Taille des groupes chez les grands herbivores : codée dans l'individu ou émergente ?

Herd Size in Large Herbivores: Encoded in the Individual or Emergent?

JEAN-FRANÇOIS GERARD[1,*], ERIC BIDEAU[1], MARIE-LINE MAUBLANC[1], PATRICE LOISEL[2], AND CAROLE MARCHAL[1]

[1]*Institut de Recherche sur les Grands Mammifères, INRA, BP 27, 31326 Castanet Tolosan Cedex, France; and* [2]*Laboratoire d'Analyse des Systèmes et Biométrie, INRA, 2 Place Viala, 34060 Montpellier Cedex 1, France*

Biol. Bull. 202 : 275–282 (June 2002)

Résumé

Chez les grands mammifères herbivores, l'augmentation de la taille des groupes en fonction de l'ouverture de l'habitat a d'abord été considérée comme une réponse adaptative, codée chez l'individu. **Cependant**, il pourrait s'agir d'une propriété émergente : si les groupes étaient des unités non permanentes, fusionnant et se séparant fréquemment, alors toute augmentation de la distance à laquelle les animaux se perçoivent les uns les autres pourrait augmenter le taux de fusion des groupes et donc la taille moyenne des groupes. Les modèles dynamiques et les données empiriques **soutiennent** cette deuxième hypothèse. Cela ne signifie pas pour autant que des modifications adaptatives de la taille moyenne des groupes ne peuvent pas se produire. **Cependant**, cela change la façon dont nous pouvons envisager l'histoire de la grégarité chez les grands herbivores au cours du Tertiaire.

INTRODUCTION

Les grands mammifères herbivores, tels que les ruminants ou les kangourous, forment des groupes facilement reconnaissables sur le terrain : ils sont composés d'individus situés à une courte distance les uns des autres et qui, le plus souvent, se livrent à une activité commune, par exemple se nourrir, se déplacer ou se reposer. La taille de ces groupes est très variable et fait l'objet d'études de la part des éthologues et des écologistes depuis environ 40 ans.

Deux tendances générales ont été identifiées très tôt. **Premièrement**, au sein d'une même espèce, la taille des groupes tend à augmenter avec la densité de population (Spinage, 1969 ; Johnson, 1983 ; Wirtz et Lörscher, 1983 ; Tableau 1). **Deuxièmement**, la taille des groupes augmente avec l'ouverture de l'habitat : alors que les groupes sont petits dans les habitats forestiers, ils sont beaucoup plus grands dans les prairies et autres paysages ouverts. Cette deuxième tendance a été initialement signalée chez les antilopes Africaines prises dans leur ensemble, en tenant compte de l'habitat typique et de la taille des groupes de chaque espèce (Estes, 1974 ; Jarman, 1974). Elle a ensuite été observée au sein d'espèces utilisant des habitats plus ou moins ouverts (Leuthold, 1970 ; Evans, 1979 ; LaGory, 1986 ; Hillman, 1987 ; Tableau 2 ; Fig. 1).

Tableau 1. Variation de la taille des groupes en fonction de la densité de population chez différentes espèces de grands herbivores (les Macropus *spp.* sont des kangourous, qui sont des marsupiaux ; les autres espèces sont des ruminants, c'est-à-dire des euthériens)

	Study period	Habitat	Pop. density (ind./100 ha)	Group size				Reference
				Mean	SD	Range	*n*	
Wallaroo	Year	Pasture and woodland (2)	8	1.8	1.2	1–7	233	Taylor (1982, 1983)
Macropus robustus			55	2.2	1.7	1–>12	1610	
Grey kangaroo	Year	Open woodland (2)	10	3.1	1.6	1–9	86	Southwell (1984a)
Macropus giganteus			37	4.2	2.8	1–13	220	
			91	8.5	8.3	1–65	348	
Sika deer	January	Forest (1)	60	5.5	3.9	1–?	85	Borkowski (2000)
Cervus nippon			120	6.8	4.3	1–?	158	
Fallow deer	Winter	Forest (1)	25	4.4	3.0	1–16	297	Vincent (unpubl. data)
Dama dama			31	4.6	3.1	1–20	432	
			73	5.7	4.4	1–37	473	
Dorcas gazelle	Summer	Desert (2)	0.3	2.2	1.2	1–5	9	Lawes and Nanni (1993)
Gazella dorcas			2	3.2	2.0	1–5	18	
Pyrenean chamois	Year	Pasture and cliff (2)	5	5.0	8.4	1–77	301	Richard-Hansen *et al.*
Rupicapra pyrenaica			30	7.6	10.3	1–139	1886	(1992 and unpubl. data)
Alpine ibex	Year	Pasture and cliff (1)	1	1.8	0.7	1–?	9	Toïgo *et al.* (1996)
Capra ibex			3	2.8	2.0	1–?	117	
			7	4.5	3.7	1–?	49	

(1) A single study area supporting different population densities year to year.
(2) Different study areas supporting similar habitats but different population densities.

