

significativement plus élevée que la fréquence reconnue chez les chevaux domestiques (1kHz). Dans tous les groupes, le type de vocalisation émis varie avec le sexe. Les femelles vocalisent plus que les mâles, émettent davantage de cris aigus et moins de hennissement. La structure et la durée des séquences émises par les chevaux varient selon l'individu et le contexte. Nos observations indiquent aussi une augmentation des vocalisations au cours de la formation d'un nouveau harem

Abstract: Acoustic communication in Przewalski horses reintroduced in the Hortobágy National Park, Hungary. Acoustic communication, as for the other modalities of communication, allows the exchange of information during social interactions. In horses, the gradation of vocalisations depends upon the degree of stimulation and context of emission. From March to May 2003, we studied the vocal signals emitted by 4 groups of Przewalski horses reintroduced in the Hortobágy National Park. Each of these groups we recorded all occurrences of vocalisations, and we focused on variability and flexibility of isolated as well as sequential vocalizations.

Four main vocalizations are known in horses: snort, squeal, whinny, and nicker. These signals are structurally related, and this relation allows the emergence of intermediary types of vocalizations. Our study shows a basal frequency of the squeals and whinnies around 1,74 kHz, which is significantly higher than the frequency known in domestic horses (1 kHz). In all groups, the type of vocalization emitted varies with the sex of the emitter. Females vocalise more than males, emit more squeals and less whinnies. The structure and duration of the sequences emitted by the horses also vary from one individual to another and with the context. Our observations also indicate an increase of vocalizations during an event of harem formation

Introduction

L'espèce *Equus Przewalski* Poliakov est éteinte à l'état naturel et sa survie dépend de son maintien dans les zoos. Le cheval de Przewalski est considéré comme le plus proche parent du cheval domestique (*Equus caballus*). Son organisation sociale est le harem composé d'un mâle dominant, l'étalon, et d'une ou plusieurs femelles accompagnées de leurs jeunes non sevrés. À l'âge d'environ deux ans, mâles et femelles quittent leur groupe natal. Les jeunes femelles rejoignent d'autres harems tandis que les jeunes mâles forment des groupes de célibataires, où ils résident jusqu'à environ 5 ans, âge auquel ils acquièrent en général leurs propres femelles (BOYD & HOUP, 1994).

Le comportement des chevaux de Przewalski a été peu étudié et l'on dispose en particulier, de très peu d'information concernant leurs comportements sociaux avant leur extinction en milieu naturel (FEH, 1988 ; KEIPER, 1988 ;

KEIPER & RECEVEUR, 1992 ; VAN DIERENDONCK *et al.*, 1996). La population actuelle de chevaux de Przewalski est constituée d'individus en captivité depuis deux à douze générations (BOYD & HOUP, 1994). Il est donc difficile de déterminer si les similarités comportementales existantes entre les chevaux de Przewalski et les chevaux domestiques proviennent de leur proximité évolutive ou d'un degré d'hybridation des deux espèces en captivité (BOYD & HOUP, 1994).

Le fondement de toute structure sociale est l'interaction entre les individus d'une même espèce, et chez ces espèces dites sociales, la communication, c'est-à-dire l'échange d'informations entre individus, est fondamentale (PONCIN, HUYNEN, RUWET, 2002). On décrit classiquement la communication comme « un processus par lequel un individu émetteur influence le comportement d'un autre individu, le récepteur, en lui adressant des signaux, des messages, des informations » (IMMELMAN, 1990; MCFARLAND, 1990 ; PONCIN, *et al.*, 2002). Chez les chevaux, comme chez d'autres mammifères, la communication passe par des signaux visuels, acoustiques, tactiles ou chimiques (FEIST & MACCULLOUGH, 1976). Ces signaux peuvent exprimer les intentions du cheval, l'activité en cours, le statut social, l'humeur, l'identité, la condition physique ou par exemple l'attention portée à un élément social ou physique présent dans l'environnement. Les interactions entre individus impliquent souvent plusieurs modes de communication et le degré d'intensité d'un grand nombre de patrons d'expression dépend du degré de stimulation et du contexte (WARING, 1983). L'objectif de cette étude est de tenter une première analyse des signaux acoustiques caractérisant la communication des chevaux de Przewalski.

