

Université  
de Toulouse

# THÈSE

En vue de l'obtention du

## DOCTORAT DE L'UNIVERSITÉ DE TOULOUSE

**Délivré par** *L'Université Toulouse III - Paul Sabatier et l'Université Libre de Bruxelles*  
**Discipline ou spécialité :** *Ethologie*

**Présentée et soutenue par** *Marie-Hélène Pillot*  
**Le**

**Titre :** *Etude expérimentale et modélisation des déplacements collectifs chez le mouton  
Mérinos (Ovis aries)*

**JURY**

**Ecole doctorale :** *CLESCO*  
**Unité de recherche :** *CRCA et Unité d'Ecologie Sociale*  
**Directeur(s) de Thèse :** *Richard Bon et Jean-Louis Deneubourg*  
**Rapporteurs :**



# Table des matières

Remerciements

<b>1. Introduction</b>	<b>3</b>
1.1 Vie en groupe	5
1.2 Déplacements collectifs	7
1.2.1 Définition	7
1.2.2 Types de déplacement	9
1.2.3 Prises de décision	11
1.2.4 Quand, dans quelle direction: coordination temporelle et coordination spatiale	12
1.2.5 Qui initie(nt) ?	13
<i>Concepts généraux / qu'est ce qu'un initiateur ?</i>	13
<i>Critères de classification</i>	14
<i>Schéma récapitulatif</i>	17
<i>Pertinence du leadership</i>	18
1.2.6 Processus de prise de décision	19
<i>Mécanismes d'interactions</i>	19
<i>Phénomènes « densité dépendant »</i>	21
1.2.7 Information utilisée	23
<i>Information personnelle – information sociale</i>	24
<i>Echange d'informations et structuration spatiale</i>	25
1.2.8 Cohésion durant le déplacement	25
<i>Imitation / mimétisme</i>	26
<i>Attraction - alignement – répulsion</i>	26
1.2.9 Arrêt du groupe	27
1.2.10 Modèles théoriques	28
<i>Modèle Lagrangien</i>	28
<i>Modèles dérivés</i>	29
1.2.11 Intérêt de coupler la modélisation aux mesures individuelles pour prédire le collectif	32

<b>2. Objectifs et méthodologie générale</b>	<b>37</b>
2.1 Objectifs	37
2.2 Site de l'étude	40
2.3 Modèle animal	41
2.4 Données comportementales sur le mouton mérinos	42
 <b>3. Collective movements, initiation and stops: diversity of situations and law of parsimony</b>	 <b>47</b>
3.1 Abstract	50
3.2 Types of movement	50
3.3 Why and when moving	51
3.4 Collective decision-making	52
3.5 Two families of mechanisms	53
3.5.1 Qualitative modulation	53
3.5.2 Quantitative modulation	53
3.6 Conclusion	57
 <b>4. Moving together : incidental leaders and naïve followers</b>	 <b>65</b>
4.1 Abstract	68
4.2 Introduction	69
4.3 Methods	71
4.3.1 Study site and Animals	71
4.3.2 Training Procedure	71
4.3.3 Experiments	72
4.3.4 Data extraction	74
4.3.5 Statistical Analyses	74
4.4 Results	75
4.4.1 Spontaneous phase	75
4.4.2 Test phase	80
4.5 Discussion	80
 <b>5. Scalable rules for coherent motion in gregarious vertebrate</b>	 <b>89</b>
5.1 Abstract	92
5.2 Introduction	93



5.3 Results	94
5.3.1 Models of the individual decision	96
5.3.2 Models' predictions at the collective scale	98
5.3.3 Functional consequences	100
5.4 Discussion	103
5.5 Material and methods	106
5.5.1 Experimental set-up	106
5.5.2 Data analysis	107
5.5.3 Response function fitting	107
5.5.4 Appendix A	108
5.5.5 Appendix B	109
 <b>6. Social and Ecological factors influencing cohesion in sheep</b>	
<b>117</b>	
6.1 Influence of the behavioural state on decision-making	121
6.1.1 Abstract	122
6.1.2 Introduction	124
6.1.3 Methods	127
6.1.3.1 Study site and Animals	127
6.1.3.2 Training and Experimental Procedures	127
6.1.3.3 Data analyses	129
6.1.4 Results	130
6.1.4.1 Efficiency of the paradigm to trigger collective movement	130
6.1.4.2 Comparison of individual decision rules in groups differing in vigilance level	131
6.1.4.3 Effect of the behavioural state on decision-making to follow	135
6.1.4.4 Influence of the initiator behaviour	138
6.1.5 Discussion	141
6.2 Behavioural rules for maintaining cohesion in foraging group	144
6.2.1 Materials and methods	146
6.2.1.1 Study site and Animals	146
6.2.1.2 Experimental design	146

6.2.1.3 Data collection	147
6.2.3.4 Statistical Analyses	148
6.2.2 Results	149
6.2.2.1 Validation of this behavioural rule under spontaneous conditions	149
6.2.2.2 Future/further analyses	154
<b>7. Discussion générale</b>	<b>165</b>
7.1 Discussion	167
7.1.1 Qu'est ce qu'un déplacement collectif ?	167
<i>Initiation et initiateur</i>	167
<i>Le suivi</i>	169
<i>L'arrêt</i>	171
7.1.2 A quels stimuli répond un individu ?	172
<i>Stimulus public</i>	173
<i>Stimulus privé</i>	174
<i>Situation spontanée</i>	176
7.1.3 Conséquences fonctionnelles	
180 <i>Fonction de réponse</i>	180
<i>Renoncement en condition spontanée</i>	183
7.1.4 Conclusions générales	185
7.1.5 Perspectives	187
<b>Glossaire</b>	<b>191</b>
<b>Liste des publications</b>	<b>209</b>

“ Trop d'imitation éteint le génie ”

Voltaire



# Chapitre 1

## Introduction générale

*« Pendant leur voyage au « pays des lanternes », Panurge se prit, en mer, de querelle avec le marchand Dindenault. Pour se venger, il lui acheta un de ses moutons, qu'il précipita dans la mer. L'exemple et les bêlements de celui-ci entraînèrent tous ses congénères et le marchand lui-même, qui, s'accrochant au dernier mouton, se noya. » (Rabelais, 1546).*

Lors de prises de décisions, telles que l'élection d'un futur conseiller, d'un futur président ou pour discuter de l'adoption d'une loi, l'Homme (*Homo sapiens sapiens*) peut recourir au système de vote. Il peut être à main levée ou à bulletin secret, en un tour ou en deux tours avec redistribution des voix. La décision finale peut être acceptée selon une majorité simple (majorité des voix des individus présents pour voter), une majorité absolue (majorité absolue de toutes les voix, que les représentants soient présents ou absents) ou une double majorité (correspondant à deux tiers des voix et la majorité de tous les membres votant présents ou non).

Mais si l'Homme recourt à des mécanismes comportementaux complexes dans certaines situations, il adopte dans d'autres situations des règles comportementales simples, telle que l'imitation du comportement d'un voisin. Par exemple, des études de Milgram et al. (1969) ont montré que lorsqu'une personne s'arrête dans la rue en fixant un point particulier dans le ciel, 40% des passants qui croisent cette personne tendent à l'imiter. Lorsque cinq personnes s'arrêtent simultanément dans la rue en fixant un même point particulier dans le ciel, 80% des passants les imitent, et si cette fois-ci un groupe de quinze personnes s'arrête en regardant dans une même direction, jusqu'à 90% des passants s'arrêtent et tendent à les imiter.

Les animaux vivant en groupe seraient-ils capables d'adopter une telle diversité de règles de prise de décision contrairement à l'adage de Panurge selon lequel les moutons suivraient aveuglément, les animaux procéderaient-ils d'abord à un vote à « main levée » (comme parfois observer chez les êtres humains), ou avec « le pied » tel que Kummer (1968) le suggère pour les babouins hamadryas (*Papio hamadryas*) ?

De nombreuses espèces animales vivent en groupe ou en société (certains insectes, poissons, oiseaux, mammifères, etc.), parfois de façon temporaire comme lors des migrations chez certaines espèces d'oiseaux ou le homard américain (*Panulirus argus*), bénéficiant ainsi des avantages de la vie en groupe (Alexander, 1974 ; Wrangham, 1980 ; Valone, 1989 ; Danchin, 1990 ; Radford, 2003). La vie en groupe requiert de la part des individus qui les composent une coordination de leurs déplacements et une synchronisation des activités. Confrontés au choix d'une destination ou à un changement d'activité, des prises de décisions communes permettent la cohésion sociale. L'absence de consensus conduit au contraire à une fission des groupes, et par conséquent à une diminution de leur taille, ce qui peut entraîner une réduction des avantages que confère l'agrégation. S'intéressant aux mécanismes impliqués dans des processus de prise de décision, l'une des questions que nous nous sommes posé est de savoir comment les membres d'un groupe parviennent à effectuer conjointement des choix collectifs ?

Dans ce manuscrit, nous nous proposons de répondre à cette question en étudiant principalement les prises de décision lors de l'initiation des déplacements collectifs chez le mouton Mérinos d'Arles (*Ovis aries*). Dans la première partie de l'introduction, nous définirons la vie en groupe et exposerons brièvement les avantages et les coûts à vivre en groupe. Puis, nous nous intéresserons plus précisément aux déplacements collectifs et aux mécanismes impliqués dans la dynamique de ces déplacements. Nous commencerons par exposer une définition des déplacements collectifs, puis détaillerons les mécanismes de cohésion impliqués lors des différentes étapes du déplacement : initiation, déplacement et arrêt. Enfin, nous énoncerons les différents modèles théoriques décrits actuellement dans la littérature et discuterons de la nécessité de coupler ces modèles théoriques à des données expérimentales pour rendre compte du lien entre la dynamique des réponses individuelles et la dynamique collective observée.

## 1.1 Vie en groupe

La vie en groupe est un phénomène très répandu au sein du vivant, des bactéries jusqu'aux grands mammifères en passant par les insectes, les poissons et les oiseaux (Parrish & Edelstein-Keshet, 1999 ; Camazine et al., 2001 ; Crespi, 2001). Il existe deux types principaux de regroupement :

1) l'agrégation non sociale, qui ne met en jeu aucune action de la part des individus pour se regrouper. Elle apparaît soit sous l'influence de facteurs abiotiques (courants marins), ou bien résulte de taxies/tropismes associées à des hétérogénéités de l'environnement (température, luminosité, degré d'hygrométrie) (Camazine et al., 2001);

2) l'agrégation sociale est définie par Wilson (1975) comme un regroupement d'individus d'une même espèce en un lieu commun, en interactions sociales basées sur la perception de stimuli de différentes natures émis par les congénères et / ou de modifications apportées au milieu et qui sont impliquées dans la formation et la stabilité du groupe. Turchin (1998) nomme ce phénomène « congrégation ». La constitution de ces groupes peut être de durée et de composition très variable. Ainsi, l'ensemble ou une partie des membres d'un groupe peuvent rester associés durant toute leur existence, comme les ouvrières chez les fourmis ou les abeilles sociales (la vie sociale étant obligatoire chez ces espèces). Chez d'autres espèces, les groupes sont de composition instable et de durées variables, résultant d'événements de type fission-fusion comme chez l'éléphant d'Afrique, *Loxodonta africana* (Archie et al., 2005).

Pitcher et al. (1983) ajoutent à la définition de Wilson (1975) le concept d'*affinités électives* de la taille de groupe. Ainsi, les distances interindividuelles entre les membres du groupe seraient régies par des phénomènes d'attraction et de répulsion entre les individus, et seraient fonction des coûts et bénéfices associés à la vie en groupe. Les bénéfices peuvent résulter de l'adoption de stratégies anti-prédatrices (Hamilton, 1971 ; Alexander, 1974, cité par Sueur, 2008 ; Danchin et al., 2005), d'une diminution de la vigilance individuelle en faveur du temps passé à l'alimentation (Figure 1.1) (Quenette, 1990 ; Roberts, 1996), permise par l'augmentation de la vigilance collective (Roberts, 1996 ; Krause & Ruxton, 2002 ; Beauchamp, 2008), d'une probabilité accrue de trouver une source de nourriture grâce à la transmission d'informations entre les individus du groupe (Wrangham, 1980 ; Danchin et al., 1997), ou encore d'une réduction du stress (Glass et al., 1998 ; Yoder et al., 2002). La présence de congénères peut cependant engendrer des coûts, tels que faciliter la détection par les prédateurs et favoriser la transmission de maladies ou de parasites (Lima et al., 1999 ; Beauchamp, 2007). En outre, la présence d'un nombre croissant de congénères entraîne une augmentation de la compétition alimentaire entre les individus du groupe (Clutton-

Brock et al., 1982 ; Beauchamp & Livoreil, 1997 ; Focardi & Pecchioli, 2005). Certaines études ont également montré que la position de l'individu dans le groupe joue un rôle important, les individus en périphérie auraient tendance à pâturer plus longtemps que ceux situés au centre du groupe, en raison d'une réduction des interférences alimentaires. Par contre, la position périphérique se traduit par une probabilité de capture par les prédateurs plus importante que la position centrale. Il en résulte ainsi un conflit entre le gain alimentaire et l'exposition aux prédateurs (Hamilton, 1971)

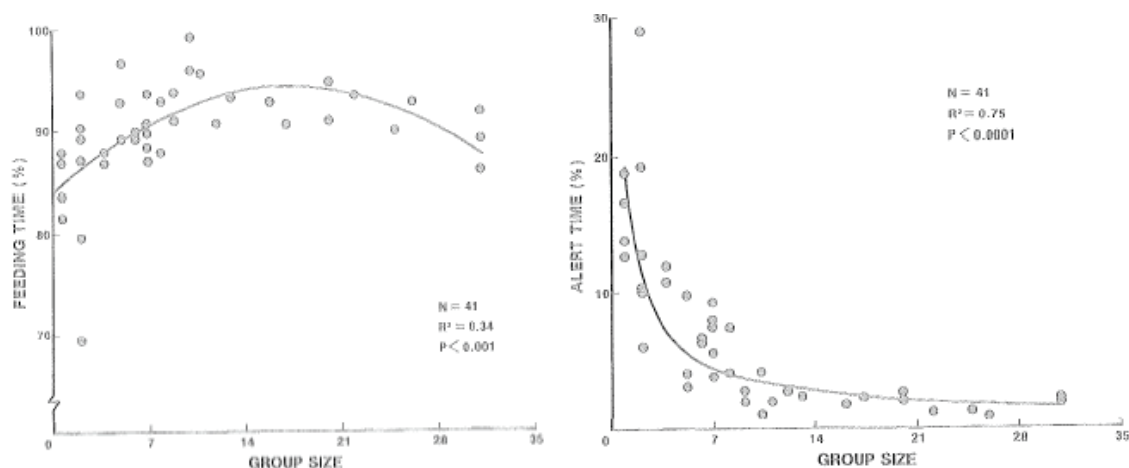


Figure 1.1 : Part du budget d'activité consacré au (A) fourragement et à la (B) vigilance, chez des chèvres de montagne (*Oreamnos americanus*) en fonction de la taille de groupe. D'après une étude de Risenhoover & Bailey (1985), sur le Mont Evans, Colorado, de juillet à Août 1981.

En raison des avantages/bénéfices que la vie en groupe leur confère, les animaux sociaux doivent maintenir une certaine cohésion spatiale, que ce soit durant les activités de repos, de fourragement ou lors des déplacements. En effet, à la différence des espèces sessiles, les espèces animales vagiles qui possèdent un domaine vital plus ou moins important, sont obligées de se déplacer d'un site fonctionnel à un autre, ce qui peut parfois engendrer une fission du groupe. La persistance de la cohésion spatiale du groupe lors des déplacements implique la mise en œuvre de mécanismes comportementaux particuliers (attraction, répulsion) permettant une coordination des déplacements individuels (Camazine et al., 2001). Les comportements permettant la coordination et la cohésion (synchronie des déplacements, maintien d'une distance aux voisins, évitement des collisions) impliquent eux-mêmes des appareils sensoriels traitant des stimuli (visuel, tactile, auditif, chimique) permettant aux individus de percevoir la présence, l'identité, l'état biologique et les activités des congénères. Les comportements des congénères, leurs changements mais aussi leur éloignement et leur orientation sont des stimuli potentiels à partir desquels les membres d'un

groupe peuvent baser leur décision à participer (ou non) à des mouvements collectifs et à leur cohésion. Quels sont les mécanismes qui gouvernent l'évolution et le maintien de ces comportements au sein du règne animal ?

## 1.2 Déplacements collectifs

### 1.2.1 Définition

Dans le domaine de la physique mécanique, un déplacement correspond au mouvement d'un corps d'un point A à un point B, par rapport à un point fixe de l'espace et à un moment déterminé. Se déplacer peut être réalisé par un individu seul ou simultanément par un groupe d'individus, que ce soit pour aller d'un site fonctionnel à un autre (repos, alimentation, etc.), ou pour effectuer une migration saisonnière (Figure 1.2). Dans le cas d'un individu isolé, la décision de parcourir une certaine distance dépend de ses besoins physiologiques et de l'environnement non-social dans lequel il vit. Dans le cas d'un groupe, le déplacement ne devient collectif que si l'individu qui l'initie est suivi par au moins un congénère du groupe, ce qui implique des interactions sociales. En absence de suivi, l'initiateur peut renoncer à son départ et retourner vers le groupe.

Les déplacements collectifs d'animaux ne concernent pas uniquement les espèces grégaires, mais sont également observables chez des espèces non grégaires d'oiseaux, de papillons (monarque, *Danaus plexippus*), ou encore de crustacés (langoustes/homard), dont les individus se rassemblent temporairement lors de migrations saisonnières (Herrnkind et al., 1973 ; Baker, 1978, cité par Berger, 2003 ; Kanciruk & Herrnkind, 1978 ; Brower, 1995 ; Boone et al., 2006). Indépendamment de la cause du déplacement, la mise en place d'un tel comportement nécessite une synchronisation temporelle et spatiale de l'initiation, du déplacement et de l'arrêt. En effet, les individus peuvent décider de partir tous ensemble (synchronisation temporelle du départ) mais également d'aller dans des directions différentes (absence de synchronisation spatiale). Ils peuvent aussi partir de manière indépendante (absence de synchronisation temporelle et spatiale au départ), et converger en un même point (synchronisation spatiale à l'arrivée), ou encore peuvent partir indépendamment (absence de synchronisation temporelle et spatiale au départ), se rassembler durant le déplacement (synchronisation temporelle durant le déplacement) sans s'arrêter au même endroit (absence de synchronisation spatiale et temporelle à l'arrêt). Le départ, le déplacement et l'arrêt peuvent être déclenchés ou guidés par des stimuli externes (température, degré d'hygrométrie, présence / absence de ressources alimentaires).



Récemment, Petit & Bon (2010) ont défini un déplacement collectif comme étant un groupe d'animaux qui décident de partir/se déplacer en synchronie dans la même direction, restant cohésifs jusqu'à ce que le groupe s'arrête ou démarre une nouvelle activité, le tout aboutissant à un changement de lieu. De plus, les déplacements collectifs impliquent des décisions individuelles non indépendantes reposant sur un transfert / échange d'informations entre les membres du groupe.

Pour la suite de notre manuscrit, nous nous intéresserons uniquement aux déplacements collectifs avec synchronisation dans l'espace et dans le temps, au cours des trois phases du déplacement : initiation / durant le déplacement / arrêt. La cohésion du groupe résulte de la mise en place d'interactions entre les individus du groupe, qui se traduit notamment par des transferts et échanges d'informations. Nous nous intéresserons également aux mécanismes impliqués dans le maintien de cette cohésion.

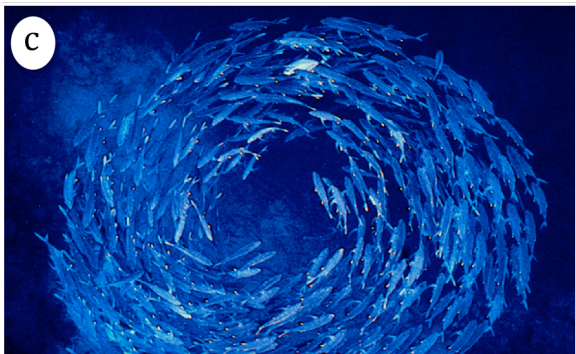




Figure 1.2 : Exemples de déplacements collectifs. (a) Colonne de fourmis coupeuses de feuilles *Atta laevigata* (@Christian Jost), et (b) termites *Velocitermes heteropterus* (@Christian Jost), (c) bancs de poissons, (d) vols d'oiseaux (@U.S. Fish and Wildlife Service), (e) piétons dans une rue (@Marie-Hélène Pillot), (f) troupe de babouins (National géographique), (g) troupeau de moutons Mérinos d'Arles en estive (@Marie-Hélène Pillot).

### 1.2.2 Types de déplacements

Les déplacements collectifs peuvent être caractérisés selon différents critères. Ils peuvent être classés en terme de fonctionnalité : alimentation, reproduction, évitement de prédateur. Ils peuvent également être catégorisés selon des échelles de temps et d'espace, impliquant des mesures de durée de déplacement et de distance parcourue. Les déplacements peuvent aussi impliquer des interactions (ou des stimuli qui les sous-tendent) de nature différente, telles que l'attraction ou la repulsion, afin d'éviter les collisions entre les individus.

Dans la littérature, deux types principaux de déplacements sont largement discutés : (1) les déplacements collectifs unidirectionnels, où l'ensemble des individus se déplace approximativement dans la même direction, comme durant les migrations ou d'un site vers un autre (ex : gnous, oies, langoustes, fourmis légionnaires, etc.) et (2) les déplacements collectifs multi-directionnels, comme chez les espèces dont les individus rayonnent à partir d'un point central (*central place foraging*), qui correspond généralement au nid ou à l'aire de repos (ex : insectes sociaux : termites, fourmis, abeilles ; oiseaux : manchots, fous de bassan ; mammifères : rats-taupes, babouins). Dans ce dernier cas, les individus réalisent des allers-retours entre deux

sites de fonctions différentes (site de repos / nid et site alimentaire) et se déplacent sur des échelles de temps et d'espace plus réduites comparativement à celles des migrations. Les déplacements multi-directionnels sont aussi typiques des espèces qui ne possèdent pas de site unique de repos ou de refuge, qu'elles soient territoriales ou non.

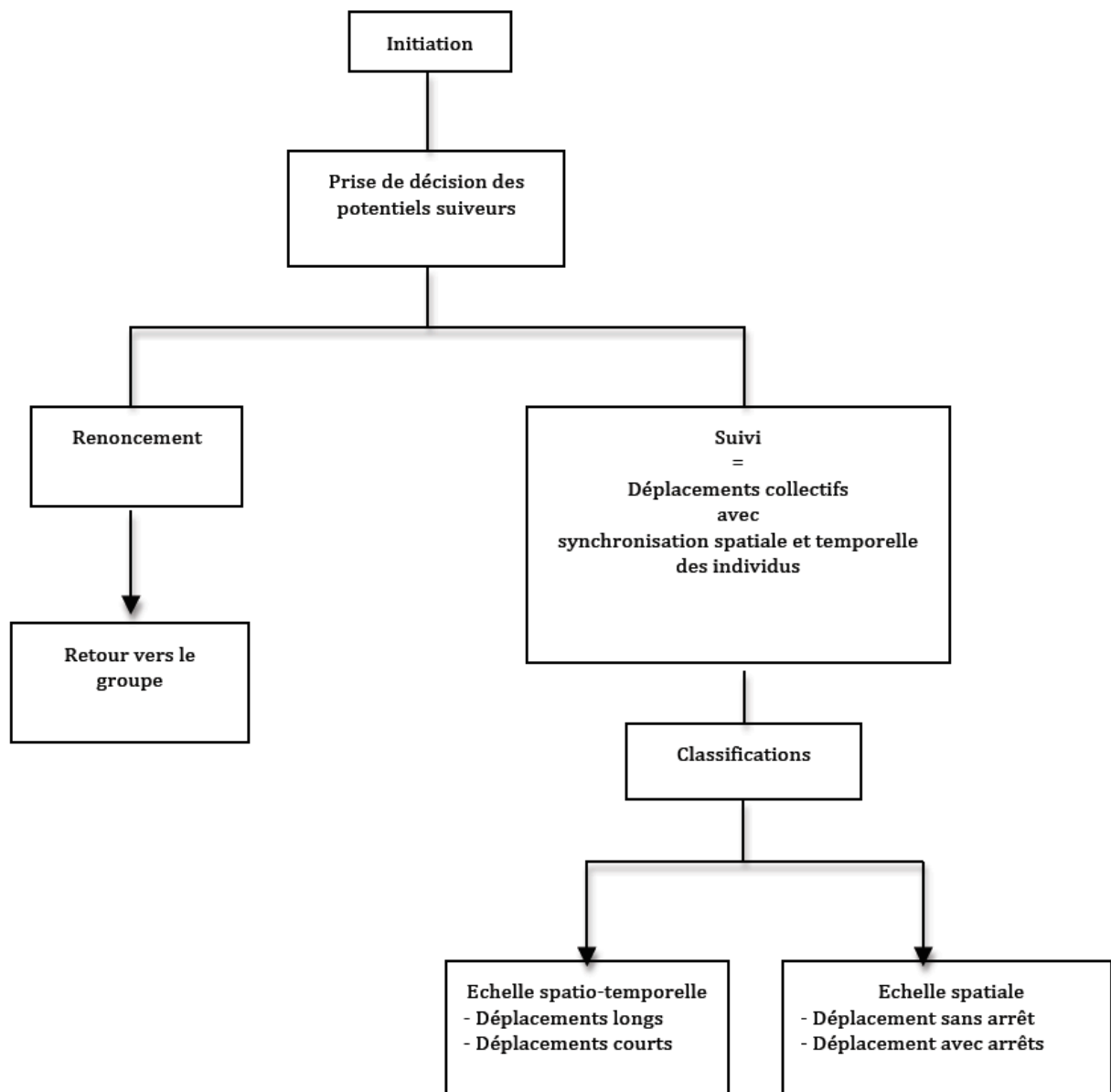
Pour d'autres auteurs, les déplacements collectifs peuvent être décomposés selon l'échelle de distance : longues et courtes. Woolf et al. (1970) classent les déplacements en fonction du contexte écologique (habitats et activités du groupe) : (1) les longs mouvements orientés, c'est-à-dire vers un lieu spécifique durant les saisons de migration (ex : homards : Herrnking, 1978 ; poissons : Reeb, 2000), de retour vers l'aire natale de reproduction (ex : ongulés : Dubois et al., 1994 ; poissons : Rich et al., 2006), ou vers une nouvelle aire fonctionnelle (point d'eau, aire de repos : Fischhoff et al., 2007) et (2) les déplacements effectués sur de courtes distances, typiquement réalisés durant l'alimentation sur un même site de fourragement ou entre sites de fourragement (ongulés : Dumont et al., 2005). De plus, pour Woolf et al. (1970), les déplacements peuvent également impliquer une autre activité, telle que le brout/fourragement, suivant la vitesse du déplacement. Par exemple, des déplacements courts et lents peuvent inclure le brout, alors que des déplacements avec une vitesse élevée ne le permettent pas.

Bourjade et al. (2009) classent quand à eux les déplacements en deux catégories, indépendamment de la distance parcourue et de la vitesse de progression. Pour ces auteurs, seuls les changements d'activité sont pris en compte, permettant de distinguer : (1) les déplacements simples, correspondant à une seule période de déplacement et à la fin de laquelle tous les individus s'engagent dans une nouvelle activité ou se dispersent, et (2) les déplacements multiples, comprenant plusieurs arrêts durant lesquels le groupe conserve clairement la forme / structure du déplacement. Dans leur définition, Bourjade et al. (2009) ne tiennent pas compte non plus de la modulation de la vitesse du déplacement.

Nos travaux de thèse concernent les déplacements collectifs survenant durant l'activité de fourragement qui, dans leur majorité, correspondent à des mouvements de faible amplitude spatiale (Figure 1.3).



Figure 1.3 : Schéma résumant un déplacement collectif.



### 1.2.3 Prises de décisions

La prise de décision concerne tout organisme vivant qui, à tout moment de son existence, se trouve confronté à plusieurs options comportementales, que ce soit pour sélectionner un chemin de migration, une nouvelle source de nourriture, un nouveau site de nidification ou de fourragement, ou tout simplement pour changer d'activité. Une prise de décision correspond à un processus cognitif complexe auquel l'observateur n'a pas accès. Elle ne peut être objectivée que par ce qu'elle précède, soit une action catégorisable ou mesurable. La prise de décision peut ne reposer

que sur des composantes individuelles, intrinsèques ou extrinsèques à l'organisme et ne faisant appel qu'à des informations individuelles relevant de l'environnement. Dans d'autres cas, des stimuli sociaux ou informations sociales, parfois qualifiées de publiques (Dall et al., 2005), influencent la prise de décision. Dans le cadre des déplacements, une décision commune (*group decision making*) traduit le fait qu'une partie ou, plus généralement dans la littérature, l'ensemble des individus d'un même groupe se déplace de façon synchrone, dans la même direction et atteint le même but.

D'après Conradt & Roper (2005), la prise de décision pourrait être plus ou moins « partagée » par les individus d'un groupe. Ces deux auteurs qualifient le mécanisme sous-jacent de « despotique » lorsque la prise de décision collective, qualifiée de non partagée (*unshared*), résulte du choix d'un unique individu possédant un statut particulier (individu dominant) qui s'imposerait au reste des individus du groupe. Le mécanisme serait qualifié de « démocratique » lorsque le consensus résulte d'un partage de la décision par une partie (*partially shared decision*) ou l'ensemble des individus du groupe (*equally shared decision*). Une prise de décision collective, quels que soient les détails de procédure ou les mécanismes utilisés, impliquerait toujours la mise en place d'échanges d'informations entre les membres du groupe, et conduirait à un choix éventuellement avantageux pour la majorité. Ainsi, pour parvenir à la sélection d'un seul site ou d'une seule direction, et pour éviter que le groupe se scinde, il est nécessaire que les individus puissent avoir la possibilité de changer d'avis ou de renoncer à leur choix.

#### **1.2.4 Quand, dans quelle direction : coordination temporelle et coordination spatiale**

Plusieurs études montrent que la décision de quitter un site de nourriture, de repos ou de changer d'activité dépendrait des besoins physiologiques de chaque individu, liés à l'état de reproduction, au niveau de réserves énergétiques, à l'âge, ou encore à l'état de santé (Conradt, 1998 ; Ruckstuhl, 1998 ; Rands et al., 2003 ; Couzin et al., 2005 ; Fischhoff et al., 2007), mais également aux rythmes journaliers. En effet, ces derniers pourraient jouer un rôle essentiel dans la synchronisation des départs et dans la modulation des comportements mimétiques individuels impliqués dans le suivi (Cole, 1991).

Dans ses travaux sur les ongulés, Ruckstuhl (1999) met en exergue l'effet des différences de besoins nutritionnels sur les patterns de déplacements collectifs et sur les budgets d'activités, associées un dimorphisme sexuel. En testant des groupes mixtes de mâles et de femelles de

mouflon des Montagnes Rocheuses (*Ovis canadensis*), elle suggère que la ségrégation sexuelle provient d'une différence de besoins énergétiques qui rend difficile le maintien de la cohésion des groupes mixtes, conduisant à une fission du groupe.

Chez les espèces animales vivant en groupe, les paramètres sociaux tels que le nombre de congénères adoptant chacune des directions, la taille de groupe et les paramètres environnementaux peuvent également jouer un rôle important. Que les individus vivent isolément ou en groupe, se pose la question de savoir à quel moment changer de site ou d'activité. Pour un individu solitaire, seuls ses besoins énergétiques et les conditions du milieu influencent sa décision. Par contre, pour les animaux se déplaçant en groupe, les individus doivent trouver un compromis entre rester, et perdre l'avantage de la vie en groupe, ou partir, et perdre les avantages alimentaires du site. Les individus n'étant pas identiques, des divergences de motivations peuvent mener à des conflits d'intérêt au sein des groupes (Conradt & Roper 2003, 2005).

Pour Conradt (2009), le maintien de la cohésion spatiale du groupe commence dès l'initiation d'un déplacement collectif et implique que ses membres adoptent le même choix, incluant le moment du déplacement (Stewart & Harcourt, 1994 ; Boinski & Campell, 1995 ; Ruckstuhl, 1999 ; Conradt & Roper, 2000 ; Sueur & Petit, 2008a) et la direction/destination de ce déplacement (Couzin et al., 2005 ; Biro et al., 2006 ; Ward et al., 2008), ou la même activité. En absence de consensus, le groupe pourrait se scinder et chacun perdrait les avantages/bénéfices de la vie en groupe ou les verrait réduits (Krause & Ruxton, 2002 ; Trillmich et al., 2004 ; Conradt & Roper, 2007). La décision collective dépendrait d'un ajustement des besoins et rythmes individuels au travers d'interactions entre les individus du groupe.

### **1.2.5 Qui initie(nt) ?**

#### *Concepts généraux / qu'est ce qu'un initiateur ?*

Chez les individus vivant en groupe, qui prend la décision de partir ? Le concept de leadership est une question fondamentale car, selon le mode d'initiation, les mécanismes de prise de décision peuvent être ou non différents. Pour Scott (1956), la relation leader-suiveur implique de l'allélomimétisme entre individus ayant des seuils de stimulation différents, certains tendant à mener et les autres à suivre. Kummer (1968) définit le leadership comme la probabilité qu'un individu qui se déplace soit suivi par ses congénères. Sans suivi d'au moins un congénère du groupe, l'individu initiateur ne peut être considéré comme leader (Lamprecht, 1991).

Dans la littérature, le concept de leader a largement été discuté depuis les années 1940 (Scott, 1945 ; Stewart & Scott, 1947 cité par Dumont et al., 2005). Dumont et al. (2005) définissent un leader comme étant l'individu qui initie constamment des déplacements spontanés de longues distances vers un nouveau site alimentaire, et qui est suivi par ses compagnons (ex : vaches : Hafez et al., 1969 ; moutons : Arnold, 1977). Actuellement, ce concept met en exergue le fait que les individus d'un groupe auraient une probabilité différente d'initier un déplacement.

De par leurs comportements et / ou leurs caractéristiques individuelles, certains individus seraient susceptibles d'influer sur les phénomènes collectifs. En effet, de nombreux exemples montrent que les individus les plus âgés ou les plus dominants (ex : chevaux féroces (*Equus caballus*) : Tyler, 1972 ; Berger, 1977 ; babouins de savane : Norton, 1986 ; buffles africains : Prins, 1996 ; mouflons des Montagnes Rocheuses : Réale & Festa-Bianchet, 2003), ou encore ceux du sexe philopatrique (ex : mâles : babouins hamadryas : Kummer, 1968 ; femelles primates : Wrangham, 1980 ; Boinski & Campbell, 1995) assureraient le plus grand nombre d'initiations de déplacements collectifs. Les connaissances que possèdent les individus sur leur environnement (Coolen et al., 2003 ; Doligez et al., 2003) pourraient également moduler leur probabilité d'initier des déplacements. Dans d'autres cas, les besoins physiologiques et nutritionnels (Conradt, 1998), qui dépendent de l'âge, du sexe ou de l'état reproductif, expliquent les différences inter-individuelles à vouloir se diriger vers un nouveau site alimentaire ou vers un point d'eau qui diffèrent de ceux de leurs congénères (Leca et al., 2003 ; Fisschoff et al., 2007).

### Critères de classification

Pour résumer, trois mécanismes principaux sont généralement proposés dans la littérature pour rendre compte de la modulation de la probabilité d'initier un déplacement : 1) le système despotique ou « *personal leadership* », avec un seul individu ayant une probabilité par unité de temps d'initier un déplacement beaucoup plus élevée que ses congénères, 2) le système de leader distribué ou « *distributed leadership* », pour lequel une partie des individus du groupe possède une probabilité d'initier le déplacement plus importante que les autres membres du groupe (Leca et al., 2003) et 3) le système anonyme, également appelé système démocratique ou égalitaire (Conradt et al., 2009), qui est une seconde forme de leadership distribué, avec la nuance que tous les individus du groupe ont la même probabilité par unité de temps d'initier un déplacement.

Dans le cas du système despotique, un seul individu utiliserait son haut statut de dominance pour imposer son choix (Boinski & Garber, 2000 ; ongulés : Squires & Daws, 1975 ; primates : Trillmich et al., 2004 ; oiseaux : Biro et al., 2006 ; insectes : Tallamy & Wood, 1986). Chez les

gorilles (*Gorilla g. beringei*) et les babouins des montagnes (*Papio h. ursinus*), seul l'individu de haut rang, le mâle dominant, régirait les déplacements collectifs (Shaller, 1963 ; Byrne et al., 1990). Ce mâle dominant est considéré comme le point « focal » du groupe, tous les membres du groupe surveilleraient constamment sa position. Avant d'initier un déplacement, le mâle dominant indiquerait à ses congénères son souhait de bouger en adoptant une posture droite, en regardant fixement et en effectuant quelques pas rapides dans la direction choisie vers laquelle il souhaite se diriger, parfois en poussant des grognements.

Le concept de « personal leadership » est également rapporté chez quelques espèces de carnivores : les mangoustes naines (*Helogale parvula*) et les loups (*Canis lupus*), où l'individu de plus haut rang initierait systématiquement les déplacements (Holekamp et al., 2000 ; Peterson et al., 2002). Chez les ongulés, le statut de leadership est la plupart du temps attribué à un seul individu, souvent une vieille femelle, bien que certaines études aient montré que l'identité de l'individu pourrait changer en fonction du type de déplacement (Reinhardt, 1983 ; Réale & Festa-Bianchet, 2003 ; Dumont et al., 2005).

Dans le système de leadership distribué et anonyme, le statut de dominance ne serait pas un pré-requis pour initier un déplacement et ceci même dans les groupes de composition stable (ongulés : Syme, 1981 ; poissons : Mazeroll & Montgomery, 1995 ; bovins : Dumont et al., 2005). N'importe quel individu du groupe pourrait initier un déplacement et les autres membres du groupe parviendraient à une décision collective par l'intermédiaire d'un compromis. Certains auteurs, tel que Conradt & Roper (2005) ou encore Sueur & Petit (2008a), considèrent que la décision collective résulterait d'un consensus partagé, tous les membres du groupe participant à la prise de décision et auraient la possibilité d'influencer la prise de décision de ses congénères. Chez les babouins hamadryas, ce processus s'apparenterait à un système de « vote avec le pied ». Pour choisir entre plusieurs directions, les mâles adultes se déplaceraient en périphérie du groupe, s'assieraient dans différentes directions et regarderaient vers la direction qu'ils privilégient (Kummer, 1968). Les autres membres du groupe rejoindraient alors l'un ou l'autre des mâles en fonction de leurs affinités sociales (Stolba, 1979). Ainsi, d'autres mâles et parfois des femelles viendraient se disposer en renfort derrière les précédents, et ce jusqu'à former des colonnes de longueur différentes, la plus longue devenant celle du mouvement. Kummer (1968) suggère ainsi une sorte de partage de décision chez les babouins hamadryas, avec des initiateurs qui proposent différentes directions de départ et des décideurs/suiveurs qui permettent au groupe d'aboutir à un choix collectif. Les initiateurs peuvent devenir à leur tour des suiveurs/décideurs lors d'une autre initiation (processus réversible). Dans cet exemple, le nombre d'individus venant se positionner derrière chacun des mâles agit comme un processus d'amplification. Ce concept de partage de

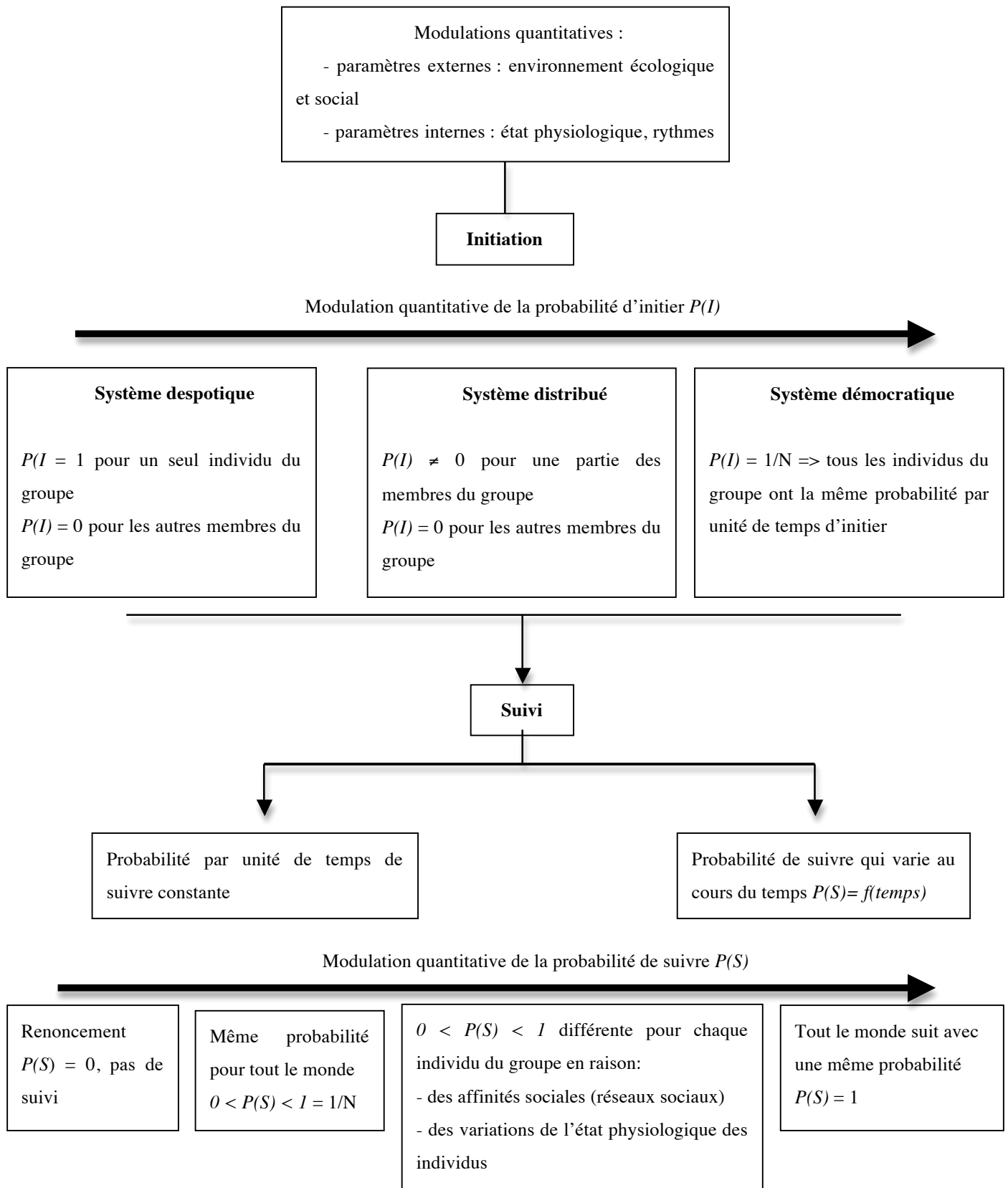


décision a également été observé chez de nombreuses espèces de vertébrés (ex : oiseaux : Allee et al., 1947 ; Radford, 2004 ; Ramseyer et al., 2009a ; ongulés : Prins, 1996 ; Conradt & Roper, 2003 ; Bourjade et al., 2009 ; primates : Stolba, 1979 ; Boinski, 1993 ; Leca et al., 2003 ; Trillmich et al., 2004 ; Jacobs et al., 2008 ; Sueur & Petit, 2008a).