Tableau 2. Variation de la taille des groupes en fonction de l'ouverture de l'habitat chez différentes espèces de grands herbivores (*Macropus giganteus* est un kangourou, qui est un marsupial ; les autres espèces sont des ruminants, c'est-à-dire des euthériens)

	Study period	Habitat	Pop. density (ind./100 ha)	Group size				Reference
				Mean	SD	Range	*n*	
Grey kangaroo	Winter	Closed shrubland	13	1.8	1.1	1–5	71	Southwell (1984a)
Macropus giganteus		Open woodland	12	3.5	1.7	1–9	24	
Moose	August	Forest	1.4*	1.6	?	1–6	146	Peek *et al.* (1974)
Alces alces		Alpine tundra		2.6	?	1–12	178	
White-tailed deer	Year	Forest	50*	1.9	?	1–?	197	Hirth (1977)
Odocoileus virginianus		Intermediate		2.5	?	1–?	872	
		Grassland		4.3	?	1–51	1667	
Axis deer	Year	Forest	5*	3.8	3.0	1–23	362	Barrette (1991 and pers. comm.)
Axis axis		Edge		8.3	8.2	1–100	555	
		Grassland		12.1	14.2	1–160	1889	
Fallow deer	Winter	Forest	6*	4.7	3.5	1–27	317	Schaal (1982)
Dama dama		Harvested maize field		15.8	12.7	1–55	349	
Grant's gazelle	Year	Bush	?	6.5	?	1–37	393	Walther (1972)
Gazella granti		Intermediate	?	12.5	?	1–120	125	
		Open plain	?	37.7	?	1–428	221	
Mouflon sheep	Year	Forest	?	2.1	?	1–14	?	Maisels (1993)
Ovis gmelini		Moor and woodland	?	4.4	4.1	1–61	1178	Maublanc (unpubl. data)

* Population density estimated for the whole set of habitats.

Ces deux **tendances** générales ont rapidement été expliquées de deux manières divergentes. Dès 1964, Caughley a émis l'hypothèse que les groupes de grands herbivores étaient des unités non permanentes qui **fusionnaient** et se **séparaient** souvent. Sur cette base, l'auteur a suggéré que toute augmentation de la densité de population devrait augmenter le taux de rencontre des groupes, et donc la taille moyenne des groupes. Cette proposition purement **mécaniste** équivaut à dire que la taille des groupes est une propriété émergente, résultant de multiples événements de fusion et de fragmentation, et qu'elle est sensible aux variations de la densité de population.

Contrairement à la proposition de Caughley, la variation de la taille des groupes en fonction de l'ouverture de l'habitat était considérée comme une adaptation biologique, **codée** dans l'individu. Un argument central, développé par Estes (1974) et Jarman (1974), était que dans un habitat fermé, un herbivore peut facilement réduire la probabilité d'être détecté par les prédateurs en se montrant discret et, surtout, en vivant en petits groupes. **En revanche**, dans

un habitat **ouvert**, il est plus difficile d'échapper à l'attention. Être entouré de nombreux congénères devrait alors assurer la meilleure protection contre les prédateurs car, en cas d'attaque, il y a une forte probabilité que la victime soit un autre membre du groupe (« évitement égoïste des prédateurs par regroupement » ; Hamilton, 1971). **En conséquence**, la sélection naturelle aurait dû retenir les individus préférant se trouver au sein de petits groupes dans un habitat fermé et au sein de grands groupes dans un paysage ouvert.

Comme elles se rapportent à l'effet de deux facteurs écologiques différents, ces hypothèses contrastées semblent avoir été implicitement considérées comme compatibles, et l'opposition entre émergence et codage individuel est longtemps passée inaperçue. **De plus**, la plausibilité des deux hypothèses est restée longtemps incontestée. La situation a changé grâce aux travaux théoriques et empiriques menés dans les années 1980 et 1990.

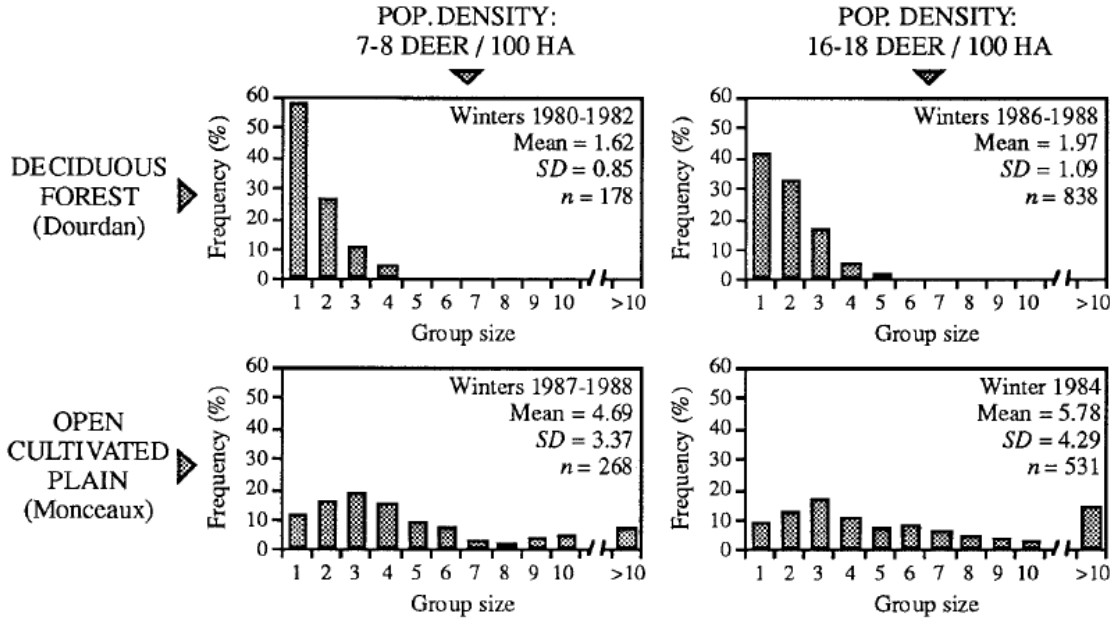

Figure 1. Fréquences relatives des tailles des groupes de chevreuils (*Capreolus capreolus*) enregistrées en hiver dans deux zones d'étude, et pour deux niveaux de densité de population soutenus par les deux zones à quelques années d'intervalle (*n* : nombre de groupes observés, animaux solitaires inclus ; d'après Gerard et al. 1995, avec l'autorisation de la Revue d'Écologie Terre et Vie). La taille des groupes augmente avec la densité de population (test *U* de Mann-Whitney : en forêt, $P < 0{,}0001$; en plaine ouverte, $P = 0{,}001$) et l'ouverture de l'habitat (à faible densité, $P < 0{,}0001$; à forte densité, $P < 0{,}0001$)

