

Dynamique de groupe et dépendance de la taille du groupe par rapport à la densité de population locale chez le chamois des Pyrénées, *Rupicapra pyrenaica*

Animal Behaviour, 2008, 75(2): 361–369
doi: 10.1016/j.anbehav.2006.09.030

Group dynamics and local population density dependence of group size in the Pyrenean chamois, *Rupicapra pyrenaica*

Dominique Pépin & Jean-François Gerard

Comportement et Ecologie de la Faune Sauvage, Institut National de la Recherche Agronomique

(Received 3 March 2006; initial acceptance 19 May 2006;
final acceptance 10 November 2006; MS. number: 8872)

Résumé

Plusieurs modèles ont récemment confirmé l'hypothèse selon laquelle la taille moyenne des groupes devrait augmenter avec la densité de population chez les espèces animales dont les groupes sont instables. **Cependant**, sur la base d'hypothèses différentes concernant les mécanismes de fusion et de scission des groupes, ces modèles prédisent des relations quantitativement différentes entre la taille moyenne des groupes et la densité de population. Profitant d'une situation quasi expérimentale, nous avons étudié la dynamique diurne des groupes de chamois des Pyrénées dans un pâturage ouvert de 58 hectares situé dans une zone protégée pendant l'hiver. La taille moyenne des groupes était proportionnelle à la densité de population locale élevée à la puissance $2/3$ dans le pâturage, ce qui implique que le nombre moyen de groupes était lié à la racine cubique de la densité de population locale. Sur la base du devenir des groupes comprenant des individus marqués, nous avons constaté que : (1) le taux de formation de groupes augmentait à mesure que le nombre de groupes dans le pâturage augmentait ; (2) le taux de division des groupes augmentait avec leur taille ; et (3) le taux de fusion et de division des groupes augmentait à mesure que la densité de population locale augmentait. Nous discutons du rôle possible de la **structure spatiale** de la population et de l'association mère-petit dans la dynamique de formation des groupes et dans les relations entre la taille moyenne des groupes et la densité de population

Mots-clés : dépendance à la densité ; dynamique des groupes ; taille des groupes ; densité de population ; chamois des Pyrénées ; *Rupicapra pyrenaica*

INTRODUCTION

Le **groupe** est une facette de l'organisation sociale qui varie considérablement d'une espèce à l'autre, ainsi qu'au fil des saisons et selon les zones géographiques au sein d'une même espèce (Krause & Ruxton 2002). De nombreuses hypothèses **fonctionnelles**, impliquant la répartition des ressources, les risques de prédation, les stratégies de reproduction et les liens de **parenté** entre les individus, ont été proposées pour expliquer les schémas observés

(Hamilton 1971 ; Jarman 1974 ; Molvar & Bowyer 1994 ; Danchin et al. 2005). **Néanmoins**, ces hypothèses ne nous apprennent rien sur les mécanismes immédiats à l'œuvre.

Certains auteurs ont suggéré que chaque individu essaie de faire partie d'un groupe dont la taille est aussi proche que possible de la valeur qui maximise sa condition physique (Sibly 1983 ; Clark & Mangel 1984 ; Pulliam & Caraco 1984 ; Focardi & Paveri-Fontana 1992 ; Ranta 1993 ; Seno 2006). Les modèles dans lesquels cette hypothèse est supposée vraie montrent que les groupes devraient être assez stables et que leur taille moyenne devrait être indépendante de la densité de population en soi (Sibly 1983 ; Giraldeau & Caraco 2000 ; Gerard et al. 2002). **En conséquence**, l'hypothèse selon laquelle les animaux recherchent un groupe de taille optimale peut être valable pour les espèces qui forment des associations à long terme, telles que les cétacés, les proboscidiens et de nombreux primates (Dittus 1987 ; Henzi et al. 1997 ; Lehmann & Bosch 2004 ; Karczmarski et al. 2005 ; Wittemyer et al. 2005). **En revanche**, cette hypothèse semble beaucoup moins réaliste pour les espèces formant des groupes instables dont la taille est, en outre, très sensible à la densité de population (Gerard et al. 2002). De nombreux ruminants et kangourous, par exemple, forment des groupes dont la composition change continuellement (par exemple Murray 1981 ; Lott & Minta 1983 ; Southwell 1984b ; Fichter 1987 ; Hillman 1987 ; Barrette 1991 ; Marchal et al. 1998) et dont la taille augmente avec la densité de population (par exemple Taylor 1982, 1983 ; Johnson 1983 ; Witz & Lörcher 1983 ; Southwell 1984a ; Barrette 1991 ; Lawes & Nanni 1993 ; Gerard et al. 1995 ; Toigo et al. 1996). Malgré l'attention accordée à la vie en groupe dans la littérature, peu d'études ont tenté d'établir les **mécanismes sous-jacents** à la formation de ces groupes éphémères (Krause & Ruxton 2002 ; Croft et al. 2003).

Dans une étude sur l'organisation sociale du kangourou roux, *Macropus rufus*, et du kangourou gris, *Macropus giganteus*, Caughley (1964) a suggéré que le taux élevé de scission et de fusion des groupes chez les grands herbivores est la principale cause immédiate de l'augmentation de la taille moyenne des groupes avec la densité de population. **Son explication était simple : si les groupes fusionnent et se divisent fréquemment, toute augmentation de la densité de population devrait augmenter le taux de rencontre et de fusion des groupes, et donc augmenter leur taille moyenne.** Plusieurs modèles basés sur l'hypothèse que les individus rejoignent librement leurs congénères et quittent le groupe auquel ils appartiennent sans rechercher une taille de groupe préférée ont confirmé l'intuition fondamentale de Caughley (Bonabeau & Dagorn 1995 ; Gerard & Loisel 1995 ; Gueron & Levin 1995 ; Niwa 1998). Ils montrent également que la taille des groupes devrait augmenter avec l'ouverture de l'habitat (Gerard et al. 2002). **Néanmoins**, ces modèles diffèrent dans la relation exacte qu'ils établissent entre la taille moyenne des groupes et la densité de population. La taille moyenne des groupes varie avec la racine carrée de la densité de population dans les modèles de Bonabeau & Dagor (1995) et Gueron & Levin (1995), mais de manière asymptotiquement linéaire avec la densité de population dans le modèle de Niwa (1998). **En effet**, les modèles diffèrent à bien des égards, notamment en ce qui concerne les modalités exactes de fusion et de scission des groupes. Bien que le nombre de fusions soit toujours supposé augmenter avec la densité des groupes, la probabilité de fusion de deux groupes est supposée être soit constante, soit dépendante de leur taille. **De même**, selon les modèles, la probabilité qu'un groupe se scinde est supposée être soit indépendante, soit dépendante d'une fonction croissante de sa taille.