Dans le cas des migrations saisonnières, les individus les plus anciens qui connaissent le chemin à suivre, se retrouvent généralement à l'avant du déplacement (Mazeroll & Montgomery, 1995). Il a été montré que ces individus pouvaient être retirés du groupe sans que celui-ci ne subisse de trop grandes perturbations. En effet, d'après Helfman & Schultz (1984), un à deux jours suffise pour que les congénères naïfs puissent rapidement apprendre un chemin de migration journalier. Ainsi, lorsque les individus considérés comme des leaders sont retirés du groupe, le reste du groupe resterait capable de trouver le chemin vers la destination prise.

L'influence de l'état de satiété des individus sur les rythmes d'activité, et par conséquent sur les probabilités d'initier un nouveau déplacement vers une nouvelle source de nourriture, un point d'eau ou un site de repos, a également été mis en exergue expérimentalement. Rands et al. (2003) proposent que, lorsque deux individus sont synchronisés, le rythme d'activité et de repos serait donné par l'animal le plus affamé, suivant la règle : « *If I'm hungry, I should forage ; if not, then I should copy what my colleague is doing* ». Ainsi, l'état physiologique des individus aurait un impact sur leur seuil de réponse, influençant ainsi leur probabilité d'initier un déplacement (Guéron et al., 1996 ; Couzin et al., 2002 ; Krause et al., 2000) et par conséquent la fréquence d'apparition des déplacements collectifs (Krause et al., 2000 ; Fischhoff et al., 2007). Krause et al. (1993) ont également rapporté que les poissons affamés tendraient à occuper des positions à l'avant du banc plus souvent que les individus rassasiés.

Schéma récapitulatif des facteurs qui contribuent à l'initiation d'un déplacement et à l'adhésion:



### Pertinence du terme leadership

Actuellement le concept de leadership est fortement discuté (King, 2010 ; Petit & Bon, 2010). En effet, les critères de mesures utilisés pour définir un leader varient entre études en fonction de la question à laquelle elles veulent répondre « quand bouger, vers quelle destination ? ».

Un leader peut être considéré soit comme 1) un initiateur, c'est-à-dire le premier individu à se déplacer sans obligatoirement émettre de comportement particulier (Boinski & Garber, 2000 ; Leca et al., 2003), 2) un guide, c'est-à-dire l'individu à l'avant du groupe qui le guide vers un lieu donné (Fischhoff et al., 2007 ; King et al., 2008), 3) un individu qui émet des comportements particuliers de pré-départ pour exprimer son envie de changer de site ou d'activité (ex : buffles africains (*Suncerus caffer*) : Prins, 1996 ; ovins : Ramseyer et al., 2009a,c ; cheval de Przewalski (*Equus ferus przewalskii*) : Bourjade et al., 2009 ; primates : Kummer, 1968 ; Stewart & Harcourt, 1994 ; Sueur & Petit, 2008a).

Relevons aussi qu'une initiation n'aboutit pas toujours à un suivi. Leblond & Reeb (2006) observent que certains individus tenteraient d'initier des déplacements plus souvent que leurs congénères sans que les initiations déclenchent systématiquement un départ collectif et se concluant par un retour de l'initiateur non suivi vers le groupe. Le renoncement est une notion importante à considérer pour comprendre comment des « leaders » et des suiveurs émergent. Il faut à la fois considérer les tentatives de départ qui déclenchent un déplacement collectif et celles qui n'en déclenchent pas pour comprendre comment apparaît un leader (King, 2010) et comment émerge un déplacement collectif. Ainsi, le mécanisme décisionnel ne reposerait pas seulement sur deux rôles complémentaires (initiateur et décideur) comme le suggérait Kummer (1968), mais sur une association de rôles complémentaires (initiateur, recruteur, décideur et guide), plus ou moins observables en fonction de l'espèce considérée et potentiellement en fonction du type de déplacement considéré.

La période d'observation utilisée dans l'analyse de la dynamique d'initiation ou le type de déplacement étudié peut aussi influencer les résultats obtenus. En effet, certaines études ont montré que l'identité de l'individu initiant un déplacement peut dépendre de la fonction du déplacement observé, suggérant ainsi le terme de leadership spécialisé. Des études ont montré que les initiations de déplacements collectifs vers un site ou entre sites de fourragement étaient généralement déclenchées par un même individu (Dumont et al., 2005) qui serait le plus âgé (Reinhardt, 1983 ; Réale & Festa-Bianchet, 2003) et / ou celui possédant le plus grand nombre d'affiliations (Rout et al., 2002), alors que les déplacements durant l'activité de fourragement seraient initiés par plusieurs individus (ex : bison d'Amérique (*Bison bison*) : McHugh, 1958 ; cochons domestiques (*Sus scrofa domesticus*) : Meese & Ewbank, 1973). Cette différence pourrait

s'expliquer par une différence de distribution spatiale des individus selon le type de déplacement. En effet, d'après Lécivain et al. (1993), les individus forment des lignes et sont orientés dans la même direction lors du déplacement vers un nouveau site, alors que pour les déplacements au cours du fourragement, les individus sont généralement plus dispersés et les orientations moins polarisées. De plus, selon le type de déplacement, les conséquences relatives à diriger le groupe vers une mauvaise décision ne sont pas les mêmes. En effet, lors du fourragement, la distance parcourue est faible et les coûts engendrés suite à un déplacement non bénéfique sont moindres, comparés à ceux que pourraient engendrer un changement vers un lieu de fourragement beaucoup plus éloigné.

L'état physiologique des individus contribue également à la probabilité d'initier et mener des déplacements. Par exemple, les besoins en eau des femelles allaitantes diffèrent de ceux des femelles non allaitantes ou des mâles. Par conséquent, elles initient plus fréquemment les déplacements vers un point d'eau que les autres membres du groupe (Fischhoff et al., 2007). Sa probabilité d'être suivie pourra dépendre des besoins énergétiques des congénères. Ainsi, si une femelle allaitante est la seule du groupe à avoir des besoins en eau très élevés, ses initiations n'auront pas une forte probabilité d'engendrer un suivi, ce qui ne sera pas le cas si le groupe comprend plusieurs femelles allaitantes.

### **1.2.6 Processus de prise de décision**

Elucider les mécanismes ou les processus cognitifs des prises de décisions qui gouvernent la cohésion durant les déplacements collectifs et apprécier le degré d'universalité de ces mécanismes (des invertébrés aux vertébrés, les êtres humains inclus) sont des questions majeures.

Comme abordé précédemment, les membres d'un groupe doivent non seulement établir un compromis sur le moment et la direction du départ, mais aussi sur l'arrêt du déplacement, pour maintenir la cohésion. Pour cela, des interactions (interattraction, échange d'informations *via* différents moyens de communication) entre les individus avant, durant et lors de l'arrêt du déplacement sont nécessaires.

#### *Mécanismes d'interactions*

Certains auteurs (Conradt & Roper, 2005 ; Stueckle & Zinner, 2008) suggèrent que les moyens de communication utilisés dépendent de l'organisation sociale du groupe, particulièrement de la taille de groupe. Selon le nombre d'individus présents, l'information produite par une initiation de

déplacement pourra (ou non) être observable par l'ensemble ou une partie des congénères du groupe, conditionnant potentiellement l'identité de l'initiateur et les types de mécanismes utilisés. Par exemple, dans les groupes composés de centaines d'animaux, les individus ne peuvent pas interagir directement avec tous leurs congénères, en raison d'un simple effet d'obstruction visuelle, et par conséquent n'ont pas accès à l'ensemble des informations émises par les congénères. Les déplacements collectifs découleraient alors de processus auto-organisés, les individus n'ayant recourt qu'à une communication locale (Camazine et al., 2001). Dans un système auto-organisé, des comportements collectifs complexes peuvent émerger d'interactions locales entre des individus n'émettant que des comportements simples (Bonabeau et al., 1997 ; Camazine et al., 2001 ; Detrain & Deneubourg, 2006). Conradt & Roper (2005) qualifient ces décisions collectives de «décisions combinées». Des exemples typiques de phénomènes auto-organisés sont issus des études des essaims d'abeilles, des nuées de criquets, des bancs de poissons, des vols d'oiseaux, des troupeaux d'ongulés ou encore des colonies de fourmis. Chez les fourmis *Lasius niger* ou *Solenopsis saevissima*, lors de la découverte d'une source de nourriture, les ouvrières déposent une trace chimique de phéromones sur le chemin de retour à la fourmilière. Les autres fourmis peuvent alors suivre cette trace, et atteindre à leur tour la source de nourriture. Plusieurs sources différentes de nourriture peuvent être découvertes en même temps et entrer en «compétition», mais par un phénomène d'amplification du marquage de la piste ou de rétroactions positives, une seule source de nourriture, à savoir la plus proche, sera majoritairement exploitée. En effet, sur la plus courte piste, les fourmis atteignent la source de nourriture et en reviennent plus vite, de sorte que le nombre de fourmis et le dépôt de phéromones s'accroissent, attirant davantage de fourmis qui marquent à leur tour la piste. Ce type de phénomène auto-organisé permet un choix stratégique et économique de la source sans que les fourmis soient conscientes de ce choix complexe (Deneubourg & Goss, 1989 ; Beckers et al., 1992 ; Bonabeau et al., 1997 ; Detrain et al., 1999 ; Detrain & Deneubourg, 2006).

Dans des groupes de petite taille, chaque individu peut potentiellement interagir avec l'ensemble des membres du groupe (communication globale sensus Conradt & Roper, 2006) et avoir accès à une information provenant de l'ensemble des membres du groupe. Outre des processus d'auto-organisation (Parrish & Eldelstein-Keshet, 1999 ; Hemelrijk, 2002 ; Couzin & Krause, 2003 ; Sueur et al., 2009), des processus plus complexes de négociation impliquant des comportements de « vote » (Conradt & Roper, 2005 ; Austen-Smith & Feddersen, 2009 ; Conradt & List, 2009 ; Hix et al., 2009), de dictature ou de coercition (Clutton-Brock et al., 1982 ; King et al., 2008) pourraient être mis en œuvre. Dans ce cas, les individus souhaitant initier un déplacement réaliseraient des comportements de pré-départ exprimant leurs intentions. Ces

comportements de pré-départ ont déjà été rapportés chez de nombreuses espèces (ex : buffles africains : Prins, 1996 ; moutons : Ramseyer et al., 2009a,c ; loups gris : Mech, 1970 ; oies domestiques (*Anser domesticus*) : Black, 1988 ; Ramseyer et al., 2009b ; éléphants d'Afrique : Poole et al., 1988 ; cheval de Przewalski : Bourjade et al., 2009 ; primates : Kummer, 1968 ; Stewart & Harcourt, 1994 ; Sueur & Petit, 2008a). Par exemple, pour exprimer une intention de partir, les babouins indiqueraient la direction choisie en réalisant de petits mouvements orientés et en orientant leur corps vers cette direction (Kummer, 1968 ; Norton, 1986 ; cités par Bourjade et al., 2008). Selon Prins (1996), les buffles africains lanceraient des regards dans la direction choisie, alors que chez les oies, Ramseyer et al. (2009) ont mesuré une augmentation de la fréquence de mouvements de tête et de vocalisations. Les autres membres du groupe sont considérés libres d'adhérer ou non à cette proposition de déplacements (Leca et al., 2003).

Ainsi, la notion d'intentionnalité dans la prise de décision est attribuée aux animaux sociaux vivant dans des tailles de groupe où la communication globale est possible. Cette catégorisation opposant communication globale et processus intentionnels à communication locale et auto-organisation est proposée par certains auteurs comme Conradt & Roper (2005) et Stueckle & Zinner (2008). Les primates, ayant des capacités cognitives développées, présenteraient des processus de communication complexes impliquant l'intentionnalité qui ne pourraient coexister avec des processus auto-organisés dans l'émergence d'un même phénomène. Ces auteurs opposent ainsi les termes de « leadership » ou « consensus » à « auto-organisation » (Boinski & Campbell, 1995 ; Conradt & Roper, 2005 ; Stueckle & Zinner, 2008). Ce point de vue reste pour le moment purement théorique. En effet, aucune étude expérimentale n'a mis en exergue cette dichotomie. Au contraire, une étude récente de Sueur et al. (2009) montre chez les Macaques de Tonkean (*Macaca tonkeana*) que cette opposition est non fondée. Des processus intentionnels et des processus auto-organisés pouvant contribuer à l'émergence d'un même phénomène collectif chez des animaux présentant des capacités cognitives développées.

#### Phénomènes « densité dépendant »

En biologie, le phénomène « densité dépendant » appelé plus communément « *Allee effect* » (Allee, 1949), recouvre l'idée que, pour des populations de petite taille, les taux de reproduction et de survie des individus augmentent avec la densité de la population. Dans les domaines de la biologie, l'émergence de patterns collectifs due à des phénomènes de densité dépendance est assez connue. Par contre, des modifications qualitatives de règles comportementales au niveau individuel, dues à des variations de densité ou de taille de population, est une notion beaucoup moins intuitive et plus difficile à valider. En effet, pour une même taille de groupe, nous pouvons observer un

comportement au niveau collectif qui pourrait résulter d'un seul mécanisme individuel ou de différentes règles comportementales individuelles.

Par exemple, un regroupement de 20 individus peut être dû uniquement à un stimulus externe qui favorise l'agrégation, tel que la température ou la lumière. Il peut alternativement résulter d'interactions entre les individus, tel que l'inter-attraction, se traduisant par une probabilité de s'arrêter à un endroit croissant avec le nombre d'individus déjà présents/arrêtés à ce même endroit. Ainsi, pour une même taille de groupe, différents mécanismes individuels peuvent produire le même pattern collectif. A l'inverse, les mêmes individus peuvent employer des stratégies de fourragement qui diffèrent avec la taille de groupe. Par exemple, des choix collectifs chez certaines grandes colonies (Goss et al., 1989 ; Sumpter & Pratt, 2009) se basent sur des mécanismes d'amplification, alors que dans les petites colonies, les choix collectifs reposent uniquement sur des processus de différenciations. Certains individus sont alors spécialisés pour une première zone et d'autres individus pour une seconde zone. Soulignons que ce processus de différenciation peut s'observer dans les grandes colonies (Dornhaus et al., 2009).

Nous pouvons nous interroger sur la pertinence de l'utilisation d'un mécanisme plutôt qu'un autre en fonction de la taille du groupe. En effet, chez les fourmis, si la durée de vie de la phéromone de piste est brève, une colonie de petite taille ne parviendra pas à entretenir la piste et par conséquent n'exprimera pas de choix collectif. Ainsi, l'apparition ou la fréquence d'apparition de certains comportements au niveau individuel serait modulée par la taille de groupe. Cet effet taille de groupe a été mis en évidence sur le comportement de coercition chez les équidés (Feist & McCullough, 1976 ; Waring, 1983) et chez plusieurs espèces de cercopithécidés (ex : *Papio hamadryas* : Kummer, 1968 ; *Papio papio* : Boese, 1975 ; cités par Deputte, 1980). Dans les petits groupes, les mâles dominants seraient très coercitifs (oppressants) mais plus libéraux dans de plus grands groupes. Au niveau collectif, la cohésion sociale serait maintenue dans les groupes de petite taille alors que, si les congénères sont trop nombreux, une fission des groupes se produirait. L'explication hâtive serait que ces différences résultent de l'utilisation de règles comportementales individuelles différentes, alors qu'une simple modulation de la fréquence d'apparition du comportement de conduite (*herding*) en fonction de la taille du groupe suffit à expliquer le pattern collectif observé. Théoriquement, les mêmes règles comportementales individuelles peuvent exister quelle que soit la taille de groupe, mais leur fréquence d'apparition pourraient dépendre de leur pertinence pour résoudre le conflit auquel est confronté le groupe.

Le même raisonnement peut être tenu pour le phénomène d'auto-organisation, qui implique une amplification de la probabilité d'apparition d'un comportement avec le nombre de comportements similaires déjà réalisés. Il convient ainsi de rappeler que le nombre d'évènements et le nombre

d'individus présentant le comportement ou pouvant le présenter ne sont pas synonymes. Un seul individu peut réaliser un grand nombre d'évènements. Par exemple, une petite colonie de fourmis déposant fréquemment de la phéromone peut parvenir au choix d'une des deux sources de nourriture proposées si la phéromone de piste a une durée de vie suffisamment longue, ceci se traduisant au niveau du trafic par l'émergence d'une bifurcation. Si des phénomènes auto-organisés s'avèrent possibles avec des petits nombres d'individus, il convient de préciser qu'il n'est pas nécessairement le mécanisme idéal en terme de fonctionnalité pour la société.

Ces dernières décennies, le concept de quorum, introduit tout d'abord par les biologistes moléculaires et les bactériologistes (Tomasz, 1965 ; Nelson, 1970, cité par Bassler & Losick, 2006), a également très largement été introduit en comportement animal pour essayer de rendre compte des prises de décision collectives chez les animaux vivant en groupe, et ce quelque soit la taille du groupe (Pratt, 2005 ; Ward et al., 2008 ; Petit et al., 2009 ; Sumpter & Pratt, 2009). Chez les groupes d'animaux qui suivent cette règle, la probabilité de réaliser un comportement suit une fonction non-linéaire corrélée au nombre d'individus qui réalisent déjà ce comportement (Sumpter & Pratt, 2009). Le quorum est atteint lorsqu'un nombre minimum d'individus (seuil) réalise un comportement ou choisit une direction (parmi au moins deux alternatives). Une fois ce nombre seuil atteint, tout le groupe réalise ce comportement. L'étude expérimentale de Ward et al. (2008) réalisée sur les épinoches (*Gasterosteus aculeatus*), couplée à des simulations, affirme de plus que les individus qui suivent une règle de type quorum ont une probabilité de faire le bon choix et une rapidité à choisir cette décision qui sont supérieures à celle des individus indépendants et à celles des individus suivant une réponse de type linéaire. Sumpter & Pratt (2009) développent un modèle mathématique permettant de mettre en évidence l'influence de la fonction de réponse sur la cohésion du groupe. Les réponses de type non-linéaire étant celles qui permettent à la fois au groupe de réaliser un choix cohésif pour la meilleure option et de trouver le meilleur compromis entre la précision de la décision et la vitesse de prise de décision.

### **1.2.7 Information utilisée**

Quotidiennement, les animaux doivent prendre des décisions telles que sélectionner le lieu d'habitat, le lieu de migration, un nouveau site d'alimentation, un congénère avec qui interagir, etc. Il est maintenant connu que les individus vivant en groupe accèdent à tout moment à une quantité importante d'informations provenant de leurs environnements social et écologique (Valone, 1989 ; Galef & Giraldeau, 2001 ; Dall et al., 2005). Certaines études théoriques déjà



anciennes en écologie comportementale postulaient que certains individus possédaient une parfaite connaissance de leur environnement (ex : Charnov, 1976, cité par Valone et al., 2002). La vie en groupe permettrait aux animaux d'avoir accès à une quantité d'information sur leur environnement supérieure à celle que pourrait avoir un individu solitaire, notamment par le biais des congénères et de leur comportement (Valone, 1989 ; Templeton & Giraldeau, 1996). Lorsqu'un individu décide d'initier un déplacement, les congénères du groupe ne connaissent pas toujours sa motivation, ni la pertinence de l'information que possède cet initiateur (Couzin et al., 2005). Malgré tout, la cohésion du groupe lors de l'initiation d'un déplacement requiert une décision collective commune. Les mécanismes utilisés pour établir une décision commune dépendraient fortement des interactions entre les individus du groupe. Que l'initiation repose sur un seul individu (décision de type despotique) ou sur une décision distribuée (consensus ou décision combinée), la question est de savoir comment l'information se propage au sein du groupe pour que puisse émerger une décision collective.

#### Information personnelle – information sociale

Deux types d'information sont généralement utilisés : l'information extraite de l'environnement écologique et l'information sociale (Dall et al., 2005).

Les interactions d'un individu avec l'environnement génèrent « l'information personnelle », utilisée généralement quand les animaux se déplacent à l'intérieur de leur habitat (entre deux sites) ou lors des migrations entre deux habitats. Les signaux/indices utilisés sont généralement des points de repères géographiques tel que le soleil, les étoiles, les champs géomagnétiques, etc.

L'information sociale quant à elle s'obtient potentiellement de la perception (visuelle, auditive, tactile, chimique) des comportements des congénères ou de leurs conséquences (Doligez et al., 2002). L'information sociale provient soit de signaux explicites (*signal*) soit d'indices (*cues*) générés par inadvertance par les congénères. Le terme signal est employé lorsque les modalités de la transmission d'information ont été modelées et conservées par la sélection naturelle (Maynard-Smith & Harper, 2003). L'exemple le plus célèbre est celui de la danse des abeilles, qui permet de recruter des congénères vers un nouveau site alimentaire ou un nouveau nid (Seeley & Buhrman, 1999). Des études ont également montré que la présence ou la visibilité des congénères influe singulièrement sur l'émission de signaux vocaux liés à la présence ou à la qualité de la nourriture (Hauser & Marler, 1993), permettant également la coordination de déplacements collectifs, tels que les chasses coopératives des lionnes (*Panthera leo*) où des comportements particuliers permettant d'encercler puis d'attaquer une proie (Stander, 1992).

La notion d'indice (*cue*) définit quant à elle une information transmise incidemment, se présentant la plupart du temps comme un sous-produit de l'activité individuelle (Valone, 1989 ; Hasson, 1994 ; Dall et al., 2005). L'utilisation d'indices émis par inadvertance par d'autres congénères en interaction avec leur environnement constituerait une voie majeure d'utilisation d'information sociale (Galef & Giraldeau, 2001 ; Danchin et al., 2004), conférant aux animaux des informations pertinentes sur les ressources à utiliser, leur localisation et leur qualité (Galef & Giraldeau, 2001).

### Echange d'informations et structuration spatiale

Divers modes de communication contribuent à maintenir la cohésion durant les déplacements. Les propithèques courronés (*Propithecus verreauxi*) emploient des signaux acoustiques (vocalisations) durant leurs déplacements non seulement pour donner une information sur la position spatiale de l'émetteur mais aussi pour influencer le comportement des congénères (Boinski, 1991, 1993 ; Boinski & Campell, 1995). Chez les fourmis, les termites et les chenilles, la recherche de nourriture et la sélection d'un site peut s'accompagner d'un recrutement par piste chimique (Pasteels et al., 1987 ; Goss et al., 1989 ; Beckers et al., 1990).

Chez certaines espèces de termites lors des déplacements vers un site de nourriture, il a été mis en évidence l'apparition d'une organisation spatiale des individus au sein du groupe assez particulière (Jander & Daumer, 1974). En effet, ceux-ci forment des colonnes de fourragement qui s'organisent en plusieurs lignes de déplacements unidirectionnels. Les termites qui reviennent au nid chargées de nourriture circulent au centre et les individus qui se dirigent vers la source de nourriture circulent sur les côtés. Cette colonne est ensuite bordée de chaque côté par une haie de soldats.

## **1.2.8 Cohésion durant le déplacement**

Dans la nature, les groupes peuvent être de composition variable. Quelle que soit la composition, la persistance de la cohésion spatiale implique la mise en œuvre de mécanismes comportementaux permettant une coordination temporelle et spatiale des déplacements individuels (Camazine et al., 2001) et une synchronisation des activités telles que le fourragement ou le repos (Michelena et al., 2006). Parmi les mécanismes proposés, ceux d'allélomimétisme et attraction/répulsion sont les plus souvent cités.

### Imitation / mimétisme

Au cours des déplacements, adopter le même comportement que ses congénères reflète l'allélomimétisme (Scott, 1956 ; Deneubourg & Goss, 1989, Michelena et al., 2006) par le biais de la facilitation sociale (Clayton, 1978). La tendance à imiter ses congénères, ou mimétisme, se traduit par une augmentation de la probabilité à adopter un comportement particulier ou un état avec le nombre d'individus ayant déjà adopté ce comportement ou cet état. Une multitude de travaux réalisés dans le cadre de la psychologie expérimentale (voir pour revue Boyssen & Himes, 1999) a permis de dissocier différentes catégories de mécanismes sous-jacents à l'influence sociale:

1) accentuation locale (*local enhancement*), correspondant à une association entre le comportement et le contexte / lieu dans lequel l'animal démonstrateur est observé (voir pour revue Galef & Giraldeau, 2001).

2) accentuation sur stimulus (*stimulus enhancement*) correspondant à une focalisation de l'attention de l'imitateur sur un stimulus par la réponse d'un congénère à ce stimulus. Dans ce cas, la probabilité de s'engager dans la même activité que le congénère démonstrateur est augmentée tant par l'action du congénère que par la présence du stimulus. Selon Spence (1937, cité par Heyes et al., 2000), « une accentuation sur stimulus survient lorsque l'observation d'une action amène un observateur à accroître la probabilité de diriger son comportement vers le lieu ou l'objet de l'activité du démonstrateur ».

3) un mécanisme réflexe où le comportement d'un animal entraîne immédiatement une réaction identique de la part des congénères.

4) facilitation sociale correspondant à une stimulation de l'imitateur tant par la présence que par l'action du congénère.

### Attraction - alignement - répulsion

Les interactions de type attraction / répulsion (Huth & Wissel, 1992) ou la tendance des individus à s'aligner (Warburton & Lazarus, 1991) constitueraient des mécanismes comportementaux qui interviennent dans la coordination des déplacements selon certains modèles théoriques issus de la physique. Les exemples les plus étudiés sont les bancs de poissons, les vols d'oiseaux ou de criquets, ou encore les déplacements de foules dans lesquels des milliers, voire des millions, d'individus se déplacent de manière cohérente, changeant de direction parfois brusquement mais toujours de manière synchrone (Aoki, 1982 ; Partridge, 1982 ; Parrish et al., 2002 ; Couzin et al., 2005 ; Buhl et al., 2006 ; Ballerini et al., 2008 ; Moussaid et al., 2010 ). La cohésion serait le résultat d'un fort mimétisme comportemental où chaque individu adopterait la

direction et la vitesse de déplacement de ses voisins. De proche en proche, chaque individu aurait tendance à s'aligner sur ses voisins : le groupe adopterait ainsi une direction commune de déplacement sans concertation de ses membres ni supervision par l'un d'entre eux.

### 1.2.9 Arrêt du groupe

Nombreuses sont les études qui analysent les mécanismes impliqués dans la cohésion sociale des déplacements collectifs et de leurs dynamiques, mais rares sont celles qui étudient les mécanismes impliqués dans l'arrêt de ces mêmes déplacements collectifs. Une fois un déplacement initié, comment les individus d'un groupe décident-ils de stopper un déplacement ? Suivent-ils les mêmes règles comportementales individuelles ? Nous avançons l'hypothèse que les mêmes règles s'appliquent dans les décisions de démarrer ou d'arrêter un comportement.

Un exemple appuyant cette hypothèse est celui des chimpanzés (*Pan troglodytes*) étudiés par Boesch (1991), chez qui le mâle dominant tambourinerait sur les troncs d'arbre afin d'annoncer le déclenchement mais également l'arrêt et les changements de direction des déplacements.

Gautrais et al. (2007) montrent également expérimentalement que chez le mouton Mérimos d'Arles, le processus de synchronisation lors des passages de l'état actif (brout) à inactif (repos) ou de l'état inactif à actif obéit à un processus auto-organisé. La règle d'allélomimétisme n'est pas simple puisque la probabilité par unité de temps de basculer d'un état A vers un état B est modulée à la fois par le nombre d'individus (M) ayant déjà basculé dans le nouvel état B et le nombre d'individus encore dans l'état A. Le passage de B vers A suit exactement la même fonction de réponse  $\mu(A,B) = \frac{M(A,B)}{A}$ , la seule différence provenant d'une modulation quantitative de la valeur des paramètres de la fonction de réponse. Chez la même espèce, Michelena et al. (in prep) trouvent également que les passages de l'état de vigilance au fourragement et *vice et versa* suivent la même loi de réponse individuelle.

Ainsi, il paraît particulièrement plausible que l'arrêt d'un déplacement collectif puisse suivre les mêmes règles comportementales individuelles que celles observées lors de l'initiation d'un déplacement. Tout comme pour l'initiation, pour maintenir la cohésion, les individus décidant de stopper peuvent avoir la possibilité de renoncer et de reprendre le déplacement si les autres membres du groupe continuent le déplacement. En effet, pour qu'il y ait maintien de la cohésion du groupe, les individus doivent pouvoir renoncer à leur choix si celui-ci n'est pas adopté par la majorité des membres du groupe. Par conséquent, si un individu s'arrête pour fourrager et que le

reste du groupe continue de se déplacer, celui-ci doit alors pouvoir revenir sur sa décision de s'arrêter et rejoindre ses congénères.

### **1.2.10 Modèles théoriques de déplacements collectifs**

Des études empiriques et théoriques suggèrent que des règles individuelles d'interactions et / ou d'imitation simples (Scott, 1958 ; Deneubourg & Goss, 1989 ; Warburton & Lazarus, 1991 ; Huth & Wissel, 1992 ; Couzin et al., 2002 ; Couzin & Krause, 2003 ; Gautrais et al., 2007) peuvent mener à l'émergence de patterns collectifs spontanés auto-organisés (Cavagna et al., 2010). Les processus d'auto-organisation sont généralement décrits comme étant à l'origine des propriétés des déplacements collectifs chez de nombreuses espèces animales telles que les nuées d'oiseaux (Reynolds, 1987 ; Ballerini et al., 2008 ; Giardina, 2008), les bancs de poissons (Aoki, 1981 ; Warburton & Lazarus, 1991 ; Huth & Wissel, 1992 ; Grünbaum & Obuko, 1994), les colonies de fourmis (Couzin & Franks, 2003), les essaims de criquets (Buhl et al., 2006), les troupeaux de gnous (Gueron & Levin, 1995, 1996), ou encore les déplacements de piétons (Helbing et al., 2000 ; Moussaid et al., 2009, 2010). La compréhension du passage entre le niveau des comportements individuels et le niveau collectif requiert l'utilisation de modèles mathématiques.

#### *Modèle Lagrangien*

Le type de modèle le plus simple qui permet de rendre compte des comportements de groupe en se basant sur les interactions entre les individus est le modèle individu-centré, appelé modèle de type « Lagrangien », du nom du mathématicien et astronome italien, Giuseppe Lodovico. Aoki (1991) a utilisé ce type de modèle pour décrire les déplacements de bancs de poissons. Dans ce modèle, suivant la distance relative d'un voisin, un poisson soit se rapproche de son congénère, soit s'aligne, soit s'en éloigne, selon la position dans l'une des trois zones d'attraction, d'orientation et de répulsion, ceci en tenant compte de la position relative de ses plus proches voisins (Figure 1.4).

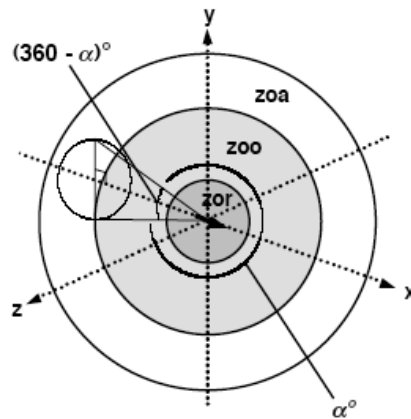


Figure 1.4 : Représentation d'un individu centré à l'origine, dans un modèle comprenant trois zones :  $zor$  = zone de répulsion,  $zoo$  = zone d'orientation, d'alignement,  $zoa$  = zone d'attraction (d'après Couzin et al., 2002).

Les modèles suivants reposent sur les mêmes règles de base et considèrent que les comportements individuels par rapport à la position ou l'orientation des voisins sont des réponses assimilées à des « forces sociales » (Attraction / Répulsion) (Couzin et al., 2002 ; Couzin & Krause, 2003) : (1) Les individus tendent à maintenir une distance avec leurs plus proches voisins, (2) si les individus ne sont pas en comportement d'évitement (règle 1), ils tendent à être attirés par leurs congénères, pour éviter de se retrouver isolés du groupe, et (3) s'alignent avec leur voisins (Partridge & Pitcher, 1980 ; Partridge, 1982). De plus, selon ces modèles, le groupe ne nécessite pas la présence d'individus particuliers, tels que des leaders pour rester cohérent.

Une des hypothèses de base de ces modèles stipule que chaque individu au sein du groupe ne possède qu'une information partielle et locale sur son environnement social. Ainsi, l'animal n'a pas connaissance dans sa globalité de la structure qu'il réalise avec les autres membres du groupe. La contagion spatiale de l'allélomimétisme permet à de nouvelles propriétés d'émerger à l'échelle collective, sur des échelles de temps et d'espace bien plus larges que le rayon de perception visuel d'un individu. Les structures émergent sont relativement flexibles, puisqu'elles s'adaptent aux changements de l'environnement et sont aussi robustes car, dans le cas de défaillance ou de perte d'individus, le fonctionnement du groupe demeure inchangé (Camazine et al., 2001).

### Modèles dérivés

Gueron et al. (1996), inspirés des mouvements migratoires observés chez les ongulés, intègrent dans leur modèle les variables « vitesse de déplacement » et « taille de groupe », et analysent leur influence sur la structure et la forme du groupe durant le déplacement. Ces auteurs montrent que

dans une certaine gamme de taille des zones, la cohésion du groupe serait maintenue sur la base des interactions locales, et au-delà d'une certaine distance entre deux individus, les déplacements de l'individu ne seraient plus influencés par les voisins. La vitesse des individus peut quant à elle influencer la forme des déplacements : des lignes de front sont observées lorsque la vitesse est faible, le troupeau s'effile lorsque la vitesse est plus élevée (Figure 1.5).

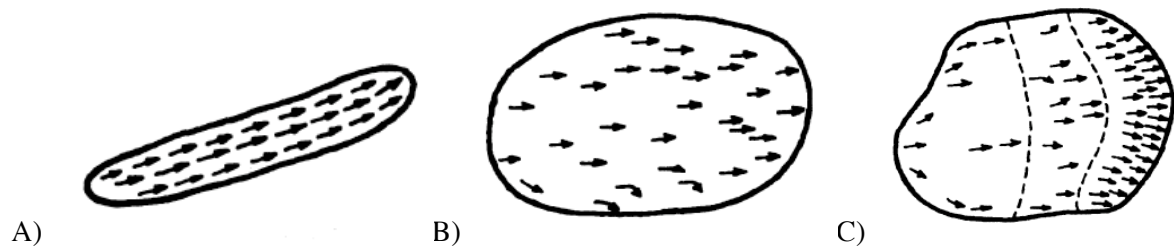


Figure 1.5 : Formes de déplacements de troupeaux d'ongulés domestiques variant avec la vitesse de déplacement. Chaque flèche représente un individu. A) Forme allongée unidirectionnelle avec formation de files : tous les individus du groupe sont en activité de déplacement et ont une vitesse commune ; B) Forme ovoïde unidirectionnelle sans file : les membres du groupe alternent entre le déplacement et l'activité de pâturage, la vitesse de déplacement est plus faible ; C) Forme mobile avec front : la majeure partie du troupeau pâture tout en se déplaçant, la vitesse de déplacement varie entre les individus situés à l'avant et ceux situés à l'arrière du groupe. (Dessin d'André Leroy, cité par Landais & Deffontaines, 1998).

Couzin et al. (2002) proposent également un modèle contenant trois règles basées sur le même principe : (1) s'écarter de son plus proche voisin, (2) adopter la même direction que ses plus proches voisins et (3) éviter de se retrouver isolé du groupe, le tout permettant de rendre compte des différentes formes de groupe observables chez les poissons (essaims, torus, dynamique parallèle, etc.) (Figure 1.6).

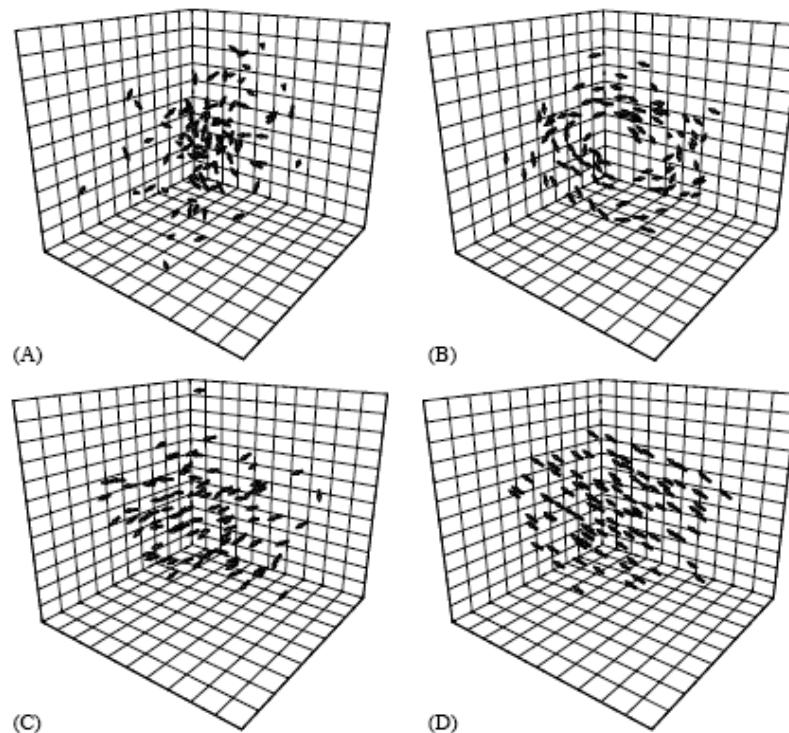


Figure 1.6 : Exemples de structures collectives de bancs de poissons obtenues avec le modèle de Couzin et al. (2002) : (A) essaims, (B) torus, banc polarisé, (C) où les individus sont globalement parallèles les uns aux autres, (D) groupe très structurée où tous les individus sont orientés parallèlement les uns aux autres.

Cette apparente simplicité au niveau comportemental des fonctions de réponse individuelle (s'approcher / s'éloigner / s'aligner) peut néanmoins requérir des traitements cognitifs sophistiqués, tels que la capacité de reconnaissance des congénères, la capacité à évaluer leur vitesse et leur orientation, la pondération des informations sur les voisins en fonction de leur distance, etc.

Si les modèles proposés par de nombreux auteurs ont pour intérêt de montrer comment une coordination globale peut émerger d'interactions locales, ils sont cependant encore assez éloignés de la réalité biologique, puisque la plupart d'entre eux ne reposent pas sur des mesures quantitatives des comportements individuels. Aussi, l'un des défis principaux concernant les déplacements collectifs est l'identification des mécanismes comportementaux et cognitifs impliqués dans les interactions (Deneubourg & Goss, 1989 ; Parrish & Edelstein-Keshet, 1999 ; Conradt & Roper, 2000).

Quelles sont les interactions biologiquement pertinentes permettant par exemple aux individus d'un groupe d'ongulés ou d'un vol d'oiseaux de se déplacer de manière coordonnée dans une



même direction ? Comment quantifier ces interactions pour valider qualitativement les modèles existants ?

### **1.2.11 Intérêt de coupler la modélisation aux mesures individuelles expérimentales pour prédire le collectif.**

Comme nous l'avons exposé dans la partie 1.2.10, plusieurs études théoriques suggèrent qu'une multiplicité d'interactions locales entre voisins suivant des règles comportementales individuelles simples permet l'émergence de patterns plus complexes (Scott, 1958 ; Deneubourg & Goss, 1989 ; Warburton & Lazarus, 1991 ; Huth & Wissel, 1992 ; Couzin et al., 2002 ; Couzin & Krause, 2003 ; Gautrais et al., 2007).

Si ces modèles sont heuristiques, ils souffrent néanmoins pour la plupart de ne pas être validés expérimentalement, reposant sur des règles hypothétiques au niveau individuel (Camazine et al., 2001). La compréhension des systèmes complexes requiert indéniablement une quantification des réponses comportementales individuelles pour construire des modèles pertinents validés par comparaison avec les patterns collectifs observés. Néanmoins, une simple mesure des comportements individuels est insuffisante pour expliquer les comportements collectifs. L'observation d'une attraction entre des individus ne permet pas de prédire une synchronisation ou une agrégation de ces individus sur une aire de nourriture si un changement d'activité ou un départ surviennent. Un mouton en mouvement peut stimuler ses congénères, mais n'apporte pas d'information sur la dynamique de la mise en mouvement. L'appréhension des mécanismes microscopiques ne suffit pas à la connaissance du fonctionnement global du système.