Modèles supposant la recherche d'une taille optimale

Une étape importante a été franchie lorsque Sibly (1983) a eu l'idée de développer et d'examiner les propriétés d'un modèle dynamique de formation de groupes formalisant l'idée que les individus manifestaient des préférences pour des tailles de groupes façonnées par la sélection naturelle.

Les hypothèses de base de ce modèle sont les suivantes. Premièrement, il existe une relation entre l'aptitude et la taille du groupe, de sorte que l'aptitude est maximisée pour une taille donnée (selon le raisonnement d'Estes et Jarman, la taille optimale devrait être petite dans un habitat fermé et grande dans un habitat ouvert). **Deuxièmement**, les individus se comportent comme s'ils savaient quelle taille de groupe, dans l'environnement réel, leur donnera une meilleure aptitude qu'une autre : au cours de leurs rencontres, chaque individu quitte un groupe pour un autre dès que la taille de ce dernier améliore son aptitude.

Bien que ces hypothèses semblent prescrire la taille du groupe qui devrait être obtenue, le modèle de Sibly présente des propriétés émergentes plutôt **déroutantes**.

1. La taille moyenne des groupes à l'équilibre est, de manière inattendue, généralement supérieure à la taille optimale. La raison n'est pas très difficile à comprendre. Supposons qu'un animal solitaire rencontre un groupe de taille optimale s^*. Aucun des membres du groupe ne le quittera, mais l'individu solitaire rejoindra le groupe, à condition que le fait d'être dans un groupe de taille $s^* + 1$ lui procure une meilleure aptitude que d'être seul. Des groupes encore plus grands peuvent se former de la même manière, à condition que leurs membres conservent une aptitude supérieure à celle d'un individu solitaire.
2. À l'équilibre, aucun groupe ne présente une taille inférieure à la taille optimale, et l'écart type des tailles des groupes est toujours extrêmement limité (≤0,5). Cela ne correspond pas à la distribution des tailles de groupes observée chez les grands herbivores, où les petits groupes sont rarement absents, même lorsque la taille moyenne du groupe est importante, et où l'écart type des tailles de groupes peut être très important, en particulier lorsque la moyenne est élevée (Tableau 1, Tableau 2 et Figure 1).
3. La taille moyenne des groupes à l'équilibre dépend de la distribution initiale de la taille des groupes. **Cependant**, elle ne dépend pas de la densité de population. L'absence d'effet de la densité de population contraste avec l'effet observé dans les populations de grands herbivores.
4. Une fois **l'équilibre** atteint, les groupes ne fusionnent ni ne se divisent plus : ils deviennent des unités permanentes. Cela **contredit** la grande **labilité** des groupes révélée chez un nombre croissant d'espèces de grands herbivores depuis le début des années 1980 (Muray, 1981 ; Schaal, 1982 ; Southwell, 1984b ; Fichter, 1987 ; Hillman, 1987 ; Putman, 1988 ; Barrette, 1991 ; Estes, 1991 ; Le Pendu et al., 1995, 2000). **De plus**, cela montre que le modèle de Sibly est incompatible avec l'hypothèse proposée par Caughley concernant l'augmentation de la taille des groupes en fonction de la densité de population.

Le modèle de Sibly a été développé au cours des années 1980 et 1990, en introduisant l'altruisme envers les parents et/ou la possibilité pour les membres du groupe de limiter l'augmentation de la taille de leur groupe en repoussant les nouveaux arrivants (voir Giraldeau et Caraco, 2000, pour une revue). **En effet**, le modèle initial ignorait la sélection par la parenté. **De plus**, en rejoignant un groupe dont la taille était supérieure ou égale à la taille optimale, un individu améliorait sa condition physique, mais réduisait celle des membres du groupe, de sorte que ces derniers pouvaient être supposés repousser le nouveau venu. Certaines de ces modifications du modèle initial améliorent la première propriété décrite ci-dessus dans la mesure où elles conduisent, à l'équilibre, à une taille moyenne du groupe qui tend à se rapprocher de la taille optimale. **Cependant**, elles n'améliorent pas les autres propriétés du modèle. Elles restent donc à la fois incompatibles avec les données enregistrées chez les grands herbivores et incompatibles avec l'hypothèse de Caughley.

Modèles de fusion-fission

Selon Caughley (1964), une augmentation de la densité de population devrait augmenter la taille moyenne des groupes qui fusionnent et se séparent fréquemment, en augmentant le taux de rencontre entre les groupes et donc leur fusion. Suivant le même raisonnement, on

pourrait émettre l'hypothèse que toute augmentation de l'ouverture de l'habitat, et donc de la distance à laquelle les groupes peuvent se percevoir les uns les autres, devrait augmenter le taux de fusion des groupes, et donc la taille moyenne des groupes (Gerard et al., 1993). Cela devrait au moins être le cas, à condition que la fusion des groupes résulte d'une attraction entre les groupes. Il est clair que si la fusion des groupes résulte de simples « collisions », alors la distance à laquelle les animaux peuvent se percevoir mutuellement ne devrait avoir aucune influence.