Krause & Ruxton (2002, page 154) ont affirmé que les études modélisant les processus sous-jacents au comportement de regroupement reposent souvent sur des hypothèses largement non vérifiées. Ils ont donc conclu que des travaux empiriques supplémentaires étaient nécessaires sur la manière dont les groupes se forment et se divisent, et ont recommandé de prendre explicitement en compte la densité de population lors de l'étude de facteurs tels que la taille des groupes, leur nombre et leur fréquence de rencontre. Afin d'approfondir nos connaissances sur la dynamique du regroupement, **Krause & Ruxton (2002) ont proposé de recourir à des expériences de manipulation dans lesquelles la densité est modifiée et d'observer la distribution de la taille des groupes qui en résulte.**

Les **schémas** de regroupement du chamois des Pyrénées, ou isard, ont été étudiés dans diverses zones protégées (Berduco & Bousses 1985 ; Lovari & Cosentino 1986 ; Richard-Hansen et al. 1992 ; Pépin et al. 1996*b, d*). **Cependant**, les facteurs déterminant la variation des groupes chez cette espèce de bovidés vivant en montagne restent controversés, car les études variaient à bien des égards (objectif de l'étude, saison, densité de population, type d'habitat). Parmi les études citées ci-dessus, seules celles menées par Pépin et al. (1996*b*) ont mis l'accent sur les variations diurnes de la taille et du nombre des groupes. Ces variations diurnes se sont produites dans un pâturage ouvert situé au fond d'une vallée bordée d'une forêt de hêtres (*Fagus sylvatica*) et abritant un nombre d'individus qui variait considérablement d'un jour à l'autre et d'une heure à l'autre. Tirant parti de cette situation quasi expérimentale, qui minimisait les **effets confondants** de l'habitat et de la saison (bien documentés chez le chamois des Pyrénées ; Gonzalez & Berduco 1985 ; Richard-Hansen et al. 1992), nous avons analysé comment la taille et la densité des groupes variaient en fonction de la densité de population locale et comment l'instabilité des regroupements dépendait à la fois de la taille et de la densité des groupes et de la densité de population locale. Comme l'a souligné Taylor (1982), l'examen de l'influence de la densité sur la taille des groupes serait facilité par la présence de grandes zones homogènes.

Nous avons **d'abord** quantifié la densité de population locale en fonction des heures et des jours, le terme « densité de population locale » désignant le nombre total d'individus qui utilisaient les 58 hectares de pâturages ouverts. **Ensuite**, nous avons testé l'hypothèse selon laquelle le nombre et la taille des groupes sont liés à la densité de population locale (**hypothèse 1**). **Troisièmement**, afin de mieux comprendre les mécanismes sous-jacents à la dynamique des groupes, nous avons abordé la question de la **stabilité** des groupes à l'aide de données sur le devenir de 68 groupes comprenant au moins un chamois des Pyrénées identifié et marqué. Afin de tenir compte de la composition des groupes, sur la base de la présence d'individus adultes, nous avons distingué les groupes de mâles, les groupes de femelles et les groupes mixtes. Nous avons cherché à savoir si la **variation du taux de fusion** était liée au nombre de groupes dans le pâturage (**hypothèse 2**), si le taux de fission augmentait avec la taille du groupe (**hypothèse 3**) et si l'instabilité du groupe, c'est-à-dire le fait que le groupe soit impliqué à la fois dans une fusion et une fission, augmentait avec la densité de population locale (**hypothèse 4**).

METHODES

Zone d'étude et population

Nous avons mené cette étude entre le 27 novembre 1989 et le 23 mars 1990, à l'intérieur de la réserve naturelle d'Orlu (42°39' N, 1°58 E), sur le versant Français des Pyrénées. La zone d'étude était le pâturage ouvert appelé « Jasse d'En Gaudu ». Presque entièrement entouré d'une forêt de hêtres, ce pâturage montagnard était situé au fond de la vallée principale de la réserve, à une altitude comprise entre 1 380 et 1 540 mètres au-dessus du niveau de la mer. Deux caractéristiques topographiques principales divisaient la zone d'étude : une petite rivière (l'Oriège) avec une route en terre battue plus ou moins parallèle, qui se prolongeait jusqu'au cœur de la réserve pour la collecte d'eau et servait de sentier de randonnée, et un ravin perpendiculaire formé par un ruisseau (Rec de Terrès). Le pâturage était principalement utilisé par le bétail en été, mais uniquement par les chamois des Pyrénées en hiver.

Comme ailleurs en Europe occidentale, l'hiver 1989-1990 a été exceptionnellement doux, avec des températures minimales et maximales moyennes de -1,0°C et 11,0°C pendant la période d'étude à la station météorologique d'Orlu, située à 908 m d'altitude. Par la suite, en raison de l'absence inhabituelle de neige, les chamois des Pyrénées n'ont pas été limités dans leur utilisation des pâturages de montagne, qui sont restés entièrement exempts de neige pendant la majeure partie de l'hiver.

Dans notre population étudiée, le rut et les naissances ont eu lieu respectivement en novembre et fin mai. Protégée depuis 1943 (chasse interdite, accès interdit aux chiens, circulation restreinte), la population avait une densité d'environ 31 individus/100 ha sur l'ensemble de la réserve (Allainé et al. 1991). Il n'y avait pas de dimorphisme de masse corporelle entre les mâles et les femelles adultes (masse corporelle moyenne des adultes des deux sexes : 25 kg), probablement en raison de la forte densité de population (Pépin et al. 1996a). La capture et la manipulation des animaux ont été effectuées conformément aux directives du ministère de l'Environnement et du Comité de protection et d'utilisation des animaux (1998). Grâce aux sessions de piégeage régulièrement organisées par l'Office national de la chasse et de la faune sauvage, la population comprenait un groupe d'animaux reconnaissables individuellement grâce à des étiquettes colorées fixées sur leur collier. Soixante-six de ces animaux marqués, 53 femelles et 13 mâles, ont utilisé les pâturages de montagne pendant l'hiver 1989-1990. Avec environ 0,17 mâle par femelle, le rapport entre les sexes de tous les adultes (marqués et non marqués) observés sur les pâturages de montagne n'était pas moins biaisé en hiver. Comme chez de nombreux autres ongulés de montagne, les adultes avaient tendance à former des groupes unisexués (Gerard & Richard-Hansen 1992) ; **néanmoins, cette tendance était beaucoup moins prononcée en hiver que pendant les autres saisons dans la population d'Orlu, 48% des mâles adultes étant observés dans des groupes mixtes contre 23% pendant le reste de l'année** (Richard-Hansen & Campan 1992).

Collecte des données

Les observations sur le terrain ont été réalisées à l'aide de jumelles 10 × 40 et d'un télescope 20-40×, à partir de deux affûts offrant une vue d'ensemble du pâturage. Nous avons distingué chaque groupe de ses voisins en comparant la distance interindividuelle moyenne au sein du groupe et la distance intergroupe (Clutton-Brock et al. 1982), **la distance entre les groupes**

correspondant généralement à 50 m ou plus (Richard & Pépin 1990). Au-delà de cette distance, les groupes perdaient généralement leur cohésion (c'est-à-dire qu'ils étaient sur le point de se séparer). L'ensemble du pâturage a été balayé à intervalles d'une heure, de l'aube (7 h), avant l'arrivée des animaux sur le site, jusqu'au crépuscule (17 h), pendant 27 jours, ce qui a permis d'obtenir un échantillon total de 297 balayages. À chaque balayage, nous avons enregistré le nombre, la taille et l'emplacement des groupes, ainsi que l'identité des individus marqués que les groupes pouvaient inclure. Le sexe de chaque animal adulte a été déterminé sur la base de traits morphologiques (forme et épaisseur des cornes, port du corps ; Couturier 1938). Comme nous nous sommes concentrés sur les changements de taille et de composition des groupes comprenant des individus marqués, nous avons effectué au moins deux balayages supplémentaires sur ces groupes entre deux balayages consécutifs de l'ensemble du pâturage. Pour les groupes comprenant des individus marqués, nous avons distingué les groupes exclusivement masculins (mâles adultes âgés d'au moins 4 ans), les groupes exclusivement féminins (femelles adultes, chevreaux, jeunes d'un an et/ou jeunes jusqu'à 3 ans) et les groupes mixtes (au moins un mâle adulte et une femelle adulte).