L'enjeu principal de la modélisation des phénomènes sociaux est de comprendre la formation de structures globales par le jeu des interactions et des dynamiques individuelles. Camazine et al. (2001) proposent une méthodologie à suivre pour étudier les comportements collectifs suivant une approche appelée *bottom-up* (Figure 1.7). Cette méthode se décompose en quatre étapes : (1) description de la dynamique collective, (2) caractérisation des comportements individuels et des interactions entre les individus susceptibles d'expliquer la dynamique observée à l'échelle du groupe, (3) formulation d'un modèle contenant l'ensemble des règles comportementales au niveau individuel et (4) comparaison de la dynamique collective obtenue expérimentalement avec celle prédite par le modèle. En vérifiant que le modèle est en mesure de reproduire la dynamique collective observée expérimentalement, cette étape permet de confirmer ou d'infirmer la validité du modèle.

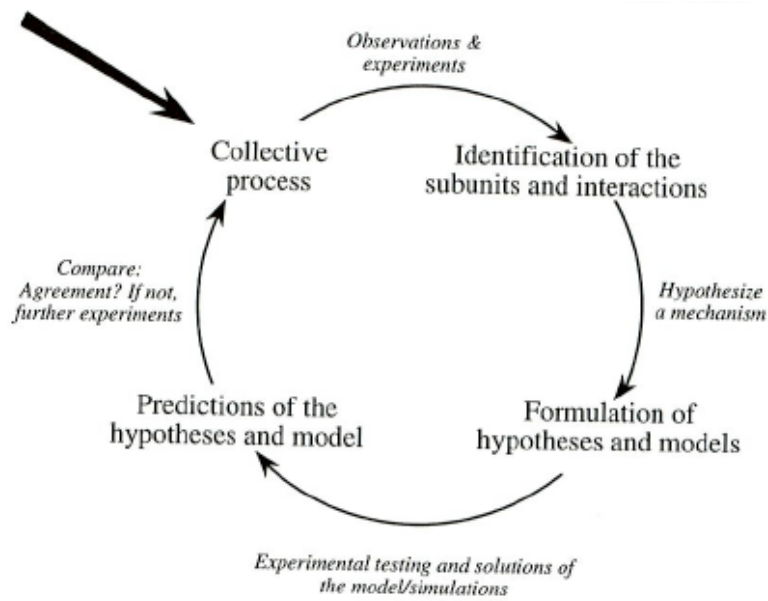


Figure 1.7 : Schéma résumant les différentes étapes à suivre pour étudier les comportements collectifs (d'après Camazine et al., 2001).

L'utilité d'obtenir un modèle réside dans la possibilité de rendre compte du lien entre la dynamique individuelle et la dynamique collective, de pouvoir comprendre l'organisation et la dynamique globale des systèmes et d'effectuer des prédictions à partir de nouvelles conditions environnementales et / ou sociales, qui pourront ensuite être testées expérimentalement.







# Chapitre 2

*“L’artiste est un mouton qui se sépare du troupeau”*

Witold Gombrowicz

## Objectifs et méthodologie générale

De nombreuses espèces de vertébrés vivent et se déplacent en groupe et, malgré des tailles de groupe parfois très importantes, la cohésion sociale et spatiale durant les déplacements est remarquable. Les mécanismes impliqués dans l’initiation des déplacements, la décision de suivre et la coordination des déplacements sont encore actuellement très peu connus (Conradt & Roper, 2003 ; Couzin & Krause, 2003). Etudier les mécanismes et l’émergence spatio-temporelle des déplacements collectifs est un véritable défi. En effet, nombreux sont les débats sur les mécanismes utilisés pour initier un déplacement et maintenir la cohésion spatiale du groupe (Leca et al., 2003 ; Dumont et al., 2005 ; Couzin et al., 2005). La question commune à toutes ces études concerne l’identification des processus permettant aux individus qui constituent ces groupes de prendre collectivement des décisions et de coordonner leurs activités afin de maintenir une cohésion spatio-temporelle durant les déplacements collectifs.

### 2.1 Objectifs

Notre projet de thèse propose des travaux expérimentaux innovants, s’insérant dans les domaines de la biologie intégrative et des systèmes complexes. En couplant une approche expérimentale et théorique, notre objectif est de mettre en évidence les mécanismes impliqués dans la dynamique des déplacements collectifs de groupes de moutons Mérinos d’Arles au cours du fourragement. Le travail consiste en l’étude détaillée des interactions entre individus impliquées dans l’initiation et la coordination des déplacements chez les vertébrés grégaires. Nous

avons travaillé avec la brebis Mérimos d'Arles comme modèle expérimental pour plusieurs raisons. Tout d'abord, il s'agit d'une espèce très grégaire, facilement manipulable et qui possède des capacités de reconnaissance des congénères (Kendrick et al, 2001) et d'apprentissage (Scott, 1945; Kendrick et al., 2001 ; Da Costa et al., 2004), ce qui s'avère être une qualité importante pour le bon déroulement des expériences. En outre, cette espèce domestique nous permet de réaliser des expériences dans des milieux contrôlés, en employant des individus identifiables dont les conditions d'élevage sont parfaitement connues.

Le projet repose sur des méthodes d'éthologie expérimentale, d'analyse quantitative et de modélisation, et requiert des moyens de contrôle et d'enregistrement des déplacements des animaux permettant un suivi individuel précis.

Afin de mettre en exergue les mécanismes comportementaux individuels utilisés pour maintenir la cohésion du groupe lors du déclenchement d'un déplacement collectifs, une série d'expériences a été dressée.

1. Avant de quantifier expérimentalement la dynamique des déplacements collectifs, nous avons commencé par discuter les définitions données dans la littérature afin de définir clairement un déplacement collectif. Puis, nous appuyant sur les études réalisées sur différentes espèces animales vivant en groupe ou se déplaçant en groupe, nous nous sommes interrogés sur le degré d'universalité des mécanismes comportementaux, dans quelle mesure les mécanismes utilisés diffèrent selon le type de déplacement ou l'espèce animale étudiée. En résumé, l'observation des différents types de déplacements résulte-t-elle d'une simple modulation des comportements individuels, ou résulte-t-elle d'une modulation qualitative des comportements individuels impliqués dans la dynamique des déplacements ?

Un des défis dans l'étude des déplacements collectifs réside dans la capacité à discriminer une réponse collective due à un stimulus externe de celle due à une synchronisation des comportements résultant d'interactions entre les individus. Pour élucider quels sont les mécanismes permettant de maintenir la cohésion sociale, spatiale et temporelle des déplacements d'un groupe de brebis, nous nous sommes concentrés sur l'étude d'un type de déplacement : les déplacements collectifs au cours du fourragement. Actuellement, plusieurs mécanismes sont proposés dans la littérature pour expliquer la cohésion d'un groupe lors de l'initiation d'un déplacement. Certains mettent en avant l'importance de l'identité et le statut des individus (Squires & Daws, 1975).

2. Le but de ce premier travail est de montrer que, chez le mouton Mérinos d'Arles en situation d'alimentation, des individus quelconques peuvent déclencher des suivis collectifs, pour ensuite étudier la dynamique de ces suivis. Afin de contrôler l'influence des facteurs écologiques et sociaux, nous avons mis en place un paradigme permettant de manipuler et déclencher le départ d'une brebis du groupe lors du fourragement. Ce paradigme repose sur un entraînement de brebis à se déplacer vers un stimulus visuel à valeur alimentaire à l'aide d'un stimulus sonore, dans le but d'étudier l'influence de ces sujets sur des brebis naïves durant des périodes d'alimentation. Les brebis entraînées sont ensuite introduites dans des groupes de trois naïves. L'utilisation du stimulus sonore permet de travailler dans une situation particulière, en contrôlant l'état d'attention des congénères du groupe : tous adoptent une posture de vigilance, tête levée, leur permettant ainsi d'apercevoir le départ de l'initiateur simultanément.

Nous avons commencé par vérifier la validité du paradigme utilisé en réalisant une série d'expériences sur plusieurs groupes de brebis.

3. Lors de l'initiation d'un déplacement, les motivations de l'initiateur peuvent être variables (motivation alimentaire, réaction à un stress, un prédateur, etc.) et pas toujours connues par les autres membres du groupe. Ainsi, lors d'une initiation, quelle information prennent en compte les congénères dans leur décision de suivre ? En d'autres termes, quels stimuli sociaux influencent la décision de suivre ?

Grâce au paradigme mis en place précédemment, des initiations à motivation alimentaire, ont pu être déclenchées cette fois-ci dans des groupes de taille différentes ( $N = 2, 4, 6$  et  $8$  individus). L'utilisation de différentes tailles de groupe avait pour but de mettre en évidence l'effet du contexte social sur la prise de décision. Dans cette série d'expériences, le déclenchement de l'initiation était toujours associé à un stimulus public (son), ayant la particularité de synchroniser l'état d'attention des membres du groupe lors de l'initiation et de potentiellement faciliter leur suivi.

4. L'état d'attention des congénères du groupe pouvant avoir une influence sur la dynamique du suivi, nous avons réalisé une troisième série d'expériences, dans laquelle le stimulus public a été remplacé par un stimulus privé (une vibration). Ainsi, lors du départ de l'initiateur, les potentiels suiveurs pouvaient être dans des états comportementaux différents : soit en vigilance (tête levée), soit au brout (tête baissée).

Ces expériences avaient pour rôle de tester l'influence des conditions environnementales (stimulus sonore / absence de stimulus sonore) sur la fonction de réponse de suivi. Ainsi, une



simple modulation de l'environnement entraîne-t-elle une simple modulation de la réponse de suivi, ou selon le contexte, les brebis utilisent-elles des règles de décisions différentes ?

5. Nous avons réalisé une dernière série d'expériences dans le but de valider la fonction de réponse de suivi des brebis, quantifiée à l'aide de déplacements provoqués dans des groupes au fourragement libre. Nous avons quantifié la dynamique des déplacements dans des groupes au fourragement dans des grands parcs, et comparé cette dynamique à celle obtenue pour les déplacements provoqués.

## 2.2 Site de l'étude

Les expériences se sont déroulées au domaine du Merle (5,74°E et 48,5°N) à Salon de Provence (Bouches du Rhône ; Figure 2.1). Ce domaine, d'une superficie de 400 hectares, appartient à l'École Nationale Supérieure d'Agronomie de Montpellier - ENSAM et fonctionne comme un centre expérimental. Cette région de Haute Crau au relief très plat (68m d'altitude) se situe dans l'ancien delta de la Durance.

La Crau est caractérisée par deux types de milieux :

1) le coussoul (pâturage à moutons), nom donné aux pelouses sèches couvertes de brachypodes rameux (*Brachypodium pinnatifidum*), de lavande (*Lavandula angustifolia*), de thym (*Thymus vulgaris*), d'asphodèle fistuleuse (*Asphodelus fistulosus*) et de nombreuses graminées qui ne croissent qu'au printemps, période de plus forte précipitation ;

2) les prairies de foin de Crau, pelouses constituées essentiellement de graminées, irriguées au printemps et servant principalement à produire du foin durant l'été. Les troupeaux y pâturent les regains durant l'hiver après leur retour d'estive dans les Alpes.

C'est sur ce type de prairies que nous avons mené nos expériences, car le couvert herbacé y est plus homogène que dans le coussoul.

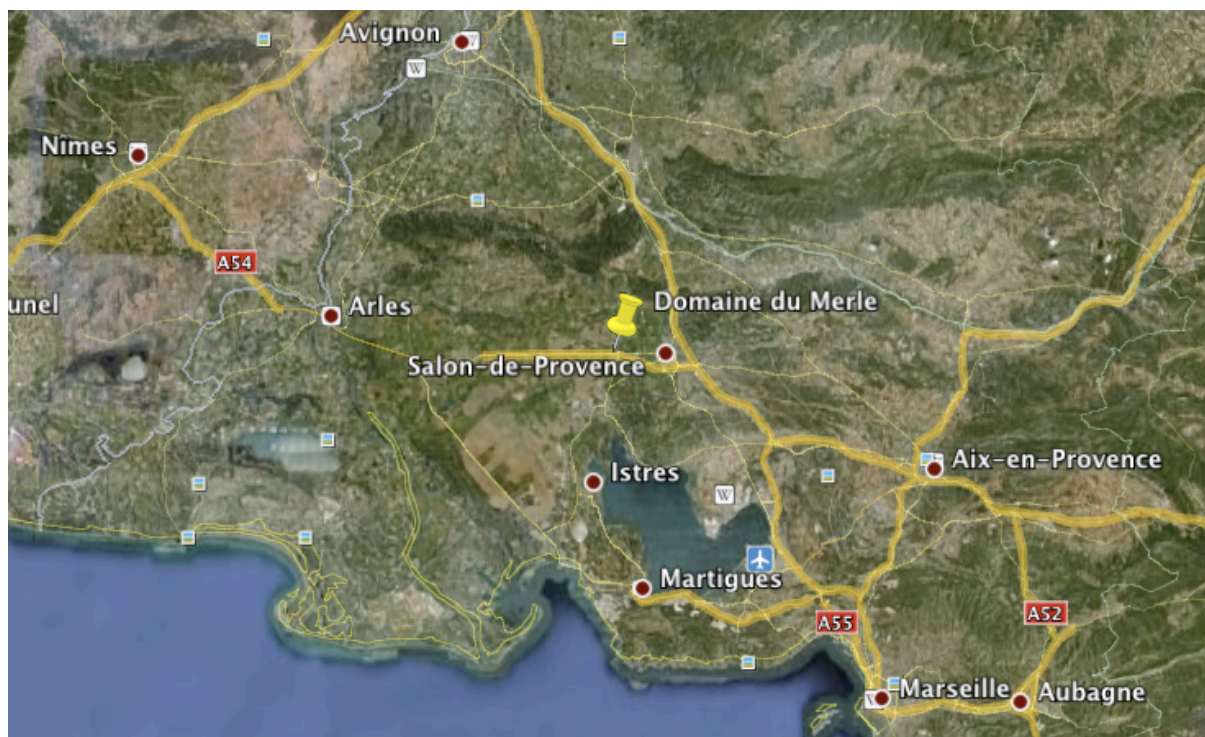


Figure 2.1 : Carte géographique localisant le domaine du Merle par une punaise jaune.

## 2.3 Modèle animal

La race ovine Mérinos d'Arles est l'animal emblème de la grande transhumance qui, chaque année, relie la Provence aux Alpes. L'origine de cette race remonte au grand mouvement de «mérinisation» du cheptel français de la fin du XVIIIème siècle, grâce au croisement avec des béliers Mérinos venus d'Espagne. Une opération qui a fortement marqué les mémoires : aujourd'hui encore les bergers parlent de « métisses » pour désigner leurs brebis. La race Mérinos d'Arles porte cette appellation depuis la création du Syndicat des Eleveurs du Mérinos d'Arles en 1921. Cette race compte désormais 350 000 têtes, localisées principalement en Provence-Alpes-Côte d'Azur, une des principales régions moutonnières de France. Petite, docile, mais aussi bonne marcheuse et très rustique, les bergers l'apprécient pour ses grandes qualités, notamment la finesse de sa laine et la saveur de sa viande d'agneau.

En 1932, le Syndicat du Mérinos d'Arles définissait ainsi les caractères physiologiques de la race : « Mouton résistant, vigoureux, bon marcheur, absolument remarquable sur le point de vue de la rusticité et de la sobriété ». Durant l'estive (de juin à septembre), les troupeaux transhument en montagne. Sa grande rusticité en fait un animal remarquablement adapté à la transhumance.

Résistant, le Mérinos d'Arles est capable de marcher sur de longues distances pour trouver sa nourriture, que ce soit en alpage, dans les collines ou sur les coussouls (Duclos & Mallen, 1998).

Nos travaux de thèse ont été réalisés avec uniquement des brebis Mérinos d'Arles (Figure 2.2). Les femelles sont dépourvues de cornes, pèsent de 45 à 55 kg et présentent une hauteur au garrot variant de 55 à 70 cm. Les brebis utilisées proviennent d'un troupeau de 1600 têtes. Elles ont toujours été familiarisées en les maintenant en bergerie ou en parc durant quelques jours avant le début des expériences. Les brebis du domaine participent à des programmes génétiques expérimentaux, ce qui nous a permis de contrôler les liens de parenté. En effet, Boissy & Dumont (2002) montrent que la familiarité peut influencer certains paramètres, tels que le temps de vigilance et le temps passé au brout, mais aussi le degré d'éloignement entre les congénères. Pour Scott et al. (1996), cela permet aussi la mise en place d'une attraction sociale très élevée, qui joue en partie un rôle dans le maintien de la cohésion du groupe.



Figure 2.2 : Groupes de brebis mérinos d'Arles, à gauche : en pré de Crau à Salon de Provence ; à droite : à la montagne (col des Champs, 06) (@Pillot Marie-Hélène).

## 2.4 Données comportementales sur le mouton Mérinos

Le mouton Mérinos est particulièrement connu pour son grégarisme. Arnold (1985) note que les distances qu'un mouton Mérinos maintient avec son voisin le plus proche (environ 3 mètres en moyenne) sont clairement inférieures à celles que l'on observe chez la plupart des races de mouton (entre 5 et 8 mètres). Dans un groupe, les distances entre les individus varient en fonction des saisons, du sexe, du phénotype et des caractéristiques des autres individus du groupe (Marler, 1956 ; Syme et al., 1975 ; Stolba et al., 1990 ; Michelena et al., 2005).

De nombreuses études de terrain rapportent que les distances interindividuelles et/ou le nombre de voisins avec lesquels un individu interagit varient en fonction de l'activité en cours et de l'état

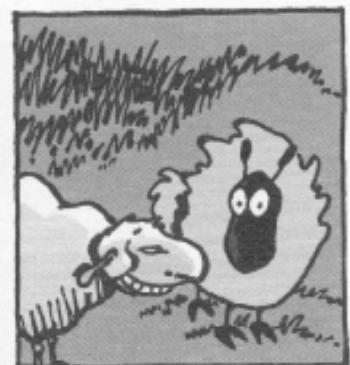
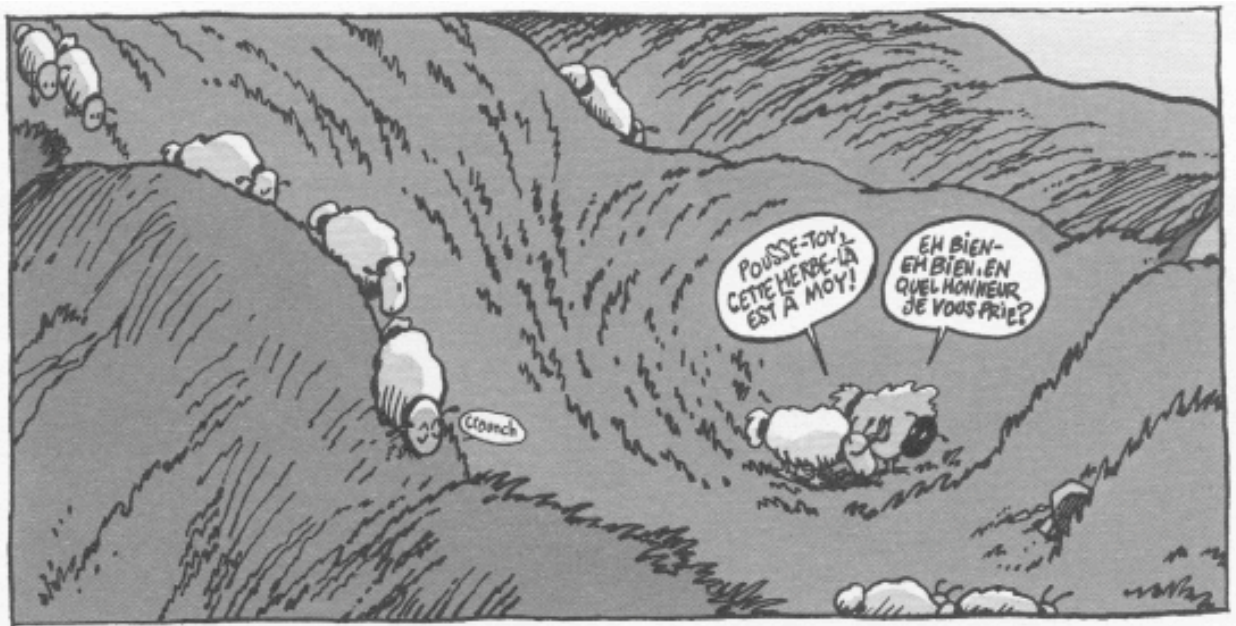
de synchronisation du groupe (tous actifs : de 2 à 5 mètres ; une partie actifs – une partie inactifs : de 5 à 9 mètres ; tous inactifs : de 1 à 4 mètres ; Michelena et al., 2005).

Dans les troupeaux au pâturage, les Mérinos peuvent s'associer par paire ou par triplet d'individus sur de courtes durées, pendant lesquelles ils paissent à proximité les uns des autres au sein du groupe. Ces associations peuvent donner lieu à la formation de sous-groupes d'individus, généralement de même âge et de même sexe, lorsque les conditions de pâturage sont moins bonnes (Arnold et al., 1981).

L'organisation des groupes de Mérinos ne semble pas reposer sur des interactions de type hiérarchique (Lynch et al., 1989), bien que les travaux de Squires & Daws (1975) rapportent que, lorsque l'accès aux ressources alimentaires est limité, les individus qui s'imposent dans les conflits, sont localisés en tête lorsque le troupeau se déplace entre mangeoire et abreuvoir. Stolba et al. (1990) rapportent que, dans un groupe, le comportement des individus, en particulier la fréquence des levers de tête, des déplacements et des actes sociaux, varie en fonction de l'âge et du degré de familiarité des animaux. Lorsque des groupes d'individus non-familiers sont en présence, Arnold & Pahl (1974) observent par ailleurs une ségrégation, qui se manifeste par une fréquence plus élevée de plus proches voisins familiers. Cette ségrégation disparaît au bout de quelques semaines, mais persiste en revanche lorsque les animaux n'appartiennent pas à la même race.

Chez la plupart des ongulés sociaux présentant un dimorphisme sexuel, les individus tendent à s'associer et interagir préférentiellement avec des congénères de même catégorie sociale, c'est-à-dire de même sexe et de même âge (Bon & Campan, 1996). Deux hypothèses basées sur des mécanismes comportementaux ont récemment été mises en avant pour expliquer cette ségrégation. La première est basée sur une différence des budgets d'activité et la seconde est basée sur les affinités sociales (Bon & Campan, 1996 ; Michelena, et al., 2004).









# Chapitre 3

*“ Tout le monde sait qu'en cas d'insomnie il suffit d'additionner mouton après mouton pour s'endormir. Mais combien de personnes savent que, pour rester éveillé, il suffit de soustraire les moutons ? ”*

Les Marx Brothers

## Collective movements, initiations and stops: diversity of situations and law of parsimony

Qu'ils vivent en groupe ou isolément, les animaux, à l'exception des espèces sessiles, sont souvent amenés au cours de leur vie à se déplacer entre différents lieux, que ce soit pour changer de site alimentaire, d'activité ou pour se reproduire. Selon la fonction du déplacement et la taille du domaine vital, la distance à parcourir par les animaux ne sera pas toujours la même. En effet, pour une migration saisonnière, les individus vont devoir parcourir jusqu'à plusieurs centaines, voir milliers, de kilomètres, alors que pour changer d'aire alimentaire ou aller vers un point d'eau, la distance à parcourir peut être de l'ordre de quelques centaines de mètres ou de quelques kilomètres. De plus, les groupes observés dans la nature peuvent être de durée et de composition très variables. Chez certaines espèces, l'ensemble ou une partie des membres d'un groupe reste associés durant toute leur existence (fourmis ou abeilles eusociales), alors que d'autres espèces



sont plutôt de type fusion – fission (ongulés sauvages, oiseaux, poissons) et les groupes se scindant en sous-groupe lors d'un conflit d'intérêt. Actuellement, de nombreuses études ont mis en exergue les avantages à vivre en groupe et à maintenir la cohésion du groupe durant les déplacements. Ainsi, pour éviter l'éclatement du groupe lorsque celui-ci est confronté à un choix, les individus doivent adopter des règles comportementales individuelles permettant de maintenir la cohésion spatiale et temporelle du groupe.

Une des questions majeure: les mécanismes comportementaux impliqués dans la cohésion du groupe lors de déplacements sont-ils les mêmes selon la fonction du déplacement et la distance à partir?

Dans ce chapitre, nous allons tout d'abord commencé par définir un déplacement collectif en nous basant sur les principales définitions déjà données dans la littérature. Puis, en utilisant différents exemples de systèmes biologiques déjà analysés dans de nombreuses études comportementales, nous discuterons si les différents patterns de déplacements collectifs observés dans la nature résultent d'une simple modulation quantitative des comportements individuels ou plutôt d'une modulation qualitative des réponses individuelles.

# **Collective movements, initiation and stops: diversity of situations and law of parsimony**

M-H. Pillot<sup>1,2</sup> & J-L. Deneubourg<sup>2</sup>

<sup>1</sup> Université de Toulouse, Centre de Recherches sur la Cognition Animale, CNRS UMR5169

<sup>2</sup> Service d'Ecologie Sociale, Université libre de Bruxelles, Belgium

Article publié dans *Behavioural Processes*, 2010, Issue 84, pp. 657-661

### **3.1 Abstract**

The environment of animals is often heterogeneous, containing zones that may be dedicated specifically to resting, drinking or feeding. These functional zones may spread over a more or a less extensive area. Thus, mobile animals may have to move from one patch to another when resources are locally depleted or when they need to change activity. The mechanisms involved in collective movement appear simple at first glance, but a brief reflection shows the real difficulty of the problem in terms of the numerous environmental, physical, physiological and social parameters involved. This review is mainly concerned with collective movements, which are characterised by a directional and temporal coordination, where individuals mutually influence each other, meaning this coordination mainly depends on social interactions (Huth & Wissel, 1992; Warburton & Lazarus, 1991; Couzin & Krause, 2003; Couzin et al., 2002). In literature, two types of movement are discussed: large-scale movement and small-scale movement. First, we define these types of movement and then discuss the behavioural mechanisms involved. Secondly, we show that short and long movement but also moving and stopping may result from the outcome of parameters modulation underpinning collective decision-making.

### **3.2 Types of movement**

It is very difficult to categorise these two types of movement, because many parameters (or variables) may be used to characterise them, and, moreover, these movements are often associated with different activities.

Woolf et al. (1970) considered two types of daily movements as a function of ecological contexts (habitat use and group activity): 1) large-scale oriented movements, e.g. to a specific location during seasonal migration (e.g. lobster; fish: Reeb, 2000), homing to reproduce in natal areas (fish: Rich et al., 2006, ungulates: Dubois et al., 1994), joining new functional area (water points: Fischhoff et al., 2007; resting areas) and 2) small-scale feeding movement within the same feeding area or between different feeding areas (ungulates: Dumont et al., 2005). Woolf et al. (1970) also stressed that movements can involve another activity like grazing, depending on the velocity. For example, short slow movements can include grazing, whereas long movements at high velocity preclude grazing.

Bourjade et al. (2009) classified movements into single bout movements, consisting of a unique moving period at the end of which all individuals eventually engage in new activities or disperse, and multiple-bout movements comprising collective stops during which the groups keep a conspicuous moving shape. In their definition, Bourjade et al. (2009) do not take into account the modulation of velocity in function of movement type.

The definitions and classifications of Woolf et al. (1970) and Bourjade et al. (2009) highlight a modulation of some physical parameters among many others, which can be used to characterise movements (distance, duration, velocity, modulation of velocity, distribution of velocity, etc.).

### **3.3 Why and when moving**

Before undertaking a movement, animals may be confronted with a choice of direction, different foraging sites or different resting sites (Couzin et al., 2005) and/or the moment to start (migrating geese, wildebeest: Camazine et al., 2001).

Such choices depend on many physiological, social and environmental parameters and the distributions of these parameters (e.g. number of individuals).

Because individuals in groups are often not equivalent regarding reproductive state, energetic reserves, age, health and local environment (Conradt, 1998; Ruckstuhl, 1998; Rands et al., 2003; Couzin et al., 2005; Fischhoff et al., 2007), they may differ in their spatial and temporal choice. Temporal coordination corresponds to an adjustment of individual rhythms (influenced by the physiological state), and individual goals may be affected by conforming to collective choice. When they are moving through habitat, there is a wide range of information available to animals. Individuals in a group can directly interact with their environment to generate 'personal information' derived from environmental cues (e.g. local landmarks), and can also obtain social or public information from the behaviour of conspecifics (velocity, distance, posture, etc.) (Dall et al., 2005 and citations therein; Valone, 1989). Their physiological status modulates the interaction and the behaviour. Moreover, when a start attempt occurs it may not be possible for individuals to know if the initiator possesses pertinent information and the incentive to move. How individuals manage to reach a collective decision and which interactions allow synchronisation of individual rhythms is a central issue.

### 3.4 Collective decision-making

To remain cohesive, individuals have to make a rapid communal decision (Conradt & Roper, 2009) either to move together or refuse to move. If there is no following, giving up is an important mechanism (feral horses: Berger, 1977, mountain baboons: Byrne et al., 1990, golden tamarins *Leontopithecus rosalia*: Menzel & Beck, 2000; Petit et al., 2009). In the case when the initiator moves without being followed or partially followed, groups split (Michelena et al., 2009). Thus, it is important to consider several steps such as pre-departure, movement initiation and adhesion when we study collective movement. These different steps are often considered as involving qualitatively distinct mechanisms (Leca et al., 2003; Conradt & Roper, 2005) (personal versus distributed leadership, shared versus unshared decision,...). Do decision and behaviour fall in qualitatively different categories or do they form part of a continuum? In the last case, collective outcome results from the modulations of parameters influencing individual decision, the behavioural algorithms remaining the same. For example, leadership may arise as a simple modification of physiological parameters, which may vary individually, some individuals having a higher probability per unit of time to initiate a movement. In such cases, the shift from democratic decision-making to despotic decision-making results from the distribution of these individuals' probabilities among the group. The distributed leadership corresponds to an intermediate situation between democratic and despotic decision-making.

Moreover, do moving and stopping imply the same mechanisms or are these mechanisms qualitatively different? Few authors are interested in the comparison of these two processes of large-scale oriented movement or small-scale feeding movement, and it is evident that the frequency of movements and their scale depend on the individual probability of moving and stopping. Two factors could account for the relative distance moved by animals. Short or long movements could either be owed (1) to a qualitative modulation, i.e. typical patterns corresponding to each type of movement, or (2) to the outcome of quantitative modulation of parameters underpinning decision-making.

There is a wide variety of parameters which influence the type/length of collective movement. In this paper, we consider just one of them, the duration of movement and resting.

## 3.5 Two families of mechanisms

### 3.5.1 Qualitative modulation

Under this hypothesis, each type of movement is characterised by a specific sequence of behaviour. For a given species, long movements, more expensive in energy and time than a short movement, could require shared decision-making, i.e. a majority of individuals decide to move. Moreover, movements may be preceded by a negotiation phase between all individuals of the group, during which they decide whether to move or not and, if they move, in which direction (Petit et al., 2009). Alternatively, short-distance movements, less expensive in energy or associated with risk reduction (to avoid a predator), can arise from a deterministic following, where all group members systematically follow the initiator whatever its identity and wherever it goes and the initiator shows a low probability of giving up (Petit & Bon, 2010, this volume). The mechanisms initiating a long movement could thus be more elaborated than the ones used for a short movement, because the consequences of a wrong choice at the individual level are not the same. To our knowledge, no experimental study highlights this hypothesis. Quantitative modulation of the parameters, however, may account for the decision of individuals to initiate a long movement instead of a short movement. In fact, a simple modulation of both the imitation or giving-up parameters can lead to a different type of movement with either a shared or an unshared system.

### 3.5.2 Quantitative modulation

The hypothesis of quantitative modulation assumes that a modulation of the same external or physiological parameters is sufficient to explain why groups decide to move or stop, and in consequence modulate the length of the movement. A simple model based on our experiments with sheep (Pillot et al., 2009; Pillot et al., *in prep.*), incorporating one parameter representing the fluctuation of the physiological state or the environment, can lead either to short or long movement. In a group of size  $N$ ,  $M$  individuals can either be moving and  $R$  resting (non-moving) ( $N = M + R$ ;  $M$  and  $R$  can vary from zero to  $N$ ), and the probability to switch between the two behaviours depends on the number of individuals in the two states,  $P(M, R)$ :

$$\begin{aligned} P_M &= \alpha + \frac{\beta M}{R + 1} \\ M_R &= \alpha + \frac{\beta R}{M + 1} \end{aligned} \tag{1}$$

where  $P_M$  is the probability to switch between resting and moving and  $P_R$  the probability to switch between moving and resting.  $\alpha$  corresponds to the spontaneous probability to switch and  $\beta$  the imitation factor. Individuals in a group differ. Individual  $i$  is characterised by its own value of  $a_i$  and  $\beta_i$ . However for simplicity, we consider that the transitions  $M$  to  $R$  and  $R$  to  $M$  are symmetrical and the same for all individuals ( $a_1 = \dots = a_N$ ;  $\beta_1 = \dots = \beta_N$ ).

When individuals are independent, i.e. their activities are not influenced by the behaviour of detectable conspecifics,  $\beta = 0$ ,  $P_M = P_R = \alpha$ . Independent individuals would change from  $R$  to  $M$  only on the basis of their physiological status and personal information, excluding social or public information. Such individuals occurring in a group may depart and proceed either followed or not by group members.

In the case where individual decision is influenced by the activity of neighbours,  $\beta > 0$ . Assuming  $\beta > 0$ , a collective movement can emerge. During a start attempt, the initiator can be confronted with two situations, either no individuals follow and he gives up, or all or parts of group members follow the initiator who goes on. If the decision to move depends on a modulation of endogenous and/or exogenous parameters, the mathematical equation may apply to group stopping, but with an inverse relation, reflecting the reversibility of the system. For example, local food resources, represented by the parameter  $\lambda$  in the equation, produce an effect on  $P_M$  and  $P_R$  and accordingly provoke one type of behaviour rather than another type. The function  $P_R = f(\lambda)$  increases with  $\lambda$  and  $P_M$  decreases with  $\lambda$ , and there is a switch of behaviour for a particular value of  $\lambda$  (Figure 1). In our example, the less the food resource, the greater the probability of moving and the less the probability of stopping.

$$\begin{aligned} P_M &= \lambda^{-1} \left( \alpha + \frac{\beta M}{R+1} \right) \\ P_R &= \lambda \left( \alpha + \frac{\beta R}{M+1} \right) \end{aligned} \tag{2}$$

Alternatively, we can also obtain a classical effect of hysteresis and collective memory. In this case, the parameter  $\lambda$  corresponding, for example, to the food resources or a physiological state triggers a movement when it reaches the value  $\lambda_1$ . With effects of imitation and interaction between conspecifics, the group stay in movement, until the parameter  $\lambda$  (local food resource) decreases to a second value  $\lambda_2 \neq \lambda_1$ . In this case, the collective response (number of moving or resting individuals) obtained with an increasing  $\lambda$  and the one obtained with decreasing  $\lambda$  are not superimposable: there are two thresholds characterising the switch between two states (Figure 3.1).

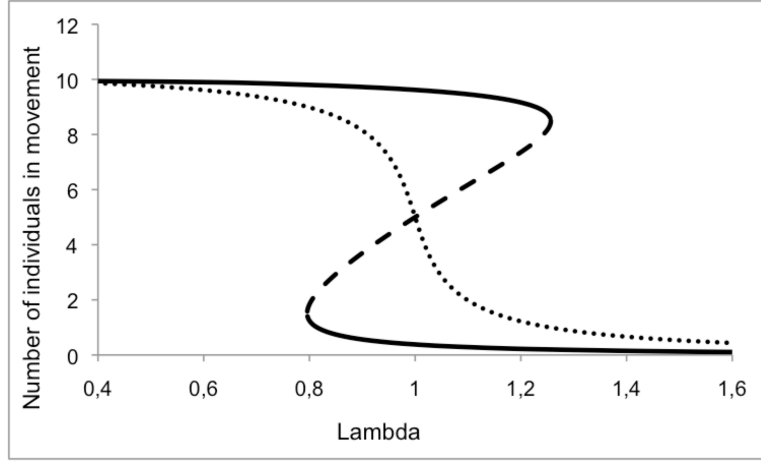


Figure 3.1: Examples of response function, i.e. number of individuals in movement in function of parameter  $\lambda$  corresponding to a variation of the food resource. Population =  $(M+R) = 10$  individuals. Dotted line corresponds to a weak mimetic behaviour ( $a=1$  and  $b = 1.2$ ); black/dashed line corresponds to a strong mimetic behaviour ( $\alpha = 1$  and  $\beta = 4$ ). The dashed line corresponds to an unstable solution.

Considering that movements can be initiated by ‘tunable’ parameters raises the question whether a short movement only corresponds to an aborted long movement. The previous example was mainly focused on switches induced by environmental parameters. The collective movement can also result from the coupling between ‘personal information’ corresponding to physiological variables and ‘public information’. Often physiological status depends on the time spent in a state and this dependence was not included in equations (1) and (2).

When moving, group members also need to eat and rest. The time ( $t_i$ ) spent in a state may influence the individual probability ( $P_i$ ) to change state following a sigmoidal function:

$$P_i \frac{q_i^n}{K^n + t_i^n} \quad (3)$$

where  $t_i$  is the time elapsed since the start of resting or moving,  $a$  is the maximum probability.  $K$  is a constant and corresponds to the threshold, and  $n$  represents the determinism of the response. These parameters  $a$ ,  $K$  and  $n$  depend on the activity and external  $r$  parameters (e.g. if the environment is poor,  $K$  may be large). Figure 3.2 A shows that the greater  $t_i$  is, the greater is the probability of changing, and the greater  $n$  is, the more deterministic the individual response is. When  $n = 0$ ,  $P_i$  is independent of time  $t$  and constant ( $= 0.5a$ ) and when  $n$  is very large  $P_i$  is a step-function (if  $t < K$ :  $P_i = 0$ ;  $t = K$ :  $P_i = 0.5a$ ;  $t > K$ :  $P_i = a$ ).

Coupling equation (1), the probability to switch between two states independently of the time, and equation (3), include the influence of the time spent in the state, gives:



$$P_{Mi} = \frac{at_i^n}{K^n t_i^n} \left( \alpha + \frac{\beta M}{R+1} \right)$$

$$P_{Ri} = \frac{at_i^n}{K^n t_i^n} \left( \alpha + \frac{\beta R}{M+1} \right)$$
(4)

$t_i$  corresponds to the personal information and the imitation to the social information (Valone, 1989). Figure 3.2 B, C and D shows that the greater  $n$  is, the greater is the synchronisation in the group, and the lower the frequency, the more regular is the activity pattern.

If  $\beta = 0$ , there is no synchronisation in the group because there is no imitation effect; if  $\beta > 0$  we have synchronisation (Goss & Deneubourg, 1988).

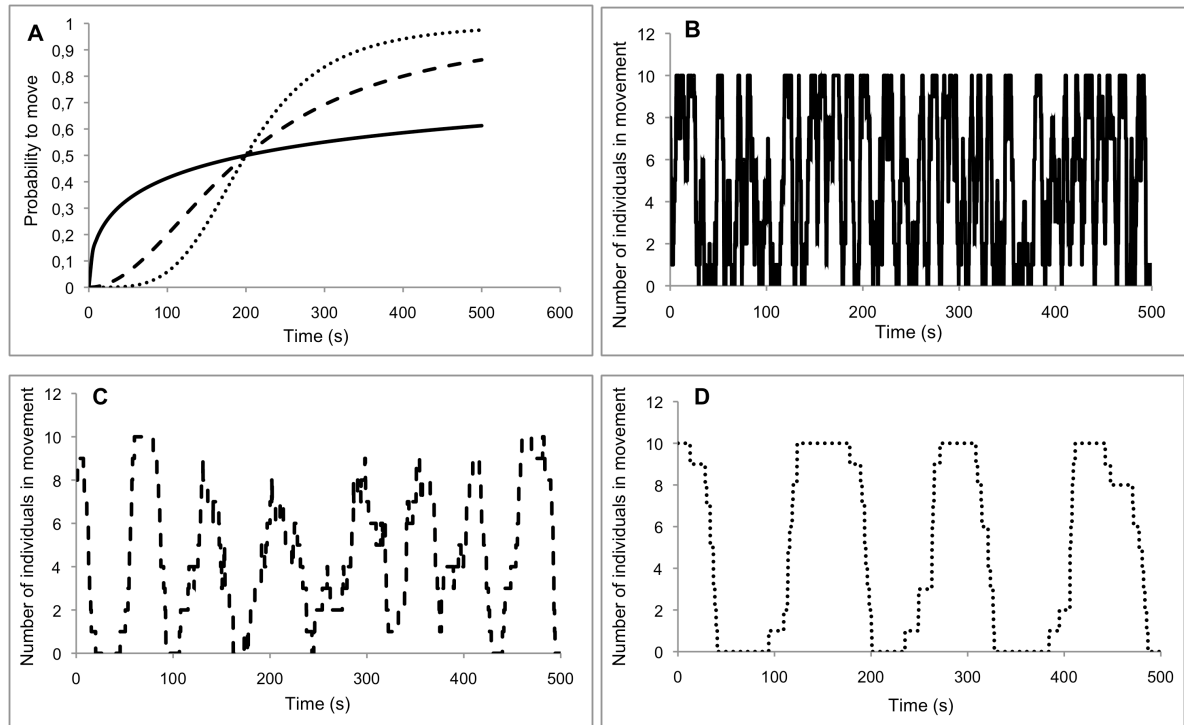


Figure 3.2: Example of collective movement. A: Probability to move in function of the time (s) for different values of  $n$ . Black line,  $n = 0,5$ ; dashed line,  $n = 2$ , and dotted line,  $n = 4$ . B, C and D: Number of moving individuals in function of the time, for different values of  $n$  : B: 0,5; C: 2; D: 4,  $a = 1$ ,  $K = 200$ ,  $N = 10$ .