Communication sonore des Equidés

Chez les équidés, on reconnaît deux catégories principales de signaux acoustiques: les signaux vocaux et non vocaux. (BOYD, HOUP, 1994). Les signaux sonores non vocaux peuvent être des bruits mécaniques produits de façon délibérée, tels que ceux résultant du piétinement répété d'un substrat. Ils peuvent aussi accompagner une activité particulière, par exemple l'alimentation (WARING, 1983). D'autres signaux produits par le système respiratoire, tel que le renâchement, sont aussi classés comme non vocaux, car leur production n'implique pas l'utilisation du larynx et des cordes vocales (KILEY-WORTHINGTON, 1999). Comme les chevaux domestiques, les Przewalski utilisent trois types de renâchements: le renâchement de frustration, le renâchement de peur, et le renâchement de confort. Les chevaux émettent des renâchements de frustration lorsqu'ils sont obligés de faire quelque chose ou empêchés de faire ce qu'ils veulent. Ils utilisent des renâchements de peur pour avertir les membres de leur groupe d'un danger ou d'une urgence, et ils produisent des renâchements dits « de confort » pour nettoyer leurs conduits nasaux en cas d'irritation par des insectes ou des herbes (KILEY, 1972, WARING, 1983, BOYD, HOUP, 1994).

Les signaux vocaux quant à eux impliquent toujours l'activation du larynx et des cordes vocales. Les facteurs principaux contrôlant le spectre de sons émis par un individu sont le volume d'air passant au travers des cordes et le degré de tension de celles-ci dans le larynx. Les autres cavités, telles que le pharynx, la bouche ou les cavités nasales, peuvent moduler le ton (la fréquence) du son par la contraction des muscles de leurs parois (KILEY-WORTHINGTON, 1999). Comme les chevaux domestiques, les Przewalski produisent trois types de signaux vocaux: le cri aigu, l'appel sourd et vibrant, et le hennissement.

Le cri aigu est une vocalisation de structure harmonique. Emis soit par l'initiateur soit par la cible d'interactions agonistiques, il joue le rôle d'alarme défensive ou de menace, prévenant que l'individu émetteur deviendra plus réactif au fil des prochaines provocations. Il est aussi émis lors des parades sexuelles, quand la femelle refuse les avances du mâle (BOYD, HOUP, 1994). Selon les situations, l'intensité et la durée du cri varient, les protestations faibles étant plus courtes et moins audibles que les protestations véhémentes (WARING, 1983).

L'appel sourd et vibrant est une vocalisation de basse amplitude contenant des pulsations gutturales audibles. La fréquence basale de cette vocalisation est inférieure à 2 kHz (WARING, 1983). Ce signal est émis dans trois types de situations (BOYD, HOUP, 1994) : juste avant de se nourrir, ce qui est probablement un reliquat du comportement juvénile chez l'adulte permettant d'informer les autres de sa présence ; lors des comportements sexuels, quand l'étalon suit une jument réceptive ; entre la jument et son poulain, lorsqu'un danger apparaît ou pour l'encourager à venir se nourrir. Ce dernier type d'appel sourd et vibrant est de faible intensité et uniquement audible lorsque l'observateur est proche de la femelle.

Le hennissement est une vocalisation de haute amplitude et de longue durée possédant une structure harmonique et rythmique marquée. Il permet la communication de longue distance (plus d'un kilomètre) et le maintien du contact intragroupe. En cas de séparation du groupe, le hennissement peut servir d'appel de détresse et favoriser la cohésion du groupe en indiquant la position des émetteurs. Cette vocalisation permet aussi le contact à distance entre groupes, et peut préluder à des interactions agressives entre étalons de différents harems (WARING, 1983).

Les signaux vocaux interviennent dans la reconnaissance individuelle des chevaux domestiques et sauvages. De nombreuses observations et expériences indiquent la capacité des juments à reconnaître la voix de leur poulain. Elles répondent en effet plus souvent au play-back des hennissements de leur propre petit qu'à celui d'autres poulains. Réciproquement, les poulains différencient les vocalisations de leur mère par rapport à celles d'autres juments et ne répondent qu'aux hennissements de leur génitrice. On observe aussi que les chevaux ne répondent aux appels d'un individu perdu que s'il appartient au même groupe qu'eux (WARING, 1983).