Analyse des données

La distribution du nombre total d'animaux par balayage était loin d'être normale, avec de nombreux scores nuls. Par conséquent, afin de détecter l'effet de l'heure de la journée sur la population locale utilisant le pâturage, nous avons utilisé le test de Friedman χ^2_r (et le coefficient de concordance de Kendall W associé) plutôt que l'ANOVA. Les différences entre les heures ont ensuite été analysées plus en détail à l'aide de la procédure de comparaison multiple non paramétrique de type Tukey décrite par Zar (1996).

Les groupes observés étaient très instables et le nombre d'animaux sur l'ensemble du pâturage fluctuait d'heure en heure. En conséquence, nous avons étudié les relations entre la taille moyenne ou le nombre de groupes et la densité de la population locale en considérant les scans comme des unités d'échantillonnage indépendantes. L'augmentation de la taille moyenne des groupes (y_1) et du nombre de groupes (y_2) avec la densité de population locale (x) a d'abord été testée à l'aide du coefficient de corrélation de Kendall τ . Nous avons ensuite cherché à savoir si les augmentations observées correspondaient approximativement à (1) des fonctions linéaires $y = a + bx$, (2) des fonctions logarithmiques $y = a + b \times \ln(x)$, (3) des fonctions exponentielles $y = e^{a + bx}$ (ou de manière équivalente $\ln(y) = a + bx$) ou (4) des fonctions puissances $y = e^{ax^b}$ (ou de manière équivalente $\ln(y) = a + b \times \ln(x)$). Nous avons d'abord calculé les régressions linéaires de la taille moyenne et du nombre de groupes sur la densité de population locale, lorsque (1) x , y_1 et y_2 n'étaient pas transformés, (2) seul x était transformé en logarithme, (3) seuls y et y étaient transformés en logarithme, ou (4) x , y_1 et y_2 étaient tous transformés en logarithme. Nous avons ensuite amélioré la qualité de l'ajustement de chaque régression linéaire en utilisant une procédure standard de régression polynomiale par étapes (Zar 1996), c'est-à-dire en vérifiant que les valeurs de régression polynomiale du deuxième, troisième et quatrième degré ne différaient pas significativement de 0 pour les termes dont le degré était supérieur à 1.

Des événements d'instabilité se sont produits lorsque des groupes d'individus se sont séparés et/ou mélangés. Nous avons identifié ces événements dans l'ensemble de données sur la base de la structure et de la composition des groupes qui comprenaient des animaux marqués) qui

avaient été suivis pendant une heure complète (c'est-à-dire observés pendant deux balayages consécutifs de l'ensemble du pâturage, et réobservés entre-temps). Globalement, nous avons vérifié s'il y avait un changement diurne possible dans la composition et la taille des groupes initiaux par rapport aux groupes suivants. Nous avons identifié les événements de **fusion** comme étant tout moment où au moins un individu marqué a été trouvé dans un groupe d'une taille donnée lors d'une observation, puis enregistré dans un groupe de plus grande taille lors de l'observation suivante. De manière symétrique, nous avons identifié les événements de fission comme étant tout moment où au moins un animal marqué a d'abord été enregistré dans un groupe d'une taille donnée, puis retrouvé dans un groupe plus petit lors de l'observation suivante. Afin d'identifier les cas de fusion et de fission survenant entre une observation et les suivantes, nous avons vérifié le devenir des groupes comprenant plusieurs individus marqués. La probabilité qu'un groupe fusionne avec au moins un autre groupe au cours d'une heure a été analysée en fonction de sa taille initiale et du nombre initial de groupes présents dans le pâturage, à l'aide d'une régression logistique binaire. La même analyse a été effectuée pour la probabilité que le groupe se divise au moins une fois au cours d'une heure, puis pour la probabilité que le groupe se divise et fusionne au cours d'un intervalle d'une heure.

RESULTATS

Densité de population locale

Aucun chamois des Pyrénées n'a été aperçue dans les pâturages lors des 140 balayages, soit dans 47,1% des cas. La plupart (82) de ces balayages correspondent à des observations sur le terrain, effectuées tôt le matin (avant 9 heures) et en fin d'après-midi (après 15 heures). **Néanmoins**, 58 balayages sans présence d'animaux ont également été effectués entre 9 h et 15 h (6 à 10 cas par heure). Dans les 157 balayages restants, le nombre total d'animaux enregistrés variait de 1 à 191 (médiane = 21, moyenne = 32,7). **Globalement**, l'heure de la journée a eu un effet significatif sur la densité de la population locale (test de Friedman : $\chi^2_r = 70,490$, $k = 11$, $N = 27$, $P < 0,0001$). **Cependant**, la concordance entre les jours était faible ($W = 0,261$) : les scans effectués à 7 h, 8 h et 17 h ont révélé en moyenne moins de chamois des Pyrénées que certains scans effectués à midi, mais ceux effectués entre 9 h et 16 h ne présentaient pas de différence significative (procédure de comparaison multiple de type Tukey avec un taux d'erreur expérimental de 0,05).

Taille moyenne et nombre de groupes

Les groupes observés ($N = 494$) comprenaient entre 1 et 91 animaux (moyenne = 10,4, fourchette moyenne 1,0-73,0). Le nombre de groupes correspondant variait de 1 à 10, couvrant ainsi une fourchette plus étroite. La taille moyenne et le nombre de groupes par observation ($N = 157$) avaient tendance à augmenter avec la densité de population locale (taille moyenne des groupes : $\tau = 0,641$, $P = 0,0001$; nombre de groupes : $\tau = 0,471$, $P = 0,0001$). **Cependant**, l'augmentation n'était pas linéaire : les régressions polynomiales effectuées sur des données non transformées ont montré qu'il était nécessaire d'introduire un terme du second degré pour rendre compte des relations entre la taille moyenne ou le nombre de groupes et la densité de population locale (Tableau 1). Les augmentations de la taille moyenne et du nombre de groupes n'étaient pas logarithmiques puisque le terme du second degré restait significatif lorsque la densité de population locale était transformée en logarithme (Tableau 1), ni exponentielles puisque les logarithmes de la taille moyenne et du

nombre de groupes n'étaient pas linéairement liés à la densité de population locale (**Tableau 1**). **En revanche**, ces deux logarithmes étaient des fonctions linéaires du logarithme de la densité de population locale (**Tableau 1**). La transformation log-log semblait d'autant plus satisfaisante que la ligne de régression obtenue passait très près de l'origine (constante de 0,006 pour la taille moyenne des groupes et de -0,006 pour le nombre de groupes ; valeurs non significativement différentes de 0 à $P = 0,95$). **En conséquence**, lorsqu'il n'y avait qu'un seul chamois des Pyrénées dans le pâturage, les estimations de la taille moyenne des groupes et du nombre de groupes étaient très proches de 1,0. Cette propriété souhaitable n'a pas été observée avec les autres transformations ni avec les données non transformées (**Tableau 1**).