Figure 3.2 B-D illustrates how with the modulation of one parameter (e.g.  $n$ ), different patterns of movements are generated. Moreover, for the same set of parameters, different durations are generated. A synchronised initiation and cessation of motion may result from mimetic behaviour resulting from interactions between group members, producing amazing behaviour (Figure 3.3).

### 3.6 Conclusion

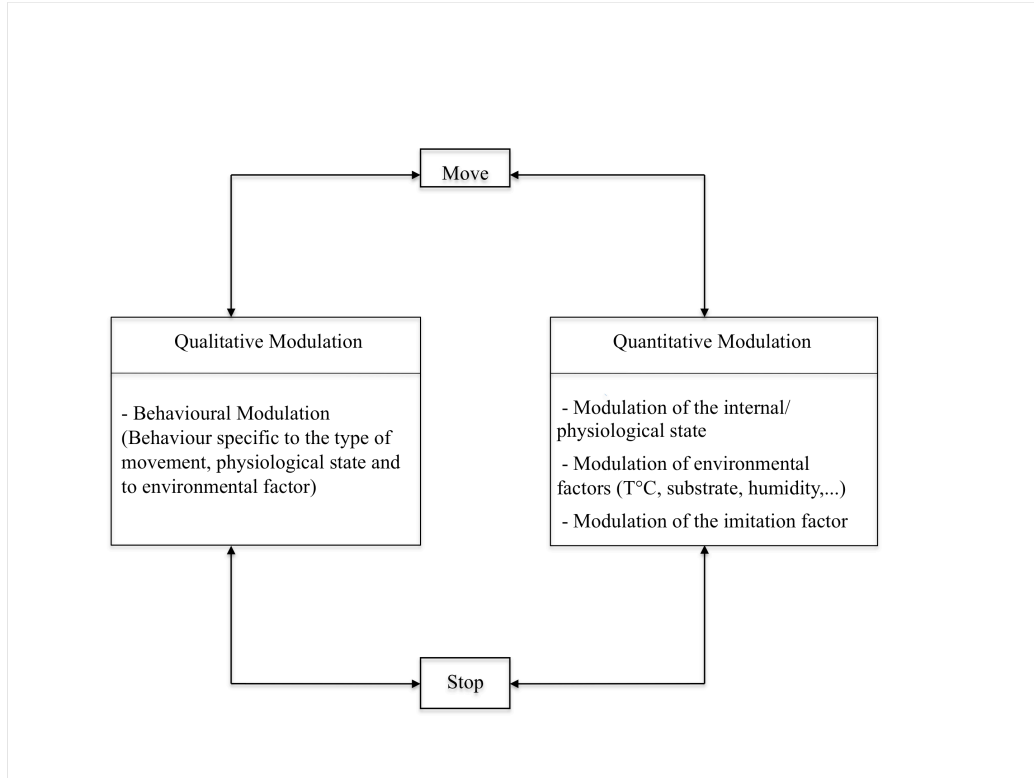


Figure 3.3: Schema summarising the two hypotheses to account for short- and long-distance movements: qualitative modulation and quantitative modulation.

The models analysed in this paper show that movement's initiation and stopping may result from the same set of behavioural rules:  $P_M$  and  $P_R$  are both based on similar mimetic behaviour (equation 1) and are symmetric to each other with respect to the number of resting and moving individuals. Moreover, in equation (3) the influence of the time  $t_i$  is similar for both activities (moving and resting). Modulations of the equation's parameters expressing exogenous factors (equation 2) and endogenous factors (equation 3) and those associated with interactions between individuals generate different effects: collective memory (Figure 3.1) or synchronisation (Figure 3.2). In other words, depending on the collective memory effects and the history of the group (see Figure 1), different collective responses may be observed for the same environmental and physiological conditions and the determinism of the response to the time elapsed since the start of resting or moving strongly influences the periodicity of activity patterns (Figure 3.2). The coupling of these simple models with explicit movements and/or explicit spatial heterogeneities must be able to generate a diversity of collective decision-making (including the abortion of such decisions) that are often assumed to result from different behavioural algorithms. For example, an

individual in a group, suddenly attracted by a patch of grass, which decides to stop may break a long move into two shorter moves. However, in the same environmental conditions, owing to the physiological status of the individuals, equation 3 suggests that this long move could not be interrupted.

The two main messages of this modelling respectively concern the a priori often guiding the study of the biological systems diversity and the experimental procedure. The first one suggests avoidance of the classical trap where the analysis is ‘governed’ by a qualitative one-to-one relationship between individual behaviour and collective responses. For example, Figure 3.1 shows that for the same value of  $l$  (i.e. for the same environmental or the same physiological conditions), the group may be at rest or moving. The second message stresses the importance of experiments performed under standardised and controlled conditions and that we must keep in mind that we are studying dynamical systems.

### **3.7 Acknowledgments**

Marie-Hélène Pillot is supported by a PhD grant from the French Agence Nationale de la Recherche (PANURGE project ANR-BLAN07-3\_200418). J.L. Deneubourg is research associate from the Belgian national Funds for Scientific Research. This work was supported by the project PICS n°4423 from the French Agence National de la Recherche.

### 3.8 References

- Berger, J. (1977). Organizational system and dominance in feral horses in the Grand Canyon. *Behavioural Ecology Socio-Biology* 2: 131-136.
- Bourjade, M., Thierry, B., Maumy, M. & Petit, O. (2009). Decision-making in Przewalski Horses (*Equus ferus przewalskii*) is driven by the ecological context of collective movements. *Ethology* 115: 321-330.
- Byrne, R. W., Whiten, A. & Henzi, S. P. (1990). Social relationship of mountain baboons: leadership and affiliation in a non-female-bonded monkey. *American Journal of Primatology* 20: 313-329. (doi:10.1002/ajp.1350200409).
- Camazine, S., Deneubourg, J-L., Franks, N. R., Sneyd, J., Theraulaz, G. & Bonabeau, E. (2001). *Self-organization in biological systems* (1-538). Princeton University Press.
- Conradt, L. (1998). Could asynchrony in activity between the sexes cause intersexual social segregation in ruminants? *Proceedings of the Royal Society of London, Series B* 265: 1359-1363.
- Conradt, L. & Roper, T.J. (2005). Consensus decision making in animals. *Trends in Ecology and Evolution* 8: 449-456.
- Conradt, L. & Roper, T.J. (2009). Conflicts of interest and the evolution of decision sharing. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*. 364: 807-819.
- Couzin, I. D. & Krause, J. (2003). Self-organization and collective behavior in vertebrates. *Advances in the Study of Behavior* 32: 1-75.
- Couzin, I. D., Krause, J., Franks, N. R. & Levin, S. A. (2005). Effective leadership and decision-making in animal groups on the move. *Nature* 433: 513-516.
- Couzin, I. D., Krause, J., Ruxton, G. D. & Franks, J. (2002). Collective memory and spatial sorting in animal groups. *Journal of Theoretical Biology* 218: 1-11.
- Dall, S. R. X., Giraldeau, L. A., Olsson, O., McNamara, J. M. & Stephens, D. W. (2005). Information and its use by animals in evolutionary ecology. *Trends in Ecology and Evolution* 20: 187-193.
- Dubois, M., Bon, R., Cransac, N. & Maublanc M. L. (1994). Dispersal patterns of Corsican mouflon ewes: Importance of age and proximate influences. *Applied Animal Behaviour Science* 42: 29-40.
- Dumont, B., Boissy, A., Achard, C., Sibbald, A. M. & Erhard, H. W. (2005). Consistency of animal order in spontaneous group movements allows the measurement of leadership in a group of grazing heifers. *Applied Animal Behaviour Science* 95: 55-66.

- Fischhoff, I. R., Sundaresan, S. R., Cordingley, J., Larkin, H. M., Sellier, M. J. & Rubenstein, D. I. (2007). Social relationships and reproductive state influence leadership roles in movements of plains zebras, *Equus burchellii*. *Animal Behaviour* 73: 825-831.
- Goss, S. & Deneubourg, J.-L. (1988). Autocatalysis as a source of synchronized and rhythmical activity in social insects. *Ins. Soc.* 35: 310-315.
- Huth, A. & Wissel, C. (1992). The simulation of the movement of fish schools. *Journal of Theoretical Biology* 156: 365-385.
- Leca, J.-B., Gunst, N., Thierry, B. & Petit, O. (2003). Distributed leadership in semifree-ranging white-faced capuchin monkeys. *Animal Behaviour* 66: 1045-1052.
- Menzel, C. R. & Beck, B. B. (2000). Homing and detour in golden lion tamarin social groups. *On the Move* (Boinski, S. & Garber, P.A., eds.). University of Chicago Press, p. 299-326.
- Michelena, P., Jeanson, R., Deneubourg, J.-L. & Sibbald, A. M. (2009). Personality and collective decision-making in foraging herbivores. *Proceedings of the Royal Society B*, *published online*. doi:10.1098/rspb.2009.1926.
- Petit, O., Gautrais, J., Leca, J.-B., Theraulaz, G. & Deneubourg J.-L. (2009). Collective decision-making in white-faced capuchin monkeys. *Proceedings of the Royal Society B* 276: 3495-3503.
- Petit, O. & Bon, R. (2010). Decision-making processes: the case of collective movements. *This volume*.
- Pillot, M.-H., Gautrais, J., Arrufat, P., Couzin, I. D., Bon, R. & Deneubourg J.-L. (2010). Merinos' sheep wait for the others to commit. *In prep*.
- Pillot, M.-H., Gautrais, J., Gouello, J., Michelena, P., Sibblad, A. M. & Bon, R. (2009). Moving together: Incidental leader and naïve followers. *Behavioural Processes*, published online. doi:10.1016/j.beproc.2009.11.006
- Rands, S. A., Cowlshaw, G., Pettifor, R. A., Rowcliffe, J. M. & Johnstone, R. A. (2003). Spontaneous emergence of leaders and followers in foraging pairs. *Nature* 433: 432-434.
- Reebs, S. G. (2000). Can a minority of informed leaders determine the foraging movements of a fish shoal? *Animal Behaviour* 59: 403-409.
- Rich, H. B., Jr, Carlson S. M., Chasco, B. E., Briggs, K. C. & Quinn, T. P. (2006). Movements of male sockeye salmon, *Oncorhynchus nerka*, on spawning grounds: effects of in-stream residency, density and body size. *Animal Behaviour* 71: 971-981.
- Ruckstuhl, K. E. (1998). Foraging behaviour and sexual segregation in bighorn sheep. *Animal Behaviour* 56: 99-106.

Valone, T. J. (1989). Group foraging, public information, and patch estimation. *OIKOS* 56: 357-363.

Warburton, K. & Lazarus, J. (1991). Tendency-distance models of social cohesion in animal groups. *Journal of Theoretical Biology* 150: 473-488.

Woolf, A., O'Shea, T. & Gilbert, D. L. (1970). Movements and behavior of bighorn sheep on summer ranges in Yellowstone national park. *Journal of Wildlife Management* 34: 446-450.











# Chapitre 4

*“Quand les brebis vont aux champs, La plus sage va devant”.*

Proverbe français

## Moving together: incidental leaders and naïve followers

Comment émerge une décision collective au sein des groupes lors de déplacements ? Plusieurs hypothèses sont actuellement proposées. Tout d’abord, un ou quelques individu(s) adopterai(ent) un rôle stable de leader, et de par leur statut de dominance ou social (*personal leadership*), cet ou ces individu(s) serai(ent) suivi(s) par leurs partenaires de groupes. D’autres auteurs ont suggéré que plusieurs individus au sein d’un groupe pouvaient assumer un rôle de leader dans certaines circonstances ou certaines tâches (*distributed leadership*).

Le but de notre travail consiste à montrer que dans une situation d’alimentation, des individus quelconques peuvent déclencher des suivis collectifs. Pour cela, nous avons élaboré un paradigme permettant de déclencher le déplacement d’une brebis informée vers un stimulus à valeur alimentaire, celle-ci étant placée parmi un groupe de sujets naïfs. Des brebis, prises au hasard dans un troupeau, ont été entraînées par groupe de quatre individus à rejoindre une cible visuelle (50 x 50 cm) jaune ou bleue associée à une récompense alimentaire. Les entraînements ont été réalisés par groupe de quatre afin de réduire le stress dû à l’isolement et le temps d’apprentissage. L’entraînement, initié en bergerie, s’est achevé dans une arène expérimentale en plein champ, dans laquelle se trouvait une cible placée en bordure. Chaque relevé de la cible survient simultanément à l’émission d’un signal sonore. Quatre brebis entraînées assez rapidement, ont ensuite été placées dans des groupes de trois naïves. Ces dernières ont été familiarisées aux cibles et au signal sonore, mais dans un contexte non associé à une récompense alimentaire. Deux arènes

expérimentales ont été mises en place, l'une recevant le groupe avec le sujet entraîné et trois brebis naïves, la seconde un groupe contrôle de quatre brebis. Seize répliques ont été réalisées avec des brebis naïves distinctes à chaque test, mais en réutilisant chaque entraînée quatre fois. Six cibles cachées des brebis étaient disposées de manière équidistante autour de l'arène. Le comportement et les positions des brebis ont été enregistrés simultanément dans les groupes, à partir d'une tour d'observation sur laquelle était fixée une caméra numérique. Après 20 min passé au brout spontané, chaque groupe recevait un signal sonore de trois secondes suivi du lever de la cible la plus éloignée, afin d'obtenir des déplacements les plus longs possible.

Nous avons observé une seule approche de la cible dans un groupe contrôle. Dans tous les tests (N=16), les brebis entraînées se sont déplacées vers la cible, déclenchant un comportement de suivi collectif systématique. Les brebis entraînées marchaient chaque fois en tête du déplacement vers la cible, avec un suivi des naïves survenant très peu de temps après leur départ du leader. Nous présentons les analyses du comportement des groupes avant et après déclenchement de la cible, montrant que les sujets entraînés n'adoptent pas de comportements signes d'une prédisposition à se trouver à l'écart du groupe ou à initier des déplacements plus ou moins fréquemment que leur congénères.

Nous discuterons ces premiers résultats, soulignant leurs apports pour la compréhension des décisions collectives, et suggérerons des améliorations expérimentales et de nouvelles expériences.

## **Moving together: incidental leaders and naïve followers**

Running headline: PILLOT ET AL.: COLLECTIVE MOVEMENTS IN SHEEP

Marie –Hélène Pillot <sup>1,2</sup>, Jacques Gautrais<sup>1</sup>, Jeanne Gouello<sup>1</sup>, Pablo Michelena<sup>2</sup>, Angela Sibbald<sup>3</sup> &  
Richard Bon<sup>1</sup>

1 Université de Toulouse, Centre de Recherches sur la Cognition Animale, CNRS UMR5169

2 Service d'Ecologie Sociale, Université Libre de Bruxelles

3 Macaulay Institute, Craigiebuckler, Aberdeen

Article publié dans *Behavioural Processes*, 2010, Issue 83, pp. 235-241

## 4.1 Abstract

Elucidating whether common general mechanisms govern collective movements in a wide range of species is a central issue in the study of social behaviour. In this paper, we describe a new experimental paradigm for studying the dynamic of collective movements. Some sheep (*Ovis aries*) were first trained to move towards a coloured panel, in response to a sound cue. We present data comparing the behaviour of test groups composed of one of the trained sheep and 3 naïve sheep, and control groups composed of 4 naïve sheep. In the tests, for both test and control groups, sheep were observed for 20 min before the sound cue was delivered and the panel made visible. Before the sound, trained and naïve sheep were similar in terms of activity budgets, spatial distribution, social behaviour and spontaneous movement initiation. After the sound, trained sheep moved toward the panel and systematically triggered a collective movement in all test groups. The results suggest that any individual moving away from the group can elicit a collective movement. Our experimental protocol provides an opportunity to quantify mechanisms involved in group movements, and to investigate differences between species and the effect of social context on collective decision-making.

*Key words:* collective movement, decision-making, leadership, sheep, *Ovis aries*

## 4.2 Introduction

In group-living animals, who makes the decision to initiate a collective movement? Scott (1956) considered a collective movement to be the outcome of one or more individuals (leaders) initiating a movement, which may or may not be preceded by recruitment, and which all or part of the group then follows. The motivations of the leaders and followers may differ because they have different knowledge of the environment (Coolen et al. 2003; Doligez et al. 2003), or have different physiological needs (Conradt 1998). Indeed, individuals of different age, sex or reproductive status may have contrasting nutritional needs, locomotive capacities, foraging strategies and sensitivity to predation pressures (Leca et al. 2003; Jacobs et al. 2008 and herein citations).

There has been a long-running debate about the concept of leadership (Conradt & Roper 2003; Rands et al. 2003; Couzin et al. 2005; Biro et al. 2006). In some species, the act of leading is confined to one or two dominant, or despotic individuals (in sheep: Squires & Daws 1975; in primates: Trillmich et al. 2004; in birds: Biro et al. 2006, in insects: Tallamy & Wood 1986), and may be referred to as personal leadership (in primates: Leca et al. 2003). However, dominant or special status is not necessarily a prerequisite to fulfilling the role of leader, even in stable groups (in sheep: Syme 1981; in fish: Mazeroll & Montgomery 1995; in cattle: Dumont et al. 2005). The idea that social leadership is ubiquitous has been challenged in species where groups merge (fusion) or split (fission) while moving through the environment (Couzin 2006). In these cases, any individual initiating a movement and readily joined by followers can be considered as a leader (Lamprecht 1991). For instance, the reversal of leading position in schools of fish has been considered as evidence of egalitarian leaderless societies (Levin 1996). Leca et al. (2003) proposed the concept of distributed leadership, to account for the lack of consistent leaders in semi-captive white-faced capuchin, *Cebus capucinus*. Scott (1956) contrasted cases where a socially dominant animal entrains group members, with those of leader-follower relationships, where individuals show an equal tendency to imitate each other. In the latter case, some individuals may still have a higher probability of moving in response to an environmental perturbation, and thus become leaders incidentally (Kummer 1967; Krause et al. 2000).

Our general objective is to study collective decision-making and the dynamics of following behaviour when movements are initiated in vertebrate groups. We aim to quantify collective decisions and investigate how they are modulated by group size. In this paper, we report on a

series of experiments designed to quantify collective responses in standardized conditions. We test the hypothesis that, in gregarious species, witnessing the movement of a conspecific is sufficient to initiate movement in others. Testing this hypothesis requires a certain level of experimental control, which is difficult to achieve in the wild (Fernández-Juridic 2006). In fact, the distinctive features of a collective movement depend on factors such as the motivation to move, the nature of the information (cue or signal) used to decide whether to follow the initiator, the dynamics of individual decision-making and the effect of social context on both initiators and followers. Several studies have reported different methods for investigating the mechanisms involved in synchronized movements in fish (Bumann & Krause 1993; Krause et al. 2000), including the use of trained individuals to perform specific movements (Lachlan et al. 1998; Reeb 2000) and entrain naïve group members (Coolen 2003). However, this is the first time that the use of trained individuals for controlling collective movements has been reported in large, non-human vertebrates.

We present a new experimental protocol designed to quantify the mechanisms involved in collective movements. We used the highly gregarious Merino sheep (*Ovis aries*) as a model of a large fusion-fission vertebrate species, and worked with small groups so that we could record the positions and behaviour of all individuals with high precision.

First of all, we trained some individuals to move towards a visual target when they heard a sound cue. We then put together test groups, consisting of one trained individual and three naïve individuals, and control groups consisting of four naïve individuals. We performed a series of experiments in outdoor arenas containing semi-natural vegetation, in which group behaviour was allowed to stabilize before the sound cue was delivered. This protocol allowed us to standardise the behavioural state of all the individuals in a group before the cue was given. We also standardised the motivation of the trained individuals to move by providing a food reward, and ensured that the naïves' decision to move could only be signalled by the departure of the trained sheep. We measured (1) the responses of the trained ewes to the stimulus and (2) the subsequent responses of the naïve ewes to the trained ewes' movements. We discuss this protocol and suggest further experiments designed to improve our understanding of the dynamics of collective movement.

## **4.3 METHODS**

### **4.3.1 Study Site and Animals**

This study was conducted in the Domaine du Merle (5,74°E, 48,5°N) within the Crau region, a very flat area in the south of France. In this experimental farm, Merino Arles sheep (*Ovis aries* Linnaeus) are kept at pasture. Merinos are very gregarious animals (Arnold & Dudzinski 1978), providing a good opportunity for studying collective movement.

Experiments were carried out in January and February 2006, using two sets of ewes: the training set and the naïve set. The training set comprised 16 ewes, between 6 and 11 years old, which were randomly selected from a flock of 1200 animals. They were maintained in a sheepfold for two days from January 6th, without any handling, for a period of familiarization before training. The ewes were provided with water *ad libitum* and fed hay in the morning and evening by the same two experimenters. They were also familiarised with corn as a food, by providing a small quantity in a feeder for two days. The naïve set comprised 140 ewes, between 3 and 4 years old, which were randomly selected from the same flock of 1200 ewes two weeks later, on January 20th. All the ewes were released every morning into enclosed paddocks situated within homogeneous meadows of Crau hay. The naïve set was penned up each evening in the same sheepfold as the training set, but separated from it by fences.

### **4.3.2 Training Procedure**

Training consisted of associating a beep sound with the presentation of a visual target (a 50 x 50 cm wooden panel) and rewarding movement towards the target. The sheep were trained in groups of 4 animals, because stress induced by isolation could have interfered with the training process. Four training groups were formed at random from the 16 individuals in the training set, and remained the same throughout the whole training period. Training was carried out over a period of 3 weeks, first indoors in the sheepfold and then outdoors.

During the indoor training sessions, the ewes were put in a small pen (2 x 2 m), made with open fences and equidistant (30 m) from a blue panel and a yellow panel, which were 5 m apart. The beep sound was triggered and then the pen was opened. Two groups were rewarded for moving towards the blue panel and two were rewarded for moving towards the yellow panel. In each case the reward was a small quantity of corn, offered in a plastic bowl of the same colour as the target panel. In the first trials, sheep were actively led toward the panels by the experimenters. This was done by holding out the reward to the sheep when the pen was opened and then walking



ahead of them towards the panel, where they were given access to the reward. Once the ewes had learnt to walk toward the panels, the reward was concealed behind the appropriate panel at the beginning of each trial. Between trials, the ewes were confined in the small pen while the positions of the panels were systematically reversed. The ewes were offered their full daily rations only after training was completed each day.

Outdoor training was conducted in a circular arena (ø 25 m), which was visually isolated from the immediate surroundings by a 1.2 m-high green polypropylene net. The same two coloured panels (blue or yellow) were laid out at the edge of the arena on opposite sides, where they could be raised by a human operator from outside the arena. A group of sheep was introduced into the arena and left to graze undisturbed for ten minutes. Then the panel farthest from the ewes was raised, 3 s after the beep was sounded. A handful of corn reward was dispensed from a feeder onto the ground near the panel. The next trial was run 10 min after the corn was finished and the ewes had resumed grazing. Each group had a total of 4 trials each day.

After one week of indoor and two weeks of outdoor training, one ewe which systematically approached the panel within a few seconds and was the first to do so in most trials, was retained from each of the four training groups. Only these four trained individuals (T1, T2, T3, T4) were used in the experiments. In parallel with these training sessions, sheep in the naïve set were familiarized with the sound of the beep and the sight of the panels being raised at 10-min intervals, but were not offered rewards. This was done in a series of 1-hour sessions, over a period of one week.

### **4.3.3 Experiments**

The experiments were carried out in two adjacent arenas, similar to those used during the outdoor training, between 8:00 and 16:00 each day. Sheep groups were prevented from seeing each other by the polypropylene netting surrounding each arena. Six panels of the same colour, either blue or yellow, were fixed at regular intervals around the edge of each arena and immediately outside the netting. Each panel was kept in a horizontal position before the beep was sounded and then raised remotely by means of a cord. Behaviour was recorded using two digital video cameras fixed to the top of a 7-m high observation tower, located 27.5 m from the centre of each arena (Figure 4.1).

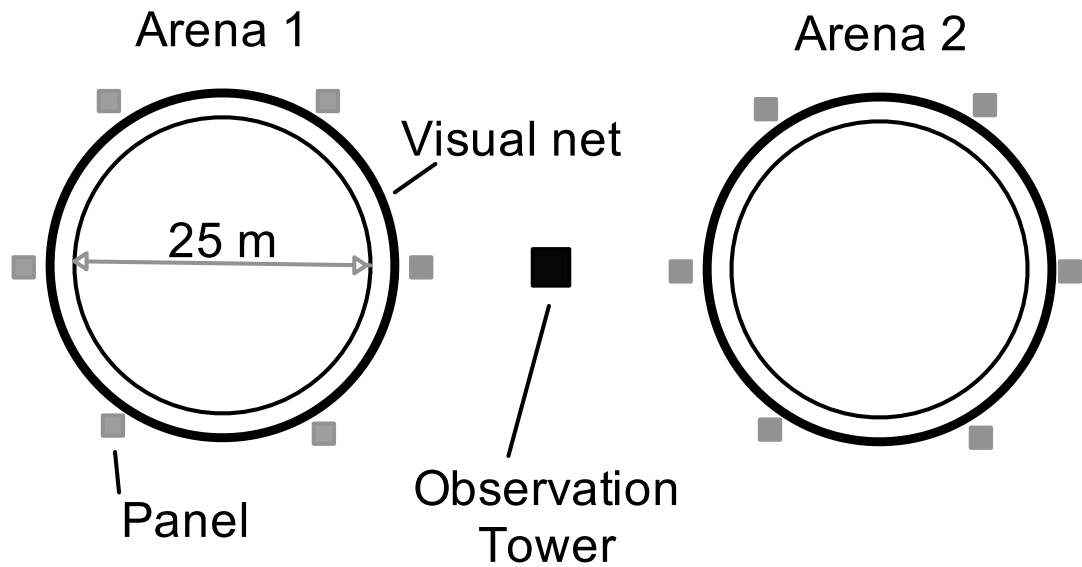


Figure 4.1: Experimental set-up. The two 25-m circular arenas were delimited by electric fences (solid lines) and visually isolated by a 1.2m-high green polypropylene net (dotted line). The six target panels were arranged in a similar way around each arena. The camcorders were anchored to the top of the central observation tower.

All naïve ewes to be tested during a given day were put into the sheepfold, while the rest were kept at pasture some distance away. A randomly-selected test group composed of one trained and three naïve sheep was then allocated to one arena, and a control group composed of four randomly-selected naïve sheep was allocated to the other. Each naïve sheep was tested only once during the experiments. After being released into their respective arenas, the groups were left undisturbed for 5-10 min to resume spontaneous grazing. Then video recording began simultaneously for the two arenas. We recorded all spontaneous behaviours for the first 20 min (spontaneous phase). The beep was then sounded for 2-3 s, and the panel farthest from the group was raised simultaneously. Recording then continued for another 10 minutes (test phase). The beep was sounded only when all the ewes were grazing, with their heads down. The choice of which panel to raise depended on the position of the group when the beep was sounded, and only 4 out of the 6 panels were used in the experiments. If the trained sheep did not respond immediately, the beep was repeated until the trained individual had begun to move towards the panel.

Once the test phase was completed, an experimenter placed a small handful of corn at the foot of the raised panel in the arena containing the trained individual, in order to prevent extinction of

the trained response. All sheep were then removed from the arenas. Each trained individual was used once a day on four different days, allowing 16 replications of the test. Data for one of the control groups were lost, when recording was accidentally stopped before the beep was sounded.

#### **4.3.4 Data Extraction**

Video recordings were transferred to a computer using iMovie (Apple, version 3.03) and images were extracted at 1-s intervals using Quicktime Player (Apple, version 6.5.2). This sampling frequency was found to be accurate enough to measure the movements (m.s<sup>-1</sup>), and to identify the behaviours displayed by the ewes (Michelena et al. 2006). Software developed in the laboratory (Jacques Gautrais) allowed the extraction of sheep positional data by clicking points on the screen image, on the back and the mid-shoulder region of each individual (as in Michelena et al., 2008). At the same time, behaviours were identified: namely grazing (including searching, grasping, biting and processing food or short-term walks between feeding stations with the head below the shoulder), standing head-up with the head above the shoulder, and moving (walking or trotting) with the head at the level of or above the shoulder. Additionally, events of individuals walking away from the group while others were still grazing (spontaneous initiations of movement) were noted. We calculated the proportion of such initiations made by each individual during the spontaneous phase, irrespective of whether they were followed by other members of the group or not.

For the proportion of time each individual spent at the head of the group, the positions of each individual at time  $t$  were orthogonally projected onto the collective movement vector, which extends from the centre of mass of the group at time  $t$  and the center of mass at time  $t + 1$  s.

Given the high sampling frequency, the distance covered was simply approximated for each individual by summing the distances between consecutive locations. The positional data also allowed calculation of the speeds of spontaneous grazing and walking activity, nearest neighbour distances, and the speeds of movement towards the target panels.

#### **4.3.5 Statistical Analyses**

The Kolmogorov-Smirnov test was used to assess the normality of sample distributions. The proportions of time  $P$  were transformed to  $\log(1-P)$  for grazing, and to  $\log(P)$  for moving and standing up. Nearest neighbour distances were also log transformed.

Statistical analyses used linear mixed-effects (lme) models with the package nlme within R software (R Development Core TEAM 2008, Mac OS X, version 2.7.2). Since random factors are only partially crossed (i.e. blocking according to individual trained ewes does not apply to control groups, and repetition does not apply to naïves), a full mixed-effects model was not possible.

We found no evidence for an effect of repetition on the distance covered ( $F_{1,10} = 0.57$ ,  $P = 0.46$ , Fig. 3), or the activity budget (grazing :  $F_{1,10} = 0.12$ ,  $P = 0.73$  ; standing :  $F_{1,10} = 0.49$ ,  $P = 0.50$  ; moving :  $F_{1,10} = 0.77$ ,  $P = 0.40$ ). Hence we have not included repetition as a factor in the rest of the analyses.

Since sheep are highly prone to imitate each other (allelomimetism, Gautrais et al. 2007), the assumption of independent responses within a group is not valid. Hence, test and control groups were compared using the averaged group values, with the observation moment as a random factor ( $N=15$ ).

Survival analysis of the trained sheep's mean reaction times, after the beep was sounded (departure latencies) were performed using software from the R library. To prevent spurious effects from time-binning, latencies were first randomly jittered in the 1s-bin preceding their detection.

## **4 .4 RESULTS**

The results are presented in two parts. Firstly, we analyse the movements and activities of sheep during the spontaneous phase before the beep was sounded, comparing test and control groups. We also compare trained and naïve sheep within test groups during this period, in order to check whether trained sheep were comparable to their naïve counterparts. Next, we focus on the behaviour of both trained sheep and naïve sheep after the beep was sounded and the panel raised (test phase).

### **4.4.1 Spontaneous phase**

Since the visual target panels were kept horizontal behind the netting during the spontaneous phase, they were out of sight for all ewes. There was no indication that the behaviour of the sheep was influenced by the presence of these panels.

During this phase, the main activity was grazing (Figure 4.2) with no significant difference between test and control groups ( $F_{1,14} = 0.44$ ,  $P = 0.51$ ). Sheep spent much less time moving and standing head-up than grazing, also with no significant differences between group types ( $F_{1,14} = 0.10$ ,  $P = 0.75$  and  $F_{1,14} = 1.81$ ,  $P = 0.20$ ).

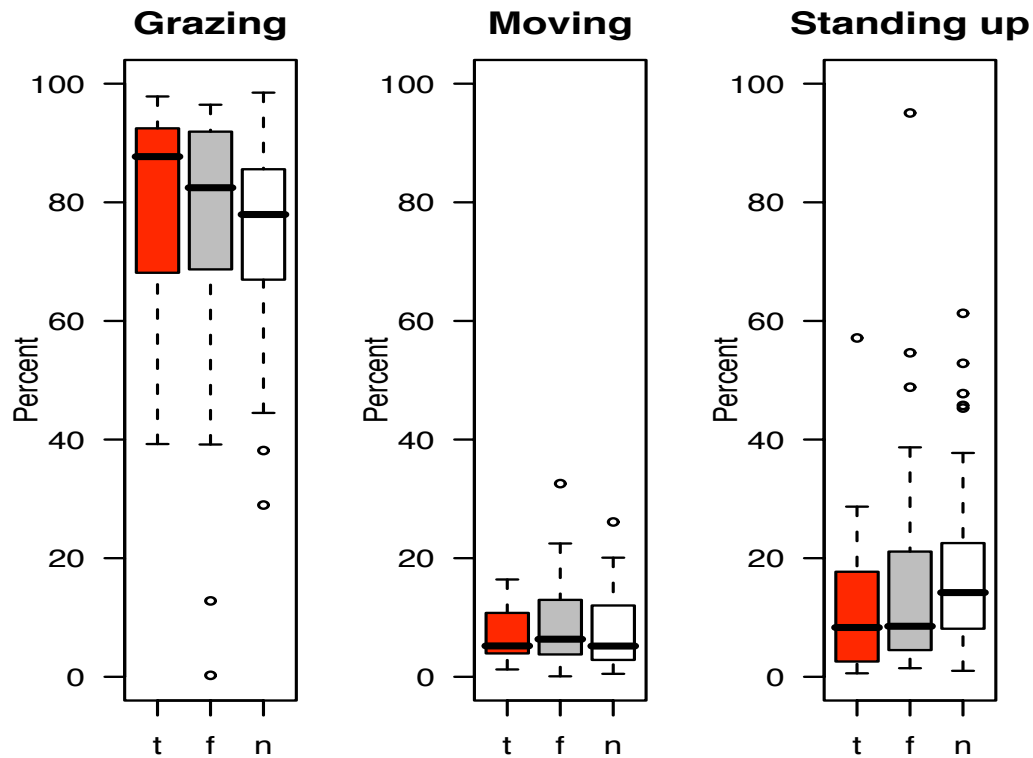


Figure 4.2: Box plots of the percentage of time spent grazing, moving and standing head-up by trained ("t") and 3 naïve followers ("f") sheep in test groups (N=15) and 4 naïve ("n") sheep in control groups (N = 15).

Two types of movements were identified. The first type corresponds to grazing bouts, with little or no movement and a low median speed (test groups : 0.13 m.s<sup>-1</sup>, control groups : 0.10 m.s<sup>-1</sup> ; ranges : 0 – 2.74 m.s<sup>-1</sup> and 0 – 3.20 m.s<sup>-1</sup> respectively). The second type corresponds to walking or trotting, with a tenfold higher median speed (test groups : 0.94 m.s<sup>-1</sup>, control groups : 0.94 m.s<sup>-1</sup>; ranges : 0.04 - 3.11 m.s<sup>-1</sup> and 0.04 – 5.41 m.s<sup>-1</sup> respectively). Sheep trajectories during grazing bouts were typically more sinuous than during walking bouts. Sheep in both test and control groups also appeared similar in terms of spontaneous initiations (i.e. starting to move while the others were grazing) with about one initiation per individual every 3 minutes (test groups: median number = 7, min = 1, max = 22; control groups: median = 7, min = 1, max = 21; total number in test groups: N=135; control groups: N=154).

The total distances covered by the groups (Figure 4.3) varied markedly across replications in both the test groups (range: 72.64 - 361.9 m, median = 209.30 m) and control groups (range: 46.90

- 342.90 m, median = 142.30 m), although the ranges were not different between group types ( $F_{1,14} = 2.21$ ,  $P = 0.15$ ). The distances covered by the test and control groups which were tested simultaneously were not correlated (Spearman rank correlation  $r_s = -0.16$ ,  $N = 15$ ,  $P = 0.58$ ), suggesting that groups in adjacent arenas behaved independently. We found a small, yet statistically significant, difference in the nearest neighbour distances between test and control groups ( $F_{1,13} = 5.43$ ,  $P = 0.04$ ; median in test groups : 1.42 m vs median in control groups : 1.03 m).

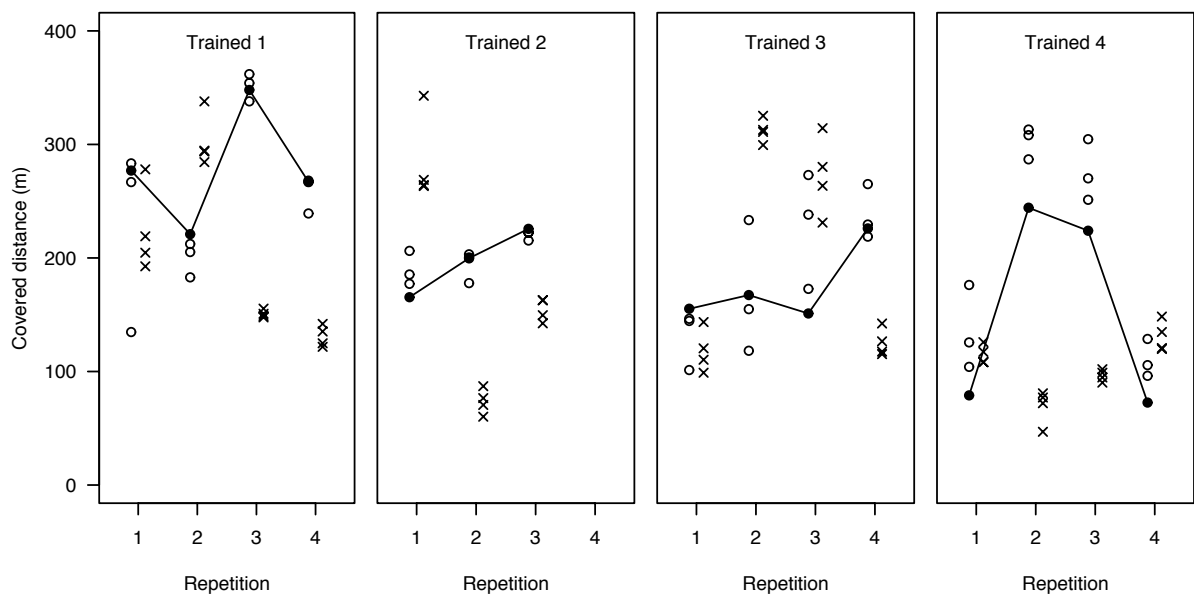


Figure 4.3: Distance covered by each individual in the spontaneous phase. Pairs of test (open dots: naïves, black dots: trained sheep) and control groups (crosses) tested simultaneously are plotted contiguously, and arranged by trained identity and trained repetition.

Within test groups, the amount of time spent grazing, moving or standing head-up and the distances covered were highly correlated between trained and naïve sheep (Figure 4.4). With the exception of one outlier, trained sheep were also as close to their nearest neighbours as their naïve counterparts. These results directly reflect the high level of spatial and social cohesion within the groups.

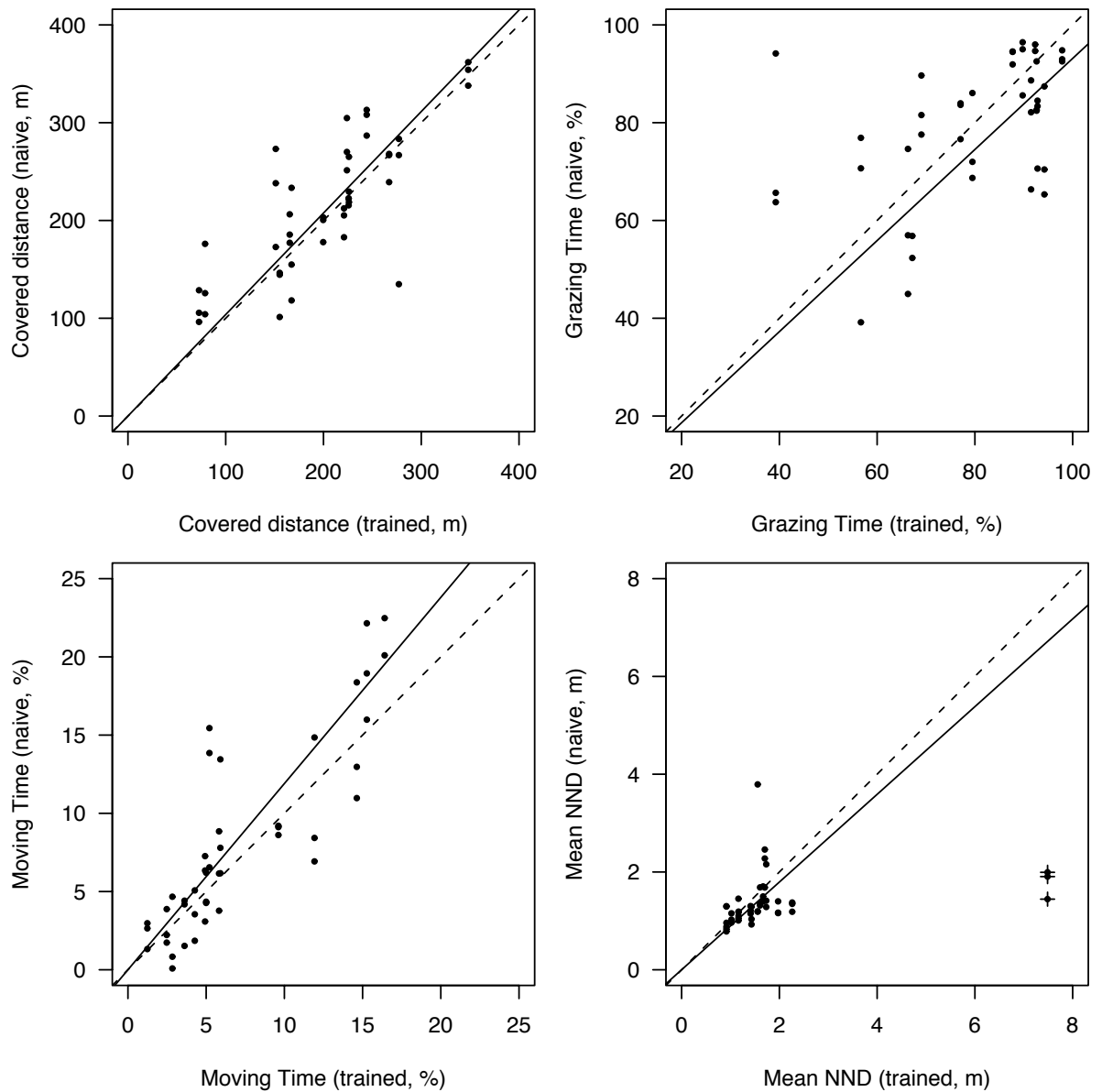


Figure 4.4: Correlations during the spontaneous phase between the trained individuals and their respective naive counterparts for the distance covered (regression slope =  $1.03 \pm 0.032$ , adj-R2 = 0.96), the percent of time grazing (regression slope =  $0.93 \pm 0.039$ , adj-R2 = 0.92), moving (regression slope =  $1.19 \pm 0.065$ , adj-R2 = 0.88) and the median nearest neighbour distance (regression slope =  $0.90 \pm 0.054$ , adj-R2 = 0.87, excluding the outlier denoted by crosses). Dotted lines denote a slope of 1.

