*, **10**, 370-381.
- Schlinger, B. A., Palter, B. & Callard, G. V.** 1987. A method to quantify aggressiveness in Japanese quail (*Coturnix c. japonica*). *Physiology & Behavior*, **40**, 343-348.
- Schmid, I. & Wechsler, B.** 1997. Behaviour of Japanese quail (*Coturnix japonica*) kept in semi-natural aviaries. *Applied Animal Behaviour Science*, **55**, 103-112.
- Schweitzer, C., Poindron, P. & Arnould, C.** 2009. Social motivation affects the display of individual discrimination in young and adult Japanese quail (*Coturnix japonica*). *Developmental Psychobiology*, **51**, 311-321.
- Schweitzer, C., Houdelier, C., Lumineau, S., Lévy, F. & Arnould, C.** accepté. Social motivation does not go hand in hand with social bonding in young Japanese quail (*Coturnix japonica*). *Animal Behaviour*.
- Sebe, F., Nowak, R., Poindron, P. & Aubin, T.** 2007. Establishment of vocal communication and discrimination between ewes and their lamb in the first two days after parturition. *Developmental Psychobiology*, **49**, 375-386.
- Shepherd, R. E. & French, J. A.** 1999. Comparative analysis of sociality in Lion tamarins (*Leontopithecus rosalia*) and Marmosets (*Callithrix kuhli*): responses to separation from long-term pairmates. *Journal of Comparative Psychology*, **113**, 24-32.
- Simpson, M. J. A.** 1991. On declaring commitment to a partner. In: *The development and integration of behaviour: essays in honour of Robert Hinde* (Ed. by Bateson, P.), pp. 271-293. Cambridge: Cambridge University Press.
- Sullivan, M. S.** 1991. Flock structure in red junglefowl. *Applied Animal Behaviour Science*, **30**, 381-386.
- Terrazas, A., Ferreira, G., Levy, F., Nowak, R., Serafin, N., Orgeur, P., Soto, R. & Poindron, P.** 1999. Do ewes recognize their lambs within the first day postpartum without the help of olfactory cues? *Behavioural Processes*, **47**, 19-29.
- Thom, M. D. & Hurst, J. L.** 2004. Individual recognition by scent. *Annales Zoologici Fennici*, **41**, 765-787.
- Turner, S. P., White, I. M. S., Brotherstone, S., Farnworth, M. J., Knap, P. W., Penny, P., Mendl, M. & Lawrence, A. B.** 2006. Heritability of post-mixing aggressiveness in grower-stage pigs and its relationship with production traits. *Animal Science*, **82**, 615-620.
- Val-Laillet, D. & Nowak, R.** 2006. Socio-spatial criteria are important for the establishment of maternal preference in lambs. *Applied Animal Behaviour Science*, **96**, 269-280.

- Valance, D., Boissy, A., Després, G., Arnould, C., Galand, C., Favreau, A., Constantin, P. & Leterrier, C.** 2008. Changes in social environment induce higher emotional disturbance than changes in physical environment in quail. *Applied Animal Behaviour Science*, **112**, 307-320.
- van Hierden, Y. M., Korte, S. M., Ruesink, E. W., van Reenen, C. G., Engel, B., Koolhaas, J. M. & Blokhuis, H. J.** 2002. The development of feather pecking behaviour and targeting of pecking in chicks from a high and low feather pecking line of laying hens. *Applied Animal Behaviour Science*, **77**, 183-196.
- van Oortmerssen, G. A. & Bakker, T. C. M.** 1981. Artificial selection for short and long attack latencies in wild *Mus musculus domesticus*. *Behavior Genetics*, **11**, 115-126.
- von Bayern, A. M. P., de Kort, S. R., Clayton, N. S. & Emery, N. J.** 2007. The role of food- and object-sharing in the development of social bonds in juvenile jackdaws (*Corvus monedula*). *Behaviour*, **144**, 711-733.
- Waldman, B. & Bateson, P.** 1989. Kin association in Japanese quail. *Ethology*, **80**, 283-291.
- Zahavi, A.** 1975. Mate selection - a selection for a handicap. *Journal of Theoretical Biology*, **53**, 205-214.

