

« Effet taille de groupe »

Par Carole Henrion, éthologiste au Refuge AVA.

La vie en groupe est observée chez un grand nombre d'espèces au sein du règne animal (Krause & Ruxton, 2002). Des insectes sociaux aux troupes de mammifères, en passant par les bancs de poissons, ces groupements présentent de nombreux avantages en termes de reproduction et de survie comme la protection contre les prédateurs, la mise en place de stratégies pour exploiter ou trouver les ressources alimentaires et une plus grande probabilité de rencontrer des partenaires sexuels.

Pour comprendre le fonctionnement de ces grands groupes, une multitude d'études ont été menées sur les comportements collectifs, notamment chez les vertébrés herbivores.

Une importante littérature existe pour décrire le comportement de diminution de la vigilance individuelle alors que la taille du groupe augmente (pour revue Roberts, 1996). De nombreux mécanismes sont proposés pour expliquer ce « group size effect ». Tout d'abord il y a ceux liés à la prédation : 1- un plus grand nombre d'individus permet d'améliorer la détection des prédateurs (Pulliam, 1973) ; 2- au sein d'un groupe plus large, un individu donné a une probabilité plus faible d'être attaqué, c'est l'effet de dilution (Hamilton, 1971 ; Pulliam, 1973). Ensuite, selon la répartition et la richesse des ressources alimentaires, il peut y avoir une compétition entre les individus pour s'alimenter (Beauchamp & Ruxton, 2003 ; Beauchamp 2003a ; Beauchamp 2003b). Des mécanismes de facilitation sociale, c'est-à-dire un effet d'entraînement des congénères qui pousse l'individu à produire le même comportement que ses voisins, rentrent aussi en jeu (Lazarus 1979 ; Clark & Mangel, 1986). La synchronisation des individus étant importante pour la cohésion du groupe, les activités sont en général coordonnées.

On observe donc dans une majorité de cas que les individus présents dans des groupes plus larges passent plus de temps à s'alimenter et moins de temps à observer leur environnement (Elgar, 1989 ; Quenette, 1990), alors que le même niveau de détection des prédateurs est maintenu à l'échelle du groupe.

Modifications du budget d'activité lié à l'effet taille de groupe

Chez de nombreuses espèces de vertébrés herbivores, une modification de la taille du groupe entraîne un changement du budget d'activité. Comme évoqué précédemment un des premiers phénomènes observé est une corrélation négative entre la taille du groupe et les comportements de vigilance : la taille du groupe augmente et la vigilance diminue ; et une corrélation positive entre la taille du groupe et les comportements de fourragement : la taille du groupe augmente et le temps passé à s'alimenter également (Blumstein et al., 1999 ; Michelena et al., 2006 ; Lian et al., 2007). Les autres catégories de comportements sont aussi affectées puisque le temps consacré aux activités de

toiletage, aux comportements agonistiques ou à la locomotion augmentent (Blumstein et al., 1999). Le risque de prédation semble être le moteur de ces changements, car certains individus le percevraient moins lorsqu'ils sont entourés de plus de congénères et de nombreuses études ont lieu dans des conditions où les ressources alimentaires sont suffisantes pour écarter l'hypothèse d'une compétition.

Des différences entre les mâles et les femelles existent et varient selon les espèces. Chez le mouton Mérinos d'Arles (*Ovis aries*), les femelles sont plus vigilantes que les mâles (Michelena et al., 2006) notamment parce qu'elles sont plus vulnérables par rapport aux prédateurs et qu'elles protègent leurs petits. Chez la gazelle tibétaine (*Procapra picticaudata*) c'est l'inverse puisque les mâles sont plus vigilants que les femelles (Li&Jiang, 2008). Ces résultats sont identiques chez d'autres ongulés, les mâles cherchant à détecter les prédateurs, mais également certains autres membres du groupe, le nombre de comportements agressifs étant plus élevé que chez les femelles.