Training could have enhanced the propensity of trained individuals to initiate spontaneous movements (e.g. to search for an anticipated food reward). However, trained individuals did not initiate any movements during the spontaneous phase in nine of the tests, and only 9%, 14%, 20%, 22%, 23.5%, 25% and 33% of the movements in the other seven tests. This was less than expected under the hypothesis of an equal percentage (25%) of movement initiation for trained and naïve individuals (one sample t-test:  $t_{14} = -4.89$ ,  $P < 0.001$ ). Ranking individuals according to their

number of initiations, trained sheep never occupied the highest rank, were four times above the mean rank and 11 times below the mean rank. Moreover, the analyses of the relative positions of group members showed that, in most of the test and control groups, the front position was adopted equally often by all individuals (Figure 4.5) and trained sheep were not found at the front more often than expected by chance (one-sample t-test:  $t = 1.01$ ,  $P = 0.33$ ). The percentage of time that individuals were at the front was not correlated with the number of movements they initiated ( $r_s = 0.05$ ,  $N = 16$ ,  $P = 0.86$ ). Hence, during the spontaneous phase, trained individuals did not exhibit behaviours that suggested a tendency to lead the group.

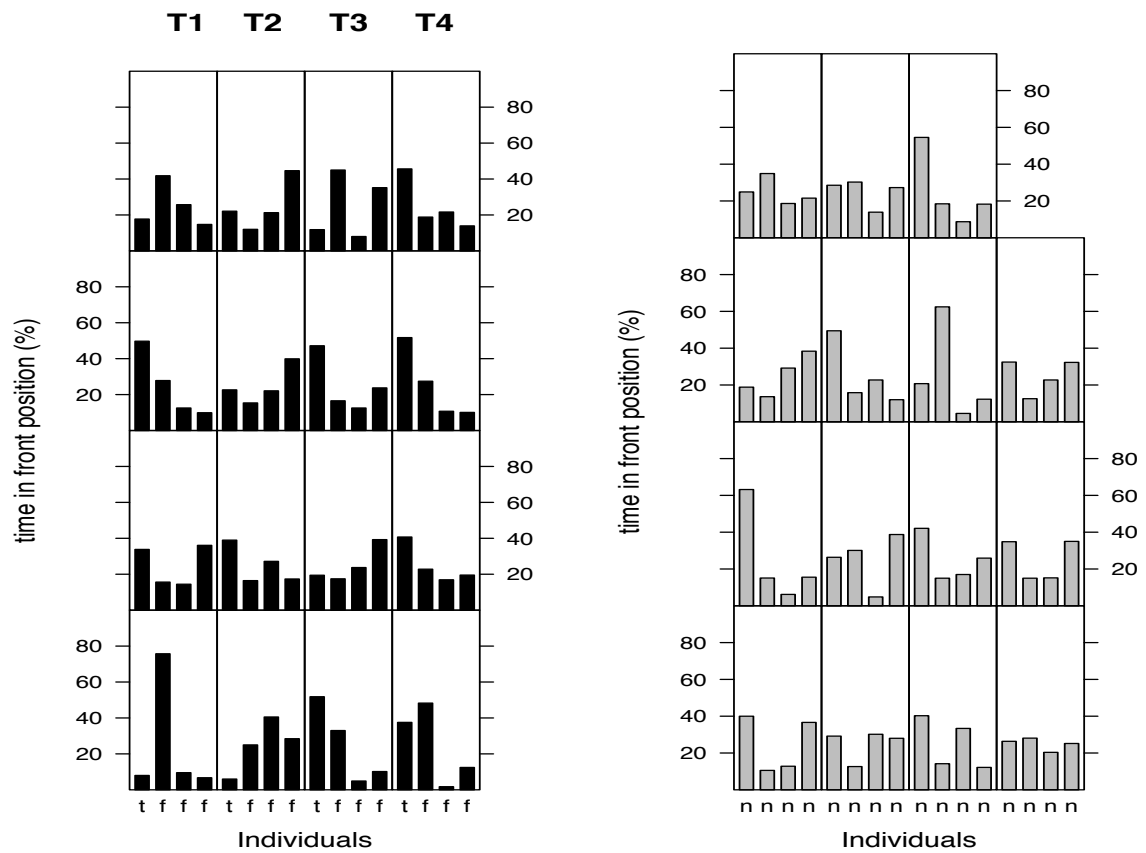


Figure 4.5: Percentage of time that each of the four individuals (bars 1 to 4) in test (left, black ; "t" : trained, "f" : naive followers) and control groups (left, grey; "n" : naive) was found at the front position in the spontaneous phase. In test groups, the results of the four groups with the same trained sheep are arranged by column (T1 to T4, from left to right).

#### 4.4.2 Test phase

On hearing the beep, all sheep in both the control and test groups stopped grazing and adopted a standing head-up posture for few seconds. In all the test groups, the trained sheep then moved



directly towards the raised target panel, and were readily followed by the naïves. They kept walking or trotting until they reached the panel and only then resumed grazing. In contrast, most individuals in the control groups resumed grazing immediately after the beep and, in all cases but one, they did not move towards the raised panel. In that one case, the sheep stopped moving when they were still a mean distance of 7.28 m away from the target and all resumed grazing within 133 s of the beep.

From test to test, between one and seven beeps were necessary to make the trained individual start moving towards the panel. However, trained individuals never looked at the other group members before moving, nor did they look back at them while moving. None of them stopped before they had reached the target panel. They walked more rapidly towards the target panel than when they were moving during the spontaneous phase (median: 1.24 m.s<sup>-1</sup> vs 0.90 m.s<sup>-1</sup>). The latencies for their departure towards the panel ranged from 1 to 76 s, but only two departures occurred after 20 s. These departures were as late as 66 s and 76 s after the panel raised.

Most naïve sheep followed the trained sheep within 5 seconds of its departure, and none started moving towards the panel before the trained individuals, even when the departure latency of the trained individuals was very long (e.g. 76 s). At the onset of the collective movement, the median distances from the panel were very similar for trained and naïve sheep (19.34 m and 20.12 m respectively). The paths to the panel were always almost straight, and only a little longer than the shortest distance to the panel (respective medians: trained sheep: 19.41 m vs 17.63 m; naïve sheep: 14.92 m vs 13.72 m). The trained sheep stopped much nearer to the panel than the naïve sheep (median: 1.45 m vs 4.92 m).

## **4.5 DISCUSSION**

Group cohesion is usually considered to depend both on the behaviour and identity of the initiator of a movement, and on the behavioural state of the potential followers. Our experimental protocol enabled us to trigger collective movements by controlling the timing and direction of movements in trained individuals. Few studies have been able to control the motivation of the leaders of collective movements (Reebs 2000; Leblond & Reebs 2006; Meunier et al. 2006), although it is of fundamental importance for understanding the collective decisions of followers. Our results provide strong evidence that collective decisions were triggered by the first movements of the trained sheep, supporting our hypothesis that witnessing the movement of a conspecific is sufficient to initiate movement in others. In our experiments, we replicated tests

using the same trained individuals with a series of independent naïve groups. In each case, the collective movements resulted from naïve sheep reacting to the movement of an animal, which was independently motivated. An inclination for naïve animals to follow any group member who starts to move should promote group cohesion and could be found in a wide range of gregarious animal species, as it has been in fish (Reebs 2000) and monkeys (Meunier et al. 2006).

The trained individuals in this experiment appeared to be very similar to the naïve sheep during the spontaneous phase, in terms of activity budget, distance travelled, speed of locomotion, etc. Importantly, trained sheep were not found to initiate movements more often than their naïve counterparts during the spontaneous phase, nor did they tend to occupy any particular spatial position within the groups. The lack of correlation between the frequency with which an individual was at the front and the number of movements it initiated, suggests that simply being in front is not necessarily associated with leading. These results also suggest that the trained individuals were not necessarily individuals who were the most natural or effective leaders. From the observations of collective movements made towards the target, it seems unlikely that group cohesion was preserved by specific recruitment behaviour, since the trained sheep never looked at their conspecifics, vocalized, or tried to herd them. Although infrasonic bleating and sounds produced when walking cannot be ruled out, the movement itself appears to be a sufficient cue to elicit a following response. Movements towards the panel by trained sheep were slightly faster and covered longer distances than spontaneous movements and this could help to explain why they were systematically followed by naïve sheep. It is likely that sheep are highly sensitive to conspecifics displaying large changes in the magnitude of common behaviours, for example in the velocity, acceleration, duration or direction of movements. Such changes would provide very obvious cues for the conspecifics that follow. As a consequence of this, any individual moving quickly away from a group could trigger a group movement and thus become an incidental leader (Levin 1996 ; Sueur & Petit 2008).

Other studies have indicated that efficient transfer of information, in the context of decision-making, can occur within animal groups in the absence of explicit signals or other complex mechanisms for information transfer. For instance, in mountain gorillas, the leader is followed more readily when it departs suddenly (Schaller 1963 in Leca et al. 2003). Similarly, in chimpanzees, Pan troglodytes, group members seem to pay attention to one another's speed and use this information to decide whether to move together or not (Menzel 1971 in Leca et al. 2003). However, it is not necessarily the case that all individuals in these species have an equal

probability of initiating or engaging in a collective movement. For instance, it has been reported that females will initiate collective movements more often than males or young individuals in primates (Leca et al. 2003; Jacobs and herein citations 2008), and that hungry or energetically stressed animals are more likely to lead (in fish: Krause et al. 2000; in plains zebra: Fischhoff et al. 2007). Other studies with sheep have also suggested that the probability of moving away from the group may depend upon differences in personality, such as a lower level of sociability or lower sensitivity to isolation-induced fear (Sibbald & Hooper 2003).

Using a sound cue that all the sheep could hear helped synchronize the standing head-up postures among group members and their attentional state. Since all the sheep raised their heads at the same time when they heard the beep, all the naïve sheep were equally likely to see the movement of the trained sheep. Synchronous head raising and adoption of a vigilance posture in response to an external stimulus are common in the wild and often observed in sheep groups. This could help to synchronise collective movements. Indeed, with our protocol, we can hypothesize that the movements of the trained sheep and the following behaviour of the naïve sheep were both facilitated by the vigilance of the whole group. The success of our protocol will allow us to plan further experiments to investigate whether the mimetic process is responsible for the collective movements of sheep, for example whether the responses of trained and naïve individuals vary with the number of individuals in the group that are still grazing and the number of individuals that are already moving. Sensitivity of individuals to some social cues received from conspecifics, amplified by allelomimetism, could create a simple, generic and efficient behavioural process to prevent group members from getting too far apart.

An alternative to the present protocol would be to use a sound cue that could be heard only by the trained ewes, hence preventing the synchronisation of attentional states in the group. This would allow us to separate differences in reaction times due to the internal process of group decision-making, and those due to perception and the behavioural state of individual group members. Exclusive sound cues could also help to investigate the trade-offs made between splitting and group cohesion when several informed individuals in a group are confronted with conflicting preferences for moving to different targets. In a theoretical study, Couzin et al. (2005) investigated how naïve individuals with no information can collectively respond to those that have some information, even though their destination remains unknown to them. They showed that distinctive leadership can emerge when differences in the preferred direction of informed individuals are large enough. Using variable numbers of informed sheep with different preferred

directions would allow us to test whether collective decisions of sheep conform to quorum responses as found in fish (Ward et al. 2008).

In conclusion, the results we have obtained suggest that collective movements can simply be triggered by one individual moving away from the group and not necessarily an individual with particular leadership qualities. Our innovative protocol offers the opportunity to make comparisons across species and social contexts, and to investigate whether simple yet efficient mechanisms can explain sustained spatial cohesion in collective movements.

## **4.6. ACKNOWLEDGMENTS**

We thank Paul Lapeyronie for his support for these experiments, and Pierre-Marie Bouquet for field assistance and all the facilities offered at the Station du Merle. We are also indebted to Jean-Dominique Guyonneau for his teaching and help with sheep management. Michel Goulard and Alain Baccini were of great help in designing statistical tests. Julie Decompte provided valuable assistance in data collection in 2006. Christophe Guissard gave help with data extraction. Thanks to the members of the EMCC workgroup in Toulouse for helpful discussion. Marie-Hélène Pillot is supported by a PhD grant from the French Agence Nationale de la Recherche (PANURGE project ANR-07-BLAN-0208-01).

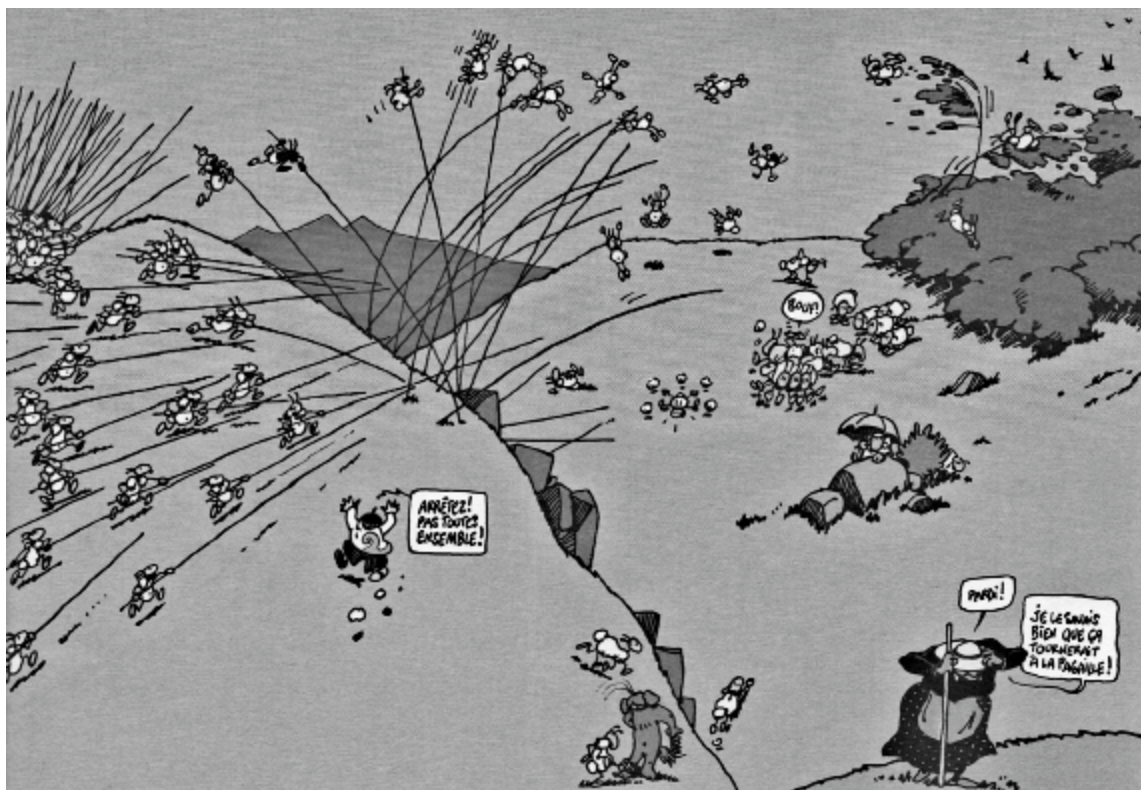
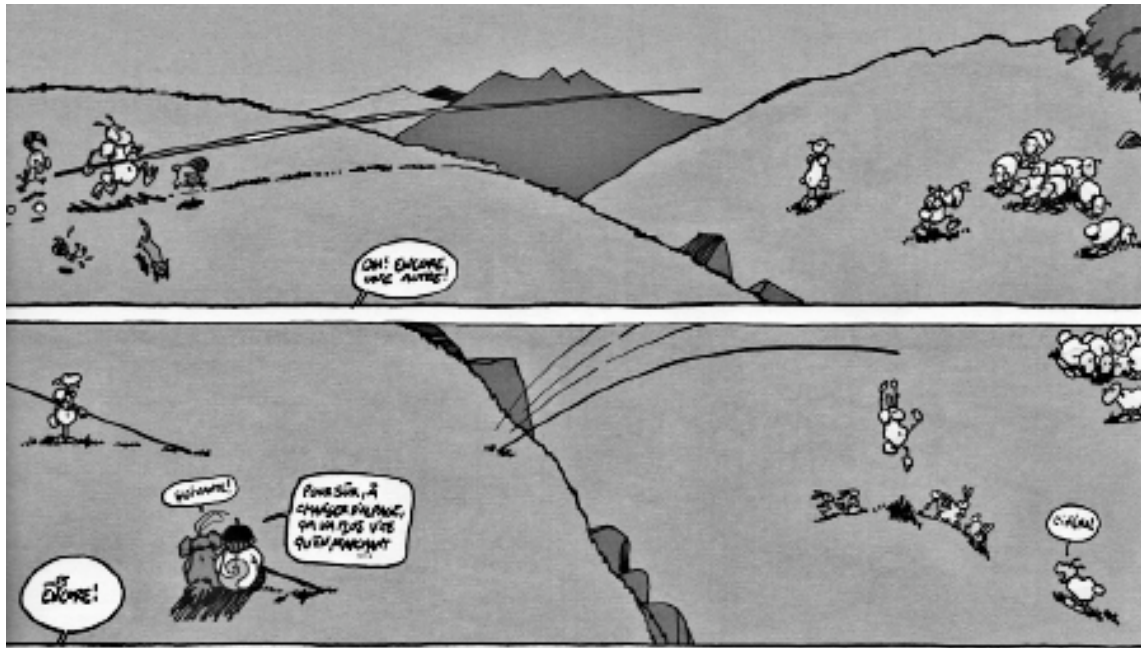
Animal care and experimental manipulations were in accordance with the rules of the French Ethical Committee for animal experimentation.

## 4.7 REFERENCES

- Arnold, G. W. & Dudzinski, M. L. 1978. *The ethology of free-ranging domestic animals*. Amsterdam: Elsevier.
- Biro, D., Sumpter, D. J. T., Meade, J. & Guilford, T. 2006. From compromise to leadership in pigeon Homing. *Current Biology*, 16, 2123-2128.
- Bumann, D. & Krause, J. 1993. Front individuals lead in shoals of three-spined sticklebacks (*Gasterosteus aculeatus*) and juvenile roach (*Rutilus rutilus*). *Behaviour*, 125, 189-197.
- Conradt, L. 1998. Could asynchrony in activity between the sexes cause intersexual social segregation in ruminants? *Proceeding of the Royal Society of London, Series B*, 265, 1359-1363.
- Conradt, L. & Roper, T. L. 2003. Group decision-making in animals. *Nature*, 421, 155-158.
- Coolen, I., van Bergen, Y., Day, R. L. & Laland, K. N. 2003. Species difference in adaptive use of public information in sticklebacks. *Proceeding of the Royal Society of London, Series B*, 270, 2413-2419.
- Couzin, I. D. 2006. Behavioral ecology: Social organization in fusion-fission societies. *Current Biology*, 16, 170-171.
- Couzin, I. D., Krause, J., Franks, N. R. & Levin, S. A. 2005. Effective leadership and decision-making in animal groups on the move. *Nature*, 433, 513-516.
- Doligez, B., Cadet, C., Danchin, E. & Boulinier, T. 2003. When to use public information for breeding habitat selection? The role of environmental predictability and density dependence. *Animal Behaviour*, 66, 973-988.
- Dumont, B., Boissy, A., Achard, C., Sibbald, A. M. & Erhard, H. W. 2005. Consistency of animal order in spontaneous group movements allows the measurement of leadership in a group of grazing heifers. *Applied Animal Behaviour Science*, 95, 55-66.
- Fernández-Juridic, E., Gilak, N., McDonald, J. C., Pithia, P. & Valcarcel, A. 2006. A dynamic method to study the transmission of social foraging in flocks using robots. *Animal Behaviour*, 71, 901-911.
- Fischhoff, I. R., Sundaresan, S. R., Cordingley, J., Larkin, H. M., Sellier, M. J. & Rubenstein, D. I. 2007. Social relationships and reproductive state influence leadership roles in movements of plains zebras, *Equus burchellii*. *Animal Behaviour*, 73, 825-831.
- Gautrais, J., Michelena, P., Sibbald, A., Bon, R. & Deneubourg, J.-L. 2007. Allelomimetic synchronization in Merino sheep. *Animal Behaviour*, 74, 1443-1454.

- Jacobs, A., Maumy, M. & Petit, O. 2008. The influence of social organisation on leadership in brown lemurs (*Eulemur fulvus fulvus*) in a controlled environment. *Behavioural Processes*, 79, 111-113.
- Krause, J., Hoare, D., Krause, S., Hemelrijk, C. K. & Rubenstein, D. I. 2000. Leadership in fish shoals. *Fish and Fisheries*, 1, 82-89.
- Kummer, H. 1967. Dimensions of a comparative biology of primate groups. *American Journal of Physical Anthropology*, 27, 357-366.
- Lamprecht, J. 1991. Factors influencing leadership: A study of goose families (*Anser indicus*). *Ethology*, 89, 265-274.
- Lachlan, R. F., Crooks, L. & Laland, K. N. 1998. Who follows whom? Shoaling preferences and social learning of foraging information in guppies. *Animal Behaviour*, 56, 181-190.
- Leblond, C. & Reeb, S. G. 2006. Individual leadership and boldness in shoals of golden shiners (*Notemigonus crysoleucas*). *Behaviour*, 143, 1263-1280.
- Leca, J. B., Gunst, N., Thierry, B. & Petit, O. 2003. Distributed leadership in semifree-ranging white-faced capuchin. *Animal Behaviour*, 66, 1045-1052.
- Levin, L. E. 1996. Passage order through different pathways in groups of schooling fish, and the diversified leadership hypothesis. *Behavioural Processes*, 37, 1-8.
- Mazeroll, A. I. & Montgomery, W. L. 1995. Structure and organization of local migrations in brown surgeonfish (*Acanthurus nigrofusus*). *Ethology*, 99, 89-106.
- Menzel, E. W., Jr. 1971. Communication about the environment in a group of young chimpanzees. *Folia Primatologica*, 15, 220-232.
- Meunier, H., Leca, J.-B., Deneubourg, J.-L. & Petit, O. 2006. Group movement decisions in capuchin monkeys: the utility of an experimental study and a mathematical model to explore the relationship between individual and collective behaviours. *Behaviour*, 143, 1511-1527.
- 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.
- R Development Core Team 2008. R: A language and environment for statistical computing. *R Foundation for Statistical Computing*, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL <http://www.R-project.org>
- Rands, S. A., Cowlshaw, G., Pettifor, R. A., Rowcliffe, J. M. & Johnstone, R. A. 2003. Spontaneous emergence of leaders and followers in foraging pairs. *Nature*, 433, 432-434.

- Reebs, S. G. 2000. Can a minority of informed leaders determine the foraging movements of a fish shoal? *Animal Behaviour*, 59, 403-409.
- Schaller, G. B. 1963. *The Mountain Gorilla: Ecology and Behaviour*. Chicago: University Press.
- Scott, J. P. 1956. The analysis of social organization in animals. *Ecology*, 37, 213-221.
- Sibbald, A. M. & Hooper, R. J. 2003. Trade-offs between social behaviour and foraging by sheep in heterogeneous pastures. *Behavioural Processes*, 61, 1-12.
- Squires, V. R. & Daws, G. T. 1975. Leadership and dominance relationships in Merino and Border Leicester sheep. *Applied Animal Ethology*, 1, 263-274.
- Sueur, C. & Petit, O. 2008. Shared or unshared consensus decision in macaques? *Behavioural Processes*, 78, 84-92.
- Syme, L. A. 1981. Social disruption and forced movement orders in sheep. *Animal Behaviour*, 29, 283-288.
- Tallamy, D. W. & Wood, T. K. 1986. Convergence patterns in subsocial insects. *Annual Review of Entomology*, 31, 369-390.
- Trillmich, J., Fichtel, C. & Kappeler, P. M. 2004. Coordination of group movements in wild verreaux's sifakas (*Propithecus verreauxi*). *Behaviour*, 141, 1103-1112.







# Chapitre 5

*“Soudain, je ne sais comment, le cas fut subit, je n’eus loisir de le considérer, Panurge, sans autre chose dire, jette en plein mer son mouton criant bêlant. Tous les autres moutons, criant et bêlant en pareille intonation, commencèrent à se jeter et à sauter en mer après, à la file. La foule était à qui le premier y sauterait après leur compagnon. Il n’était pas possible de les empêcher, comme vous savez du mouton le naturel, toujours suivre le premier, quelque part qu’il aille”...*

Rabelais. Pantagruel: le Quart Livre.

## Scalable rules for coherent motion in gregarious vertebrate

L’environnement des animaux est souvent hétérogène, et contient différentes zones pouvant être dédiées au repos, à l’alimentation ou à la consommation d’eau. Ces zones fonctionnelles peuvent être réparties sur des distances plus ou moins importantes. Ainsi, les animaux mobiles doivent parfois se déplacer d’une aire vers une autre quand les ressources sont épuisées ou lorsque la nécessité de changer d’activité s’impose. Avant d’initier un déplacement, les animaux sont parfois confrontés à un choix entre différentes options de directions et doivent également choisir le moment du départ.

Pour extraire les mécanismes comportementaux impliqués dans la prise de décision de suivre, nous avons utilisé le paradigme mis en place précédemment, nous permettant ainsi de contrôler le moment et la direction du déplacement, dans le but de quantifier la dynamique des réponses des congénères du groupe en fonction du contexte social. La contribution originale de cette seconde étude repose sur l'utilisation de différentes tailles de groupe, permettant de mesurer la part relative de l'état comportemental des congénères du groupe sur les décisions individuelles et collectives.

Pour analyser la dynamique des réponses individuelles, nous avons étudié l'organisation temporelle des réponses individuelles et révéler les processus impliqués dans la prise de décision de chaque individu observé. Ceci nous a permis de pouvoir quantifier directement la fonction du stimulus réponse à l'échelle individuelle.

Grâce à cette analyse, nous avons pu montrer que la décision individuelle de suivre dépend d'une balance entre deux effets mimétiques : le nombre d'individus en mouvement et le nombre d'individus ne s'étant pas encore déplacés. De plus, nous avons pu montrer que ces résultats semblaient être en accord avec une stratégie adaptative de fourragement ajustée à la taille du groupe, consistant à minimiser le temps de décision des groupes, ébauché par les déplacements.

# Scalable rules for coherent group motion in a gregarious vertebrate

Marie-Helene Pillot<sup>1,2</sup>, Jacques Gautrais<sup>1</sup>, Patrick Arrufat<sup>1</sup>, Iain D. Couzin<sup>3</sup>, Richard Bon<sup>1</sup> and Jean-Louis Deneubourg<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Centre de Recherches sur la Cognition Animale, CNRS UMR 5169, Université de Toulouse.  
118, route de Narbonne, 31062 Toulouse cedex, France

<sup>2</sup>Service d'Ecologie Sociale, CP 231, Université libre de Bruxelles, Plaine Campus, Boulevard du triomphe, 1050 Brussels, Belgium

<sup>3</sup>Department of Ecology and Evolutionary Biology, Princeton University, 106a Guyot Hall, Princeton University, Princeton, NJ 08544-1003, USA

Corresponding author: [pillot@cict.fr](mailto:pillot@cict.fr)

Article en revision dans *PlosOne*

## 5.1 Abstract

Individuals of gregarious species that initiate collective movement require mechanisms of cohesion in order to maintain advantages of group living. One fundamental question in the study of collective movement is what individual rules are employed when making movement decisions. Previous studies have revealed that group movements often depend on social interactions among individual members and specifically that collective decisions to move often follow a quorum-like response. However, these studies either did not quantify the response function at the individual scale but rather testing hypotheses based on group-level behaviours, or they used a single group size and did not demonstrate which social stimuli influence the individual decision-making process. One challenge in the study of collective movement has been to discriminate between a common response to an external stimulus and the synchronization of behaviors resulting from social interactions. Here we discriminate between these two mechanisms by triggering the departure of one trained Merinos sheep (*Ovis aries*) in groups with 1, 3, 5 and 7 naïves individuals. Each potential follower was thus exposed to various combinations of already departed and still not departed individuals, depending on its rank of departure. To investigate which individual mechanisms are involved in maintaining group cohesion under conditions of leadership, we quantified the temporal dynamic of response at the individual scale. We found that individuals' decisions to move do not follow a quorum response but rather follow a rule based on a double mimetic effect: attraction to already departed individuals and attraction to non-departed individuals. This rule is shown to be in agreement with an adaptive strategy that is inherently scalable as a function of group size.

## 5.2 Introduction

Elucidating the mechanisms governing cohesion during group movement is a central issue to our understanding of the evolution of social behavior (1). In order to maintain the benefits of group living (such as reduced predation risk, better foraging efficiency and the exchange of social information) mobile animals often have to synchronize their activities, forage collectively and move together by coordinating both the timing and direction of their movement decisions.

Collective movements typically begin with some individuals first departing to a new area. Thus, movement initiations are instances of transient group fission. Decision-making regarding movement may be especially critical for those first individuals that leave the group since they disproportionately increase their risk of predation (4) and potentially lose territorial-defense benefits (5). If benefits are linked to group size, as is expected (6), there must exist some conflict between staying with others and taking the risk of departing to forage on higher quality resources or to reduce competition. Importantly, this conflict between leaving and staying concerns also individuals which have still not departed and not only the first individual which initiate the movement (the initiators (2)). When a part of the group decides to move, the remaining individuals have to choose whether to follow the departed individual(s). If they do not, the group will remain split.

Although individual movement decisions are known to be influenced by the actions of conspecifics (7-9), the precise mechanisms are largely unknown (10). A means to address this is to identify the stimulus-response function at the individual scale that can account for the observed collective outcomes. Many theoretical or experimental studies have suggested that collective decisions to move emerge either from a kind of a pre-departure consensus building based on a voting procedure (1, 11), or from a combination of more individualistic decisions based on a behavioural switch when a quorum has been reached (10, 12-17). In most cases, however, they postulate the decision-making process at the individual scale and then test the model predictions at the collective scale, without explicit reference to experimental data at the individual scale (18). However, different models at the individual scale can lead to the same predictions at the collective scale, provided their parameters can be freely adjusted. As a consequence, conclusions drawn from such models remain hypothetical regarding the full details of the information used by individuals to come to their decisions.

To gain deeper insight into collective motion in animals, and to highlight the individual decision-making process, we analyzed quantitatively the individual responses in the course of collective departures for different groups of sheep (Merino breed), the archetype of a gregarious

vertebrate. For this, we trained sheep to move towards a panel raised at the periphery of an arena (19). A single such trained individual was then introduced into groups of naïve sheep and used to initiate a collective movement. To identify the nature of the stimuli that trigger individuals' decisions to follow we characterized the stimulus-response function at the individual scale for all naïve individuals. Under our experimental conditions, in which we control environmental factors, the stimulus is purely social, i.e. provided by other group member's behavior. A key feature was the use of groups of different sizes ( $N = 2, 4, 6, 8$ ) so that sheep were exposed to various stimulating combinations of two factors: the number of departed individuals (including those sheep departing in response to the trained leader) and the number of non-departed individuals. We quantified the individual stimulus-response function by the probability per unit time to depart (or departure rate, expressed in  $s^{-1}$ ) when exposed to such combinations. Both factors (departed and not-departed) proved to significantly affect the departure rate.

The insight that individuals integrate information about their departed and not-departed neighbours has several important functional consequences. First, the collective dynamics remain the same in groups of any size, i.e it supports scalability at least up to group sizes where visual occlusion dominates. Furthermore, the parameter values that fit experiments are precisely the ones that minimize the duration (and thus potential costs) of the transient split.

## 5.3 Results

In all experiments, a consensus decision was observed. The departure of the trained sheep towards the visual panel always triggered a collective movement and all naïve sheep followed within a relatively short time (95% followed in less than 12 seconds). Moreover, the time course of collective departures did not depend on the group sizes (Kruskal test on time course:  $\chi^2 = 2.045$ ,  $df = 3$ ,  $P = 0.56$ ) (Figure 5.1) whilst one may have expected that larger groups would take a longer time to depart, even over this range of group sizes.

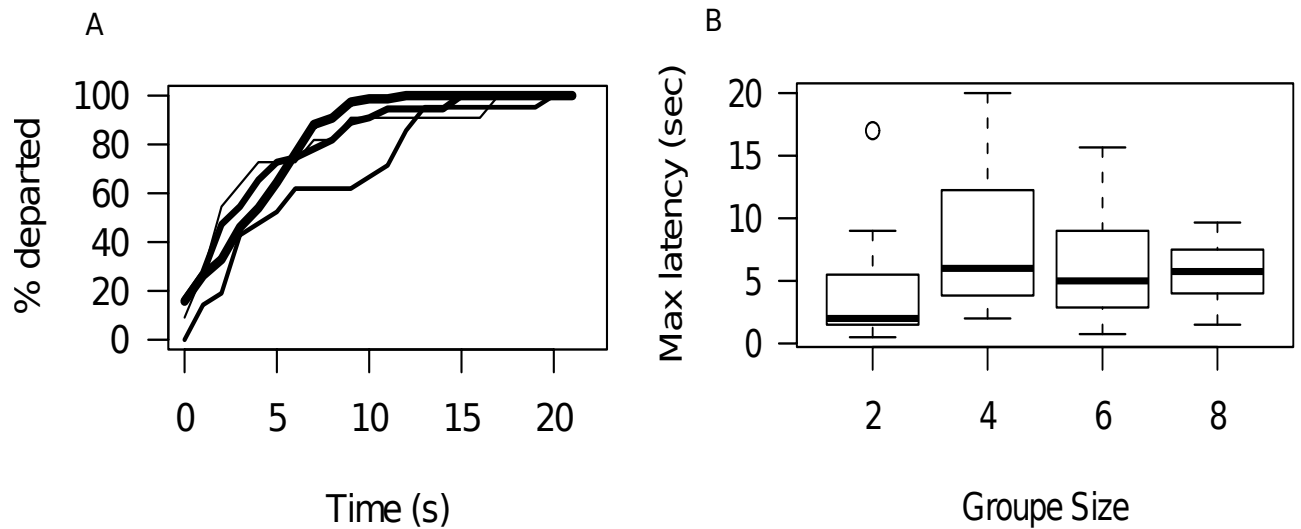


Figure 5.1: Kinetic of collective departures. A) Average kinetic of collective departures do not depend on group size as expressed as the percentage of departed individuals in function of the time for group of  $N = 2, 4, 6$  and  $8$  individuals (from thin curve to thick curve respectively). B) Time course of collective departures as function of the group size

Individuals' behavioural responses were quantified by calculating the departure rate separately for each combination of departed / non-departed group members. To quantify this departure rate, we assumed a continuous time Markovian jump process, that is, the probability per unit time displaying the response (i.e. following) is constant over time as long as the stimulus remains the same and jumps to a new value when the stimulus changes. This assumption was validated (see Data analysis and supporting information (Appendix A)). To identify the nature of the stimulus, we considered that the state of the group changed each time a further individual followed. For instance, in a group of 4 individuals (1 trained + 3 naïves), each naïve individual is assumed to witness the same group state from the time the trained individual departed until the first follower's departure. Then, from this departure until the next, the two still not departed naïves witness a new group state which consists of the two departed individuals (the trained and the first follower) and one not departed individual, and so on. Each time the group state changes, the following rate may, or may not, change, depending on what the sheep are reactive to. Accordingly, if the following rate changes from one group state to another, the two states can be considered as different stimuli.

For all group sizes, the departure rate increased sharply with the number of departed individuals, i.e. individuals were increasingly stimulated to depart as the number of departed animals increased (Figure 5.2A). Moreover, for a given number of departed individuals, the departure rate decreased with the number of still not departed individuals (Figure 5.2B). For instance, when three individuals were already departed, the departure rate decreased from  $0.62 \text{ s}^{-1}$



in groups of 4 (1 non departed) to  $0.30 \text{ s}^{-1}$  in groups of 6 (3 non departed) to  $0.27 \text{ s}^{-1}$  in groups of 8 (5 non-departed). This suggests that sheep were responsive both to the departed and non-departed individuals since the following rate changed each time either the number of departed or the number of non-departed individuals changed.

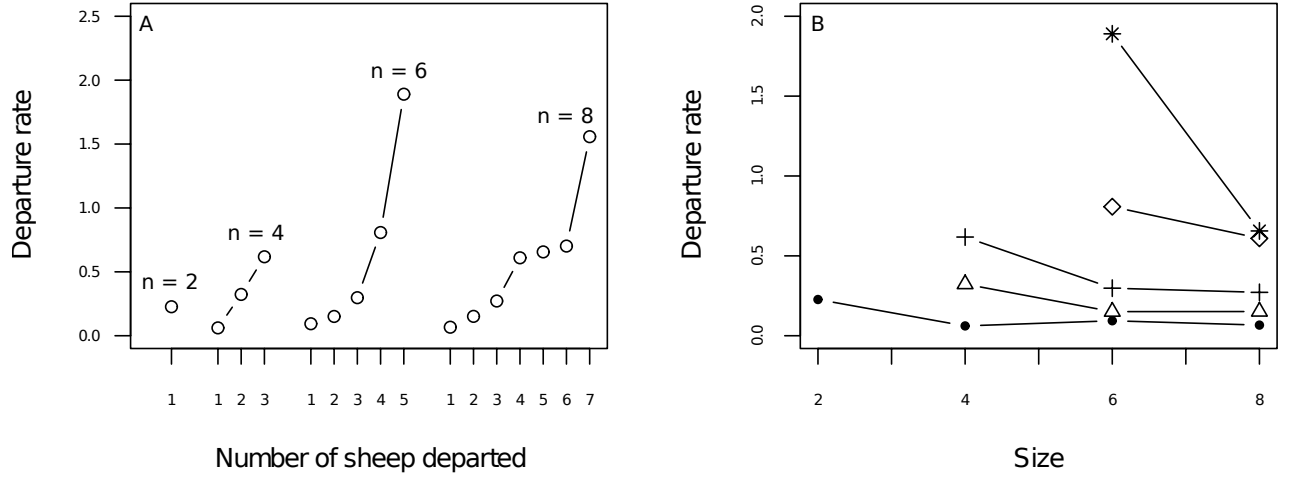


Figure 5.2: Individual stimulus / response function. Departure rates are plotted (A) as a function of the number of already departed sheep  $D$  in each group size ( $N = 2, 4, 6$  and  $8$ ), and (B) for each follower's rank departure as function of the group size (dot: rank 1, triangle: rank 2, cross: rank 3, square: rank 4, star: rank 5). Note that the corresponding number of non-departed sheep is  $N - D$ .

### 5.3.1 Models of the individual decision.

To verify this hypothesis, we tested the relevance of this model against more parsimonious models: responding only to the trained sheep departure (initiation), or responding only to the departed individuals. For testing, we used one simple equation:

$$\mu(D, S) = \alpha \frac{D^\beta}{S^\gamma} \quad [1]$$

where  $\mu$  is the departure rate (the response), and  $D$  and  $S$  the number of departed and non-departed individuals respectively (the stimulus). Note that  $\mu$  is null before the trained departure ( $D = 0$ ), which is consistent with the experiments since the collective movement was triggered by the trained individual in all cases (no naïve's departure observed before the trained's departure). The parameters  $\beta$  and  $\gamma$  modulate the influence of  $D$  and  $S$ , and allow testing the three alternative models according to their values:

*Model 1 : Just mimic the initiator*

$\alpha \neq 0, \beta = 0$  and  $\gamma = 0$ .

Under model 1, the following decision is stimulated by the departure of the initiator only, and is independent of whether other group members have departed or not. Therefore the departure rate should be the same for all naïves at any time, following  $\mu(D,S) = \alpha$ .

*Model 2 : Mimic all the departed individuals*

$\alpha \neq 0, \beta \neq 0$  and  $\gamma = 0$ .

The following decision is stimulated by the initiator and also by the already departed group members. The departure rate should monotonically increase with the number of departed animals, following  $\mu(D,S) = \alpha D^\beta$ .

*Model 3 : Mimicking the departed or staying with not-departed*

$\alpha \neq 0, \beta \neq 0$  and  $\gamma \neq 0$ .

The following decision is stimulated by the group members which have already departed, as in model 2, but is concurrently inhibited by the ones which have not. The departure rate should increase with the number of departed animals, but decrease with the number of still not departed individuals, following equation (1).

To test the adequacy of each model, we first adjusted the corresponding free parameters to the entire set of experimental values (departure rates, Figure 5.2A). Note that fitting model 3 required experiments with different group sizes, so that  $D$  and  $S$  are not colinear. Both factors had a significant effect in the full model (regression in the log domain:  $\log \mu \sim \log \alpha + \beta \log D - \gamma \log S$ , respectively  $P_\beta < 10^{-6}$  and  $P_\gamma < 2.10^{-4}$ ,  $F_{2,13} = 102.9$ ,  $P < 10^{-7}$ ,  $r^2 = 0.94$ ). To test the likelihood that the model 3 is a better explanation than the model 2 and model 1, we derived their corresponding AIC (Akaike Information Criterion, Table 5.1) (20). Model 3 with both factors (departed and not departed) is orders of magnitude (1400 times) more likely to be the best explanation for following rates compared to the model 2 with departed individuals only.