Ces différentes vocalisations semblent structurellement liées (KILEY-WORTHINGTON, 1999). Elles sont donc interdépendantes (un appel sourd et vibrant peut « glisser » vers le hennissement ou le cri aigu) et chaque individu a sa propre manière d'exprimer un appel. Pour un même type de signal sonore, les changements d'intonation compliquent l'analyse, car ils peuvent modifier la signification du signal.

Site et méthodes

Le Parc National d'Hortobágy, situé près de Debrecen en Hongrie, permet de protéger 70 000 ha de la plus vaste steppe d'Europe centrale : la « Puszta ». La zone de steppe appelée Pentezug située au centre du Parc National (voir Fig 1) couvre 2 388 ha et est caractérisée par une mosaïque de différentes communautés végétales. Le projet Pentezug développé dans cette zone comprend l'introduction de 36 chevaux de Przewalski en provenance de divers zoos européens (ZIMMERMANN, *et al.*, 1998).



Fig 1 : Situation de la zone de Pentezug dans le Parc National d'Hortobágy (Hongrie)
Situation of the Pentezug reserve within the Hortobágy National Park (Hungary)

Nous avons observé 4 sous-groupes : 21 individus répartis en trois harems, et un groupe de célibataires. Les observations ont eu lieu du 6 mars au 20 mai 2003, pour une durée totale de 206 heures, à raison de 4 à 5 heures d'observations journalières, réparties également le matin et l'après-midi. Plusieurs modifications au sein des différents groupes ont eu lieu durant nos observations (**voir tableaux 1 et 2**). Les activités et interactions du groupe ont été notées par la méthode d'échantillonnage de groupe comportant un balayage toutes les 5 minutes. Pendant la période d'observation, toutes les émissions sonores et les interactions sociales ont été notées selon la méthode d'échantillonnage « toute occurrence » (ALTMANN, 1974). Pour chaque interaction et émission sonore, on a tenté d'identifier l'individu initiateur du comportement.

Groupe de Bendeguz au début de l'étude	Harem de Bendeguz à la fin de l'étude
Bendeguz (Mâle)	Bendeguz
Duhaj (Mâle)	Dicsö
Dicsö (Femelle)	Dalma (Femelle)
	Dorka (Femelle)
Harem de Maros au début de l'étude	Harem de Maros à la fin de l'étude
Maros (Mâle)	Maros
Fanny (Femelle)	Fanny
Zora (Femelle)	Zora
Csilla (Femelle)	Csilla
Ede (Jeune Mâle)	Ede
Emese (Jeune Mâle)	Emese
Ekes (Jeune Mâle)	Ekes
	Furgen (Femelle nouveau né)
Harem d'Arkus au début de l'étude	Harem d'Arkus à la fin de l'étude
Arkus (Mâle)	Arkus
Sjilka (Femelle)	Sjilka
Gus (Mâle)	Delibab
Almos (Mâle)	Elöd
Csongor (Mâle)	Felix (Mâle nouveau né)
Delibab (Mâle)	Groupe de célibataires à la fin de l'étude
Elöd (Jeune Mâle)	Gus
	Almos
	Csongor
	Duhaj

Tableau 1: Composition des groupes au début et à la fin de la période d'étude
Table 2: Group composition in the beginning and at the end of the study period

Les émissions sonores ont été enregistrées à l'aide d'un microphone professionnel MZS 16 de marque SENNHEISER relié au « stereo cassette-recorder professionnel » WM-D6C de marque SONY. Les enregistrements ont ensuite été traités avec le programme Avisoft-SONAGRAPH Pro (© MS-WINDOWS, version janvier 1995) qui permet de réaliser des sonagrammes et de déterminer fréquences et durées des différents types de vocalisations.

Type d'émission acoustique	Emission Male/Heure	Emission Femelle/Heure
Renâcler	1,397	1,655
Cri aigu	0,026	0,81
Hennir	0,31	0,034
Appel sourd & vibrant	0,216	0
Total	1,948	2,5

Tableau 2: Comparaison de la moyenne horaire des signaux sonores émis par les mâles et les femelles

Table 2: Comparison of the means per hour of signals emitted by males and females.