Tableau 1. Résultats des régressions polynomiales de la taille moyenne des groupes (y_1) et du nombre de groupes (y_2) sur le nombre d'animaux (x), lorsque x , y_1 et y_2 n'ont pas été transformés, lorsque seul x a été transformé en logarithme, lorsque seuls y et y ont été transformés en logarithme, et lorsque x , y_1 et y_2 ont tous été transformés en logarithme

	Degree of fitted polynomial							
	y_1				y_2			
	1st	2nd	3rd	4th	1st	2nd	3rd	4th
Highest-degree term								
(1) x , y_1 and y_2 untransformed	0.000	0.000	0.477	0.872	0.000	0.012	0.198	0.855
(2) x log transformed	0.000	0.002	0.891	0.608	0.000	0.004	0.463	0.563
(3) y_1 & y_2 log transformed	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.001	0.048	0.320
(4) x , y_1 & y_2 log transformed	0.000	0.100	0.601	0.248	0.000	0.100	0.601	0.248
Coefficient of determination R^2								
(1) x , y_1 & y_2 untransformed	0.371	0.421	0.423	0.423	0.346	0.372	0.379	0.379
(2) x log transformed	0.382	0.420	0.420	0.421	0.342	0.377	0.379	0.381
(3) y_1 & y_2 log transformed	0.444	0.582	0.645	0.677	0.318	0.366	0.382	0.386
(4) x , y_1 & y_2 log transformed	0.720	0.725	0.725	0.728	0.376	0.387	0.388	0.393
Estimate of y_1 & y_2 for $x=1$								
(1) x , y_1 & y_2 untransformed	4.627	2.348	1.838	1.957	1.997	1.676	1.490	1.463
(2) x log transformed	4.672	1.374	1.143	0.472	0.311	1.436	1.188	1.036
(3) y_1 & y_2 log transformed	3.777	2.673	2.049	1.685	1.791	1.564	1.429	1.364
(4) x , y_1 & y_2 log transformed	1.006	0.827	0.874	0.961	0.994	1.209	1.144	1.041

Estimates of y_1 (mean group size) and y_2 (number of groups) should be equal to 1 when $x = 1$ (i.e. when there was only one animal on the pasture).

En utilisant des régressions linéaires sans constante dans les coordonnées log-log, nous avons obtenu une valeur estimée $\pm$ SE de $0,676 \pm 0,013$ pour la pente de la ligne de régression correspondant à la taille moyenne des groupes. Comme le nombre de groupes est, par définition, le rapport entre la densité de population et la taille moyenne des groupes, le résultat précédent implique une valeur estimée de $0,324 \pm 0,013$ pour la pente de la ligne de régression correspondant au nombre de groupes (**Fig. 1**). Ces coefficients différaient de 0,5 (test t de Student : $t_{156} = 13,102$, $P < 0,0001$), mais ne différaient pas de manière significative de 0,67 et 0,33, respectivement ($t_{156} = 0,675$, $P = 0,50$). **Par conséquent**, la valeur attendue pour la taille moyenne des groupes était approximativement égale à la densité de population locale élevée à la puissance $2/3$, tandis que la valeur attendue pour le nombre de groupes était approximativement égale à la racine cubique de la densité de population locale.

Dynamique des groupes

Dix-sept groupes de mâles, 20 groupes de femelles et 31 groupes mixtes comprenant, au moins au départ, un chamois des Pyrénées marqué ont été suivis pendant une heure. Nous avons constaté que ces observations concernaient principalement des groupes de mâles adultes tôt le matin, puis des groupes mixtes en milieu de journée (**Fig. 2**). Cinq groupes de mâles et 12 groupes de femelles sont devenus des groupes mixtes (29,4% contre 60%). Trois groupes mixtes comprenant plusieurs individus marqués ont donné naissance à six groupes filles (un groupe de femelles et cinq groupes mixtes). Les 28 groupes mixtes restants ont

donné naissance à trois groupes de mâles, cinq groupes de femelles et 20 groupes mixtes. Par conséquent, les changements dans la composition des groupes ont été plus fréquents parmi les groupes de femelles que parmi les groupes de mâles ou les groupes mixtes (test du chi carré : $\chi^2_2 = 8,655$, $P = 0,013$).

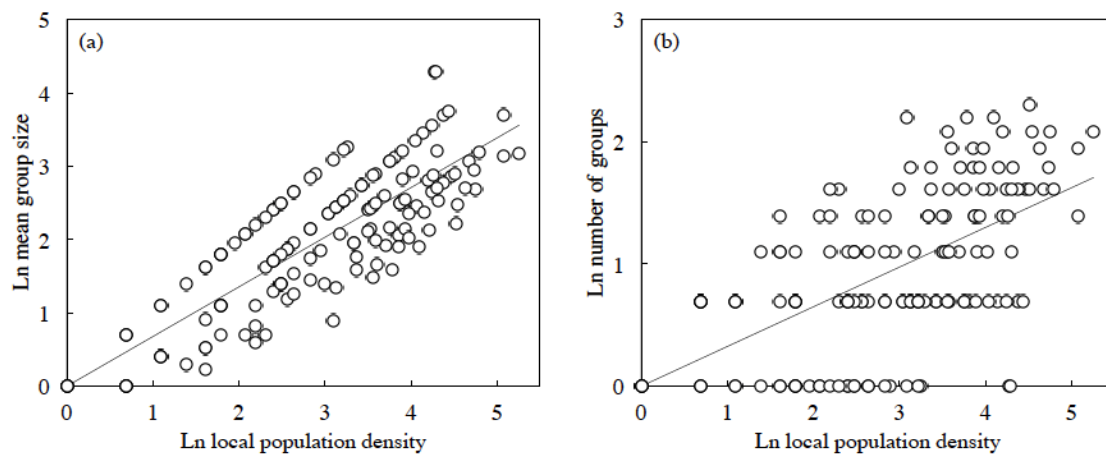


Figure 1. (a) Taille moyenne des groupes et (b) nombre de groupes représentés en fonction de la densité locale de la population de chamois des Pyrénées dans le pâturage de 58 ha, en coordonnées logarithmiques. Les lignes droites ont été obtenues par régression linéaire sans constante : (a) $Y = 0,676X$, $R^2 = 0,720$; (b) $Y = 0,324X$, $R^2 = 0,376$

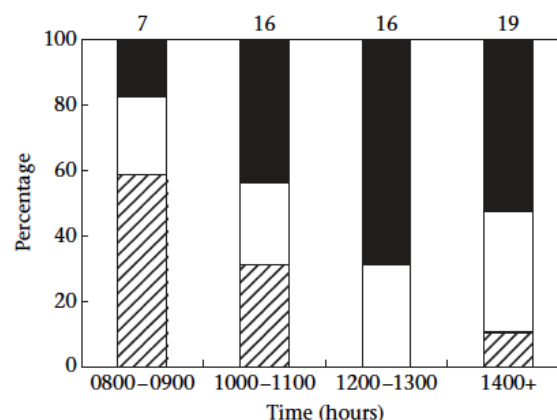


Figure 2. Composition sexuelle adulte des groupes de chamois des Pyrénées exprimée par rapport aux heures de clarté dans un échantillon de 68 groupes comprenant au moins un individu marqué. Les chiffres au-dessus des barres correspondent au nombre de groupes échantillonnés dans chacune des quatre classes d'heures de clarté. ▨ : mâle ; □ : femelle ; ■ : mâle et femelle

Des changements de taille ou de composition se sont produits dans 58 des 68 groupes qui comprenaient initialement au moins un individu marqué (85,3%) : sept groupes se sont divisés au moins une fois, 24 ont fusionné avec au moins un autre groupe et 27 se sont à la fois divisés et fusionnés au moins une fois, ces deux processus étant réversibles à très court terme. Par conséquent, les fusions ont été plus fréquentes que les scissions, ce qui suggère que les groupes quittant le pâturage étaient en moyenne plus importants que ceux qui y entraient. La taille finale des groupes suivis pendant 1 heure était en moyenne supérieure à leur taille initiale (23,1 contre 15,1 ; test t apparié : $t_{67} = 3,486$, $N = 68$, $P = 0,0009$; voir le Tableau 2 pour les comparaisons horaires).