Concernant ces modifications du budget d'activité, il est intéressant d'étudier la vigilance collective. Lorsque la taille du groupe augmente, la fréquence de comportements de vigilance de celui-ci augmente, puisque le pourcentage d'intervalles mesurés avec au moins un individu qui scrute l'environnement est plus important. Donc si au niveau individuel les comportements liés à la vigilance diminuent, à l'échelle du groupe le niveau global de vigilance va vers une augmentation (Pays et al., 2007 ; Li & Jiang, 2008). La durée des intervalles entre deux périodes de vigilance collective va se réduire et la fréquence des périodes de vigilance collective va augmenter. Chez les wallabies (*Macropus eugenii*), la durée des périodes de vigilance s'étend, c'est-à-dire qu'un individu engagé dans un comportement de vigilance va y rester plus longtemps, ce qui suggère une observation plus détendue et non un comportement de vigilance aiguë (Blumstein et al., 1999).

Synchronisation au sein du groupe

La synchronisation des individus est un paramètre important pour bénéficier des avantages de la vie en groupe. Chez le kangourou (*Macropus giganteus*) il a été montré que le comportement de vigilance d'un individu n'était pas indépendant de celui de ses congénères (Pays et al., 2007). La fréquence des périodes de vigilance collective augmente avec la taille du groupe et les individus ont tendance à synchroniser leur activité de vigilance.

Il en est de même pour d'autres activités puisque des études menées sur le mouton Mérinos d'Arles (*Ovis aries*) mettent en évidence une synchronisation des individus, qu'ils soient dans des groupes de même sexe ou non (Michelena et al., 2006). La synchronie est plus forte dans les groupes constitués seulement de mâles. Ces mécanismes de synchronisation permettent en partie d'expliquer la répartition spatiale des individus au sein du groupe et agissent donc comme un facteur de cohésion de celui-ci. Ces mouvements de synchronisation donnent lieu à des alignements (Michelena et al., 2008), notamment lorsque les moutons sont engagés dans des comportements de fourragement.

Cohésion du groupe et contact social

Si on observe que le groupe ne se disperse pas et qu'il peut accueillir un nombre plus élevé d'individus, c'est que certains mécanismes agissent dans ce sens. Par exemple, pour maintenir la cohésion sociale, des moutons vont préférer aller vers une zone alimentaire moins bénéfique (Dumont & Boissy, 2000). Même lorsqu'ils recherchent de la nourriture, la motivation sociale reste

très élevée chez cette espèce grégaire et un individu ne partira pas seul vers un endroit où les ressources alimentaires sont attractives.

Les comportements de vigilance au sein du groupe ont donc des fonctions de détection des prédateurs, mais aussi de recherche de nourriture (Barbosa, 2002) et de maintien du contact social (Dumont & Boissy, 2000). Dans une autre étude chez le mouton de Soay (*Ovis aries*) un compromis est observé dans le choix des sites de fourragement en fonction du terrain accidenté ou non et de la visibilité (Hopewell et al., 2005). Les individus présentent plus de comportements de vigilance lorsqu'ils ont peu de visibilité. Même s'ils ne sont soumis qu'à une faible pression de prédation, puisqu'ils ont été isolés des prédateurs sur leur île, des comportements d'anti-prédation subsistent : évitement des autres animaux, comportement de vigilance associé à la locomotion dans les plus petits groupes.

Distribution spatiale

La diminution du risque de prédation liée à l'effet de dilution n'est pas le même pour tous les individus, notamment selon leur position au sein du groupe et leurs expériences passées (Beauchamp, 2003b). Les individus en périphérie auront tendance à plus observer leur environnement que ceux au centre du groupe (Hopewell et al., 2005), mais cet effet varie en fonction du nombre total d'individus. La position spatiale joue donc un rôle clé dans l'effet taille de groupe. Si les individus en périphérie sont plus vigilants, il n'est pas exclu que des paramètres comme une hétérogénéité des ressources alimentaires disponibles par rapport aux individus plus centraux ait aussi une influence. La perception de la taille du groupe peut également être différente selon que l'individu soit entouré de tous les côtés par des congénères ou non. D'autres études sur la géométrie spatiale et les distances inter-individuelles sont nécessaires pour comprendre pleinement le rôle de la position de chaque animal au sein du groupe.