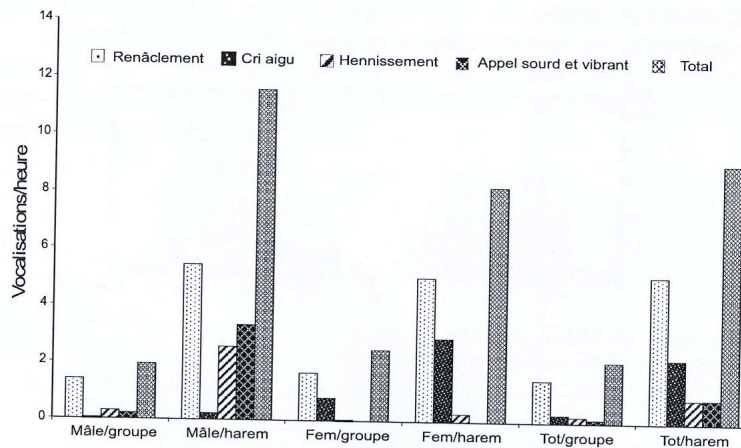


Fig 2 : Comparaison de la fréquence horaire de vocalisations des mâles et des femelles avant et après la formation du harem de Bendeguz

Fig 2: Comparison of the frequency per hour of signals emitted by males and females before and after the harem formation .

Résultats et discussion

Les figures 2 à 5 présentent les sonagrammes des quatre signaux sonores principaux (cri aigu, appel sourd et vibrant, hennissement et renâcler) émis par les chevaux de Przewalski de Pentezug. La fréquence basale du cri aigu calculée à partir des vocalisations de 3 femelles et de 1 mâle Przewalski est en moyenne de 1,74 kHz. Notez que celle-ci est supérieure à celle que l'on rapporte pour les chevaux domestiques, qui est d'environ 1 kHz (WARING, 1983). Il faut bien sûr tenir compte de la présence d'une majorité de femelles dans notre échantillon, bien que l'on n'ait pas démontré que les vocalisations des femelles étaient plus aiguës que celle des mâles. Il convient donc également de s'interroger sur la composition des échantillons qui ont permis d'obtenir ces résultats chez les chevaux domestiques. La fréquence basale plus grave pourrait provenir d'un échantillon biaisé par la présence majoritaire de mâles. Nous n'avons malheureusement pu trouver d'information permettant de répondre à cette question dans la littérature existante. La question est cependant d'un intérêt non négligeable.

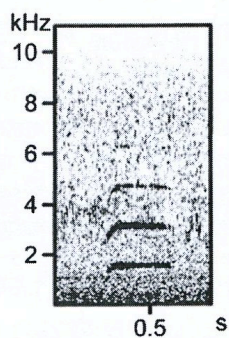


Fig 3 : Sonogramme du cri aigu
Sonogramme of the squeal vocalization

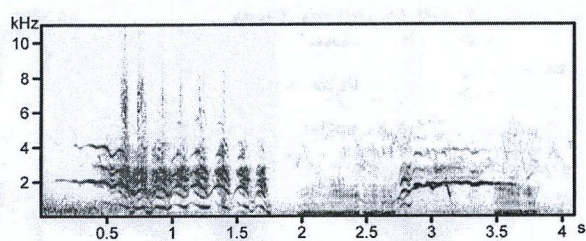


Fig 4 : Sonogramme du hennissement
Sonogramme of the whinny vocalization

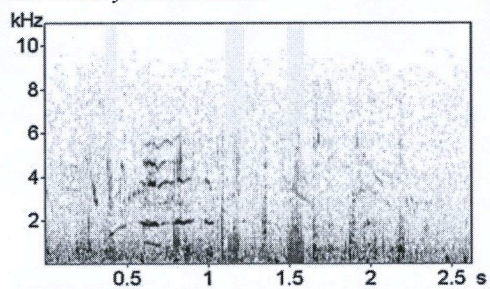


Fig 5 : Sonogramme de l'appel sourd et vibrant
Sonogramme of the nicker vocalization