Tableau 2. Variations diurnes de la taille moyenne et médiane initiale et finale des groupes parmi les 68 groupes de chamois des Pyrénées comprenant des individus marqués et suivis pendant 1 heure

Time intervals (hours)	Number of groups	Mean group size		Median group size	
		Initial	Final	Initial	Final
0800–0900	6	1.5	6.3	1	1
0900–1000	11	4.8	10.1	5	11
1000–1100	9 (+3)	7.9	20.0	6	16
1100–1200	7	14.7	20.1	4	16
1200–1300	8	24.0	50.6	21.5	46
1300–1400	8	30.9	26.1	19	23
1400–1500	11	17.1	29.6	17	32
1500–1600	5	24.6	37.6	18	33
1600–1700	3	13.0	3.7	5	5
0800–1700	68 (+3)	15.1	23.5	8	18

Dans trois cas, un groupe initial comprenant plusieurs individus marqués a donné naissance à deux groupes filles entre 10 h et 11 h

Une analyse de régression logistique binaire a montré que la probabilité qu'une fusion de groupes se produise au moins une fois par heure augmentait avec le nombre de groupes enregistrés au début de la période d'observation ($\chi^2_1 = 6,881, P = 0,01$). La même analyse n'a révélé aucun effet significatif de la taille initiale du groupe ($\chi^2_1 = 2,343, P = 0,12$) ni aucune interaction entre la taille initiale du groupe et le nombre de groupes ($\chi^2_1 = 2,302, P = 0,13$). La probabilité de fusion pour un groupe initialement seul dans le pâturage était loin d'être maximale (Fig. 3). **En effet**, ce groupe pouvait commencer par se diviser et d'autres groupes pouvaient entrer dans la zone d'étude avant la fin de l'heure d'observation.

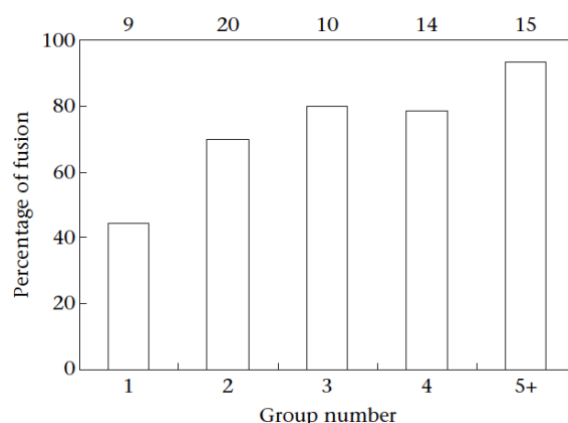


Figure 3. Répartition des événements de fusion, survenus pendant un intervalle d'une heure dans un échantillon de 68 groupes de chamois des Pyrénées comprenant au moins un individu marqué, exprimée par rapport au nombre de groupes. Les chiffres au-dessus des barres indiquent le nombre de groupes échantillonnés dans chacune des cinq classes de nombre de groupes

La probabilité qu'un groupe de deux individus ou plus se divise au moins une fois au cours d'une heure augmentait avec sa taille initiale (régression logistique binaire : $\chi^2_1 = 5,490, P = 0,02$), mais était indépendante du nombre initial de groupes ($\chi^2_1 = 0,213, P = 0,65$) et de l'interaction entre les deux facteurs ($\chi^2_1 = 0,154, P = 0,70$). La probabilité de scission pour un groupe d'un individu n'était pas complètement nulle (Fig. 4) : au cours d'une heure, un groupe d'un individu pouvait temporairement fusionner avec un autre groupe, puis quitter ce groupe avant la fin de la période d'observation correspondante.

Une analyse de régression logistique binaire supplémentaire a montré que la probabilité qu'un groupe se divise et fusionne au cours d'une période d'une heure augmentait de manière significative avec la densité de population locale ($\chi^2_1 = 20,491, P < 0,0001$; Fig. 5).

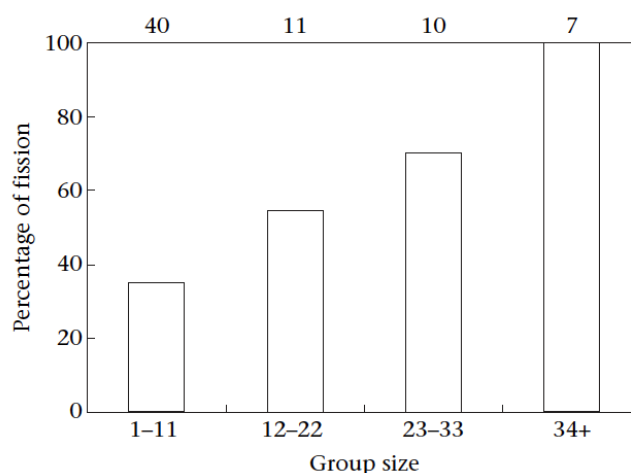


Figure 4. Répartition des événements de fission, survenus pendant un intervalle d'une heure dans un échantillon de 68 groupes de chamois des Pyrénées comprenant au moins un individu marqué, exprimée par rapport à la taille du groupe. Les chiffres au-dessus des barres indiquent le nombre de groupes échantillonnés dans chacune des quatre classes de taille de groupe

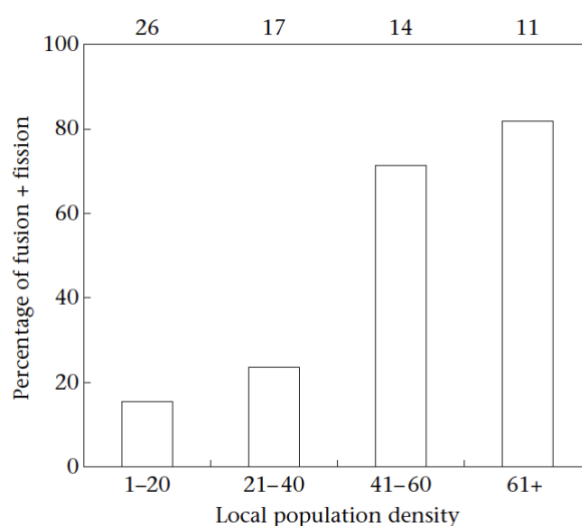


Figure 5. Répartition des événements de fusion-fission survenus pendant un intervalle d'une heure dans un échantillon de 68 groupes de chamois des Pyrénées comprenant au moins deux individus marqués, exprimée par rapport à la densité de population locale. Les chiffres au-dessus des barres indiquent le nombre de groupes échantillonnés dans chacune des quatre classes de taille de population