La plausibilité de cette hypothèse a été confirmée au milieu des années 1990, lorsque Bonabeau et Dagorn (1995), Gueron et Levin (1995) et deux des auteurs du présent article (Gerard et Loisel, 1995) ont développé de nouveaux modèles dynamiques de formation de groupes. Ces modèles **contrastaient** avec celui de Sibly en ce sens qu'ils supposaient que les groupes fusionnaient et se séparaient sans que les individus ne privilégient une taille particulière. Il s'agissait en fait de généralisations d'un modèle précédent de Cohen (1971), dans lequel on supposait que les « groupes occasionnels » augmentaient ou diminuaient d'un seul individu (voir également Okubo, 1986 : pp. 45-49).

Le modèle de Bonabeau et Dagorn (1995) est probablement le plus simple. **Premièrement**, les groupes (y compris les individus solitaires) qui composent la population sont supposés se déplacer de manière **aléatoire**. **Deuxièmement**, deux groupes arrivant dans la même partie de l'espace fusionnent systématiquement, puis se comportent comme un seul groupe. **Troisièmement**, à chaque étape, une fraction p des individus quittent les groupes auxquels ils appartiennent pour devenir temporairement solitaires.

Dans sa version de base, le modèle de Gueron et Levin (1995) diffère de ce dernier sur deux points. **Premièrement**, deux groupes qui arrivent en vue l'un de l'autre fusionnent avec une probabilité indépendante de leur taille, mais pas nécessairement égale à 1. **Deuxièmement**, les groupes sont supposés se diviser en deux (et pas seulement perdre des individus isolés) avec une probabilité βs, où β est une constante et s, la taille du groupe. Ici, β peut être interprété comme la probabilité avec laquelle un individu adopte une trajectoire différente de celle des autres membres du groupe et est éventuellement suivi par certains d'entre eux. En pratique, la distribution de la taille des groupes qui se divisent est supposée être uniforme.

Les hypothèses de **notre** modèle (Gerard et Loisel, 1995) sont plus complexes que celles considérées par Bonabeau et Dagorn, et Gueron et Levin. **Premièrement**, comme cela est plus ou moins implicite dans les deux derniers modèles, chaque individu est supposé capable de détecter tout congénère présent dans une zone a, caractérisant l'ouverture de l'habitat. **Deuxièmement**, chaque individu oscille de manière probabiliste entre un état « social » et un état « individualiste ». Lorsqu'il est en état social, un animal rejoint chaque congénère perçu, puis se comporte de manière à rester avec lui. **En revanche**, lorsqu'il est dans l'état individualiste, un animal se déplace sans tenir compte de ses congénères. **En conséquence**, les groupes fusionnent par attraction et se séparent. Lorsque deux individus (ou groupes d'individus) en état social se perçoivent mutuellement, les individus fusionnent et forment un seul groupe. Lorsqu'un individu (ou un groupe d'individus) en état social perçoit un animal en état individualiste, il le rejoint. Dans ce cas, le groupe qui en résulte comprend en fait un leader, qui est l'animal en état individualiste. **Cependant**, si, au sein d'un groupe de ce type,

un deuxième individu s'avère être individualiste, alors le groupe comprend deux leaders se déplaçant indépendamment l'un de l'autre ; **en conséquence**, les autres membres du groupe se répartissent au hasard (avec une probabilité de 1/2) près des deux leaders, et le groupe se divise. La probabilité ε de passer de l'état social à l'état individualiste et la probabilité μ du passage inverse sont fixes, de sorte que le comportement de l'individu est indépendant de l'ouverture de l'habitat, de la densité de population et de la taille du groupe.

Bien qu'ils reposent sur des hypothèses différentes, le modèle de Bonabeau et Dagorn (1995), le modèle de Gueron et Levin (1995) et notre modèle présentent des propriétés émergentes remarquablement similaires.

1. La première propriété commune aux trois modèles est que les distributions de la taille des groupes obtenues à l'équilibre ressemblent à celles habituellement observées dans les grandes populations d'herbivores : la fréquence des groupes présente un seul maximum pour les individus isolés ou les petits groupes, puis diminue de façon monotone avec la taille du groupe ; de plus, l'écart type de la taille des groupes tend à être important lorsque la moyenne est élevée.
2. Quel que soit le modèle, la distribution de la taille des groupes obtenue à l'équilibre pour des valeurs données des paramètres est indépendante de la distribution initiale de la taille des groupes, à condition que la densité de population reste inchangée.
3. Quel que soit le modèle et les valeurs de ses paramètres, toute augmentation de la densité de population entraîne, à l'équilibre, non seulement une augmentation de la taille moyenne des groupes, comme le suggère Caughley, mais aussi une augmentation de la densité des groupes (c'est-à-dire le nombre de groupes par unité de surface).
4. Quel que soit le modèle et les valeurs de ses autres paramètres, toute augmentation de la distance à laquelle les groupes peuvent se percevoir les uns les autres augmente la taille moyenne des groupes à l'équilibre (voir la Figure 2 pour une illustration avec notre modèle). En fait, dans les trois modèles, multiplier la superficie perçue par les individus par un facteur k a exactement le même effet sur la taille moyenne des groupes que multiplier la densité de population par le même facteur (Gerard et Loisel, 1995 ; Gueron et Levin, 1995 ; annexe).