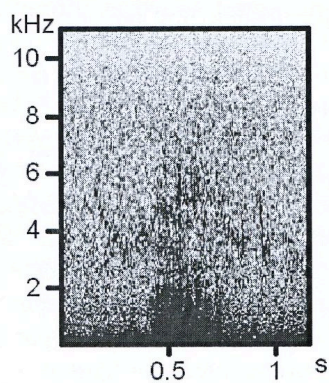


Fig 6 : Sonogramme du renacement
Sonogramme of the snort vocalization

Les similitudes structurelles entre les différents signaux vocaux permettent l'apparition de vocalisations intermédiaires entre ses signaux. Durant nos observations, plusieurs appels de structure intermédiaire, ou présentant des variations d'intonation, ont été enregistrés. Le sonagramme de la **figure 7** présente un son intermédiaire entre le cri et le hennissement. Cette vocalisation possède la pulsation rythmique du hennissement, mais sa courte durée et son allure rectiligne finale sont celles qui caractérisent le cri. On peut supposer que modulations de structure correspondent aussi à une modification de la signification du signal. De tels signaux intermédiaires sont sans doute plus complexes à interpréter. Ils peuvent par exemple traduire l'hésitation du cheval quant au choix de la vocalisation la mieux adaptée à ses intentions, son humeur en fonction de l'environnement, de la situation et de son degré de stimulation. Ils peuvent aussi refléter l'ambiguïté interne du cheval confronté à des motivations contradictoires, ou encore résulter de la tentative de condenser deux informations au sein d'une seule vocalisation.

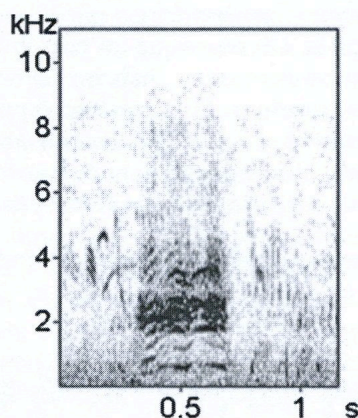


Fig 7: Vocalisation intermédiaire entre le cri et le hennissement
Vocalization intermediate between the squeal and the whinny

A côté de ces structures intermédiaires, certaines variations d'intonations pourraient moduler la signification d'une vocalisation ou d'une séquence de vocalisations. Chaque individu ayant sa propre manière d'exprimer un signal, la forme des variations d'intonations dépendra donc de l'individu émetteur et du contexte d'émission. Ces observations concordent avec celle de Kiley-Worthington (1999) sur les chevaux domestiques.

Dans certaines situations, telles que les interactions agonistiques ou les parades de cour les parades sexuelles, les chevaux émettent des séquences de vocalisations plus ou moins longues en fonction du degré d'excitation de l'animal. Durant les interactions agonistiques de forte intensité, des cris aigus peuvent être émis soit isolément soit en succession, formant alors une séquence de vocalisations. Le sonagramme de la **figure 8** illustre une séquence de cris aigus. Tout comme pour les signaux vocaux isolés, les variations d'intonation dans les séquences vocales permettent probablement de moduler la signification de la séquence.

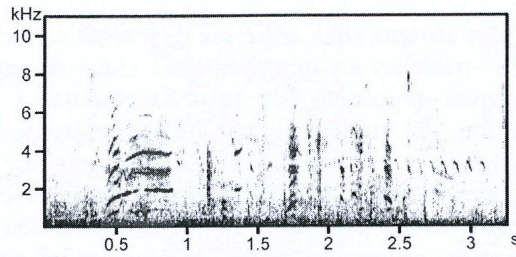


Fig 8 : Séquence de vocalisations (cris aigus) durant une interaction agnostique
Sequence of the vocalizations (squeals) produced during an agonistic interaction

De même, lors des parades sexuelles, les mâles produisent des séquences de vocalisations auxquelles répondent les femelles. Ces séquences sont composées le plus souvent d'appels sourds et vibrants, mais peuvent aussi contenir des cris aigus et des hennissements. Les sonagrammes des **figures 9 et 10** présentent une séquence de vocalisations émise par l'étalon Bendeguz alors qu'il approche une de ses femelles. On remarque qu'en début de séquence, les appels sourds et vibrants sont longs et espacés, mais qu'ils deviennent de plus en plus courts et rapprochés à mesure que Bendeguz se rapproche de la femelle. De plus, au cours de cette séquence, il émet une vocalisation intermédiaire entre le cri aigu et le hennissement. La réponse donnée par la femelle est un cri aigu souvent accompagné d'une ruade lorsqu'elle refuse les avances du mâle.