DISCUSSION

Densité de population locale

Tôt le matin, le flux de chamois a commencé avec l'arrivée de quelques mâles adultes solitaires qui se reposaient dans la forêt de hêtres environnante. Il est plus difficile de voir des congénères la nuit et dans un habitat fermé que pendant la journée et dans un habitat ouvert. **Par conséquent**, les animaux auraient moins de chances de rencontrer d'autres individus (Jarman 1974 ; Taylor 1982 ; Barrette 1991 ; Gerard et al. 1993 ; Marchal et al. 1998). Les chamois se sont **progressivement** concentrés sur les pâturages de montagne au cours de la journée, comme l'a rapporté Southwell (1984a) pour le kangourou gris de l'Est. Ce schéma explique pourquoi l'heure du jour a eu une influence significative sur la densité de la population locale, avec une augmentation progressive de la taille et du nombre total des groupes entre l'aube et le milieu de l'après-midi (Pépin et al. 1996a). **Comme les mâles adultes étaient présents dans les pâturages bien avant les femelles, il y avait de fortes chances que les**

groupes de femelles fusionnent avec les groupes de mâles peu après leur arrivée. Ce facteur de proximité peut expliquer pourquoi les changements dans la composition des groupes se produisaient plus fréquemment dans les groupes de femelles que dans les groupes de mâles ou mixtes.

Cependant, même au milieu de la journée, c'est-à-dire entre 9h et 15h, il y avait 6 à 10 balayages (22 à 37% des cas) sans aucun individu repéré. **Par conséquent**, les chamois descendent à des moments différents et la densité de population locale était loin d'être aléatoire, le rassemblement d'individus ayant un intérêt commun pour ce site très attractif changeant d'un jour à l'autre en raison de diverses contraintes environnementales (par exemple, le climat, les perturbations humaines).

Dynamique de groupe

Les groupes de chamois des Pyrénées observés semblaient être fréquemment impliqués dans des événements de **fusion-fission** et n'étaient donc **pas** fixes en termes de taille ou de composition. Southwell (1984*b*) est parvenu à la même conclusion concernant la dynamique de formation des groupes chez les kangourous gris de l'Est. Les chamois mâles adultes arrivaient seuls tôt le matin dans les prairies, chacun dans son propre secteur, comme ils le font au printemps (Levet & Pépin 1994). Ils attiraient passivement les nouveaux arrivants qui, autrement, auraient choisi leur propre zone d'alimentation. **Puis**, d'autres animaux descendant progressivement se sont regroupés. **Par la suite**, le taux de fusion est devenu supérieur au taux de fission pendant la majeure partie de la journée, la taille finale des groupes suivie sur une période d'une heure étant nettement supérieure à leur taille initiale. Des changements diurnes similaires dans les regroupements hivernaux ont été observés par Marchal et al. (1998) chez les chevreuils Européens, *Capreolus capreolus*, qui colonisaient des plaines ouvertes et cultivées.

Comme prévu par la prédiction 2, le taux de fusion causé par l'attraction visuelle passive a augmenté avec l'augmentation de la densité des groupes dans les pâturages montagneux. C'est la première fois que cette relation est observée chez les grands herbivores. **De plus**, comme l'a constaté Southwell (1984*b*) pour les kangourous gris de l'Est, la taille du groupe n'a **pas** eu d'incidence sur le taux de fusion. Comme prévu dans la prédiction 3, le taux de fission des groupes a **augmenté** avec l'augmentation de la taille des groupes, peut-être en raison d'une diminution de la cohésion sociale et de l'efficacité de la recherche de nourriture avec la taille des groupes (Focardi & Pecchioli 2005). Southwell (1984*b*) a également constaté que le flux de départs des groupes était lié à la taille des groupes chez les kangourous gris de l'Est. **De plus**, nous n'avons constaté aucun effet de la densité des groupes sur le taux de fission. **Enfin**, comme prévu par la prédiction 4, le taux auquel les groupes de chamois des Pyrénées se sont joints et se sont séparés en une heure était lié à la densité de la population locale. **De même**, Southwell (1984*b*) a constaté que les taux de fusion et de fission augmentaient avec la densité de population, ce qui suggère qu'à des densités élevées, les groupes peuvent se former au moins en partie à la suite de rencontres **aléatoires** et que les animaux peuvent être incités à quitter le groupe auquel ils appartiennent en raison de la proximité de groupes voisins.

Taille et nombre de groupes

L'augmentation avec la densité de population locale a suivi une fonction de puissance tant pour la taille moyenne des groupes que pour leur nombre. Une augmentation de la taille des groupes avec la densité de population a été signalée chez plusieurs espèces de grands herbivores (par exemple, le kangourou roux : Newsome 1965 ; le cob à croissant, *Kobus (defassa) ngandae* ellipsiprymnus : Spinage 1969 ; le redunca bohor, *Redunca redunca* : Witz & Lörscher 1983 ; le cerf axis, *Axis axis* : Barrette 1991 ; oribi, *Ourebia ourebi* : Arcese et al. 1995 ; chevreuil Européen : Gerard et al. 1995). **Néanmoins, la relation entre la taille du groupe et la densité de population n'a été quantifiée que par Taylor (1982), Johnson (1983) et Southwell (1984a) pour quatre espèces de grands kangourous, et par Toïgo et al. (1996) pour le bouquetin des Alpes, *Capra ibex*.** Taylor (1982) a constaté que la variation de la taille moyenne des groupes expliquée par les différences de densité augmentait considérablement chez le kangourou gris de l'Est et le wallaroo, *Macropus robustus*, lorsque les animaux étaient en pleine recherche de nourriture. Johnson (1983) a souligné que les densités de population et la taille des groupes étaient corrélées de manière linéaire chez le kangourou gris occidental, *Macropus fuliginosus*, pendant la saison de reproduction (printemps-été), et de manière logarithmique chez le kangourou roux à tous les moments de l'année ; chez cette dernière espèce, qui se reproduit en continu, la relation logarithmique entre la taille moyenne des groupes et la densité est probablement le résultat des différentes relations entre la taille des groupes mâles et femelles et la densité, ainsi que de la variation de la densité dans le degré de mélange des sexes (Johnson 1983). Dans le cas du bouquetin des Alpes, qui présente une ségrégation sexuelle en dehors de la saison de reproduction, le lien entre la taille moyenne des groupes de mâles et la taille de la population était également logarithmique, ce qui indiquait l'existence d'une valeur seuil au-delà de laquelle la taille des groupes n'augmentait que légèrement (Toïgo et al. 1996).