Vérification des hypothèses et des prédictions

Les modèles de fusion-fission que nous venons de décrire présentaient donc des propriétés émergentes réalistes. **De plus**, ils montraient que le même mécanisme pouvait être à l'origine à la fois de l'augmentation de la taille des groupes avec la densité de population et de l'augmentation de la taille des groupes avec l'ouverture de l'habitat. Il restait à vérifier les principales hypothèses de base des modèles, ainsi que les prédictions qui pouvaient être déduites de leurs propriétés émergentes. C'est ce que nous avons commencé à faire dans une population de chevreuils (*Capreolus capreolus*) vivant dans une plaine cultivée ouverte du nord de la France (Marchal, 1998 ; Marchal et al., 1998). Les données ont été enregistrées entre novembre et avril, la saison où l'observabilité est maximale en raison de la forte proportion de champs labourés et de la faible hauteur des cultures dans les champs cultivés (principalement des céréales d'hiver et du colza).

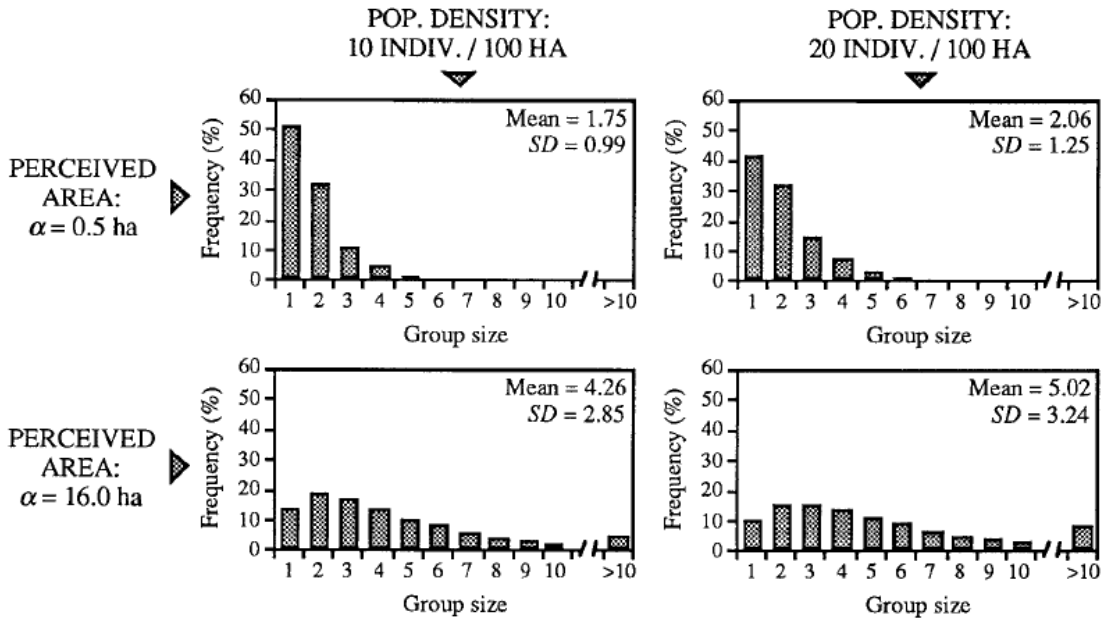

Figure 2. Fréquences relatives des tailles de groupe obtenues à l'équilibre avec le modèle de Gerard et Loisel (1995), pour deux valeurs de densité de population et deux valeurs de la zone perçue par l'individu (d'après Gerard et al., 1997, avec l'autorisation des éditions Hermes). Dans tous les cas, les probabilités de changement d'état individuel sont $\mu = 0{,}9$ et $\varepsilon = 0{,}1$

Tout d'abord, nous avons vérifié que les groupes de chevreuils, comme ceux de nombreux autres herbivores, étaient des unités non permanentes. À cette fin, nous avons suivi 73 groupes pendant 3 heures ou plus. La proportion de ces groupes qui ne s'étaient pas séparés ou fusionnés avec un autre groupe depuis le début de leur observation a diminué rapidement et régulièrement au fil du temps : après 2 h 38 min d'observation, la moitié d'entre eux avaient vu leur composition modifiée par au moins un événement de fusion ou de fission (Marchal et al., 1998).

Nous avons ensuite vérifié que la fusion des groupes impliquait généralement une interattraction, et donc une perception à distance. Parmi les 103 fusions observées, 3% étaient de simples « collisions » : elles se produisaient lorsque deux groupes se rencontraient à l'orée d'un bois, sans s'être préalablement perçus (comme le montre l'absence de tout comportement dirigé vers les membres de l'autre groupe avant la rencontre, et les réactions manifestées lors de la rencontre). Dans certains autres cas (21%), la **fusion** faisait suite à une perturbation humaine. Cependant, dans 76% des cas, la fusion résultait d'une **attraction** entre des groupes dont les membres se percevaient incontestablement : les chevreuils d'au moins un des deux groupes regardaient les membres de l'autre groupe et s'approchaient d'eux sur une distance souvent supérieure à 100 m (Marchal et al., 1998).

Nous avons également examiné les causes de la **séparation**. Parmi les 76 cas de séparation observés, 11% ont suivi une perturbation humaine et 21% ont été causés par des interactions agonistiques entre les membres du groupe. **Enfin**, 68% se sont produits lorsqu'un individu, seul ou suivi par d'autres, a quitté le groupe sans qu'il y ait eu d'interactions visibles préalables entre les membres du groupe (Marchal et al., 1998). **En d'autres termes**, la plupart des séparations ont été causées par le départ spontané d'un individu qui, jusqu'à ce moment-là, se comportait de manière à rester avec les autres membres du groupe. **Ainsi**, le mécanisme

de fission du groupe explicitement inclus dans notre modèle et suggéré dans le modèle de Gueron et Levin (1995) semblait plutôt réaliste, du moins dans le cas des chevreuils.