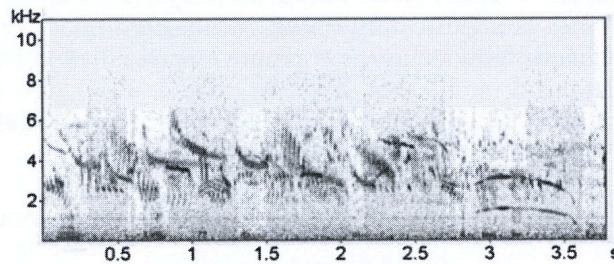
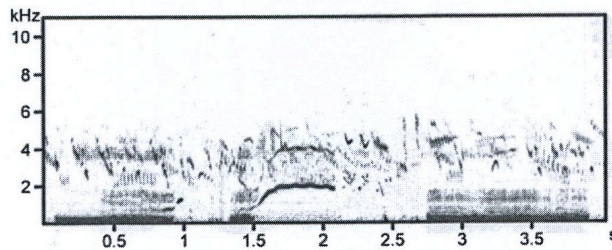


Fig 9 et 10 : Séquence de vocalisations (cris aigus, hennissement, appel sourd et vibrant) durant une interaction sexuelle
Sequence of the vocalizations (squeal, whinny and nicker) produced during a sexual encounter

Les séquences de cris aigus émises lors des interactions agonistiques traduisent une intensité de protestation supérieure à celle contenue dans le cri isolé. L'accroissement d'intensité de protestation dans ces séquences peut s'exprimer selon l'individu par l'augmentation soit du nombre, soit de la durée des cris formant celles-ci. Lors des parades sexuelles, la composition des séquences de vocalisations ainsi que leur rythme et leur durée sont caractéristiques de chaque mâle. Ceci concorde avec les résultats de WARING (1983) et de KILEY (1972) sur les chevaux domestiques et sauvages. La composition des séquences dépend aussi du degré d'excitation du mâle, les séquences les plus longues reflétant un taux d'excitation plus important. Selon l'hypothèse de KILEY-WORTHINGTON, le mâle peut émettre une vocalisation variant du cri aigu au hennissement en fonction d'un degré croissant d'excitation.

Nos résultats indiquent des différences hautement significatives entre les vocalisations des mâles et des femelles (test du χ^2 , $p < 0,0001$), de même qu'une différence significative entre les vocalisations émises en dehors et pendant la période de formation du harem de Bendeguz. La comparaison des vocalisations des mâles et des femelles permet de constater les différences suivantes :

De manière générale, les femelles émettent plus souvent des signaux sonores que les mâles, et plus souvent de cris aigus que les mâles. Elles n'ont jamais émis d'appel sourd et vibrant, ce qui peut être dû au fait que cette catégorie de vocalisations, la plus souvent émises envers le poulain, est de faible intensité et n'est donc audible que lorsqu'on est proche du couple mère-enfant. De plus, l'enregistrement est rendu difficile par le comportement protecteur de la mère qui chasse tout individu s'approchant de son petit. Les mâles hennissent plus souvent que les femelles, ce qui concorde avec les résultats obtenus dans dix zoos par BOYD et HOUP (1994) qui expliquent cette différence de comportement par le fait que les mâles hennissent pour attirer les femelles ou pour annoncer leur présence à d'autres mâles.

Lors de la formation du harem de Bendeguz, nos résultats montrent que le taux de vocalisation total augmente de façon significative ($p < 0,05$) par rapport à celui émis auparavant dans le groupe d'origine. Ici, c'est l'étalon qui vocalise davantage que les femelles, et produit de nombreux appels sourds et vibrants et davantage de hennissements, tandis que les femelles hennissent plus qu'en temps normal et produisent davantage de cris aigus. Les différences dans la répartition des fréquences d'émission en fonction du sexe sont liées à l'augmentation du taux d'interactions sociales durant la formation d'un harem, augmentation permettant d'établir une hiérarchie de dominance entre les différents individus. De plus, ces changements surviennent alors que les femelles de ce nouveau harem sont réceptives sexuellement, il y a donc une augmentation du nombre de parades de cour et des vocalisations qui y sont associées.