Réponses comportementales et physiologiques

Dans des cas où les animaux ne sont pas soumis à un risque de prédation, on observe toujours cette augmentation du temps passé à s'alimenter et cette diminution de la vigilance. Une étude de Michelena et al. (2012) chez le mouton Mérinos d'Arles (*Ovis aries*) s'intéresse à l'effet de la taille du groupe en tant que modulateur du stress, en l'absence de pression de prédation. Des groupes de 2, 3, 4, 8, 16, 32 et 100 individus sont observés dans de grandes pâtures. Le cortisol (hormone produite en réponse à un événement stressant) de certains individus de chaque groupe est dosé, mesurant le niveau de stress durant l'expérience. A nouveau, la vigilance des individus diminue, au profit du temps passé à s'alimenter, alors que la taille du groupe augmente. Le cortisol est sécrété en plus grande quantité et avec une plus grande variabilité dans les groupes de petites tailles. La diminution du stress semble dépendante du nombre de congénères (Takeda et al., 2003) puisque les taux de cortisol sont beaucoup plus faibles dans des groupes de plus de 8 individus. En effet, la présence des congénères est connue pour diminuer le niveau de stress chez de nombreuses espèces, c'est ce que l'on appelle le « social buffering » (Kikusui et al., 2006).

Par contre, il n'y a pas de corrélation entre la concentration en cortisol et le niveau de vigilance des individus. Des études supplémentaires seront nécessaires pour identifier les liens entre réponse comportementale et physiologique. Il semble clair que la diminution de la taille du groupe agit en modulant le niveau de stress des individus. Les petits groupes, plus vulnérables aux attaques des

prédateurs, sont prêts à agir en cas de menace avec la présence d'un niveau de cortisol élevé. Les variations des comportements de vigilance pourraient quant à eux s'expliquer par une régulation plus fine due aux interactions sociales.

Conclusion

La taille du groupe va donc modifier le comportement des différents individus qui le compose avec des patterns similaires chez de nombreuses espèces. Le nombre d'animaux présents dans le groupe va aussi être un facteur important dans les processus de décisions (Couzin, 2009). L'augmentation de ce nombre permet d'accroître l'information disponible et donc de faciliter la prise de décision en cas d'informations contradictoires. Les changements de comportement sont collectifs et il a été démontré chez le mouton (*Ovis aries*) que la probabilité pour un individu de devenir actif augmentait avec le nombre d'individus actifs et diminuait avec le nombre d'individus inactifs (Gautrais et al., 2007). Un modèle sur ce processus de décision individuel a été mis en place pour expliquer les mouvements de synchronisation observés chez ces animaux.

Concernant les relations entre comportement et physiologie impliquées dans l'effet taille de groupe, de plus en plus d'études s'intéressent à ce phénomène. Les plus larges groupes permettent une diminution du stress, en relation avec d'autres paramètres tels que la familiarité (Takeda et al., 2003) ou les interactions sociales (Kikusui et al., 2006). Il a même été montré que la simple vue chez le mouton de congénères familiers permettait une réduction du stress : diminution du rythme cardiaque, du taux de cortisol et des comportements associés au stress (da Costa et al., 2004).

Toutes ces recherches permettent une meilleure compréhension des grands groupes et pourraient servir à mieux gérer le déplacement et les manipulations, indispensables chez les animaux domestiques. La prise en compte de leur niveau de stress et des mécanismes qui entraînent sa modulation, dans le but de le diminuer, pourrait servir à adapter les conditions dans lesquelles ils sont élevés, améliorant leur bien-être, mais également facilitant le travail de l'homme.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES :

Barbosa, A., 2002. Does vigilance always covary negatively with group size? Effects of foraging strategy. *Acta Ethologica*, 5 : 51–55.

Beauchamp, G., 2003a. Group-size effects on vigilance: a search for mechanisms. *Behavioural Processes*, 63 : 111–121.

Beauchamp, G., 2003b. Group-size effects on vigilance: a search for mechanisms (reply). *Behavioural Processes*, 63 : 141–145.

Beauchamp, G. & Ruxton, G.D., 2003. Changes in vigilance with group size under scramble competition. *The American Naturalist*, 161 : 672–675.