Nous avons ensuite testé certaines prédictions pouvant être déduites des propriétés émergentes des modèles de fusion-fission. **Tout d'abord**, les chevreuils étant actifs aussi bien le jour que la nuit (comme beaucoup d'autres grands herbivores), nous nous attendions à ce que la taille des groupes soit plus importante au coucher du soleil, après toute la période de lumière du jour pendant laquelle les animaux peuvent se percevoir à longue distance, qu'au lever du soleil, après une période de visibilité réduite. Cette prédiction s'est avérée correcte : la taille moyenne ± SD des groupes échantillonnés dans les 3 heures précédant le coucher du soleil était de 6,25 ± 4,43 (n = 232) contre seulement 4,66 ± 3,64 (n = 440) dans les trois heures suivant le lever du soleil (test U de Mann-Whitney, P < 0,0001). **De plus**, les événements de fusion semblaient être plus fréquents que les événements de rupture entre le lever et le coucher du soleil, et plus particulièrement pendant les premières heures de la journée (Marchal et al., 1998).

Selon les propriétés des modèles, nous nous attendions également à ce qu'une augmentation de la densité de population entraîne non seulement une augmentation de la taille moyenne des groupes, mais aussi une augmentation de la densité des groupes. Cela a été testé en tirant parti du fait que, dans la zone d'étude, la densité de population locale variait fortement car les champs (20 hectares chacun en moyenne) étaient plus ou moins attractifs pour les chevreuils selon le type de végétation qu'ils abritaient. Comme prévu, la taille moyenne des groupes (Kendall's τ = 0,71 ; n = 6 ; P unilatéral = 0,042) et la densité des groupes (τ = 0,73 ; n = 6 ; P unilatéral = 0,028) semblaient être positivement corrélées à la densité de population locale sur les six principaux types de champs présents dans la zone d'étude (Marchal, 1998). Il convient de souligner que l'augmentation de la densité des groupes avec la densité de population est certainement une loi très générale chez les grands herbivores. La densité des groupes, dans une population, peut être estimée en divisant la densité de population par la taille moyenne des groupes, et ce calcul, effectué dans chacun des cas décrits dans le Tableau 1, révèle invariablement une augmentation de la densité des groupes avec la densité de population.

Des recherches plus quantitatives doivent maintenant être menées. **En particulier**, le comportement d'agrégation et de locomotion des individus doit être quantifié et comparé entre les habitats fermés et ouverts. **Cependant**, il semble raisonnable de dire dès à présent que la taille des groupes chez les grands herbivores est émergente et n'est pas codée chez l'individu.

Considérations évolutives

Sur cette base, il est désormais intéressant de revenir aux considérations évolutives. Selon les paléontologues, les continents abritaient presque exclusivement des écosystèmes forestiers pendant les 40 premiers millions d'années du Tertiaire (Janis, 1993). Par la suite, en raison des changements climatiques à grande échelle survenus au cours du Miocène (il y a 23 à 5 millions d'années), des paysages ouverts ont commencé à se développer, et plusieurs lignées de grands herbivores les ont colonisés. Dans ce contexte, l'hypothèse du codage individuel de la taille du groupe impliquait que les colonisateurs des plaines ouvertes ne formaient de

grands troupeaux qu'après que la sélection naturelle les eut adaptés à leur nouvel environnement. L'hypothèse de la taille émergente du groupe suggère une autre possibilité : à condition que le comportement des formes ancestrales ait été similaire à celui des espèces forestières actuelles, elle suggère que les colonisateurs des terres ouvertes ont spontanément formé de grands groupes.

Le chevreuil fournit en fait un exemple moderne (Gerard et al., 1995). Cette espèce est un herbivore forestier. Cela est attesté par les habitats qu'il utilise généralement (Eisenberg, 1981 ; Putman, 1988), ainsi que par ceux qu'il utilisait autrefois. **En effet**, les données paléontologiques montrent que la répartition du chevreuil a suivi celle des zones boisées pendant la fin de la période glaciaire et la période postglaciaire (Hufthammer et Aaris-Sorensen, 1998). **De plus**, il est clair que le système digestif du chevreuil ne lui permet pas de se nourrir de fourrage grossier, tel que celui fourni par les graminées pendant la majeure partie de l'année dans les habitats ouverts (Duncan et al., 1998). **Néanmoins**, à mesure que la taille de ses populations augmentait dans les habitats forestiers il y a environ 40 ans, l'espèce a commencé à coloniser les grands champs, presque dépourvus de toute présence humaine, qui ont résulté de la mécanisation récente de l'agriculture. Et dès qu'il a quitté les zones boisées, le chevreuil a formé des groupes beaucoup plus importants (Fig. 1).