## Liste des publications

### ▪ Publications dans des revues à comité de lecture

**C. Schweitzer**, C. Houdelier, S. Lumineau, F. Lévy & C. Arnould. Social reinstatement motivation does not go hand in hand with social bonding between two familiar Japanese quail chicks (*Coturnix japonica*). (accepté dans *Animal Behaviour*).

**C. Schweitzer**, P. Poindron & C. Arnould (2009). Social motivation affects the display of individual discrimination in young and adult Japanese quail (*Coturnix japonica*). *Developmental Psychobiology*, 51: 311–321.

**C. Schweitzer**, P. Bec & C. Blois-Heulin (2007). Does the complexity of the task influence manual laterality in De Brazza's monkeys (*Cercopithecus neglectus*)? *Ethology*, 113: 983-994.

**C. Schweitzer** & C. Arnould. Emotional reactivity of Japanese quail chicks with high or low social motivation reared under unstable social conditions (soumis à *Applied Animal Behaviour Science*)

**C. Schweitzer** & C. Arnould. Avian personality trait and social behaviour: influence of social motivation in domestic Japanese quail (*Coturnix japonica*) (en préparation)

**C. Schweitzer**, P. Poindron, F. Lévy & C. Arnould. Increasing group size and high social motivation decrease social bonding in young Japanese quail (*Coturnix japonica*) (en préparation)

### ▪ Communications dans des congrès internationaux

**C. Schweitzer** & Arnould, C. (2009) Emotional reactivity of Japanese quail chicks in unstable social condition according to social motivation. **Poster**. XXXI International Ethological Conference (19-24 août), Rennes, France.p 408.

**C. Schweitzer**, P. Poindron & C. Arnould (2008). Selection for low or high social motivation affects inter-individual discrimination in young and adult Japanese quail (*Coturnix japonica*). **Communication orale**. 42<sup>nd</sup> Congress of the International Society for Applied Ethology (5-9 août), University College Dublin, Ireland. p31.

**C. Schweitzer** & C. Arnould (2008). Low social motivation favours social bonding in young Japanese quail (*Coturnix japonica*). **Communication orale**. 4<sup>th</sup> European Conference on Behavioural Biology (18-20 juin), Dijon, France. p174.

**C. Schweitzer**, F. Lévy, P. Poindron & C. Arnould (2008). Low social motivation favours social bonding in young Japanese quail (*Coturnix japonica*). **Poster**. International Workshop "Behaviour-Cognition-Welfare" (15-16 mai), Université Paris XIII, France. p71.

▪ Communications dans des congrès nationaux

**C. Schweitzer**, P. Poindron & C. Arnould (18-20 avril 2007). Discrimination entre un individu familier et un inconnu chez des cailles japonaises (*Coturnix japonica*) à forte ou faible motivation sociale âgées d'une semaine ou de six semaines. **Communication orale**. 41<sup>ème</sup> Colloque de la Société Française pour l'Etude du Comportement Animal. Université Paris XIII. p17.

**C. Schweitzer**, P. Bec & C. Blois-Heulin (18-20 avril 2007). La latéralité manuelle lors de tâches bimanuelles coordonnées chez le singe de Brazza (*Cercopithecus neglectus*) **Communication orale**. 41<sup>ème</sup> Colloque de la Société Française pour l'Etude du Comportement Animal. Université Paris XIII. p34.

▪ Autres Communications

**C. Schweitzer**, C. Houdelier, S. Lumineau, F. Lévy, P. Poindron & C. Arnould (2009). Forte motivation sociale et lien social ne vont pas de pair chez la caille japonaise (*Coturnix japonica*). **Poster**. 3<sup>èmes</sup> Journées d'Animation Scientifique du Département PHASE (7-9 Octobre), Tours, France.

**C. Schweitzer**, P. Poindron & C. Arnould (2009). Influence de la taille du groupe sur le lien social entre partenaires familiaux chez de jeunes cailles à forte ou faible motivation sociale. **Communication orale**. 14<sup>èmes</sup> Journées "Thésards" INRA PRC (22-23 juin), Nouzilly.