Model	Factors	K	RSS	AICc	$\Delta_i$	Wi
Model3	D, S	4	0.977	-33.096	0	0.999
Model2	D	3	3.032	-18.612	14.483	7.15 10-4
Model1	None	2	16.449	5.366	38.462	4.44 10-9

Table 5.1 — Model selection with AIC : For each model, the AIC value was computed using bias-adjustment for small sample sizes according to:  $\text{AICc} = n \cdot \ln(\text{RSS}/n) + 2 \cdot K + (2 \cdot K \cdot (K+1))/(n-K-1)$ , where  $n$  is the number of data, RSS the residuals sum of squares and  $K$  the number of parameters (25). The

plausibility of each model is assessed by its corresponding *Akaike weight*  $W_i$  which was obtained by normalizing the relative likelihoods  $\exp(-0.5 \Delta_i)$ , with  $\Delta_i$  the difference between the AICc of the model  $i$  and the lowest AICc. The plausibility of model 3 versus model 2 is given by  $W_i(\text{model 3})/W_i(\text{model 2}) = 0.999/7.15 \cdot 10^{-4} = 1400$ .

### 5.3.2 Models' predictions at the collective scale.

We used the departure rates fitted under each model (Fig. 3, left column, cross symbols) as input to compute the corresponding dynamics of the followers' departures. The model predictions obtained at the collective scale were compared to the experimental values for (a) the mean latency of the first follower's departure (Figure 5.3 middle column) and (b) the mean duration from the trained individual's departure to the last follower's (Fig. 3 right column). These predictions were derived from:

$$\langle t_i \rangle = \alpha^{-1} \sum_{j=0}^{i-1} \frac{(N-j)^{\gamma-1}}{(j+1)^\beta} \quad [2]$$

which is the mean latency of the  $i$ -th follower's departure (see Appendix B).  $\langle t_i \rangle$  corresponds to the mean latency of the first follower (a), and  $\langle t_N \rangle$  corresponds to the mean latency of the last follower, which is the same as the mean duration of the collective move (b).

Under model 1 the departure rates are independent from the number of departed and not departed conspecifics. This model enforces a distribution of the fitted rates greatly different to the data (Figure 5.3A,  $\alpha = 0.33 \text{ s}^{-1}$ ). Accordingly, it yields bad predictions at the collective scale: the predicted first follower's mean latency is by far too low while the mean duration increases continuously with an increasing group size (Figure 5.3B-C).

Model 2 allows a distribution of the fitted rates that is closer to the observed responses since they are allowed to reflect the stimulating effect of the number of departed individuals (Figure 5.3D,  $\alpha = 0.09$ ,  $\beta = 1.4$ ,  $r^2 = 0.80$ ). However the model still yields incorrect predictions for small groups (Figure 5.3E-F).

Only model 3, which includes also an inhibiting effect of still not departed conspecifics, provides an accurate distribution of the fitted rates (Figure 5.3G,  $\alpha = 0.19$ ,  $\beta = 1.16$  and  $\gamma = 0.6$ ,  $r^2 = 0.94$ , see above). Accordingly, it yields predictions that are consistent with the experimental data at both the individual and collective level (Figure 5.3H-I).

This supports the hypothesis that individual response depends both on the number of departed and not departed animals. Therefore our analysis reveals that sheep decision-making is not based on a single mimetic effect but rather on a rule which balances two mimetic opposite effects:

follow the departed individuals but remain with the not departed individuals. Hence, not only do sheep respond to the bursting events of departing conspecifics, they also integrate information about the steady state of still not departed conspecifics.

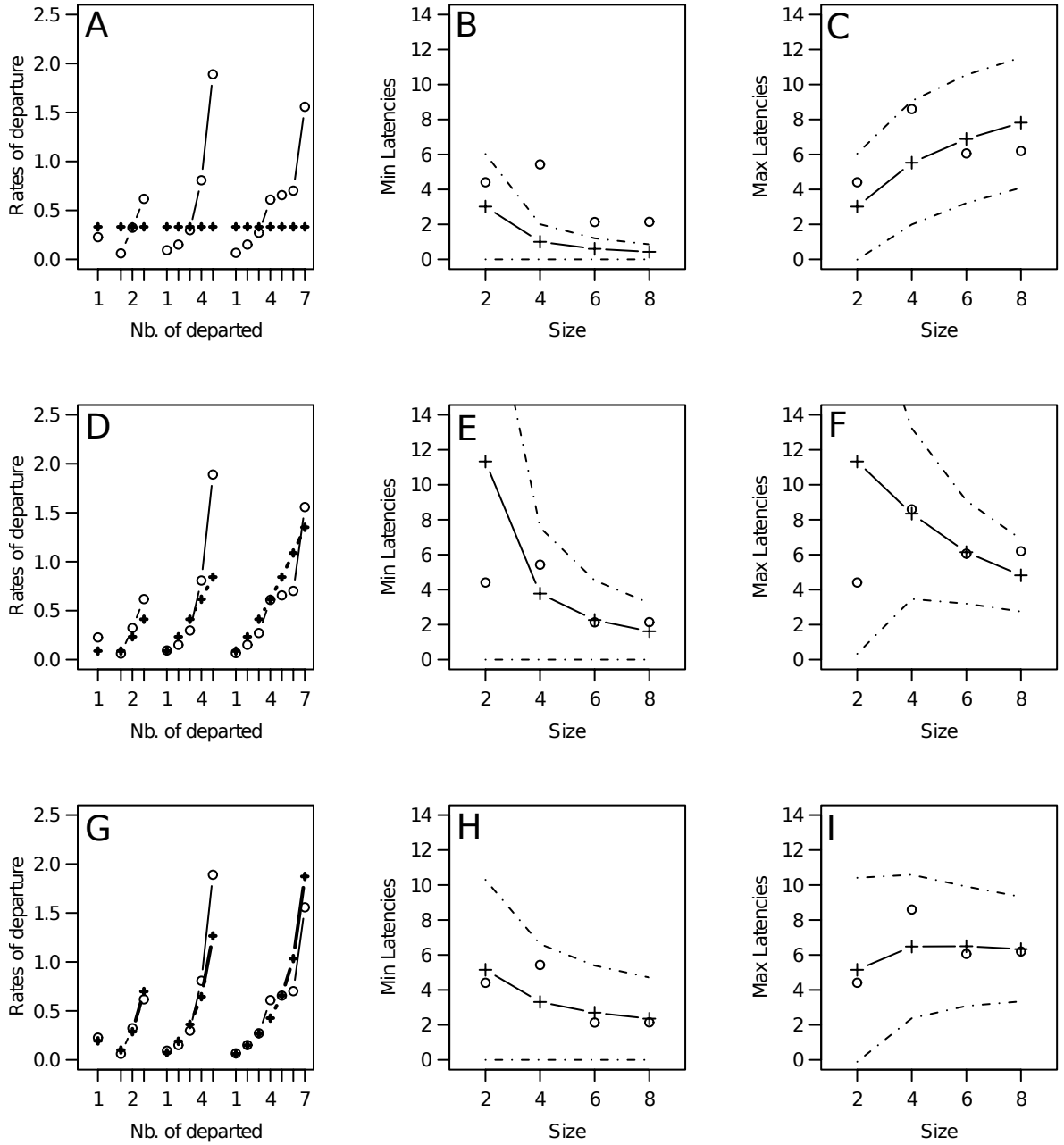


Figure 5.3: Comparison of the model's prediction with experimental data. Comparison of the mean experimental (empty circle) and expected values (cross) obtained under (A-C) model 1 (sheep decision to follow is independent of other sheep), (D-F) model 2 (following is prompted by the number of already departed sheep) and (G-I) model 3 (sheep decision depends on the number of departed and not departed sheep). Left column represent the individual stimulus / response function as a function of the number of already departed sheep  $D$  in each group size ( $N = 2, 4, 6$  and  $8$ ). Note that the corresponding number of not departed sheep is  $N - D$ . Mid and right columns represent the corresponding results at the collective scale:

mean latency of the first follower and mean duration of the move (i.e. mean duration from the trained' departure and the last follower's departure). Dashed lines represent the standard deviation.

### 5.3.3 Functional consequences.

The evolutionary advantages of the departure latencies' distribution for species subject to predation are now well known (6) and survival typically increases with an increasing group size (21). The individual benefit of being in a group is therefore often an increasing function of the number of individuals  $N$ , at least up to some maximal extent (6). Considering two populations, staying ( $S$ ) and departed ( $D$ ), the individual benefit can be estimated as:

$$I_s(S) = (S - 1)^{\varepsilon_s} \quad [3a]$$

$$I_M(D) = (D - 1)^{\varepsilon_D} \quad [3b]$$

Equation (3,  $a$ ) gives the benefit  $I_s$  for an individual staying with ( $S-1$ ), and equation (3,  $b$ ) gives the benefit  $I_M$  for an individual departed with ( $D-1$ ).

When the  $i$ th individual departs,  $i$  is the rank of its departure, the transition for the whole group is :

$$(S;D) = (N - (i - 1); i - 1) \xrightarrow{\text{Transition}} (S';D') = (N - i; i) \quad i = 1, \dots, N$$

so that its benefit  $\Delta I$  from staying to moving is the difference between the benefits to integrate the departing group and the benefits to remain with staying individuals expressed as :

$$\begin{aligned} \Delta I &= I_M(D') - I_s(S) \\ &= (D' - 1)^{\varepsilon_D} - (S - 1)^{\varepsilon_s} \\ &= (i - 1)^{\varepsilon_D} - (N - i)^{\varepsilon_s} \end{aligned} \quad [4a]$$

Assuming that  $\varepsilon_D = \varepsilon_s = 1$ , eq. 4a allows calculating  $\Delta I$  and model 3 allows predicting departure rates in groups sizes untested in our experiments.

Following a generic anti-predator strategy, it is beneficial to remain with the largest population. For a group of fixed size  $N$ , it is advantageous to stay unmoving while the number of departed individuals  $D < N/2$  whereas it becomes beneficial to depart when  $D > N/2$ , and the benefit becomes a gain ( $\Delta I > 0$ ) when the departure rank  $i > N/2$ . Figure 5.4 demonstrates that the departure rates follow the same pattern for any group sizes. In fact, the experimental departure rate also increases with an increasing number of departed individuals (Figure 5.2A), and increases sharply when the number of departed individuals is superior to the half of the group and that

whatever the group size (Figure 5.4). An important property is that the sheep decision-making process can scale and function effectively, for any group size.

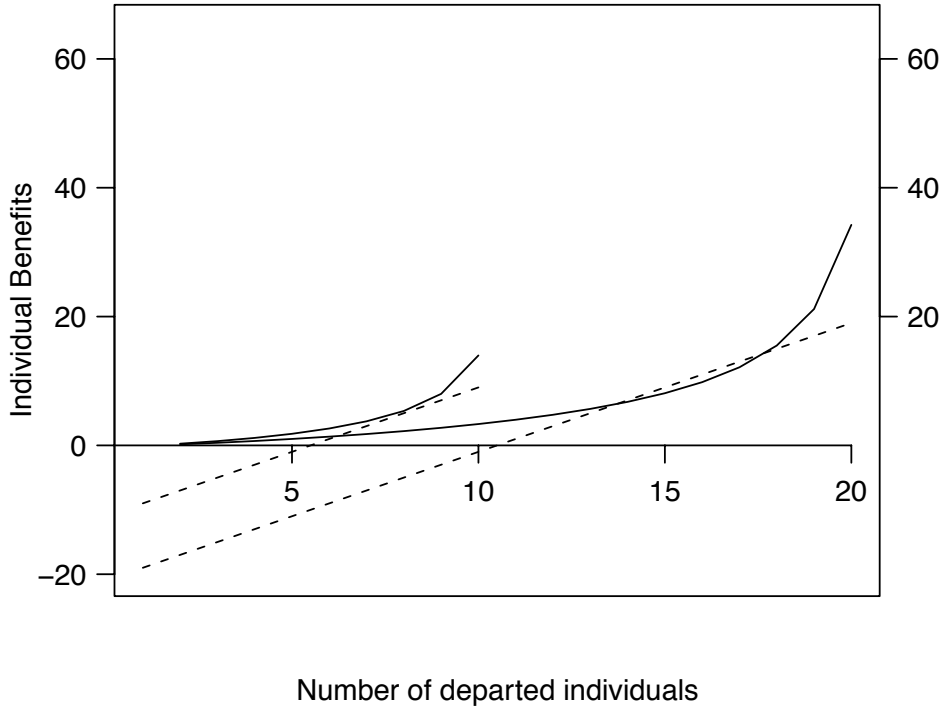


Figure 5.4: Scalability of the sheep decision-making process. Benefit difference  $\Delta I$  (dotted) when switching from staying and moving, and departure rates  $\mu$  (plain) as function of departure rank for groups of 10 and 20 individuals. Departure rates here, follow  $\mu(D, S) = \frac{D^\beta}{S^\gamma}$  (model 3 with  $\alpha=1$ ). Note that the benefits are proportional to group size.

How sensitive are the collective dynamics to the parameters we found? In our experiments we found that the balanced effects of departed and not departed individuals follow  $\beta = 2*\gamma$ , with  $\beta = 1.2$ . Using equation (2) we tested the sensitivity of the mean duration of collective moves (the latency from the initiator departure to the last follower's departure) to deviations of  $\beta$  ( $0 < \beta < 2$ ,  $\gamma = \beta/2$ , for different group sizes  $N = 2, 4, 8$  and  $32$ , Figure 5.5). The mean duration was found to depend strongly on the interaction of  $\beta$  and group size. The values of  $\beta$  and  $\gamma$  for which the mean duration was minimized were similar to those found in our experiment, and furthermore they maintained this property of minimizing the duration of fission events whatever the group size considered. In addition, the variation of mean duration for all group sizes is also minimized for the values that best fit our experiments. This likely to have an important functional consequence to

group decision making because it facilitates consensus, functions independently of group size and minimizes the proportion of time the group is split during the act of decision-making.

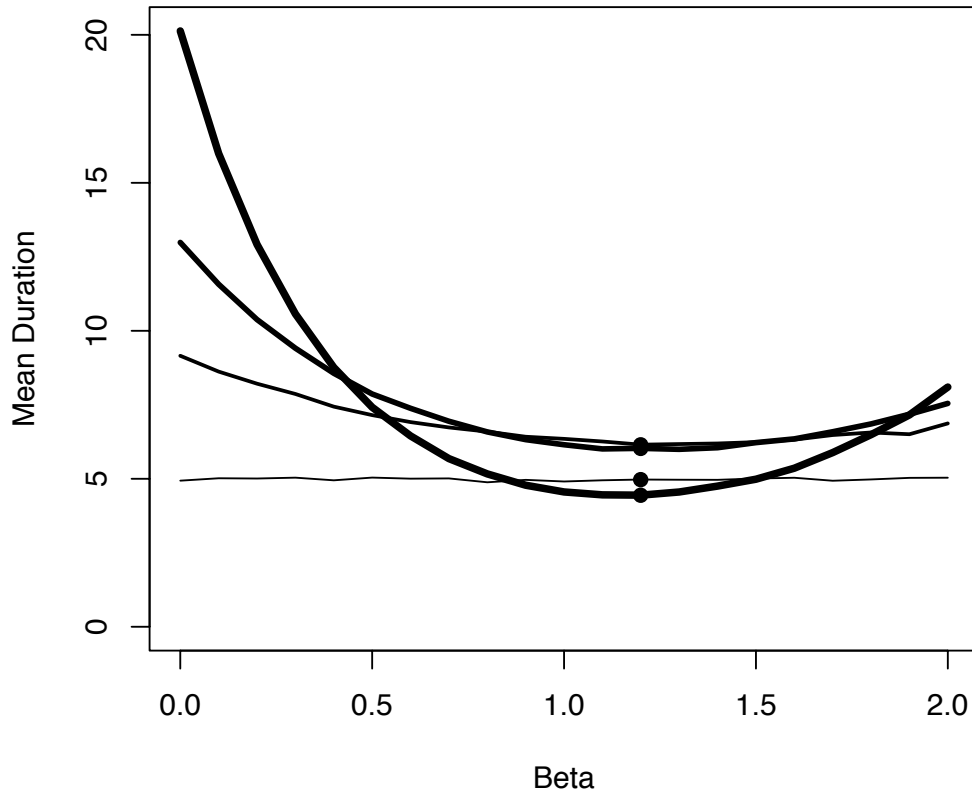


Figure 5.5: Sensitivity of the collective dynamics to the parameter  $\beta$ . Mean duration of the collective move for different group size  $N = 2$ ,  $N = 4$ ,  $N = 8$  and  $N = 32$  (from thin curve to thick curve respectively), as a function of different values of  $\beta$ . The black dots represent the minimum value of mean duration for each group size.

## 5.4 Discussion

By analyzing the dynamics of individuals' reactions within an experimentally induced collective departure under controlled conditions, we have been able to demonstrate that individual decision-making in sheep is based both on departed and not departed group members. This mechanism is scalable in four group sizes of 8 or less individuals, and the experimental parameters' values  $\beta$  and  $\gamma$  proved to be the ones which minimize the duration of fission events whatever the group size.

The temporal organization of individuals' responses was used to reveal the underlying individual decision-making process. This direct quantification of the individual sheep responses demonstrated that their probability per unit time to display a response is constant over time as long as the stimulus remains the same (thus it is Markovian), and that both departed and non-departed individuals were *necessary* to account for these responses. The fit of the data at the collective scale showed that they were also *sufficient*. In other words, this is a very parsimonious model that still fully explains the experimental results. We advocate that such a precise quantification should be made at both scales to fully explain collective behaviors.

Ward et al. (10) and Sumpter et al. (17) previously proposed a model to account for moving decision in a Y-maze in three-spine sticklebacks, *Gasterosteus aculeatus*. They suggested that individuals' probability of following leaders increases sharply with an increasing group size of departing individuals, and that following behaviour is inhibited by undecided (undeparted) individuals. However, they fit their model only to the collective response, and thus the individual parameters remained hypothetical. The present study gives further support to their hypotheses that both departed and non-departed individuals matter. Petit et al. (22) proposed recently a model for the collective decision in one group of white-faced capuchin monkeys *Cebus capucinus*. The movement initiator was highly prone to cancel the movement when too few group members followed in a too short time. In their model, the probability following was also modulated by the ratio of the departed to the non-departed group members and it appears as a quorum at the collective level. However, disentangling both effects still has to be validated using different group sizes, which can be problematic when using monkeys.

Using different group sizes and individual measures which largely derive from a quantification of the dynamics at the collective scale in Merinos sheep, Gautrais et al. (23) developed a model explaining the synchronisation of states (resting and grazing) among group members. The



transition between the two activities was also influenced both by active and inactive neighbors. Unlike this study, here we quantify the behavior at the individual scale, and moreover, we control the initiation of the phenomenon. This methodology allows to isolate and highlight the social interactions and to exclude the contribution of any external stimulus.

Our experimental model suggests that individual decisions to follow those that have departed is not a quorum-like response because the probability moving slowly increases with the ratio of already departed and non-departed individuals. As a consequence the probability of response to the number of departed is group-size dependent. Moreover, all individuals would follow instantaneously the trained individual which moved away. Finally it engaged all potential followers every time, and so there is no apparent threshold under which no moving at all would occur, as was found in ants and fish (10,12).

It is also noteworthy that the mean departure latency of the whole group did not vary with the experimental group size. This result stems from two balancing effects: a) the mean latency of the first follower decreases with group size (Figure 5.3H), while b) the mean duration (from the trained individuals' departure to the last follower's departures) increases with it (Figure 5.3I). The mean latency of the first follower decreases proportionally with ( $\approx N^{0.5}$ ). This results from coupling between a pure sampling effect proportional to the number of potential followers  $N$  (see Appendix B), and the individual departure rate decreasing by  $\sqrt{N}$ . One prediction of the inhibiting effect of the non-departed individuals is that large groups should be more stable because their members should be less sensitive to initiations. To explain the formation of large animal groups, the first effect may therefore be necessary to over-compensate the latter.

Natural selection is likely to result in decision-making rules that allow individuals to vary their behavior efficiently across a wide range of environmental and social conditions (24,25). Our results in sheep are congruent with this concept. First, the decision-making rule is scalable. Secondly, the experimentally estimated parameters  $\beta$  and  $\gamma$  minimized the time needed for all group members to depart. In fact, we found that the parameter values that minimize the duration of group fission correspond to the experimental ones. Sheep responses were compatible with a strategy that minimizes putative risks of predation by choosing to stay with the larger group (fig. 5) whatever the size of the departed and non-departed groups (Figures 5.4, 5.5): low departure rate for the  $(N/2)$  first movers (i.e. long departure latency =  $1/\text{departure rate}$ , see Data analysis and Appendix A), and when  $N/2$  individuals have moved, they move as a cohesive unit with an increasing departure rate (Figure 5.2). Following these arguments, the first mover may still pay disproportionate costs when departing from the group. If the first mover possesses knowledge of the

environment with respect to its most profitable foraging areas, the benefit of moving to a new food resource could compensate the cost of the predation risk. Social foragers are known to have to make a compromise between food and safety (6, 26). In our experiment the first mover is a trained individual which possesses pertinent information (the location of food reward) giving it a foraging advantage. Following social foraging theory, we can assume that for such individuals moving to forage in this area, which is not far from the group, is likely to outweigh the risks incurred. This assumption could be tested in future experiments, for example by varying the reward given to the trained individuals, or the distance over which they must move.

Since we used relatively small group sizes, we assumed that each individual was able to monitor continuously the behavioural state of each member of the group, but this assumption would become irrelevant in large groups where crowding restricts perception of others that are beyond immediate neighbors. In any case, even in large groups, one should consider only the closest neighbors as stimuli (e.g. *sensu* Voronoi neighbors (27)). Hence the sensitivity both to departed and not departed neighbors should stand robustly also in large groups, but perhaps with different parameter values ( $\alpha$ ,  $\beta$ ,  $\gamma$ ) (28). Finally, to investigate the full dynamics of collective motion in large groups (27, 29, 30), models of individual reactions to neighbors inspired by the principles we found in the present study are likely to be informative. One would additionally need to quantify spontaneous initiations and the propagation of its effect across the group in order to understand how the following by the nearest neighbors would in turn trigger or not the departure of the farthest individuals (31).

Considering the ubiquitous nature of gregariousness observed in grazing herbivores, we thus expect that in a wide range of ungulate species and more generally in many vertebrates, individuals may follow rules that conform to the general principles revealed here.

Moreover, we assume that similar individual rules could be at work in situations where group members are confronted to different alternatives like activities or directions, particularly in presence of trained individual (9, 32).

## 5.5 Material and methods

### 5.5.1 Experimental set-up.

Fieldwork was carried out at the experimental farm of Domaine du Merle (5.74° E and 48.50° N) in the South of France from January 2008 to March 2008, with females of Merinos d'Arles (3 years old). The training set and the naïve set comprised 25 and 150 ewes respectively, which were randomly selected from a flock of 1600 females avoiding relatedness. Each ewe was marked on its back using a special paint in order to be identified. All the ewes were released every morning into enclosed paddocks situated within homogeneous meadows of Crau hay. The naïve set was penned up each evening in the same sheepfold as the training set.

To investigate the dynamics of decision making, we triggered movement using an informed individual (24). This series of experiments was realized with the same training and experiments procedures as in our previous study (24). Sheep were trained (in 5 groups of 5 sheep) to become movement initiators. After two weeks of training, we obtained 4 trained, one well trained individual per training group, which answer on 95% of the test. Then, one trained individual was combined with sheep familiar with the sound and the panel, but naïve for the food target, i.e. habituated to the stimulus, and we used different group sizes: 2 (N=11 replications), 4 (N=7), 6 (N=11) and 8 individuals (N=11), to obtain different arrangement of the number of departed D and non-departed S individuals. Groups of sheep were introduced in circular arenas (25-m diameter), in a flat homogeneous pasture (24). Arenas were enclosed with sheep fences and visually isolated from immediate surrounding by a green polypropylene net. In each group tested, one trained sheep initiated a move toward a colored panel raised under experimenter's control. Under these controlled condition, individual decisions to move depended mainly on other group members' behavior. For that purpose a food reward was delivered on the ground at the foot of one of 5 panels laid at the periphery of the arena. Before raising one panel, a sound stimulus was delivered to synchronize the attention state of all sheep (head-up) so they could concurrently perceive the departure of the initiator. This could be compared to a situation of heightened attention of all group members such as may occur under conditions of predation risk in which it is important to be vigilant and to flee if necessary.

The behavior of sheep was recorded with a numerical camera (Canon EOS D50) fixed on the top of the tower with the frequency of 1 frame per second.

We use several trained individuals in order to prevent observing collective movements in response to behavior of one movement initiator potentially unusual. All naïve individuals were tested only once. We triggered a departure of only one individual in each group.

Animal care and experimental manipulations were in accordance with the rules of the French Ethical Committee for animal experimentation.

### **5.5.2 Data analysis.**

The behavior of each individual was quantified using a probabilistic stimulus / response function. Latency of the follower  $i$  corresponds to the time elapsed (in seconds) since the previous departure of individual  $i-1$ . The distributions of experimental following latencies fitted exponential distributions, indicating that the probability per unit time to depart (the log gradient of the exponential distribution) is constant over time for the same herd configuration (number of departed and non-departed). The experimental probability per unit time to follow (the following rate expressed in  $s^{-1}$ ) is the inverse of the mean departure latency. The latencies were gathered as a function of the number of  $D$  (departed) and the number of  $S$  (non-departed) individuals (see also Appendix A). Most departures were well-defined and discrete events in our time scale, but when we observed two or three individuals departing simultaneously (within the same second), they were considered in the same group, that is to say in the situation where, before they moved, there is the same number of departed and non-departed individuals.

To perform our quantification at the individual scale, we assumed that the individual response functions were the same for all naïves and stable over time. This is reasonable since naïves were used only once, so that any potential effects of learning, exploration, habituation or uncontrolled social experience were discarded. This precluded also any potential effect of inter-individual affinity (9). Moreover, the trained sheep had the same motivation to depart towards the panel and exhibited reproductively about the same movement away from the group (24). No naïve sheep departed toward the target before the trained sheep (24) and when they departed they move towards the trained sheep (and not the panel). In control groups, with no trained sheep, naïve never walked toward the panel (24). This clearly indicates that naïves were engaged in a pure following behavior.

### **5.5.3 Response function fitting.**

The fitting of the parameters of the response function was done by a simple linear regression on the log-transformed data. It is worth noting that only one set of parameters was derived for each model considered, so that the modeled response function represents well the behavioral rule of the animal in any case.

### 5.5.4 Appendix A. Individual and Collective Quantification.

In the simplest case, individuals respond independently to the stimulus (onset at time  $T_0$ ), with the same intensity. Since the response is an event (a departure), the response intensity is reflected by its latency. The Markovian hypothesis states that this latency comes out from a constant probability per unit time displaying the response event, i.e. a constant response rate (expressed in  $s^{-1}$ ).

The figure 5.6 sums up the situation for a group of 4 individuals which respond independently to a common stimulus with a common Markovian response rate  $R$ . The stimulus onset is at time  $T_0$  and stay on. Individual 3 displays the response at time  $T_1$ , Indiv 1 at time  $T_2$ , Indiv 2 at time  $T_3$  and Indiv 4 at time  $T_4$ .

On the left, the individual histories are represented separately for each individual (Indiv 1 to 4). For each one, the probability per unit time to display the response (gray) jumps from 0 (before the stimulus) to the response rate  $R$  after the stimulus onset and becomes irrelevant as soon as they have displayed the response (hatching). On the right, the corresponding probability seeing one departure per unit time is represented. Between  $T_0$  and  $T_1$ , four individuals are liable to depart, hence the probability seeing one of them to do it is four times the individual rate. Between  $T_1$  and  $T_2$ , only three individuals are now liable to display the response, hence the probability seeing one of them to do it falls down to three times the individual rate, and so on...

Correspondingly, the experimental probability per unit time seeing one departure has to be corrected by the number of individuals liable to depart. So, to recover the individual departure rates, statistics of departure were gathered separately for each set of situations comprising the same number of individuals : one set when every individuals were still present (from  $T_0$  to the first departure), one set when every individuals but one were still present (from the first departure to the second one), etc. The individual departure rates were then obtained by dividing the corresponding mean departure rate by the number of individuals that were present. This statistical procedure remains the same even for the cases when the departure rate can change due to the stimulating effect of the individuals that have already departed, provided the departure rate does not change between successive departures (Markovian hypothesis : the departure rate at time  $t$  only depends on the information available at time  $t$ ).

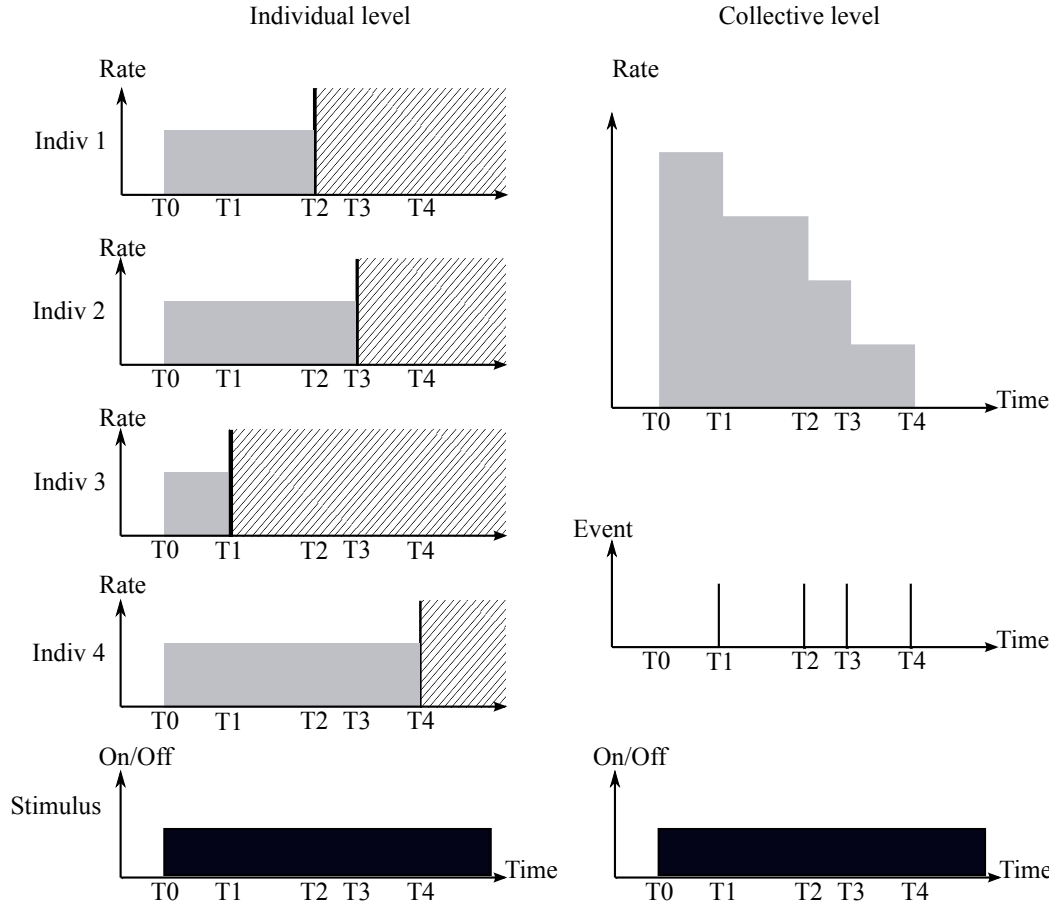


Figure 5.6: Individual and collective quantification. On the left, graphics represent the individual histories separately (Individual 1 displays the response at time  $T_2$ , Indiv 2 at time  $T_3$ , Indiv 3 at time  $T_1$  and Indiv 4 at time  $T_4$ ). On the right, the corresponding probability seeing one departure per unit time is represented.

### 5.5.5 Appendix B. Equation of followers' departure time.

The master equation, a set of first-order differential equations, describes the time evolution of the probability of the system ( $P_i$ ) to occupy each one of the discrete set of states.  $P_i$  is the probability for the system to be in the state  $i$  where  $i$  individuals are following the initiator ( $i=0, \dots, N$ ), the size of the herd being  $= N+1$ . The time evolution of  $P_i(\frac{dP_i}{dt})$  is given in terms of a birth and death processes. For each equation  $\frac{dP_i}{dt}$ , we have a birth term corresponding to the departure of the  $i$  follower:

$$k_{i-1}P_{i-1} \tag{1,a}$$

and a death term corresponding to the departure of the  $i+1$  follower

$$k_i P_i \quad (1,b)$$

$P_{i-1}$  ( $P_i$ ) is the probability to be in the state  $i-1$  ( $i$ ) followers and  $k_{i-1}$  ( $k_i$ ) is the transition probability corresponding to the departure of the  $i^{th}$  ( $i+1^{th}$ ) follower.

$$\frac{dP_i}{dt} = k_{i-1}P_{i-1} - k_iP_i \quad i = 1, \dots, N-1 \quad (2,a)$$

There are two exceptions for  $P_0$  with only a death term and for  $P_N$  with only a birth term

$$\frac{dP_0}{dt} = k_0P_0 \quad (2,b)$$

$$\frac{dP_N}{dt} = k_{N-1}P_{N-1} \quad (2,c)$$

The initial conditions (at  $t=0$ ) are  $P_0=1$ ,  $P_i=0$  for  $i>0$ .

$k_i$ , the transition probability between  $i$  and  $i+1$ , is equal to the individual probability per unit of time of moving  $\mu_i$  multiplied by the number of potential followers still at rest (i.e not departed see Appendix A)  $N-i$ :

$$k_i = \mu_i(N-i) \quad (3,a)$$

The general shape of  $\mu_i$  is:

$$\mu_i = \alpha \frac{(i+1)^\beta}{(N-i)^\gamma} \quad (3,b)$$

where  $i+1$  and  $N-i$  are respectively the number of departed (number of followers + the initiator) and not departed individuals (see equation 1)

$\alpha$  imposes the time-scale of the dynamics.

The solutions are:

$$P_i = \sum_{j=0}^i a_{ij} e^{-k_j t} \quad i = 0, \dots, N \quad (4,a)$$

with

$$a_{00} = 1 \quad \text{and} \quad a_{NN} = 1 \quad (4,b)$$

$$a_{ij} = \frac{k_{i-1}a_{i-1,j}}{k_i - k_j} \quad j < i; 1 \leq i \leq N \quad (4,c)$$

$$a_{ii} = -\sum_{j=0}^{i-1} a_{ij} \quad 1 \leq i < N \quad (4,d)$$

The mean departure time of the  $i$ th follower and its variance are:

$$\langle t_i \rangle = k_{i-1} \sum_{j=0}^{i-1} \frac{a_{i-1,j}}{k_j^2} = \alpha^{-1} \sum_{j=0}^{i-1} \frac{(N-j)^{\gamma-1}}{(j+1)^\beta} \quad i = 1, \dots, N \quad (5,a)$$

$$V_i = k_{i-1} \sum_{j=0}^{i-1} a_{ij} \int_0^{\infty} (t - t_i)^2 e^{-k_j t} dt \quad i = 1, \dots, N$$

(5,b)

### 5.5.6 Acknowledgments.

We thank Paul Lapeyronie for his support for these experiments, Pierre-Marie Bouquet for field assistance and all the facilities offered at the Station du Merle, and Jean-Dominique Guyonneau for his help with sheep management. Laure Cauchard provided valuable assistance in data collection in 2006. Hélène Leroy gave help with data extraction. Marie-Hélène Pillot is supported by a PhD grant from the French Agence Nationale de la Recherche (PANURGE project ANR-BLAN07-3\_200418), and by a ATUPS grant of the University Paul Sabatier of Toulouse. Jean-Louis Deneubourg is research associate from the Belgian national Funds for Scientific Research. This work was also supported by the project PICS n°4423 from the Centre National de la Recherche Scientifique and by a BQR grant of the University Paul Sabatier of Toulouse. Iain D. Couzin acknowledges support from Searle Scholars Award 08-SPP-201, DARPA Grant No. HR0011-05-1-0057, National Science Foundation Award PHY-0848755 and Office of Naval Research Award N00014-09-1-1074.

Animal care and experimental manipulations were in accordance with the rules of the French Ethical Committee for animal experimentation.



## 5.6 References

1. Conradt L, List C (2009) Group decision in humans and animals: a survey. *Philos Trans R Soc London ser B* 364: 719-742.
2. Dumont B, Boissy A, Achard C, Sibbald AM, Erhard HW (2005) Consistency of animal order in spontaneous group movements allows the measurement of leadership in a group of grazing heifers. *Appl Anim Behav Sci* 95: 55-66.
3. Fischhoff IR, Sundaresan SR, Cordingley J, Larkin HM, Sellier MJ, Rubenstein DI (2007) Social relationships and reproductive state influence leadership roles in movements of plains zebras, *Equus burchellii*. *Anim Behav* 73: 825-831.
4. Rands SA, Cowlshaw G, Pettifor RA, Rowcliffe JM, Johnstone RA (2003) Spontaneous emergence of leaders and followers in foraging pairs. *Nature* 433: 432-434.
5. Radford AN (2004) Vocal Coordination of group movement by green woodhoopoes (*Phoeniculus purpureus*). *Ethology* 110: 11-20.
6. Giraldeau LA, Caraco T. (2000) *Social Foraging Theory*. (Princeton University Press, Princeton).
7. Conradt L, Roper TJ (2005) Consensus decision making in animals. *Trends Ecol Evol* 20: 449-456.
8. Dyer JRG, Johansson A, Helbing D, Couzin ID, Krause J (2009) Leadership, consensus decision making and collective behaviour in humans *Philos Trans R Soc London Ser B* 364: 781-789.
9. Kendal R. L., Coolen, I. and Laland, K. (2008). The role of conformity in foraging when personal and social information conflict. *Behav Ecol* 15: 269-277.
10. Ward AJW, Sumpter DJT, Couzin ID, Hart PJB, Krause J (2008) Quorum decision-making facilitates information transfer in fish shoals. *Proc Natl Acad Sci USA* 105: 6948-6953.
11. Sueur C, Petit O, Deneubourg JL (2009) Selective mimetism at departure in collective movements of *Macaca tonkeana*: an experimental and theoretical approach. *Anim Behav* 78: 1087-1095.
12. Pratt SC, Mallon EB, Sumpter DJT, Franks NR (2002) Quorum sensing, recruitment, and collective decision-making during colony emigration by the ant *Leptothorax albipennis*. *Behav Ecol Sociobiol* 52: 117-127.
13. Conradt L, Roper TJ (2003) Group decision-making in animals. *Nature* 421: 155-158.