Cela ne veut pas dire que la taille moyenne des groupes dans lesquels se trouve l'individu ne peut pas subir de modifications adaptatives. Si un individu avait moins tendance à quitter spontanément le groupe dans lequel il se trouve que les autres individus de la population, il serait à l'origine de moins de divisions de groupes et se retrouverait donc dans des groupes un peu plus grands en moyenne. On peut donc imaginer que la sélection naturelle affine la probabilité de départ spontané, c'est-à-dire le paramètre p dans le modèle de Bonabeau et Dagorn, le paramètre β dans celui de Gueron et Levin, ou le paramètre ε dans notre modèle. Bien sûr, une telle modification adaptative ne pourrait se produire que si les paramètres concernés sont réellement affectés par des mutations (et, si possible, par des mutations n'ayant pas d'effet sur d'autres aspects du phénotype). **En outre**, il reste à prouver que la taille du troupeau des grands herbivores influence réellement la condition physique de l'individu. Lorsqu'un prédateur attaque avec succès le troupeau, une taille de groupe accrue diminue certainement la probabilité pour un membre donné du groupe d'être la victime. **Néanmoins**, la fréquence à laquelle un troupeau est attaqué augmente probablement avec sa taille. **En effet**, une taille plus importante devrait augmenter à la fois le risque de **détection** (que ce soit à courte distance dans un habitat fermé ou à grande distance dans un habitat ouvert) et la chance, pour le prédateur, que le troupeau comprenne une proie vulnérable. **De plus**, la panique qui s'empare d'un grand troupeau pourrait augmenter la probabilité de réussite de l'attaque du prédateur.

Quoi qu'il en soit, il convient de noter que le contrôle exercé par la sélection naturelle, s'il existe, restera limité. **En effet**, la dynamique de fusion et de fission des groupes implique que chaque individu se trouve dans des groupes dont la taille varie considérablement et qui sont donc souvent sous-optimaux. **De plus**, le processus de fusion-fission rend la taille moyenne des groupes dans lesquels se trouve l'individu sensible aux fluctuations de la densité de population, ce qui ne peut qu'aggraver le problème.

less, the frequency at which a herd is attacked probably increases with its size. Indeed, a larger size should increase both the risk of detection (be this at short distance in closed habitat, or at great distance in open habitat) and the chance, for the predator, that the herd includes a vulnerable prey. Furthermore, the panic occurring in a large herd might increase the probability of the predator's attack being successful.

Be this as it may, it should be noted that the control exerted by natural selection, if any, will remain limited. Indeed, the dynamics of group fusion and fission imply that each individual is found in groups whose size greatly varies and is thus often suboptimal. In addition, the fusion-fission process makes the average size of the groups in which the individual is found sensitive to the fluctuations of population density, which can only aggravate the problem.

Acknowledgments

We dedicate this paper to Francisco Varela (1946–2001) and Stephen Jay Gould (1941–2002). We acknowledge Diana Blazis and Scott Camazine for their invitation to the workshop they organized at Woods Hole on the limits to self-organization in biological systems. We thank the two anonymous referees for their constructive comments on the first version of the manuscript. Finally, we are grateful to Odile Rollin, David Murray, and Peter Winterton for checking the English language of the original communication and of the different versions of the present paper.

Literature Cited

Barrette, C. 1991. The size of axis deer fluid groups in Wilpattu national park, Sri Lanka. *Mammalia* **55:** 207–220.

Bonabeau, E., and L. Dagorn. 1995. Possible universality in the size distribution of fish schools. *Phys. Rev. E* **51:** 5220–5223.

Borkowski, J. 2000. Influence of the density of a sika deer population on activity, habitat use, and group size. *Can. J. Zool.* **78:** 1369–1374.

Caughley, G. 1964. Social organization and daily activity of the red kangaroo and the grey kangaroo. *J. Mammal.* **45:** 429–436.

Cohen, J. E. 1971. *Casual Groups of Monkeys and Men: Stochastic Models of Elemental Social Systems*. Harvard University Press, Cambridge, MA.

Duncan, P., H. Tixier, R. R. Hofmann, and M. Lechner-Doll. 1998. Feeding strategies and the physiology of digestion in roe deer. Pp. 91–116 in *The European Roe Deer: The Biology of Success*, R. Andersen, P. Duncan, and J. D. C. Linnell, eds. Scandinavian University Press, Oslo.

Eisenberg, J. F. 1981. *The Mammalian Radiations: An Analysis of Trends in Evolution, Adaptation, and Behavior*. University of Chicago Press, Chicago.

Estes, R. D. 1974. Social organization of the African Bovidae. Pp 166–205 in *The Behaviour of Ungulates and Its Relation to Management*, V. Geist and F. Walther, eds. IUCN, Morges, Switzerland.

Estes, R. D. 1991. *The Behavior Guide to African Mammals*. University of California Press, Berkeley.

Evans, P. G. H. 1979. Habitat preferences of ungulates in closed savanna of central Africa. *Mammal Rev.* **9:** 19–32.

Fichter, E. 1987. Pronghorn groups: on social organization. *Tebiwa* **23:** 11–22.

Gerard, J.-F., and P. Loisel. 1995. Spontaneous emergence of a relationship between habitat openness and mean group size and its possible evolutionary consequences in large herbivores. *J. Theor. Biol.* **176:** 511–522.

Gerard, J.-F., C. Richard-Hansen, M.-L. Maublanc, and E. Bideau. 1993. Probable exaptations within the "distributed" herd. *Rev. Ecol. Terre Vie* **48:** 239–248.

Gerard, J.-F., Y. Le Pendu, M.-L. Maublanc, J.-P. Vincent, M.-L. Poulle, and C. Cibien. 1995. Large group formation in European roe deer: an adaptive feature? *Rev Ecol. Terre Vie* **50:** 391–401.

Gerard, J.-F., G. Gonzalez, C. Guilhem, Y. Le Pendu, P.-Y. Quenette, and C. Richard-Hansen. 1997. Emergences collectives chez les ongulés sauvages. Pp. 171–186 in *Auto-organisation et Comportement*, G. Theraulaz and F. Spitz, eds. Hermes, Paris.