Blumstein, D. T., Evans, C. S. & Daniel, J. C. 1999. An experimental study of behavioural group size effects in tamar wallabies, *Macropus eugenii*. *Animal Behaviour*, 58 : 351–360.

Clark, C. W. & Mangel, M. 1986. The evolutionary advantages of group foraging. *Theoretical Population Biology*, 30 : 45–79.

- Couzin I. D. 2009. Collective cognition in animal groups. *Trends in Cognitive Sciences*, 13 : 36-43.
- Da Costa, A. P., Leigh, A. E., Man M. S. & Kendrick K. M. 2004. Face pictures reduce behavioural, autonomic, endocrine and neural indices of stress and fear in sheep. *Proceedings of the Royal Society B*, 271 : 2077-2084.
- Dumont, B. & Boissy, A., 2000. Grazing behaviour of sheep in a situation of conflict between feeding and social motivations. *Behavioural Processes*, 49 : 131–138.
- Elgar, M. A. 1989. Predator vigilance and group size in mammals and birds: a critical review of the empirical evidence. *Biological Reviews*, 64 : 13-33.
- Gautrais J., Michelena P., Sibbald A., Bon R. & Deneubourg J. L. 2007. Allelomimetic synchronization in Merino sheep. *Animal Behaviour*, 74 : 1443-1454.
- Hamilton, W. D. 1971. Geometry for the selfish herd. *Journal of Theoretical Biology*, 31 : 295-311.
- Hopewell, L., Rossiter, R., Blower, E., Leaver, L. & Goto, K., 2005. Grazing and vigilance by Soay sheep on Lundy island: Influence of group size, terrain and the distribution of vegetation. *Behavioural Processes*, 70 : 186–193.
- Kikusui, T., Winslow, J. T. & Mori, Y. 2006. Social buffering: relief from stress and anxiety. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 361 : 2215–2228.
- Krause, J. & Ruxton, G. D. 2002. Living in groups. Oxford, UK: *Oxford University Press*.
- Lazarus, J. 1979. The early warning function of flocking in birds: an experimental study with captive quails. *Animal Behaviour*, 27 : 855-865.
- Li Z. & Jiang Z., 2008. Group size effect on vigilance: Evidence from Tibetan gazelle in Upper Buha River, Qinghai-Tibet Plateau. *Behavioural Processes*, 78 : 25–28.
- Lian X., Zhang T., Cao Y., Sua J. & Thirgood S. 2007. Group size effects on foraging and vigilance in migratory Tibetan antelope. *Behavioural Processes*, 76 : 192–197.
- Michelena P., Noël S., Gautrais J., Gerard J. F., Deneubourg J. L. & Bon R. 2006. Sexual dimorphism, activity budget and synchrony in groups of sheep. *Oecologia*, 148 : 170–180.
- Michelena P., Gautrais J., Gerard J. F., Bon R. & Deneubourg J. L. 2008. Social cohesion in groups of sheep: Effect of activity level, sex composition and group size. *Applied Animal Behaviour Science*, 112 : 81–93.
- Michelena P., Pillot M. H., Henrion C., Toulet S., Boissy A. & Bon R. 2012. Group size elicits specific physiological response in herbivores. *Biology letters*, ahead of print.
- Pays, O., Jarman, P. J., Loisel P. & Gerard, J. F. 2007. Coordination, independence or synchronization of individual vigilance in the eastern grey kangaroo? *Animal Behaviour*, 73 : 595-604.
- Pulliam, H. R. 1973. On the advantages of flocking. *Journal of Theoretical Biology*, 38 : 419-422.
- Quenette, P. Y. 1990. Functions of vigilance behavior in mammals: a review. *Acta Oecologia*, 11 : 801-818.

Roberts, G. 1996. Why individual vigilance declines as group size increases. *Animal Behaviour*, 51 : 1077–1086.

Takeda, K., Sato, S. & Sugawara, K. 2003. Familiarity and group size affect emotional stress in Japanese Black heifers. *Applied Animal Behaviour Science*, 82 : 1–11.