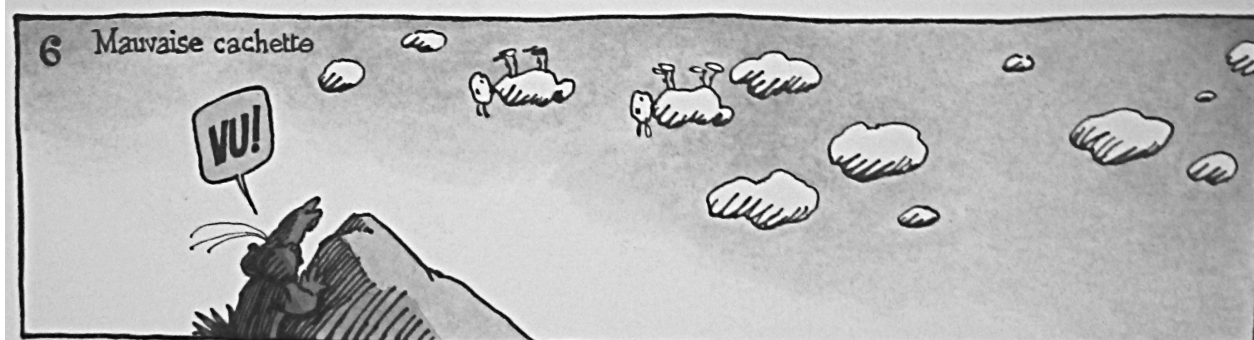
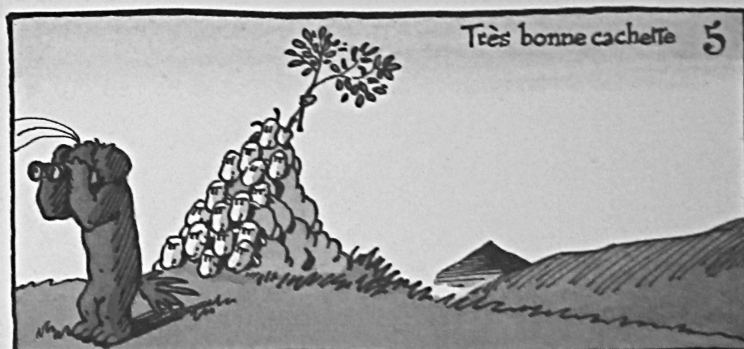
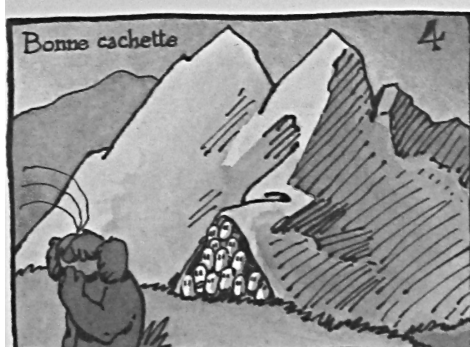
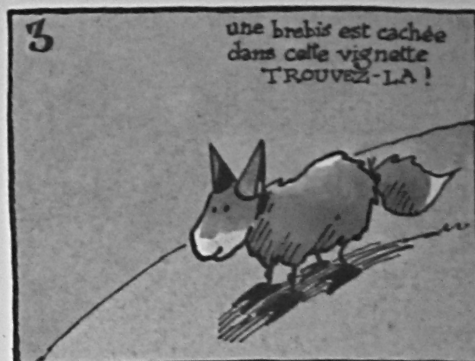
14. Vissher PK, Seeley TD (2007) Coordinating a group departure: who produces the piping signals on honeybee swarms? *Behav Ecol Sociobiol* 61: 1615-1621.
15. King A. J. & Cowlshaw G. (2007). When to use social information: the advantage of large group size in individual decision making. *Biol Letter* 3: 137-139.
16. Rands S. A. (2010). Self-Improvement for team-players: The effects of individual effort on aggregated group information. *Plos ONE* 5(7): e11705. doi:10.1371/journal.pone.0011705
17. Sumpter DJT, Pratt SC (2009) Quorum responses and consensus decision making. *Philos Trans R Soc London Ser B* 364: 743-753.
18. Camazine S, Deneubourg JL, Franks NR, Sneyd J, Theraulaz G, Bonabeau E (2003) Self-organization in biological systems. (Princeton Univ Press, Princeton).
19. Pillot MH, Gautrais J, Gouello J, Michelena P, Sibbald A, Bon R (2010a) Moving together: Incidental leaders and naïve followers. *Behav Processes* 83: 235-241.
20. Burnham KP, Anderson DR (2002) Model selection and inference: a practical information-theoretic approach, second ed. (Springer-Verlag, New York).
- 21-. Hamilton WD (1971) Geometry for the selfish herd. *J Theor Biol* 31: 295-311.
22. Petit O, Gautrais J, Leca JB, Theraulaz G, Deneubourg JL (2009) Collective decision-making in white-faced capuchin monkeys. *Proc R Soc London Ser B* 276: 3495-3503.
23. Gautrais J, Michelena P, Sibbald A, Bon R, Deneubourg JL (2007) Allelomimetic synchronization in Merino sheep. *Anim Behav* 74: 1443-1454.
24. Dawkins R (1980) Good strategy or evolutionarily stable strategy? in *Sociobiology: Beyond Nature/Nurture?* eds Barlow GW, Silverberg S, (Westview Press Boulder), pp:331-367.
25. Pulliam HR, Caraco T (1984) Living in groups: Is there an optimal group size? in *Behavioural Ecology: An Evolutionary Approach*. 2<sup>nd</sup> ed, eds Krebs JR, Davies NB (Sinauer Associates, Sunderland, Mass), pp:122-147.
26. Houston AI (1993) Mobility limits cooperation *Trends in Ecol and Evol* 8: 194-196.
27. Ballerini M, Cabibbo N, Candelier R, Cavagna A, Cisbani E, Giardina I, Lecomte V, Orlandi A, Parisi G, Procaccini A, Viale M, Zdravkovic V (2008) Interaction ruling animal collective behavior depends on topological rather than metric distance: Evidence from a field study. *Proc Natl Acad Sci USA* 105: 1232-1237.
28. Pillot MH, Deneubourg JL (2010b) Collective movements, initiation and stops: diversity of situations and law of parsimony. *Behav Processes, Special issues. Behav Processes* 84: 657-661.
29. Grégoire G, Chaté H, Tu Y (2003) Moving and staying together without a leader. *Physica D* 181: 157-170.

30. Couzin ID, Krause J, Franks NR, Levin SA (2005) Effective leadership and decision-making in animal groups on the move. *Nature* 433: 513-516.
31. Dastálková I. & Spinka M. (2010) When to go with the crowd: Modelling synchronization of all-or-nothing activity transitions in grouped animals. *Jour of Theor Biolo* 263: 437-448.
32. Reebs S. G. (2000) Can a minority of informed leaders determine the foraging movements of a fish shoal? *Anim Behav* 59: 403-409.

# LA VIE DES CHIENS



## CHERCHER UN MOUTON



## SAISIR UN MOUTON



ANAT 24/4



# Chapitre 6

*“ Sous l’avalanche ininterrompue d’informations insignifiantes, plus personne ne sait où puiser les informations intéressantes.”*

Bernard Werber

## Social and ecological factors influencing cohesion in sheep

Les déplacements collectifs, impliquant quelques unités ou une multitude, concernent de nombreuses espèces animales, des invertébrés aux vertébrés (Parrish & Edelstein-Keshet, 1999 ; Buhl et al., 2006 ; Ballerini et al., 2008 ; Moussaid et al., 2010). L’ubiquité de ces phénomènes souvent spectaculaires captive l’attention des biologistes mais aussi des physiciens ou des mathématiciens. La cohérence et la rapidité des manœuvres, la régularité de certaines formes observées, produites en absence de contrôle de l’un des membres sur la multitude des congénères du groupe, expliquent en partie cet attrait des non-biologistes. L’emploi de modèles mathématiques et les outils de simulation ont montré avec succès que des règles d’interactions locales simples entre voisins permettaient l’émergence des patterns collectifs. Les différents modèles proposés dans la littérature partagent le fait d’être bâtis sur des hypothèses comportementales simples. Les individus traitent une information, résultant du comportement et de la position de leurs voisins, à laquelle ils répondent par une approche (résultant d’une attraction), un éloignement (résultant d’une répulsion) ou un alignement selon la distance inter-individuelle.

Inspirés des modèles de diffusion de particules auto-propulsées, ils considèrent aussi que les individus sont identiques, qu'ils réagissent aux mêmes stimuli, obéissent aux mêmes règles d'interaction et se déplacent à une vitesse constante (Viscek et al., 1995 ; Couzin et al., 2002 ; Buhl et al., 2006). En outre le comportement des animaux reste identique quelle que soit leur position dans le groupe. Cette simplification s'avère très utile dans le cas d'une approche de modélisation qui vise à vérifier si des règles simples, applicables par chacun des agents, produisent des patterns collectifs biologiquement plausibles. Certaines des règles invoquées telles qu'une vitesse commune et une direction préférentielle partagée semblent légitimes dans le cas de migrations d'insectes, d'oiseaux ou de grands ongulés ou lorsque les individus cherchent à échapper en groupe à des attaques de prédateurs. Cependant dans le milieu naturel, les animaux sont rarement en déplacement permanent. La recherche et la prise alimentaires représentent une bonne partie de leurs activités. Lors de l'alimentation, les groupes alternent différents comportements tel que la recherche, la capture ou la prise alimentaire avec des déplacements entre stations alimentaires, ou encore des comportements de vigilance durant lesquels ils acquièrent des informations sur leur environnement (en relation par exemple avec les prédateurs), et sur l'état comportemental, le déplacement, et la distance de leurs congénères. L'alternance de phases d'alimentation et de vigilance dont la durée varie avec la taille de groupe est une des caractéristiques de l'effet « taille de groupe » (aussi intitulé « group size effect » dans la littérature anglophone). En effet, il est établi qu'au niveau individuel, la fréquence des postures de vigilance diminue avec la taille de groupe (Lima, 1995 ; Roberts, 1996 ; Robinette & Ha, 2001). Dans la mesure où cette posture joue un rôle majeur dans la perception de l'état des congénères, l'effet de la taille du groupe sur la fréquence de cette posture est donc susceptible d'affecter en retour la fréquence des décisions individuelles de déplacement, et par conséquent la dynamique de déplacement du groupe lui-même.

Les auteurs considèrent que le niveau de vigilance et donc d'acquisition d'informations concernant les prédateurs mais aussi les congénères dépend de la position de la tête. Pour les espèces d'oiseaux et de mammifères s'alimentant au sol, la prise alimentaire s'effectue avec la tête en position basse. Lorsque l'animal scrute son environnement en posture qualifiée de vigilance, la tête est redressée, étendant le champ visuel et augmentant la probabilité de détecter un stimulus donné en un temps donné (Dimond & Lazarus, 1974). Si la posture « tête basse » n'empêche pas une prise d'information visuelle, cette dernière est cependant supposée de plus faible qualité comparativement à la posture « tête redressée » (Lima & Bednekoff, 1989). Lors de l'initiation d'un départ, la perception des événements qui lui sont associés peut donc être limitée ou retardée

pour les congénères qui s'alimentent, modifiant potentiellement l'adhésion et la dynamique du déplacement par rapport à des situations où tous les individus auraient la tête redressée.

Ainsi, comme une suite logique de nos précédents travaux, nous avons cherché à déterminer l'influence de l'état comportemental des individus d'un groupe sur la prise de décision d'adhérer ou de ne pas adhérer au départ d'un congénère, en employant deux dispositifs expérimentaux.

1) Nous avons tout d'abord repris le paradigme élaboré précédemment mais en substituant le stimulus public (signal sonore) par un stimulus privé : une vibration appliquée à, et détectée par, la seule brebis entraînée. Dans ces conditions, seuls le départ de l'entraînée, sa direction et la distance à la cible alimentaire sont contrôlés. Précédemment, l'utilisation du stimulus public pour provoquer le départ de l'individu entraîné permettait de synchroniser l'état d'attention de tous les individus naïfs, qui adoptaient une posture de vigilance provoquée (tête redressée). La stimulation de la brebis entraînée par un stimulus privé permet que les individus naïfs soient en cours d'alimentation spontanée, en particulier au moment de l'initiation du déplacement, et puissent être dans l'une des deux postures, tête baissée au brout ou tête levée en vigilance spontanée. Bien qu'en activité alimentaire, les brebis naïves pouvaient néanmoins redresser spontanément la tête, voire adopter la posture de vigilance en détectant le panneau qui se redresse, et vers lequel la brebis entraînée se dirige. La population de brebis naïves présentait donc au moment de l'initiation un mélange de postures, en vigilance ou en alimentation, ce qui a permis d'évaluer l'influence de l'état de vigilance sur la prise de décision individuelle et sur la dynamique collective. Cet effet a été évalué en comparant différents mélanges de postures (entre répliques), et en comparant les individus en fonction de leur posture au sein d'une même réplique. De façon inattendue, la dynamique de suivi semble être plus rapide avec le stimulus privé qu'avec le stimulus public. Les individus en posture de vigilance ont tendance à suivre moins rapidement le mouvement de l'initiateur que les individus en posture d'alimentation.

2) Lors des déplacements collectifs provoqués à l'aide d'un stimulus soit public soit privé, le départ (motivation, direction, distance parcourue) de l'entraînée était contrôlé et systématiquement suivi par une adhésion totale des congénères du groupe. Le suivi des naïves étant « asynchrone », les brebis non parties se trouvaient confrontées à différentes combinaisons de congénères partis et non encore partis, ce qui nous a permis de mettre en évidence et quantifier les règles de prise de décision individuelle dans les petites arènes. L'objectif ultime de notre étude vise à quantifier la dynamique de réponse lors de déplacements spontanés d'individus en activité de fourragement en milieux ouverts. Considérant la part importante que peuvent avoir les facteurs environnementaux



(écologique et sociaux) sur la dynamique des déplacements (Lécrivain et al., 1994), nous avons donc voulu vérifier si les règles de prise de décision révélées en provoquant le départ d'un membre des groupes s'appliquaient dans les cas d'initiations spontanées, résultant de l'effet de facteurs internes ou externes non contrôlés.

Pour atteindre notre objectif, nous avons suivi des groupes de petites tailles ( $N = 2, 3, 4, 8$ ) dans des grands parcs ( $80\text{m} \times 80\text{m}$ ), en évolution spontanée pendant 30 min (et également 30 min après l'introduction dans les parcs). Nous avons constaté que ces périodes de fourragement sont principalement constituées de phases de prise alimentaire pendant lesquelles les groupes se déplacent de façon coordonnée et évoluent à vitesse très lente, mais clairement interrompues par des phases de déplacement rapide (tête haute), initiées généralement par le départ d'un seul individu, suivi rapidement par ses congénères. Après quelques mètres parcourus, l'initiateur s'arrête et se remet au brout. Les suiveurs stoppent le suivi à proximité de la position finale de l'initiateur, et se remettent également à brouter. D'un point de vue éthologique, ces phases courtes de déplacement collectif rapide sont qualitativement très proches des départs spontanés observés dans nos situations contrôlées en petits parcs (25 m diamètre).

La motivation des initiateurs des déplacements collectifs rapides en grands parcs pouvant être variable (alimentaire, sociale, associé à un stress, etc.), nous avons qualifié ces initiations de déplacements de départs spontanés. Nous avons distingué les cas où l'initiateur n'était pas suivi et retournait vers le groupe (renoncement) des autres cas ayant entraîné un suivi, pour lesquels nous avons quantifié le taux d'adhésion et la dynamique des suivis. L'analyse confirme la double influence des individus partis (feed-back positif) et des individus non partis (feed-back négatif) sur la décision de suivre des potentiels suiveurs.

Les deux types d'expériences avec départs provoqués et spontanés seront discutés dans les deux sous-parties ci-dessous. La première partie, présentée sous la forme d'un article en préparation, décrit nos premières analyses concernant l'influence de l'état comportemental des congénères sur la dynamique du suivi lors de déplacements provoqués par un stimulus privé dans les petites arènes. La seconde partie expose les résultats obtenus en grands parcs, et permet de discuter de la difficulté d'interprétation et d'analyse. En effet, notre analyse des comportements d'individus en activité spontanée repose sur l'établissement de critères, nécessaires en particulier pour repérer les initiations spontanées. La sensibilité des résultats obtenus, en particulier les constantes numériques dérivées des données, aux critères retenus pour faire ce choix sera discutée.

## 6. 1 Influence of the behavioural state on decision-making to move

Adaptive decision-making strategy of sheep group during foraging

Marie-Helene Pillot<sup>1,2</sup>, Patrick Arrufat<sup>1</sup>, Jean-Dominique Guyonneau<sup>3</sup>, Julien Bensalem<sup>1</sup>,  
Hélène Leroy<sup>1</sup>, Richard Bon<sup>1</sup>, Jean-Louis Deneubourg<sup>2</sup> and Jacques Gautrais<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Centre de Recherches sur la Cognition Animale, CNRS UMR 5169, Université de Toulouse.  
118, route de Narbonne, 31062 Toulouse cedex, France

<sup>2</sup>Service d'Ecologie Sociale, CP 231, Université libre de Bruxelles, Plaine Campus, Boulevard  
du Triomphe, 1050 Brussels, Belgium

<sup>3</sup> Domaine du Merle, ENSA-Montpellier

Article en préparation

### 6.1.1 ABSTRACT

Mechanisms of social cohesion are necessary for group-living which is advantageous for species subject to predation like ungulates, birds, fishes (Krause & Ruxton, 2002). Time devoted to vigilance behaviour and feeding varies with group size, which is also called the group-size effect (Lima, 1995 ; Roberts, 1996 ; Robinette & Ha, 2001). When group size increases, individuals spend more time grazing and less time vigilant, although the collective time dedicated to vigilance increases. Some studies also suggested that time spent grazing reduces the level of vigilance and, as a consequence, reduces the perception of predation risks (Lima, 1986 ; Lima & Dill, 1990).

In a previous study (Pillot et al., 2010c), we stimulated trained individuals to depart toward a food source when a sound was emitted, in order to study the collective decision of naïve sheep to follow a trained individual. The sound could be heard by all sheep in the group (public stimulus) and provoked a synchronized transition of the naïves' activity, which switched from grazing to vigilance. If the behavioural state of potential followers influences the decision-making process, we can assume that the dynamics of following will be accelerated. To assess the importance of the behavioural state of the potential followers, we performed a series of experiments, which consisted of stimulating trained sheep by means of a private stimulus (vibration of a collar), not perceived by their naïve counterparts. However the target to be reached by the trained sheep, raised into view when the private stimulus was delivered, may have caught the attention of some of the naïve sheep. With this new procedure, the naïve sheep were either feeding or vigilant when the trained sheep began to move. As a first step, we quantified the behaviour of the trained sheep when departing toward the panel, in order to verify whether they provided equivalent *cues* or *signals* to those associated with the public stimulus. As a second step, we quantified the behavioural responses of the naïve sheep and compared the results obtained with the private stimulus to those obtained with the public stimulus.

The departures of the trained sheep which followed the private sound triggered a stochastic following response from naïve conspecifics. This response followed the same logic as when trained sheep were stimulated by a public sound, since it balanced between two mimetic effects: following the departed individuals and staying with the not-departed individuals. Thus the collective dynamics of the departure of sheep stimulated by public and private stimuli look the same. Surprisingly though, the collective response obtained with the private stimulus seemed a little quicker than that obtained with a public stimulus. Hence, these results do not support the

assumption that groups in which all conspecifics are vigilant posture would follow an individual that moves more eagerly than groups in which some of the members are non-vigilant.

Key word : Collective movement, decision-making, behavioural state, sheep.

## 6.1.2. INTRODUCTION

Environments of mobile animals are heterogeneous, so that individuals have to move from one place to another to choose a new feeding resource, to switch from one activity to another, to satisfy their energetic needs or to avoid predator attacks (Dumont et al., 2005; Fischhoff et al., 2007). When groups of animals are resting or feeding, collective movements may be prompted by external events to the group such as a predator attacks, or internal ones such as occur when one individual decides to move away from the group, with no motivation to do so that is obvious to the other group members. For Scott (1956), a collective movement corresponds to a departure of one or some individuals (leader) from the group, preceded or not by recruitment and inducing a following response amongst conspecifics. When such a departure occurs, group members are confronted with a conflict of interest and have to choose between two or more options: to stay in the same place, to follow the departing group members or to move in a different direction.

Living in groups confers many advantages such as reduced predation risk and increased detection of resources (Hamilton, 1971; Pulliam, 1973; Krause & Ruxton, 2002). When an individual or part of a group decides to move away, the rest of the group have to follow quickly or, if not followed, the initiator has to give up and move back to the group, otherwise the group will split. Group splitting reduces group size, potentially reducing the benefits of group living (Clark & Mangel, 1986; Hass & Valenzuela, 2002; Krause & ruston, 2002). Accordingly, independent movements of individuals within a group are the most crucial events that challenge group cohesion and eventually individual fitness.

The study of mechanisms underlying individual decision-making is crucial for understanding the dynamics of groups of both animals and humans (Dyer et al., 2009). When an individual departs from a group, on what information do the other members of the group base their decisions to follow, and how does this information spread within the group? The information used to reach a collective decision could be produced inadvertently (*cue*) or intentionally (*signals*) (Maynard-Smith & Harper, 2003; Danchin et al., 2004; Searcy & Nowicki, 2005). In species that live in small groups, the information may be rapidly made available to all conspecifics. In large groups, however, the information may only be available to some of the group members (Menzel & Beck, 2000; Couzin et al., 2005; Fernández-Juricic et al., 2005) and the time needed to reach a collective decision could be longer in large than in small groups.

Current models consider that collective decision-making emerges from individual responses, which are influenced by the responses of conspecifics. In capuchin monkeys (*Cebus capucinus*), Meunier et al. (2008) have shown that the probability that an individual initiating a movement

away from the group will cancel its departure depends on the number of conspecifics that follow. In this species, the probability of cancelling decreases abruptly once 2 conspecifics have followed. It has also been suggested that individuals obey a quorum rules in bees *Apis mellifera* (Seeley & Buhrman, 1999), ants *Temnothorax albipennis* (Pratt, 2005) and three-spine sticklback *Gasterosteus aculeatus* (Ward et al., 2008). In these species, the probability of following is non-linearly amplified as the number of conspecifics already following increases. Additionally, Ward et al. (2008) suggested that the individual following response is inhibited by the number of group members that have not yet followed (Petit et al., 2009). These studies highlight the importance of the interactions between group members, i.e. the responsive and unresponsive individuals.

In a recent study (Pillot et al., 2010b), we revealed that the experimentally-triggered departures of a trained Merinos sheep always produced a collective movement. However the followers' responses did not follow a quorum-based rule. Three hypotheses had been formulated to describe the individual response: (1) only the first individual to move influences the following response in the others, (2) all the individuals already departed influence the following response in the others (3) both the number of departed and the number of non-departed individuals influence the responses of potential followers. In our previous study using a public stimulus (Pillot et al., 2010c) we found that sheep follow the third hypothesis: a law based on a double mimetic effect.

In this study, the departure of trained sheep toward the food target was triggered by a loud sound, whose effect spread over the whole group (public stimulus), and prompted all naïve group members to be in the same behavioural state, i.e. vigilance (not moving, head-up, scanning). As a consequence, all naïve sheep perceived the trained sheep's departure at the same time and could also perceived the behavioural response of all conspecifics.

Vigilance is generally characterized by a head-up posture, which allows a large field of vision. Dimond & Lazarus (1974) defined vigilance as behaviour which increases the probability of detecting a stimulus, while when sheep are foraging (head down), the capacity to detect a stimulus is considerably decreased (Lima & Bednekoff, 1999). Vigilance behaviour is now known to vary with group size (Lima, 1995; Roberts, 1996; Robinette & Ha, 2001). When group size increases, individuals spend more time grazing increases because less of their time is devoted to vigilance; however, the collective vigilance time increases. This effect, according to the “many-eyes” hypothesis, is simply a consequence of the increased probability of finding at least one individual scanning as group size increases (Pulliam, 1973; Powell, 1974 ; see reviews of Elgar, 1989 ; Quenette, 1990). It has also been suggested that the level of vigilance and consequently the detection of a predation risk is reduced when animals are grazing (Lima, 1986; Lima & Dill, 1990). However, it was shown that vigilance can occur even when animals are feeding in a head

down position. Lima & Bednekoff (1999) suggested that vigilance with the head-up allows a high probability of detection but with a high energetic cost, since it decreases the time spent foraging. On the other hand, grazing with the head down is associated with a low probability of detection but at low energetic cost (Lima & Bednekoff, 1999).

Although the main function of vigilance may be predator detection (Quenette, 1990; Hunter & Skinner, 1998 ; Boland, 2003), it also allows the acquisition of social information, such as the activity of conspecifics (Valone, 1989; Galef & Giraldeau, 2001; Fernández-Juricic et al., 2005). However, in animals that live in groups, vigilance is not necessarily synchronized, so that the group members may not all be able to perceive stimuli at the same time.

The purpose of this study was to quantify the effect of the different behavioural states (vigilant and foraging) on an individual's decision to follow another departing individual and its consequences on the collective dynamic. In order to trigger the departure of an individual, we used the same paradigm developed in Pillot et al. (2010c) but replaced the public stimulus with a private one, by means of a vibration provided through a collar.

Using the private stimulus, we were also able to test whether group cohesion is facilitated by collective vigilance in the potential followers. If some animals are grazing with head down and therefore not particularly vigilant when one of the group departs, we hypothesized that the time taken for all the group to move would be less than when all group members are vigilant. To test this assumption, we compared results obtained in experiments where the departures of trained sheep are triggered by a vibration (VE) with those obtained previously using a sound stimulus (SE). We also compared the responses of individuals in the two behavioural states, i.e. vigilant and grazing, to the movement of a trained sheep stimulated by a private stimulus.

## **6.1.3 METHODS**

This series of experiments was realized with the same training and experimental procedures as in our previous studies (Pillot et al., 2010a, b), the sound beep used as a public stimulus being replaced by a vibration used as a private stimulus.

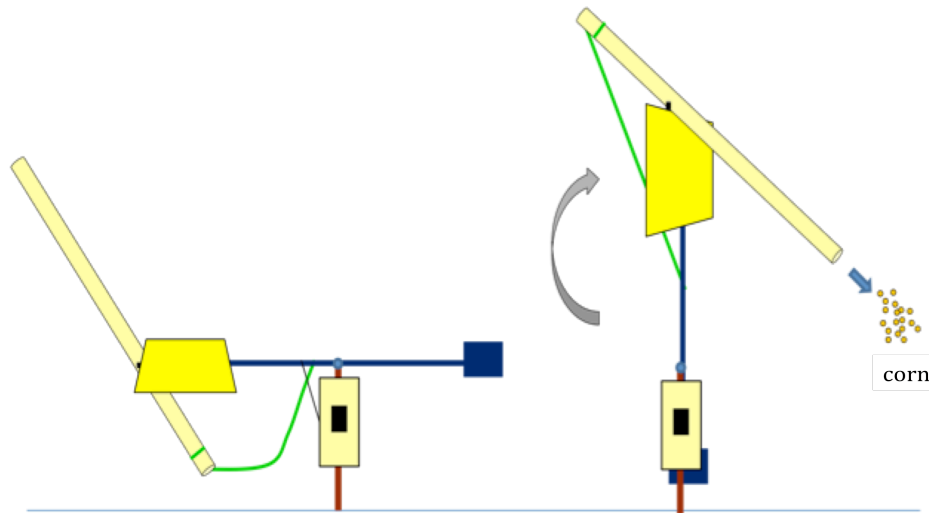
### **6.1.3.1 Study Site and Animals**

Fieldwork was conducted in the Domaine du Merle (5,74°E, 48,5°N) within the Crau region, a very flat region in the Southeast of France, from January to February 2010. Two sets of ewes randomly selected from a flock of 1600 animals were used. The training set comprised 30 ewes, between 3 and 5 years old. They were maintained in a sheepfold for two days of familiarization, without any handling before training. The ewes were provided water *ad libitum* and fed hay in the morning and evening by the same two experimenters. They were also familiarized with corn later used as a food reward in the experiments, by providing a small quantity in a feeder for two days. The naïve set comprised 330 ewes of same age as the trained ones, selected two weeks later. All the ewes were released every morning into enclosed paddocks situated within homogeneous meadows of Crau hay. The naïve set was penned up each evening in the same sheepfold as the training set.

### **6.1.3.2 Training and Experimental Procedures**

To investigate the dynamics of decision-making, we experimentally triggered a movement using an individual trained to move toward a coloured panel when stimulating by a vibrating neck collar. Sheep were trained in 6 groups of 5 individuals to become movement initiators. Training consisted for sheep in associating a food reward (corn) with a visual target (a 50 x 50 cm wooden panel) when the collar was vibrating (two seconds). In this set-up, food reward was given with an automatic distributor of corn fixed on the panel. To trigger the trained sheep departure, we simultaneously make the collar vibrating and the panel raised. When the panel reaches the vertical position, a handful of corn automatically dropped to the ground (Figure 6.1).





**Figure 6.1. Distributor of corn.** A panel associated with a tube containing corn is maintained horizontally thanks to a metal thread retained by an electromagnet. The panel and the reward are hidden from sheep by a green net. When the stimulation is activated using a remote control, the collar worn by the trained individual emits a vibration and simultaneously the panel is raised and a handful of corn is dropped to the ground.

After two weeks of training, we obtained three individuals well trained, which moved toward the panel on 95% of the assays. By using several trained sheep, we avoid observing collective movements in response to behaviour of one movement initiator potentially odd. During the experiments, one trained individual was combined with naïve sheep. All naïve individuals were tested only once. They were made familiar with the movement of the panel before the tests by two sessions of 90 min carried out on two consecutive days, where an experimenter raised the panel without any food delivery every 30 sec when sheep were feeding. Naïve sheep were also familiarized with the experimental set up by allowing them to graze during two hours in two consecutive days. We perform experiments with different group sizes: two ( $N = 19$  replications), four ( $N = 18$ ), six ( $N = 19$ ) and eight individuals ( $N = 18$ ), to obtain different arrangement of the number of departed  $D$  and non-departed  $S$  individuals. Groups of sheep were introduced in circular arenas (25-m diameter), in a flat homogeneous pasture (Pillot et al. 2010a). Arenas were enclosed with sheep fences and visually isolated from immediate surrounding by a green polypropylene net (Figure 6.2). In each group tested, one trained sheep initiated a move toward a coloured panel raised under experimenters' control. For that purpose a food reward was automatically delivered on the ground at the foot of one of five panels laid at the periphery of the arena. The stimulation was triggered only when all the ewes were grazing, with their heads down.

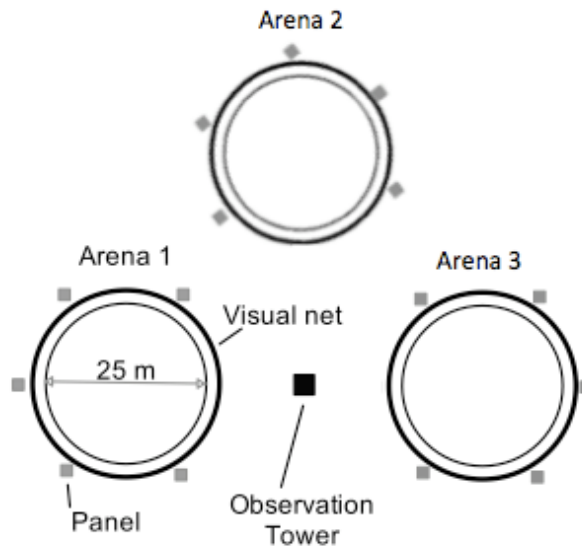


Figure 6.2: Experimental set-up. The three 25-m circular arenas were delimited by electric fences (solid lines) and visually isolated by a 1.2m-high green polypropylene net (thick line). The six target panels were arranged in a similar way around each arena. The camcorders were anchored to the top of the central observation tower.

We realized a series of control experiments performing three replications for each group size in order to measure the behavioural response of naïves, without trained individuals, when the panel was raised. The procedure is the same as the one used with trained individuals.

### 6.1.3.3 Data analyses

As in Pillot et al. (2010c), the behaviour of each individual was quantified using a probabilistic stimulus / response function. Latencies of departure of the trained individuals are measured as the time spanned between the panel raising and their motion initiation. Latency of follower  $i$  corresponds to the time elapsed (in seconds) since the previous departure of individual  $i-1$ . The distributions of experimental following latencies fitted exponential distributions, indicating that the probability per unit time to depart (the log gradient of the exponential distribution) is constant over time for the same group configuration (number of departed and non-departed). The experimental probability per unit time to follow (the following rate expressed in  $s^{-1}$ ) is the inverse of the mean departure latency. The latencies were gathered as a function of  $D$  (departed) and  $S$  (non-departed) individuals (see Pillot et al., 2010c). Most departures were well-defined and discrete events in our time scale, but when two or three individuals departed simultaneously

(within the same second), they were ascribed in the same number of departed  $D$  and not-departed individuals  $S$  before they moved.

To perform our quantification at the individual scale, we assumed that the individual response functions were the same and stable over time for all naïves. This is reasonable since naïves were used only once, so that any potential effects of learning, exploration, habituation or uncontrolled social experience were discarded. This precluded also any potential effect of inter-individual affinity (Sueur et al., 2009). Moreover, the trained sheep had the same motivation to depart towards the panel and exhibited consistently about the same movement away from the group.

The fitting of the parameters of the response function was done by a simple linear regression on the log-transformed data. It is worth noting that only one set of parameters was derived for each model considered, so that the modeled response function represents well the behavioural rule of the animal in any case.

The position of sheep captured every second during data collection allowed calculating the speeds of trained sheep movement toward the panel, considering sheep move linearly between two consecutive locations.

Values concerning the experiment realized with a public stimulus result from our study Pillot et al. (2010c).

## **6.1.4 RESULTS**

### **6.1.4.1 Efficiency of the paradigm to trigger collective movement**

When trained individual went to the panel, all naïve followed in 97% of VE tests, without differences between group size (70 / 74 experiments with a trained departure and 68 / 70 with following). Naïve sheep followed in all cases within a relatively short time (100% moved in less than 15 seconds). No naïve sheep departed toward the target before the trained sheep and when they decided to move, they walked in the same direction as the trained sheep.

In contrast to naïves in experimental groups, naïves in control groups of VE never moved spontaneously towards any panel that was raised. This clearly indicates that naïves in groups with trained sheep when moving a few seconds after the trained sheep were engaged in a pure following behaviour, and not moving as a result of attraction exerted by the target. These results show that the departures of trained sheep triggered by a private stimulus are as efficient to trigger

movement as when using a public stimulus with prompt all naïves to adopt vigilance posture before the trained sheep depart.

Control groups in VE allow also to check to what extent the set up used to guide the movement of trained sheep modified the current activity of naïve sheep, i.e. whether naïve sheep proceeded grazing when one of the panels was raised. We found that individuals switched to vigilance when the panel was raised, especially in groups of 4 individuals (33.33% for  $N = 2$ ; 75 % for  $N = 4$ ; 33.33% for  $N = 6$  and 25% for  $N = 8$ ). This indicates that if the vibration is perceived only by the trained sheep, the movement of the panel could trigger a change of behaviour of naïves. However, the posture of vigilance is not unusual in herbivores like sheep since they naturally adopt this posture during foraging (Michelena et al., 2006; Pays et al., 2010; Rands, 2010), and the number of sheep vigilant in control condition did not differ with the one observed during the tests ( $N = 2$ : 33 vs 81,  $N = 4$ : 75 vs 72,  $N = 4$ : 33 vs 69 and  $N = 8$ : 33 vs 47; chi-test,  $\chi = 8$ ,  $ddf = 6$ ,  $p = 0.24$ ).

#### **6.1.4.2 Individual decision rules as function of vigilance level**

The following rates of naïve sheep in VE were quantified separately for each combination of  $D/S$ . As found in SE, the following rate changed each time  $D$  or  $S$  changed. The results showed that it increased sharply with  $D$ , i.e. individuals were increasingly stimulated to depart as the number of departed animals increased whatever the group size (Figure 6.3). Moreover, for a given  $D$ , the departure rate decreased with increasing values of  $S$ , revealing that the still not-departed individuals exert an inhibition on the potential followers.

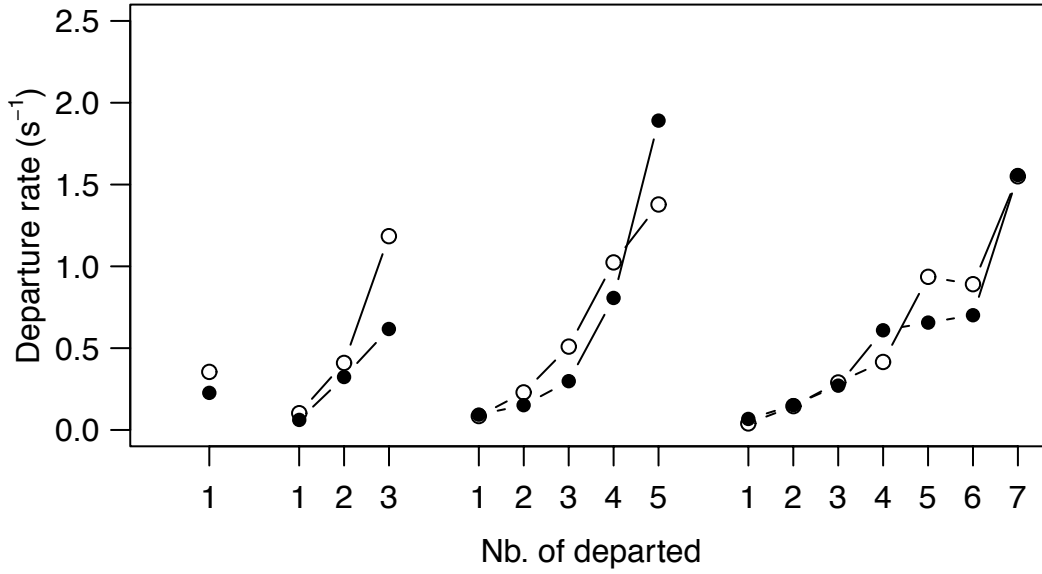


Figure 6.3: Individual stimulus / response function. Experimental departure rates plotted as a function of the number of already departed sheep  $D$  in each group size ( $N = 2, 4, 6$  and  $8$ ) for public (plain dot) and private stimulus (open dot). The number of not-departed sheep is  $S = N - D$ .

In a previous study, Pillot et al. (2010c) tested three hypotheses following the same simple equation expressing the individual response function of sheep: (1) only the first departed individual (trained sheep) influences the decision to follow of the individuals still not departed (model 1), (2) all the individuals already departed ( $D$ ) influence the response of the individuals still not departed (model 2), and (3) both the numbers of departed ( $D$ ) and not-departed individuals ( $S$ ) (model 3) influence the responses of the individuals still not departed. The common expression reads:

$$\mu(D, S) = \frac{D^\beta}{S^\gamma} \quad [1]$$

where  $\mu$  is the departure rate (the response),  $D$  and  $S$  the number of departed and non-departed individuals respectively (the social stimulus). Note that  $\mu$  is null before the departure of the trained sheep ( $D = 0$ ), which is consistent with the experiments showing that no naïves departed before the trained sheep. The parameters  $\beta$  and  $\gamma$  modulate the influence of  $D$  and  $S$ , and allow testing the three alternative hypotheses according to their values (model 1 :  $\alpha \neq 0$ ,  $\beta = 0$  and  $\gamma = 0$ ,  $\mu(D, S) = \alpha$  ; model 2 :  $\alpha \neq 0$ ,  $\beta \neq 0$  and  $\gamma = 0$ ,  $\mu(D, S) = \alpha D^\beta$  ; model 3 :  $\alpha \neq 0$ ,  $\beta \neq 0$  and  $\gamma \neq 0$ ,

$$\mu(D, S) = \frac{D^\beta}{S^\gamma}).$$

The results obtained in SE revealed that model 3 was likely the best to depict the response function of naïve sheep. The results obtained in VE at the individual level, i. e. individual departure rates, and collective levels, i. e. min and max latencies corresponding to departure of the first and last followers, allow testing the three hypotheses (see methods). Values predicted by hypothesis 1 differed notably from experimental data both regarding individual departure rates and min latency (Figure 6.4A, B). Model 2 predictions were not compatible with observed data at the collective level (Figure 6.4E, F). Model 3 proves to be the best to depict the dynamics of following of naïve sheep in VE both at the individual and collective levels (Figure 6.4G-I). Akaike's Information Criteria confirmed that model 3 is likely to be the best among the three candidate models to account for following rates of sheep in VE (Table 6.1, Burnham & Anderson, 2002).

Model	Factors	K	RSS	AICc	$\Delta_i$	$W_i$
Model 3	$\alpha, D, S$	4	0.892	-34.545	0	1
Model 2	$\alpha, D$	3	4.769	-11.365	23.179	$9.26 \cdot 10^{-6}$
Model 1	$\alpha$	2	17.587	6.436	40.981	$1.26 \cdot 10^{-9}$

Table 6.1 — Model selection with AIC.

For each model, the AIC value was computed using bias-adjustment for small sample sizes, according to :  $AICc = n \cdot \ln(RSS/n) + 2 \cdot K + (2 \cdot K \cdot (K+1))/(n-K-1)$ , where n is the number of data, RSS the residual sum of squares and K the number of parameters (Burnham & Anderson, 2002). The plausibility of each model is assessed by its corresponding *Akaike weight*  $W_i$  which was obtained by normalizing the relative likelihoods  $\exp(-0.5 \cdot \Delta_i)$ , with  $\Delta_i$  the difference between the AICc of the model i and the lowest AICc.

The values of parameters of the model 3 issued from VE are  $\alpha = 0.31$ ,  $\beta = 1.06$  and  $\gamma = 0.82$ . As found with SE (Pillot et al., 2010c), the three parameters contribute significantly to account for the individual response function of departure (regression in the log domain:  $\log \mu \sim \log \alpha + \beta \log D - \gamma \log S$ , respectively  $P_\beta < 3.02 \cdot 10^{-7}$  and  $P_\gamma < 4.4 \cdot 10^{-4}$ ,  $F_{2,13} = 121.6$ ,  $P < 3.84 \cdot 10^{-9}$ ,  $r^2 = 0.94$ ). Therefore, when collective movements were initiated in VE, sheep decision-making takes into account both the individuals already departed and the individuals still not departed following the equation:

$$\mu(D, S) = \frac{D^{1.04}}{S^{0.82}} \quad [2]$$

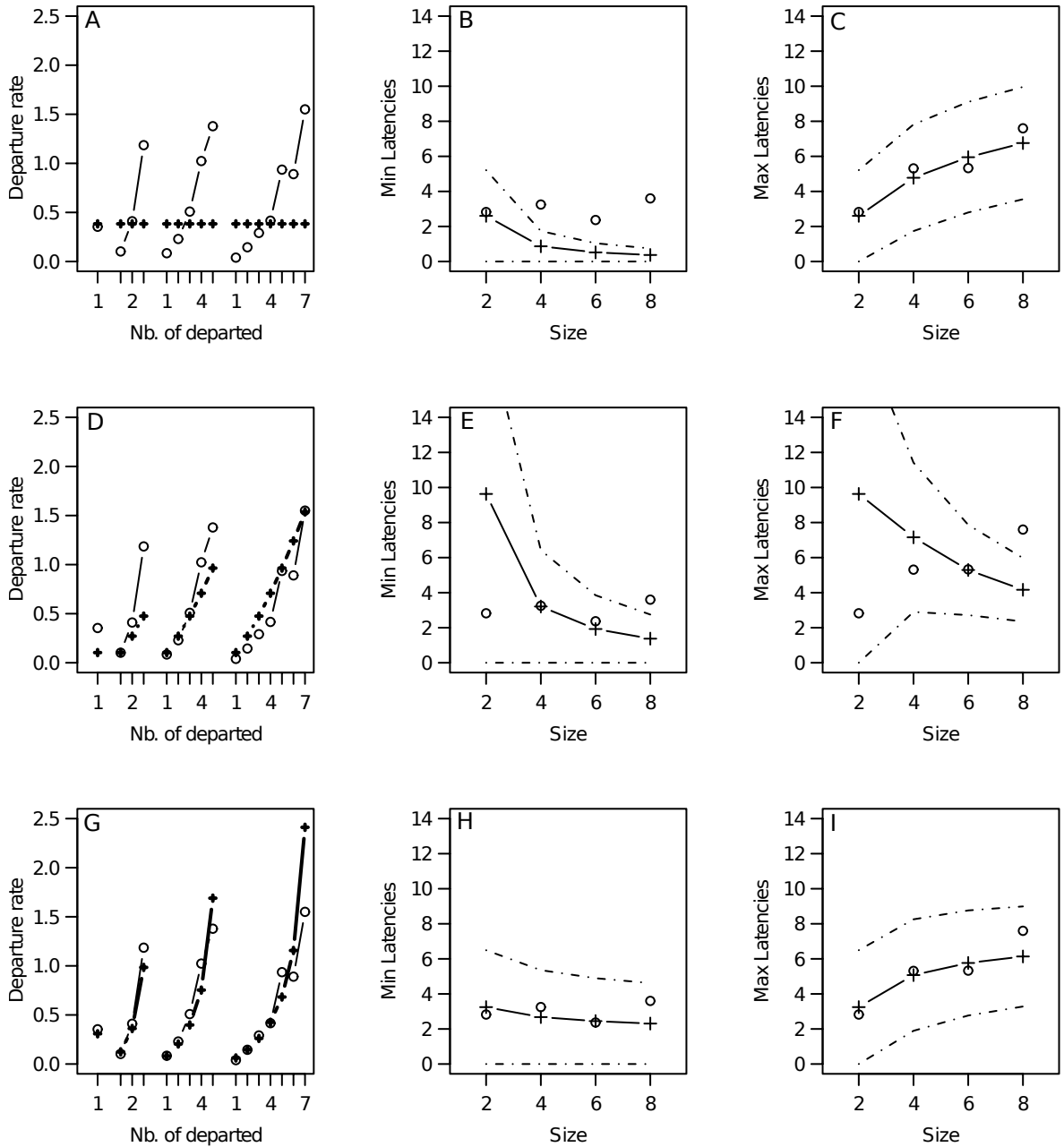


Figure 6.4 : Comparison of the models' predictions and experimental results obtained in the case of collective movements initiated by a sheep stimulated to move by a vibration, i.e. private stimulus. Mean experimental (empty circle) and expected values (cross) obtained under (A-C) model 1 (sheep decision to follow is independent of other sheep), (D-F) model 2 (following is stimulated by the number of already departed sheep) and (G-I) model 3 (sheep decision depends on the number of departed and not-departed sheep). Left column represents the departure rates (individual response function) as a function of the number of already departed sheep  $D$  in each group size ( $N = 2, 4, 6$  and  $8$ ). Note that the corresponding number of not-departed sheep is  $S = N - D$ . Mid and right columns represent the corresponding results at the collective scale: mean latency of the first follower and mean duration of the move (i.e. mean duration

from the trained sheep departure and the last follower's departure). Dashed lines represent the standard deviation.