Conclusion

Cette étude a permis une première description du répertoire des signaux sonores utilisés par le cheval de Przewalski en milieu naturel. Les différences constatées entre mâles et femelles n'ont jamais encore été documentées et demandent à être comparées à des données parallèles sur le cheval domestique. Indépendamment du sexe, on observe aussi une variabilité inter individuelle, chaque cheval ayant probablement une signature vocale personnelle. De plus, selon son « tempérament », son degré d'indécision et d'excitation ou la nature de ce qu'il veut exprimer, un individu peut émettre des vocalisations intermédiaires et/ou des séquences de vocalisations dont la signification reste à approfondir.

La plupart des études menées sur les émissions sonores définissent les grands types de vocalisations ainsi que les situations types dans lesquelles elles sont émises. Cependant, très peu s'intéressent à la variabilité des vocalisations ainsi qu'aux séquences de vocalisations et à leur contexte d'émission. Il serait intéressant d'étudier plus en profondeur ces sujets afin d'avoir une vision plus complète de la complexité de la communication vocale chez les chevaux.

REMERCIEMENTS

Nous tenons tout spécialement à remercier les docteurs ZIMMERMANN et KOLTER du zoo de Cologne, pour l'autorisation d'accès aux chevaux de Przewalski du Parc National d'Hortobágy, ainsi que monsieur SÁNDOR, directeur du Parc National d'Hortobágy pour nous avoir autorisé l'accès au Parc National ainsi que pour son aide matérielle sur le terrain.

BIBLIOGRAPHIE

- ALTMANN, J., 1974, Observational study of behaviour : sampling methods. *Behaviour*, 49, p. 227-267.
- BOYD, L., HOUP, K. A., 1994. *Przewalski's horse, The history and biology of an endangered species*, State University of New York Press, Albany, USA.
- FEH, C., 1988, Social Behaviour and relationships of Przewalski Horses in Dutch Semi-Reserves. *Applied Animal Behaviour Science*, 21, 71-87.
- FEIST, J. D., McCullough, D. R., 1976, Behavior Patterns and Communication in Feral Horses. *Z. Tierpsychol.*, 41, 337-371.
- IMMELMAN, K., 1990 – Dictionnaire d'Ethologie, 293 pp, Mardaga, Liege-Bruxelles.

- KEIPER, R., 1988. Social Interactions of the Przewalski Horse (*Equus przewalski Poliakov, 1881*) Herd at the Munich Zoo. *Applied Animal Behaviour Science*, 21, 89-97.
- KEIPER, R., RECEVEUR, H., 1992, Social interactions of free-ranging Przewalski horses in semi-reserves in the Netherlands. *Applied Animal Behaviour Science*, 33, 303-318.
- KILEY, M., 1972 The vocalizations of ungulates, their causation and function. *Z. Tierpsychol.*, 31, 171-222.
- KILEY-WORTHINGTON, M., 1999, Le comportement des chevaux, Zulma.
- KOLTER, L., Zimmermann, W., 1988, Social Behaviour of Przewalski Horses (*Equus p. przewalskii*) in the Cologne Zoo and its Consequences for Management and Housing. *Applied Animal Behaviour Science*, 21, 117-145.
- MACFARLAND D, 1990. Dictionnaire du comportement animal. Robert Laffont, S.A., Paris, 1013 pp.
- PONCIN, P., HUYNEN, M.-C., RUWET, J. C., 2002. Communication et langage chez les animaux. *Bulletin de la Société Royal des Sciences de Liège*, Vol. 71, 4, 213-228.
- VAN DIERENDONCK, M. C., 1996. Behavioural observations of reintroduced Takhi or Przewalski horses (*Equus ferus przewalskii*) in Mongolia. *Applied Animal Behaviour Science*, 50, 95-114.
- WARING, G. H., 1983. Horse Behavior: The Behavioral Traits and Adaptations of Domestic and Wild Horses, Including Ponies, Noyes Publications, Park Ridge, New Jersey, USA.
- ZIMMERMANN, W., KOLTER, L., 1998, Przewalski's horses in the Hortobágy Pusztá - a nature and species protection project. *Zeitschrift des Kölner Zoo*, Heft 1/41.