Giraldeau, L.-A., and T. Caraco. 2000. *Social Foraging Theory*. Princeton University Press, Princeton.

Gueron, S., and S. A. Levin. 1995. The dynamics of group formation. *Math. Biosci.* **128:** 243–264.

Hamilton, W. D. 1971. Geometry for the selfish herd. *J. Theor. Biol.* **31:** 295–311.

Hillman, J. C. 1987. Group size and association patterns of the common eland (*Tragelaphus oryx*). *J. Zool. Lond.* **213:** 641–663.

Hirth, D. H. 1977. Social behavior of white-tailed deer in relation to habitat. *Wildl. Monogr.* **53:** 1–55.

Hufthammer, A. K., and K. Aaris-Sørensen. 1998. Late- and postglacial European roe deer. Pp. 47–69 in *The European Roe Deer: The Biology of Success*, R. Andersen, P. Duncan, and J. D. C. Linnell, eds. Scandinavian University Press, Oslo.

Janis, C. M. 1993. Tertiary mammal evolution in the context of changing climates, vegetation, and tectonic events. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* **24:** 467–500.

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). *Aust. Wildl. Res.* **10:** 25–31.

LaGory, K. E. 1986. Habitat, group size, and the behaviour of white-tailed deer. *Behaviour* **98:** 168–179.

Lawes, M. J., and R. F. Nanni. 1993. The density, habitat use and social organisation of dorcas gazelles (*Gazella dorcas*) in Makhtesh Ramon, Negev Desert, Israel. *J. Arid Environ.* **24:** 177–196.

Le Pendu, Y., L. Briedermann, J.-F. Gerard, and M.-L. Maublanc. 1995. Inter-individual associations and social structure of a mouflon population (*Ovis orientalis musimon*). *Behav. Process.* **34:** 67–80.

Le Pendu, Y., I. Ciofolo, and A. Gosser. 2000. The social organization of giraffes in Niger. *Afr. J. Ecol.* **38:** 78–85.

Leuthold, W. 1970. Observations on the social organization of impala (*Aepyceros melampus*). *Z. Tierpsychol.* **27:** 693–721.

Maisels, F. G. 1993. Seasonal variation in grouping patterns of the forest-dwelling Cyprus mouflon *Ovis orientalis*. *J. Zool. Lond.* **229:** 527–532.

Marchal, C. 1998. *Organisation socio-spatiale d'une population de chevreuils* (Capreolus capreolus) *vivant en plaine agricole. Recherche des déterminants proximaux*. Ph.D. thesis, Université Toulouse III, Toulouse, France.

Marchal, C., J.-F. Gerard, B. Boisaubert, and E. Bideau. 1998. Instability and diurnal variation in size of winter groupings of field roe deer. *Rev. Ecol. Terre Vie* **53:** 59–68.

Murray, M. G. 1981. Structure of association in impala, *Aepyceros melampus*. *Behav. Ecol. Sociobiol.* **9:** 23–33.

Okubo, A. 1986. Dynamical aspects of animal grouping: swarms, schools, flocks, and herds. *Adv. Biophys.* **22:** 1–94.

Peek, J. M., R. E. LeResche, and D. R. Stevens. 1974. Dynamics of moose aggregations in Alaska, Minnesota, and Montana. *J. Mammal.* **55:** 126–137.

Putman, R. J. 1988. *The Natural History of Deer*. Christopher Helm, London.

Richard-Hansen, C., G. Gonzalez, and J.-F. Gerard. 1992. Structure sociale de l'isard (*Rupicapra pyrenaica*) dans trois sites pyrénéens. *Gibier Faune Sauvage* **9:** 137–149.

Schaal, A. 1982. Influence de l'environnement sur les composantes du groupe social chez le daim *Cervus (Dama) dama* L. *Rev. Ecol. Terre Vie* **36:** 161–174.

Sibly, R. M. 1983. Optimal group size is unstable. *Anim. Behav.* **31:** 947–948.

Southwell, C. J. 1984a. Variability in grouping in the Eastern grey kangaroo, *Macropus giganteus*. I. Group density and group size. *Aust. Wildl. Res.* **11:** 423–435.

Southwell, C. J. 1984b. Variability in grouping in the Eastern grey kangaroo, *Macropus giganteus*. II. Dynamics of group formation. *Aust. Wildl. Res.* **11:** 437–449.

Spinage, C. A. 1969. Territoriality and social organization of the Uganda defassa waterbuck *Kobus defassa ugandae*. *J. Zool. Lond.* **159:** 329–361.

Taylor, R. J. 1982. Group size in the Eastern grey kangaroo, *Macropus giganteus*, and the wallaroo, *Macropus robustus*. *Aust. Wildl. Res.* **9:** 229–237.

Taylor, R. J. 1983. Association of social classes of the wallaroo, *Macropus robustus* (Marsupialia: Macropodidae). *Aust. Wildl. Res.* **10:** 39–45.

Toïgo, C., J.-M. Gaillard, and J. Michallet. 1996. La taille des groupes: un bioindicateur de l'effectif des populations de bouquetin des Alpes (*Capra ibex ibex*)? *Mammalia* **60:** 463–472.

Walther, F. R. 1972. Social grouping in Grant's gazelle (*Gazella granti* Brooke 1827) in the Serengeti national park. *Z. Tierpsychol.* **31:** 348–403.

Wirtz, P., and J. Lörscher. 1983. Group sizes of antelopes in an East African national park. *Behaviour* **84:** 135–156.