Krause & Ruxton (2002) ont souligné que la **dépendance à la densité** de la taille et du nombre des groupes est un domaine prometteur pour les travaux théoriques et empiriques. Ils ont supposé que la taille médiane des groupes augmente initialement avec la densité de population jusqu'à ce que la **taille préférée** des groupes soit atteinte ; au-delà de ce point, ils ont déduit qu'une augmentation supplémentaire de la population pourrait entraîner une augmentation du nombre de groupes. Dans son étude sur le kangourou gris de l'Est, Southwell (1984a) a toutefois constaté que l'augmentation avec la densité de population était logarithmique pour le nombre de groupes et exponentielle pour la taille des groupes. **Ainsi, à faible densité de population, une légère augmentation de la densité entraînait une augmentation disproportionnée de la densité des groupes par rapport à la taille des groupes (les animaux supplémentaires formant davantage de groupes plutôt que des groupes plus grands), tandis qu'à des densités de population plus élevées, une augmentation de la densité entraînait la formation de groupes plus grands plutôt que de groupes plus nombreux.** Une tendance similaire a été observée chez le chamois des Pyrénées par Pépin et al. (1996c) : au fur et à mesure que la journée avançait, on constatait une augmentation régulière, toutes les heures, du nombre moyen de groupes et de la taille moyenne des groupes jusqu'à 10 heures, puis le nombre moyen de groupes restait plus ou moins stable tandis que la taille moyenne des groupes augmentait jusqu'à 13 heures. Ici, la **stabilisation** du nombre de groupes semble correspondre à l'utilisation de secteurs non chevauchants par un nombre restreint de noyaux distincts de la population, comme le montrent les observations répétées d'animaux marqués individuellement dans cette zone particulière (Richard-Hansen 1992). Sur la base des **réseaux d'association**, différents sous-ensembles d'individus marqués peuvent être distingués : ils

occupaient les mêmes parties des prairies, ayant ainsi des territoires qui se chevauchaient, limités par des caractéristiques topographiques qui les empêchaient de se voir les uns les autres.

Nous avons constaté que la valeur attendue pour la taille moyenne des groupes était égale à la densité de population locale élevée à la puissance $2/3$. Une telle relation ne correspondait pas aux modèles théoriques et non spécifiques à l'espèce proposés par Bonabeau & Dagorn (1995) et Gueron & Levin (1995), dans lesquels la taille moyenne des groupes varie en fonction de la racine carrée de la densité de population. Ces modèles sont conformes à l'affirmation de Caughley (1964) selon laquelle la **taille des groupes** dépend d'un processus essentiellement aléatoire de départs et d'arrivées d'animaux dans les groupes. Ils ignoraient toutefois le fait que des associations non aléatoires peuvent exister entre les individus, par exemple dans les associations mère-petit ou les groupes de territoire. Comme l'a souligné Richard Hansen (1992), même si les groupes de chamois des Pyrénées sont très instables, certaines associations semblent plus fortes que d'autres, sont constantes tout au long de l'année et se produisent dans des groupes plus petits. Dans le cas des **associations mère-petit**, lorsque le petit n'a que quelques semaines, les mères peuvent parfois quitter le groupe dans lequel se trouve leur petit, ou les petits peuvent même quitter leur mère pour suivre un autre petit. **Cependant**, nous soupçonnons que ces associations favorisent l'augmentation de la taille des groupes plutôt que leur nombre lorsque la densité de population (locale) augmente, ce qui explique pourquoi la taille moyenne des groupes est proportionnelle à la densité de population locale élevée à la puissance $2/3$.

References

- Allainé, D., Menaut, P., Catusse, M., Gaillard, J.-M. & Pépin, D. 1991. Estimation des taux de survie par sexe chez l'Isard adulte (*Rupicapra pyrenaica*). *Gibier Faune Sauvage*, 8, 55–64.
- Animal Care and Use Committee. 1998. Guidelines for the capture, handling, and care of mammals approved by the American Society of Mammalogists. *Journal of Mammalogy*, 79, 1416–1431.
- Arcese, P., Jongejans, G. & Sinclair, A. R. E. 1995. Behavioural flexibility in a small African antelope: group size and composition in the oribi (*Ourebia ourebi*, Bovidae). *Ethology*, 99, 1–23.
- Barrette, C. 1991. The size of axis deer fluid groups in Wilpattu national park, Sri Lanka. *Mammalia*, 55, 207–220.
- Berducou, C. & Boussès, P. 1985. Seasonal grouping patterns of a dense population of chamois in the western Pyrenees National Park, France. In: *The Biology and Management of Mountain Ungulates* (Ed. by S. Lovari), pp. 166–175. Beckenham: Croom Helm.
- Bonabeau, E. & Dagorn, L. 1995. Possible universality in the size distribution of fish schools. *Physical Review E*, 51, 5220–5223.
- Caughley, G. 1964. Social organization and daily activity of the red kangaroo and the grey kangaroo. *Journal of Mammalogy*, 45, 429–436.
- Clark, C. W. & Mangel, M. 1984. Foraging and flocking strategies: information in an uncertain environment. *American Naturalist*, 123, 626–641.
- Clutton-Brock, T. H., Guinness, F. E. & Albon, S. D. 1982. *Red Deer: the Behavior and Ecology of Two Sexes*. Chicago: Chicago University Press.
- Couturier, A. J. 1938. *Le Chamois Rupicapra rupicapra* (L.). Grenoble: B. Arthaud.
- Croft, D. P., Krause, J., Couzin, I. D. & Pitcher, T. J. 2003. When fish shoals meet: outcomes for evolution and fisheries. *Fish and Fisheries*, 4, 138–146.
- Danchin, E., Giraldeau, L.-A. & Cezilly, F. 2005. *Ecologie Comportementale. Cours et Questions de Réflexion*. Paris: Dunod.
- Dittus, W. P. J. 1987. Group fusion among wild toque macaques: an extreme case of inter-group resource competition. *Behaviour*, 100, 247–291.
- Fichter, E. 1987. Pronghorn groups: on social organization. *Tebiwa*, 23, 11–22.
- Focardi, S. & Paveri-Fontana, S. 1992. A theoretical study of the socioecology of ungulates. *Theoretical Population Biology*, 41, 121–134.
- Focardi, S. & Pecchioli, E. 2005. Social cohesion and foraging decrease with group size in fallow deer (*Dama dama*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 59, 84–91.
- Gerard, J.-F. & Loisel, P. 1995. Spontaneous emergence of a relationship between habitat openness and mean group size and its possible evolutionary consequences in large herbivores. *Journal of Theoretical Biology*, 176, 511–522.
- Gerard, J. F. & Richard-Hansen, C. 1992. Social affinities as the basis of the social organization of a Pyrenean chamois (*Rupicapra pyrenaica*) population in an open mountain range. *Behavioural Processes*, 28, 111–122.
- Gerard, J.-F., Richard-Hansen, C., Maublanc, M. L. & Bideau, E. 1993. Probable exaptation in the 'distributed' herd. *Revue d'Ecologie (La Terre et la Vie)*, 48, 239–248.
- Gerard, J.-F., Le Pendu, Y., Maublanc, M.-L., Vincent, J.-P., Poulle, M.-L. & Cibien, C. 1995. Large group formation in European roe deer, an adaptive feature? *Revue d'Ecologie (La Terre et la Vie)*, 50, 391–401.
- Gerard, J.-F., Bideau, E., Maublanc, M. L., Loisel, P. & Marchal, C. 2002. Herd size in large herbivores: encoded in the individual or emergent? *Biological Bulletin*, 202, 275–282.
- Giraldeau, L.-A. & Caraco, T. 2000. *Social Foraging Theory*. Princeton, New Jersey: Princeton University Press.
- Gonzalez, G. & Berducou, C. 1985. Les groupes sociaux d'isards et de mouflons, au massif du Carlit (Pyénées Orientales). *Gibier Faune Sauvage*, 4, 85–102.
- Gueron, S. & Levin, S. A. 1995. The dynamics of group formation. *Mathematical Biosciences*, 128, 243–264.
- Hamilton, W. D. 1971. Geometry for the selfish herd. *Journal of Theoretical Biology*, 31, 295–311.
- Henzi, S. P., Lycett, J. E. & Piper, S. E. 1997. Fission and troop size in a mountain baboon population. *Animal Behaviour*, 53, 525–535.
- Hillman, J. C. 1987. Group size and association patterns of the common eland (*Tragelaphus oryx*). *Journal of Zoology*, 218, 641–663.
- Jarman, P. J. 1974. The social organisation of antelope in relation to their ecology. *Behaviour*, 48, 215–267.
- Johnson, C. N. 1983. Variations in group size and composition in red and western grey kangaroos, *Macropus rufus* (Desmarest) and *M. fuliginosus* (Desmarest). *Australian Wildlife Research*, 10, 25–31.
- Karczmarski, L., Würsig, B., Gailey, G., Larson, K. W. & Vanderlip, C. 2005. Spinner dolphins in a remote Hawaiian atoll: social grouping and population structure. *Behavioral Ecology*, 16, 675–685.
- Krause, J. & Ruxton, G. D. 2002. *Living in Groups*. Oxford: Oxford University Press.
- Lawes, M. J. & Nanni, R. F. 1993. The density, habitat use and social organisation of dorcas gazelles (*Gazella dorcas*) in Makhtesh Ramon, Negev Desert, Israel. *Journal of Arid Environments*, 24, 177–196.
- Lehmann, J. & Boesch, C. 2004. To fission or to fusion: effects of community size on wild chimpanzee (*Pan troglodytes verus*) social organisation. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 56, 207–216.
- Levet, M. & Pépin, D. 1994. Sociabilité et domaine vital d'isards (*Rupicapra pyrenaica*) mâles au printemps à Orlu (Ariège). *Gibier Faune Sauvage*, 11, 51–64.
- Lott, D. F. & Minta, S. C. 1983. Random individual association and social group instability in American bison (*Bison bison*). *Zeitschrift für Tierpsychologie*, 61, 153–172.