**C. Schweitzer**, F. Lévy, P. Poindron & C. Arnould (2008). Low social motivation favours social bonding in young Japanese quail (*Coturnix japonica*). **Poster**. Forum de l'Ecole Doctorale « Santé, Sciences et Technologies » (12 juin), Tours. p20.

**C. Schweitzer** & C. Arnould (2008). La sélection pour une faible motivation sociale favorise l'attachement entre congénères familiaux chez la caille japonaise (*Coturnix japonica*). **Communication orale**. 13<sup>èmes</sup> Journées "Thésards" INRA PRC (5-6 juin), Nouzilly.

**C. Schweitzer**, P. Poindron & C. Arnould (2007). Discrimination individuelle chez des cailles japonaises (*Coturnix japonica*) à forte ou faible motivation sociale. **Poster**. 2<sup>èmes</sup> Journées d'Animation Scientifique du Département PHASE (22-24 octobre), Tours.

**C. Schweitzer**, P. Poindron & C. Arnould (2007). Reconnaissance individuelle chez des cailles japonaises (*Coturnix japonica*) à forte ou faible motivation sociale âgées d'une semaine et de six semaines. **Communication orale**. 12<sup>èmes</sup> Journées "Thésards" INRA PRC (25-26 juin), Nouzilly.

**C. Schweitzer**, P. Poindron & C. Arnould (2007). Discrimination entre un individu familier et un inconnu chez des cailles japonaises (*Coturnix japonica*) à forte ou faible motivation sociale. **Communication orale**. Forum de l'Ecole Doctorale « Santé, Sciences et Technologies » (14 juin), Tours. p26.

# Caractérisation des liens sociaux chez la caille Japonaise (*Coturnix japonica*) : motivation sociale et lien entre familiaux

## Résumé

Nous avons étudié l'influence de la motivation sociale - définie comme la recherche du contact social - sur les relations entre congénères familiaux chez des cailles japonaises sélectionnées pour leur forte (HSR) ou faible (LSR) motivation sociale. A l'âge d'une semaine et après un contact bref ( $\leq 24h$ ), les cailleteaux LSR montrent une préférence plus forte pour un familial que les HSR. Par contre les sujets HSR expriment une discrimination sur la familiarité plus marquée que les LSR à 6 semaines. Le lien social est plus faible chez les sujets HSR, malgré leur forte motivation sociale. Il est aussi plus faible dans les deux lignées pour les cailleteaux vivant dans des groupes de grande taille. Chez les cailleteaux LSR l'instabilité sociale diminue la réactivité émotionnelle (RE), indiquant une habitude au changement, alors que chez les HSR la RE reste élevée quel que soit les conditions de stabilité sociale. Enfin, les cailleteaux HSR ont une RE plus élevée que les LSR. Pour conclure, chez les cailleteaux, la motivation sociale influence fortement la perception de l'environnement social et comment ils interagissent avec lui. Les sujets LSR paraissent mieux adaptés à la vie en grand groupe.

**Mots-clés :** comportements sociaux, *Coturnix japonica*, discrimination, émotions, familiarité, instabilité sociale, lien social, oiseaux.

## Résumé en anglais

We studied the influence of social motivation, defined as the motivation to seek social proximity, on the formation of social relationships between familiar conspecifics in Japanese quail selected for their high (HSR) or low (LSR) social reinstatement behaviour. After a short duration of pair contact ( $\leq 24h$ ), one-week-old LSR quail showed a stronger preference for a familiar conspecific than HSR quail. However, six-week-old HSR quail revealed a stronger ability to discriminate according to familiarity than LSR ones. The HSR quail chicks formed a weaker social bond with the familiar conspecific than LSR ones, despite their higher social motivation. The strength of the bond decreased with increasing group size in both lines. Social instability induced a decrease in emotional reactivity (ER) of LSR quail, which indicates habituation to social changes, whereas ER of HSR quail was high regardless of social conditions. At last, LSR quail chicks showed a higher ER than LSR quail. To conclude, social motivation clearly influences the way Japanese quail chicks perceive their social environment and interact with it, and LSR quail seem able to adapt more easily to life in groups.

**Key words:** birds, *Coturnix japonica*, discrimination, emotions, familiarity, social behaviour, social bond, social instability.