- Lovari, S. & Cosentino, R. 1986. Seasonal habitat selection and group size of the Abruzzo chamois (*Rupicapra pyrenaica ornata*). *Bollettino di Zoologia*, 53, 73–78.
- Marchal, C., Gerard, J.-F., Boisaubert, B. & Bideau, E. 1998. Instability and diurnal variation in size of winter groupings of field roe deer. *Revue d'Ecologie (La Terre et la Vie)*, 53, 59–68.
- Molvar, E. M. & Bowyer, R. T. 1994. Costs and benefits of group living in a recently social ungulate: the Alaskan moose. *Journal of Mammalogy*, 75, 621–630.
- Murray, M. G. 1981. Structure of association in impala, *Aepyceros melampus*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 9, 23–33.
- Newsome, A. E. 1965. The abundance of red kangaroos, *Megaleia rufa* (Desmarest), in central Australia. *Australian Journal of Zoology*, 13, 269–287.
- Niwa, H. S. 1998. School size statistics of fish. *Journal of Theoretical Biology*, 195, 351–361.
- Pépin, D., Faivre, R. & Menaut, P. 1996a. Factors affecting the relationship between body mass and age in the izard. *Journal of Mammalogy*, 77, 351–358.
- Pépin, D., Lamerenx, F. & Chadelaud, H. 1996b. Diurnal grouping and activity patterns of the Pyrenean chamois in winter. *Ethology, Ecology and Evolution*, 8, 135–145.
- Pépin, D., Lamerenx, F., Chadelaud, H. & Recarte, J.-M. 1996c. Human-related disturbance risk and distance to cover affect use of montane pastures by Pyrenean chamois. *Applied Animal Behaviour Science*, 46, 217–228.
- Pépin, D., Richard-Hansen, C., Lamerenx, F. & Menaut, P. 1996d. On the concept of group in isard (*Rupicapra pyrenaica*). In: *Proceedings of the 1st European Congress of Mammalogy* (Ed. by M. L. Mathias, M. Santos-Reis, G. Amori, R. Libois, A. Mitchell-Jones & M. C. Saint-Girons), pp. 225–235. Lisboa: Museu Nacional de História Natural.
- Pulliam, H. R. & Caraco, T. 1984. Living in groups: is there an optimal group size? In: *Behavioural Ecology: an Evolutionary Approach* (Ed. by J. R. Krebs & N. B. Davies), pp. 122–147. Oxford: Blackwell Scientific.
- Ranta, E. 1993. There is no optimal foraging group size. *Animal Behaviour*, 46, 1032–1035.
- Richard, C. & Pépin, D. 1990. Seasonal variation in intragroup-spacing behavior of foraging isards (*Rupicapra pyrenaica*). *Journal of Mammalogy*, 71, 145–150.
- Richard-Hansen, C. 1992. Associations between individually marked isards (*Rupicapra pyrenaica pyrenaica*), seasonal and inter-annual variations. In: *Ongulés/Ungulates 91* (Ed. by F. Spitz, G. Janeau, G. Gonzalez & S. Aulagnier), pp. 299–304. Paris: Société Française pour l'Etude et la Protection des Mammifères – Institut de Recherche sur les Grands Mammifères.
- Richard-Hansen, C. & Campan, R. 1992. Social environment of isard kids, *Rupicapra pyrenaica p.*, during their ontogeny. *Zeitschrift für Säugetierkunde*, 57, 351–363.
- Richard-Hansen, C., Gonzalez, G. & Gerard, J.-F. 1992. Structure sociale de l'isard (*Rupicapra pyrenaica*) dans trois sites pyrénéens. *Gibier Faune Sauvage*, 9, 137–149.
- Seno, H. 2006. Group size determined by fusion and fission. A mathematical modelling with inclusive fitness. *Journal of Mathematical Biology*, 52, 70–92.
- Sibly, R. M. 1983. Optimal group size is unstable. *Animal Behaviour*, 31, 947–948.
- Southwell, C. J. 1984a. Variability in grouping in the eastern grey kangaroo, *Macropus giganteus*. I. Group density and group size. *Australian Wildlife Research*, 11, 423–435.
- Southwell, C. J. 1984b. Variability in grouping in the eastern grey kangaroo, *Macropus giganteus*. II. Dynamics of group formation. *Australian Wildlife Research*, 11, 437–449.
- Spinage, C. A. 1969. Territoriality and social organization of the Uganda defassa waterbuck *Kobus defassa ugandae*. *Journal of Zoology*, 159, 329–361.
- Taylor, R. J. 1982. Group size in the eastern grey kangaroo, *Macropus giganteus*, and the wallaroo, *Macropus robustus*. *Australian Wildlife Research*, 9, 229–237.
- Taylor, R. J. 1983. Association of social classes of the wallaroo, *Macropus robustus* (Marsupialia: Macropodidae). *Australian Wildlife Research*, 10, 39–45.
- Toïgo, C., Gaillard, J. M. & Michallet, J. 1996. La taille des groupes: un bioindicateur de l'effectif des populations de bouquetin des Alpes (*Capra ibex ibex*)? *Mammalia*, 60, 463–472.
- Wirtz, P. & Lörcher, J. 1983. Group sizes of antelopes in an East African National Park. *Behaviour*, 84, 135–156.
- Wittemyer, G., Douglas-Hamilton, I. & Getz, W. M. 2005. The socioecology of elephants: analysis of the processes creating multitiered social structures. *Animal Behaviour*, 69, 1357–1371.
- Zar, J. H. 1996. *Biostatistical Analysis*. 3rd edn. Upper Saddle River, New Jersey: Prentice Hall.