### 6.1.4.3 Effect of the behavioural state on decision-making to follow

For both kinds of stimulus used to trigger the trained sheep departure, all naïves of the group followed the initiator in a short time, 95% and 100% moved in less than 12 sec in SE and VE respectively, and for both conditions, sheep followed the same individual response function  $\mu(D,S) = \frac{D^\beta}{S^\gamma}$ . However, our results show that the best fitting of the model 3 provides parameter's values of parameters  $\alpha$ ,  $\beta$  and  $\gamma$  that vary slightly according to the type of stimulus used to induce the trained sheep to depart ( $\alpha = 0.19$  vs  $0.33$ ,  $\beta = 1.16$  vs  $1.04$  and  $\gamma = 0.6$  vs  $0.82$  for sound and vibration respectively). The departure rates calculated from both experiments are very comparable (Figure 6.3). Differences between SE and VE are better reflected at the collective scale (Figure 6.5 A-B), especially for groups of 2 and 4 sheep.

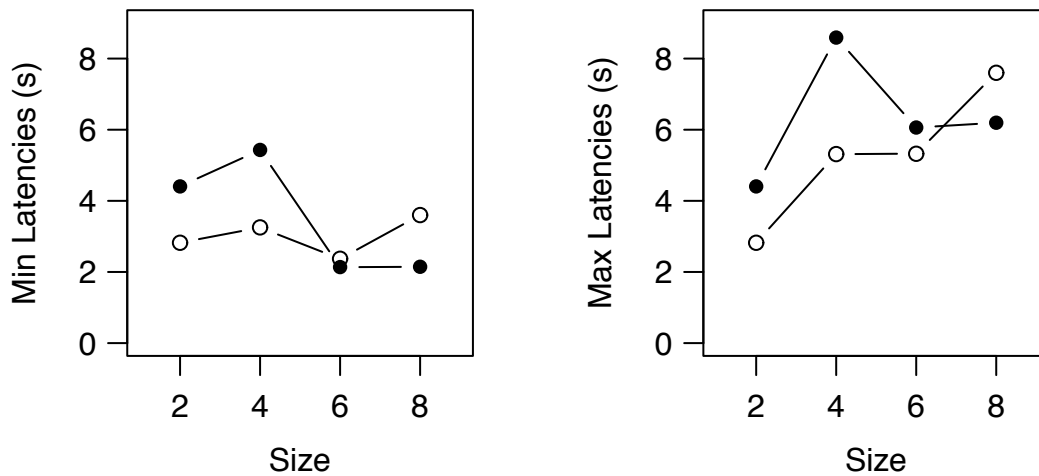


Figure 6.5: Results at the collective scale: (A) mean latency of the first follower and (B) max latency or mean duration of the move (i.e. mean duration from the trained's departure and the last follower's departure), when the trained sheep is stimulated by for a sound, i.e. public stimulus (plain dot) and a vibration, i.e. private stimulus (open dot).



Contrary to our assumption, sheep grouped with a trained sheep stimulated to depart by a vibration tend to react earlier than when tested with a trained sheep stimulated by a public stimulus, especially for small group sizes. First followers' response and the time needed to observe whole groups moving were delayed in the case of experiments with a public stimulus.

However, statistically no differences were found for the first follower's latency under both conditions (Survival test:  $p > 0.314$ ). One possible assumption we could formulate is that the public stimulus may provoked a stress leading to a vigilance posture associated with this moderate stress, which delayed the following-up. Under this assumption, individuals have probably to leave this state of stress before to be able to take the decision to follow.

When trained sheep departed in VE, naïve group members could be in two different behavioural states, either grazing or vigilance posture (Figure 6.6). The percentages of first followers that were in a vigilance posture before following the trained sheep were 71, 56, 74 and 40% respectively in group sizes 2, 4, 6 and 8 (Table 6.2). Using these heterogeneous configurations, we could investigate if the dynamics of collective movement is influenced by the behavioural state (vigilance posture) of the potential followers at the initiator departure, and consequently, we could test if the posture with head-up qualified as high quality and the posture with head down qualified as low quality influenced the decision-making process.

	N = 2	N = 4	N = 6	N = 8
Number of first follower with a head-up (%)	12 (71)	9 (56)	14 (74)	6 (40)
Number of head-up	12 (71)	26 (54)	52 (55)	36 (34)

Table 6.2: Number of first follower in a vigilance posture a head-up before departing for each group size: N = 2 (17 replications), N = 4 (16 replications), N = 6 (19 replications) and N = 8 individuals (15 replications), and number of naïves with a head-up when the trained moves toward the panel. Percentages are indicated into brackets.

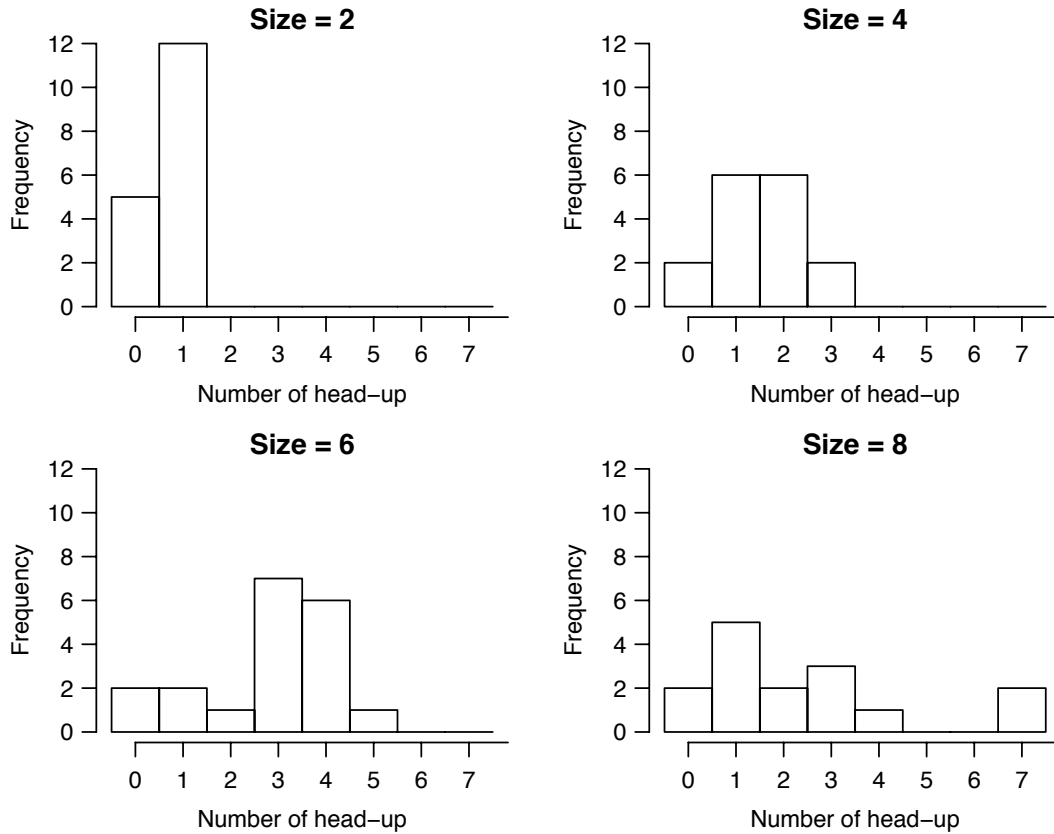


Figure 6.6: Distribution of the numbers of naïves sheep in a vigilance posture (head-up) when the trained sheep move toward the panel for each group size: N = 2 (17 replications), N = 4 (16 replications), N = 6 (19 replications) and N = 8 individuals (15 replications).

If the vigilance posture facilitates following, the proportion of first followers head up should be higher than the proportion of individuals the head up when the trained sheep departed. This hypothesis can be tested using a correlation test. Pooling all replications, we found that both variables were linearly correlated (regression slope =  $1.105 \pm 0.185$ ), revealing that head-up does not influence the probability to be first follower (linear model:  $F_{1,11} = 35.31, p < 0.001, t = 5.94, r^2 = 0.76$ ; Figure 6.7) with a slope of the linear regression is equal to  $1.105 \pm 0.185$ .

This suggested that under our conditions, naïves which were grazing posture, head down, could detect a movement of conspecifics and respond to as faster as conspecifics in vigilance posture i.e. head-up.

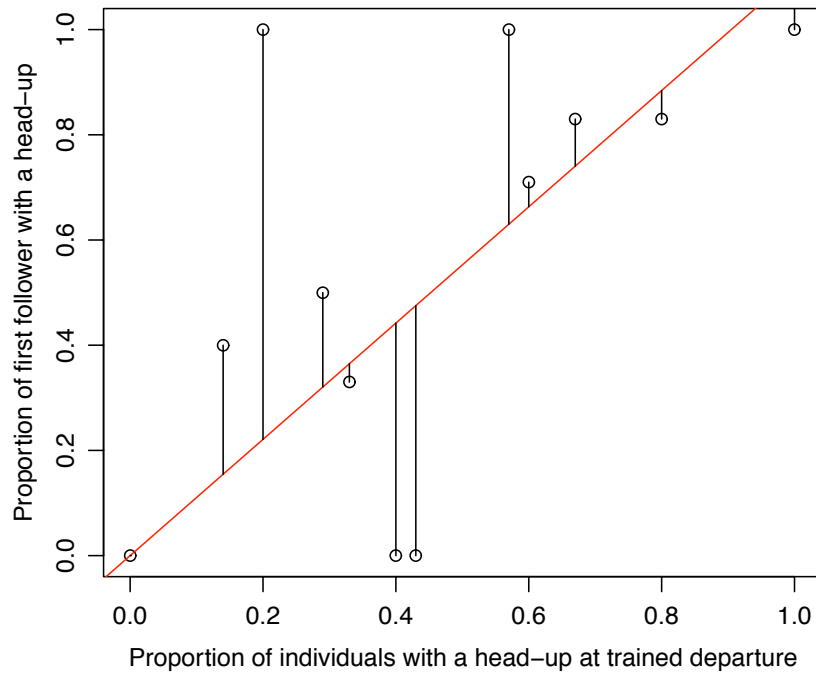


Figure 6.7: Proportion of first followers in vigilance posture, i.e head-up as a function of the proportion of individuals in vigilance before the trained sheep moved toward the panel. Data of all replications for each group size were pooled. The red line correspond to the best fitting by a linear model  $y = ax + b$  ( $a = 1.105$  and  $b = 0$ ) and the vertical lines show the residuals (difference between the measured  $y$  values and those predicted by the model).

#### 6.1.4.4 Influence of the initiator behaviour

In section 6.4.3, we have shown that the first followers in VE tended to follow the trained sheep faster than in SE. If individuals used informations produced by group members to make more accurate decisions and to decide what actions to do, we have to test whether this difference could result from a difference of behaviour of trained sheep between the two conditions.

We compared the latency of departure and the velocity of movement of the trained sheep when stimulated by a sound and by a vibration. The latency of departure toward the panel corresponds to the time elapsed (in seconds) from the panel raising to their switch from grazing to moving. Trained sheep latency did not differ between conditions (linear mixed effects model with group size and type of stimulus as fixed factors and trained individuals replications as random factor,  $t = 0.40$ ,  $df = 19$ ,  $p = 0.69$ ). On the contrary, the mean velocity of the trained individuals differed according to the type of stimulation (LME:  $t = -2.16$ ,  $df = 19$ ,  $p = 0.04$ ; Figure 6.8). Trained sheep

in VE walked more rapidly than in SE ( $N=2$ :  $v = 0.99$  vs  $1.33$ ,  $N=4$ :  $v = 1$  vs  $1.36$ ,  $N=6$ :  $v = 1.17$  vs  $1.33$ ,  $N=8$ :  $v = 1.27$  vs  $1.16$  m/sec for public and private stimuli respectively).

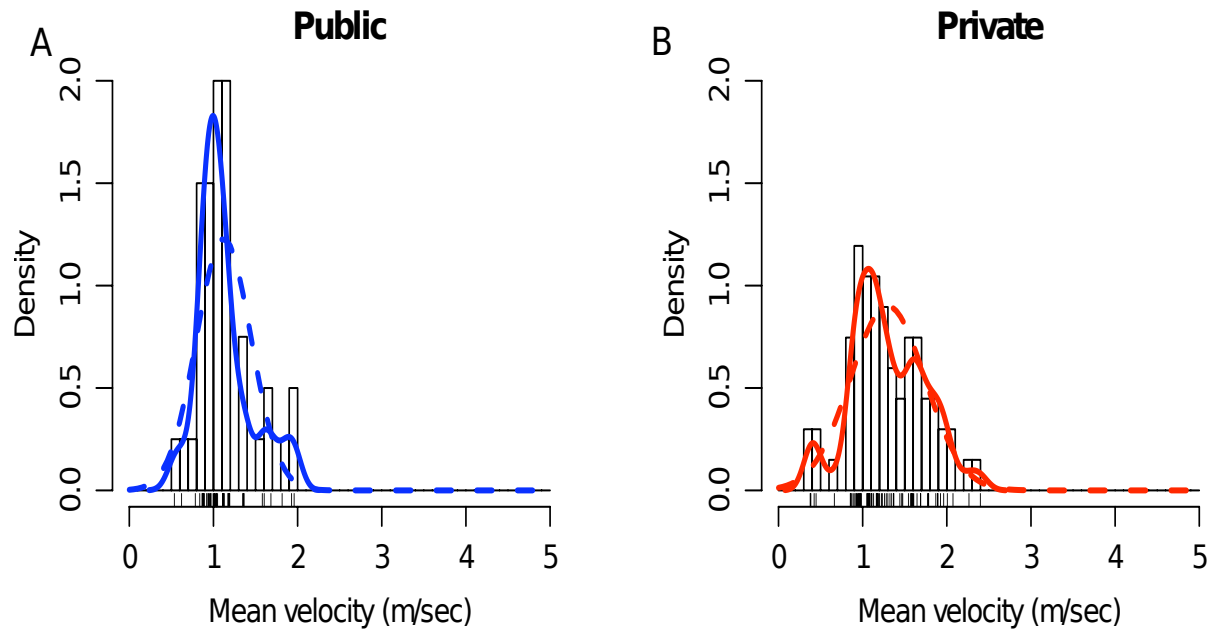


Figure 6.8: Distribution of the mean velocity of trained sheep moving toward the panel when stimulated with A) a sound ( $1.13 \pm 0.32$  m/sec) and B) a vibration ( $1.30 \pm 0.44$  m/sec). Data of all replications and group size were pooled. Curves represent adjusted distributions (= density) and dotted lines correspond to normal distributions. Three and four trained animals were respectively used in experiments using a vibration and a sound.

We tested whether naïve sheep were responsive to the difference of velocity of the trained sheep when it moved toward the panel. Sheep response was significantly affected by the velocity of movement of the trained sheep (LME:  $t = 3$ ,  $df = 32$ ,  $p = 0.005$ ). The higher the trained sheep velocity, the quicker the first follower departed (Figure 6.9).

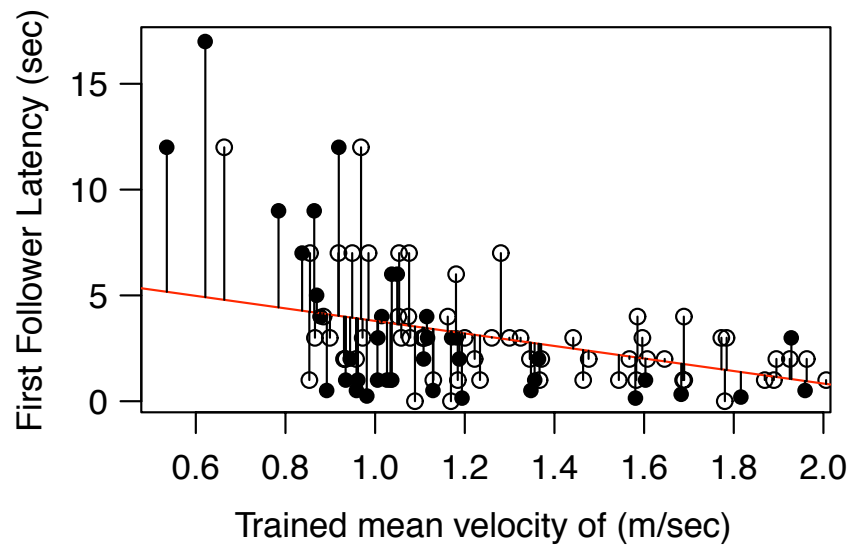


Figure 6.9: Latency of the first followers in function of the velocity of the trained sheep when it moving toward the panel. Plain and open dots correspond respectively to experiments using a sound and a vibration to stimulate the departure of sheep. The red line correspond to the best fitting of a linear model  $y = -2.96x + 6.75$  and the vertical lines show the residuals (difference between the measured  $y$  value and the  $y$  value predicted by the model).

These results could potentially explain the difference observed at the collective level between SE and VE. In fact, in figure 6.10 we could observe that the modulation of the mean latency of the first follower as function of the group size and the stimulus is linked to the modulation of the velocity of the trained individuals. This result highlights the influence of low variation of the information available to the conspecifics on their dynamic response.

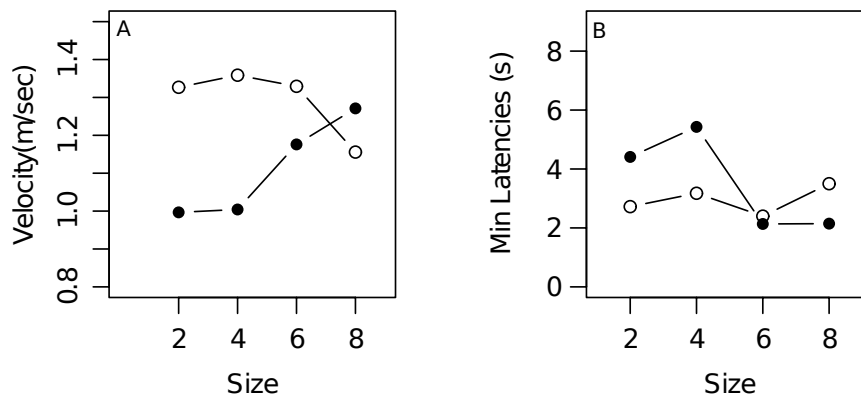


Figure 6.10: (A) Mean velocity of the train when it moved toward the panel and (B) mean latency of the first follower, as a function of the group size, for public (plain dot) and private stimulus (open dot).

## 6.1.5 DISCUSSION

Vigilance is crucial to monitor information issued from the environment, either social or not (Valone, 1989). Using two experimental conditions, public and private stimulus, our objective was to study whether level of vigilance of individuals may affects the social cohesion of groups initiating collective movement. Departure of one or few group members is critical for group cohesion since conspecifics have to decide rapidly whether to stay or to follow. A lack of following entails group fission into smaller groups, which may impair the benefits of living in larger groups (Krause & Ruxton, 2002). Sheep may also loose benefits in smaller groups by lowering the capacity of finding foods and time to forage (Clark and Mangel, 1986; Giraldeau & Caraco, 2000; Galef & Giraldeau, 2001; Krause & Ruxton, 2002; Conradt & Roper, 2007, Liker & Bokony, 2009 and herein citation).

Preserving social cohesion when conspecifics move away in a feeding group requires that potential followers detect the departure of conspecifics. The group sizes we used in our experiments likely allow all group members to do so. Animals in the wild or controlled condition are not all perfectly synchronized in their detailed activity and thus potentially able to perceive social cues or their modifications at the same time. Vigilance head-up allows detecting predators but also monitoring foraging success of neighbours (Fernández-Juricic et al., 2005), however most often animals grazing head-down are also vigilant. Because the level of vigilance is considered higher when individuals are head-up than head-down (Lima & Bednekov 1999; Fernández-Juricic et al., 2005), we hypothesized that the latency to detect a departure of conspecifics would be slower/longer when group members are grazing than in vigilance posture. We quantified the

following decision of sheep either grazing (head-down) or vigilant (head-up) when a departure was provoked by stimulating one sheep with a stimulus not detectable by neighbours. However, the target panel raised in synchrony with the vibration emission was detectable, making some naïve sheep to switch from grazing to a vigilance posture. We then compare the collective decision of these groups to those where all naïve sheep were experimentally prompted to adopt a vigilance posture when a trained sheep was stimulated with a sound stimulus to move (Pillot et al, 2010c).

The study using sound stimulus (Pillot et al., 2010c) demonstrated that in groups where all members are in a vigilance posture decision-making of individuals when confronted to departing sheep relies on both departed and not departed group members. A same model (Pillot et al., 2010c) depicts well the decision making for group size from 2 to 8. In these experiments the trained individuals moved after hearing a sound which prompted a vigilance posture of naïve group members. The sound allows to synchronize the attention state of naïve sheep so that all perceived the departure of the trained sheep at the same time. Individual and collective following were likely facilitated by the high-quality detection that enables a collective vigilance posture.

Predators were shown to focus their attack on less vigilant individuals, i.e. those less often head-up, as found by FitzGibbon (1989) for cheetah attacking Thomson's gazelle, and Krause et al. (1996) for cichlid fish predators attacking smaller fish prey (guppies).

First of all, we show in this chapter that the departure of one sheep stimulated by a private stimulus is as efficient to provoke collective departures as by a public stimulus. More fundamentally, the same response function (equation 1) depicts individual decision obtained in the two experimental conditions. Sheep decisions are influenced by the number of departed individuals and the number of still not-departed ones. Unexpectedly, the experimental results reveal few differences in the dynamic response between the two conditions. The lack of differences regarding the distribution of departure rates between both types of experiments (Figure 6.3) indicates that the presence of individuals head-down does not modify significantly the response function of collective departure. Our results suggest that the probability to follow is the same whatever the head positions. The first followers tended to follow earlier the trained sheep with the private stimulus in group size  $\leq 4$  which is reflected by higher departure rates. The latency period to observe the whole groups moving was thus delayed in experiments with a public sound. However, these differences disappeared in the larger group size ( $N = 8$ ).

The vigilance posture was assumed to enable sheep to detect better relevant stimuli issued from the environment than the grazing activity. Although naïve sheep were familiarized with the sound and the panel raising, they could be surprised by the loud sound and suffer from a moderate stress, making them reluctant to walk in the direction of panel. The group size effect may account for a higher level of stress in the smallest group sizes, which perhaps explained why the departure rates are higher and the latency to follow shorter in group size  $\leq 4$  in the experiments where the sound is suppressed. This effect could smooth out with an increasing group size (Kikusui et al., 2006).

In experiments with private stimulus, some sheep adopt a vigilant posture, because detecting the panel raising. These sheep observed in the direction of the panel and thus detect in a real time and unerringly the departure of the trained sheep, most likely before sheep that were grazing. Seeing a group members which moves toward a panel for an unknown motivation may induce a conflict for potential followers being in a vigilant posture: not approaching an unknown object and being stimulated to follow a conspecific. Grazing sheep may be unaware of panel raising and incited to follow as a consequence of being exposed only to a social releaser stimulus: a group member moving away. However, naïve sheep were trained to see the panel raising which became a neutral stimulus. These experiments reveal that grazing sheep are highly efficient to detect a social stimulus when vegetation do not obstruct vision but cannot conclude on relative efficiency of detection of both behavioural activity (Fernández-Juricic et al., 2005).

Comparing experiments with private and public stimulus yielded a noticeable result, namely the effect of the initiator's velocity on the readiness to follow him. In both experiments, the trained individuals displayed a variable velocity when departing to the panel. Sheep following time response increasingly shortens as the velocity of trained sheep increases. The moving speed toward the panel of trained sheep stimulated by a vibration was higher, perhaps explaining why naïve sheep followed earlier than in the experiments using a sound to stimulate the trained sheep. This modulation of the responsiveness first reflects that sheep are not responding in an all-or-none way. However our experiments do not inform on whether there is a speed or a distance threshold under which sheep do not respond. This capacity to assess the speed or distance of one group member on the move is one way to minimize the duration of group splitting, preserving from adaptive shortcoming linked to small group sizes.

Further studies could be devoted to disentangle which information about the initiator are integrated by followers to take the decision to follow, and to quantify the impact of the behavioural features of trained sheep that can constitute inadvertent cues used by others (ears posture, glancing, stop...) and modulate their response.



## 6.2 Behavioural rules implied in social cohesion of foraging group.

Social animals are known to process social information available in environment to make accurate decisions about their activities, such as avoiding predators (Dall et al., 2005), searching for food (Barnard et al., 1981; Giraldeau & Beauchamp, 1999; Mottley & Giraldeau, 2000), cooperation (Milinski et al., 1997; Clutton-Brock et al., 2001), the timing of activities (Conradt et al., 2005) and during movement or navigation (Warburton & Lazarus, 1991; Huth & Wissel, 1992; Parrish & Edelstein-Keshet, 1999; Helbing et al., 2001; Couzin et al., 2002, 2003; Biro et al., 2006; Sumpter, 2006).

In herbivores, two types of daily movement depending on the ecological contexts, habitat use and group activity, are generally discussed in literature (Woelfel et al., 1970; Dumont et al., 2005; Bourjade et al., 2009): (1) large-scale movement e.g. to a specific location during seasonal migration (e.g. lobster: Kanciruruk, 1978; fish: Reeb, 2000), homing to reproduce in natal areas (e.g. ungulates: Dubois et al., 1994; fish: Rich et al., 2006), joining new functional area (resting areas or water points: Fischhoff et al., 2007), and (2) small-scale movement within the same feeding area or between different feeding areas (ungulates: Dumont et al., 2005).

Individuals foraging in heterogeneous environment can learn location of food resources from other group members (Krebs, 1974), and by consequence they find resource patches faster than solitary foragers (Krebs et al., 1972; Pulliam & Millikan, 1982; Valone, 1989; Held et al. 2000). In some species, foragers may be guided to unknown feeding resources by using signals provided by informed animals (bees, ants). However in many species of vertebrate, particularly those living in groups, the studies of signal use to guide uninformed individuals are less known. Furthermore, when one or several individuals move from a foraging place to another, individuals may not know neither if the initiator possesses pertinent information nor its incentive to move.

In fact, Reeb (2000) and Dyer et al. (2008) experimentally showed that a single or a minority of informed individuals, golden shiners (*Notemigonus crysoleucas*) and humans respectively, were more successful in driving uninformed individuals than smaller informed groups. By contrast, Wards et al (2008) showed that single sticklebacks followed more readily fish surrogates than larger groups of (*Gasterosteus aculeatus*). However, these experiments do not investigate the mechanisms involved in the dynamics of following and which cues may intervene in the collective decision. Petit et al. (2009) also found that many departure initiations failed to drive collective move in a group of this latter species. They showed that the success of movement initiators strongly depends on the number of followers that soon abide by.

Ramseyer et al. (2009) searched for which variables before departures may passively recruit conspecifics in a group of sheep during resting periods. They found that orientation in the direction of the next departure, rate of head movements and group cohesion were positively correlated with recruitment. Pre-departure behaviours such as back-glances play also a main role in recruiting potential followers in rhesus macaque *Macaca mullatta* (Sueur & Petit, 2008a) and white-faced capuchin *Cebus capucinus* (Meunier et al. 2008).

A fair amount of theoretical models have been proposed to account for social cohesion of moving groups in vertebrates. Many of them rely on simple hypothetical rules, such as a constant speed (Vicsek et al., 1995; Czirók et al. 1997; Grégoire, 2003; Grégoire & Chaté, 2004). As stated above, in many bird and mammal ground feeder species, food collection and ingestion bouts are interspaced with locomotion bouts. In many ungulate groups, instant of move are elicited by a single animal which progresses on few steps or more longer distance. In recent experiments, Pillot et al. (2010c, see Chapter 6A) found that single sheep trained to move to a specific target 10 to 20 m apart triggered systematically collective movement of groups  $\leq 8$  foraging in homogeneous pasture. Sheep in these experiments walked at a speed  $> 1\text{ m. sec}^{-1}$  which perhaps explain why they systematically triggered a collective following. We found that sheep decision-making to follow is based on an individual reaction that takes into account both the number of individuals already departed and the number of individuals not departed. In these first series of experiments, the motivation of the initiator was controlled using food reward, and in the case of trials where the trained sheep move upon hearing a public stimulus, the behavioural state of group members was also controlled as they were all in a vigilance posture.

In this study, we focused our work on small-scale movement to investigate which individual mechanisms lead to a collective cohesion of the groups of sheep (*Ovis aries*) moving spontaneously in quasi-open field, i.e. 80 x 80 m enclosures. The motivation of initiators, the degree of aggregation, the speed of movement and the spatial structure of the group differ as a function of many environmental factors such as habitat structure, distribution and abundance of food resources, presence of predators, (Arnold et al. 1985; Lécroivain et al. 1994; Sibbald & Hooper 2003; Dostálková & Spinka, 2010). Therefore, we tested the groups in homogeneous pastures. In these experiments, we focused on the initiation of spontaneous movement of sheep and on the dynamics of following movement at both individual and collective scales.

After a methodological part concerning the experimental set-up, we will present the first results and then discussed which kind of analyses we could use to integrate the influence of the external factors.

## **6.2.1 MATERIAL AND METHODS**

### **6.2.1.1 Study Area and Subjects**

Fieldwork was carried out at the experimental farm of Domaine du Merle (5.74° E and 48.50° N) in the South of France from November 2008 to December 2008. We randomly selected 200 unrelated 18-month-old females of Merinos d'Arles from a group of 500 females. Each ewe was marked on its back using a special paint in order to be identified.

Animal care and experimental manipulations were applied in conformity with the rules of the French committee of animal experimentation ethics.

### **6.2.1.2 Experimental design**

To quantify the interactions between individuals and limit the influence of external factors, we used standardized conditions in term of sex (only females), age (one-year old individual) and pastures (flat and homogeneous irrigated native pasture of the Crau region).

Four adjacent 80 x 80 m enclosures, each with an associated with a “waiting area”, were placed delimited by sheep fences and a 1.2 m-high green polypropylene net was used to visually isolated sheep from the immediate surroundings (Figure 6.11). A 7 m-high tower placed in the centre of the set-up allowed registering the activities and position of sheep.

We tested different groups sizes i.e. 2, 3, 4, 8 and 16 animals, performing 10 replications for each group size. Every testing day, 4 groups of different group size were introduced simultaneously in the different enclosure. A rotation of the group size in the enclosures was applied in order to maintain equivalent food availability in each. During the first two days, each enclosure was grazed by one groups of 100 individuals during 1 hour in order to familiarize sheep with the experimental set-up.

Individuals were randomly allocated to one group size, and group composition was fixed before each test. All groups were first placed in their waiting area and then introduced in the appropriate enclosure. The recording session begun when the groups were all introduced within their enclosure and lasted 1 hour.

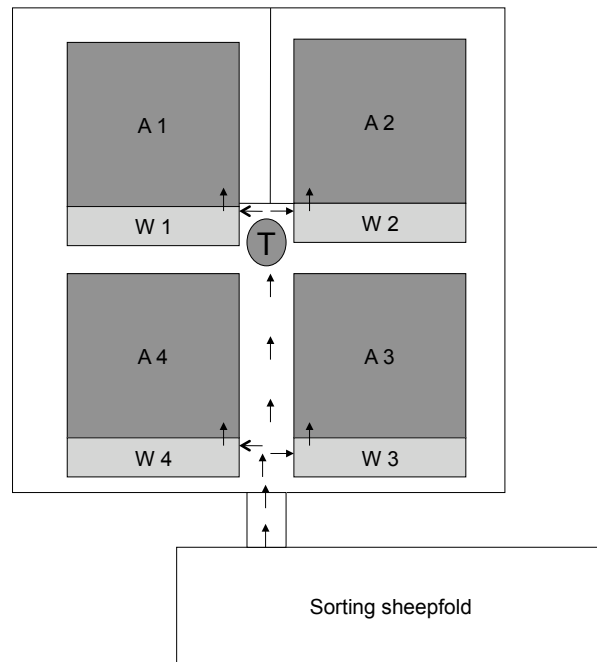


Figure 6.11: Experimental set-up composed by four 80 x 80 m patches (A1, A2, A3 and A4) and four “waiting areas” (W1, W2, W3 and W4) delimited by sheep fences and visually isolated by a 1.2 m high green net (line). A 7.5 m observation tower (T) was located at the center of the set-up.

### 6.2.1.3 Data collection

The spontaneous evolution of sheep group was recorded in each arena from 10:00 to 11:00 with a digital camera (Canon EOS D50) fixed on the top of the tower at the rate of one image per second. For the analyses, only the last 30 min were used to avoid any potential effect of introduction. The analyses of collective departures were only realized on small groups of 2, 3, 4 and 8 individuals (10, 10, 8 and 7 replications respectively). The data about activity budget was obtained by monitoring one individual per group in groups of 2, 3, 4, 8 and 16 individuals (10, 10, 9, 6 and 10 replications respectively). We identified the activity of these focal individuals on each snapshot replied on a monitor using a software developed by one of us (J. Gautrais). The location and heading of animals were obtained from a vector drawn by joining the two points located at mid-distance between the hind legs and the forelegs.

Five behavioural categories were considered in the analyses: grazing, standing, moving or interacting (Michelena et al., 2006; Pillot et al., 2010a). Grazing bouts comprised sniffing, searching, extracting and processing food, or moving during grazing bouts with the head under the axis of the column. Standing refers to a position where the animal is scanning its surrounding or

motionless with the head up. Moving refers to walking, trotting or running with the head above the vertical column. Interacting included agonistic acts or postures (mutual clash, head butting) between animals.

To quantify the dynamic of collective movement, we selected periods where one individual decided to move away from the group and was followed by at least one individual. We defined a departure initiation as the move of an individual on a distance  $> 3$  m away from the group in a unique event. The first individual to move was the initiator (Leca et al., 2003, Dumont et al., 2005; Sueur et al., 2008). In our experiments, when an initiator was not joined by at least one individual, it returned to the group and the failed departure initiation was named giving-up.

We define a following as an individual departing from the same area of the initiation and following from the same direction as the initiator (Leca et al., 2003; Petit et al., 2009). To follow they adopted a moving behaviour with a head above the vertical column. The behavioural reaction of each individual to each departure initiation was quantified using a probabilistic stimulus / response function (see Pillot et al., 2010c). The latency of departure of follower  $i$  corresponds to the time elapsed (in seconds) from the previous departure of individual  $i-1$ . The latencies were gathered as a function of the number of  $D$  (departed) and the number of  $S$  (not-departed) individuals. The experimental probability per unit time to follow (the following rate expressed in  $s^{-1}$ ) is the inverse of the mean departure latency.

#### 6.2.3.4 Statistical Analyses

The Shapiro-Wilks and Barlett tests were used to assess the normality of sample distributions and to test the homogeneity of variance. When necessary, the data were transformed using the *box.cox* function from the R library. Following the transformation of the data using the equation

$$X' = \frac{x^{-p} - 1}{n},$$

a value of  $p$  is estimating which allows the best transformation of data to comply

with normal distribution.

Statistical analyses used linear mixed-effects (lme) models with the package nlme within R software (R Development Core TEAM 2008, Mac OS X, version 2.7.2).

## 6.2.2 RESULTS

In previous works, we investigated the decision-making process of sheep when a trained individual moved toward a raising panel when stimulated either by a sound beep or by a vibrating collar, i.e. a public and a private stimulus. The sound beep made all sheep to switch from grazing to standing, synchronizing the attention state of all group members before the departure of the trained sheep toward the panel. When moving upon neck vibration, one part of individuals in the groups was grazing. With both protocols, sheep decision to follow was quantified with the same individual response function that takes into account both the number of departed and still not departed individuals, following the same equation:

$$\mu(D,S) = \alpha \frac{D^\beta}{S^\gamma}$$

### 6.2.2.1 Validation of this behavioural rule under spontaneous conditions

Sheep in large enclosure spent most of their time grazing, increasingly with group size (from 48% in groups of 2 or 3 to 81% in group of 16; lme: with group size as fixed factor, identity of the individuals, replication and days as random factors:  $F_{4,23} = 9.703$ ,  $p < 0.001$ , Figure 6.12a). Increased time feeding was possible because the time spent standing decreased (from 40% in groups of 2 or 3 to 10% in groups of 16 individuals, lme:  $F_{4,23} = 10.1$ ,  $p < 0.001$ , Figure 6.12b). The time allocated to move was low, around 10% of time, and remain constant whatever the group size (LME:  $F_{4,23} = 0.532$ ,  $p < 0.714$ , Figure 6.12c).

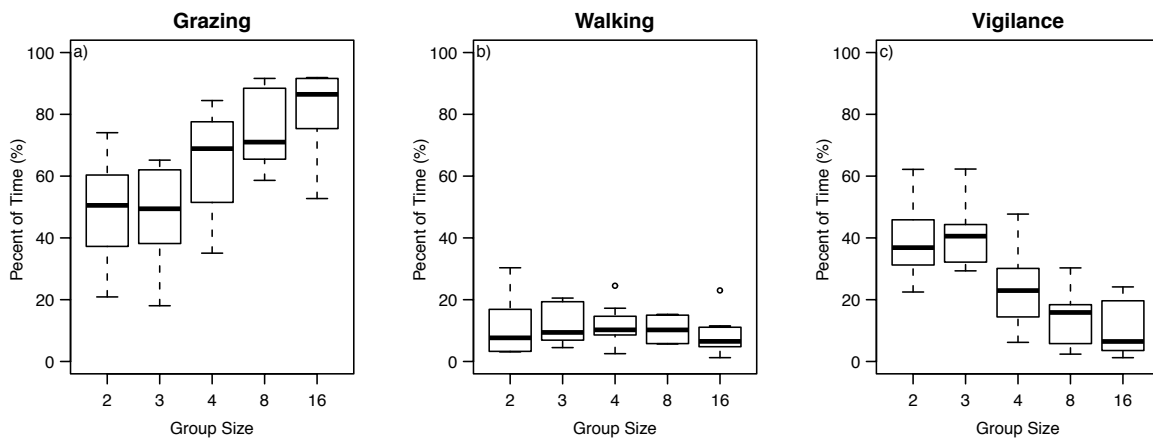


Figure 6.12: Mean percent of time spent a) grazing, b) walking and c) standing as a function of group size.

The frequency of departures decreased linearly with an increasing group size (lm:  $F = 85.17$ ,  $p = 0.011$ ,  $r = 0.97$ ;  $y = -0.84x + 11.18$ ; Table 6.3). Contrary to controlled conditions, spontaneous departure initiations did not lead systematically to a collective movements.

However the whole groups followed a departing animal in no less than 80% of initiations, without significant differences between group sizes (89, 85, 88, 81% for  $N = 2, 3, 4$  and  $8$  individuals respectively). In the case the initiators were not followed by any group members, they gave up and returned to the group (<35 sec). In case of partial adhesion, either all departed individuals came back to the group or the not-departed individuals joined latter the group while grazing (head down). The number of initiations without complete adhesion being low, we focused next analyses on departure which yielded a departure of all group members.

	Group size			
	2	3	4	8
	(10)	(10)	(9)	(6)
Number of initiations	93	85	75	26
Initiation with 100% adhesion	83	72	66	21
	(89)	(85)	(88)	(81)
Initiation with partial adhesion	10	13	9	5
	(11)	(15)	(12)	(19)
Number of giving-up	10	8	6	4
	(100)	(62)	(67)	(80)

Table 6.3: Summary of the observed numbers of departure with a total adhesion of conspecifics, of initiations with a partial adhesion and of initiations without following and which lead to giving-up for each group size. Numbers into brackets under group size indicate sample size, percent of all departure initiations otherwise.

The results obtained show that sheep follow the same behavioural rules in this context of spontaneous departure than those experimentally triggered with trained sheep (Pillot et al. 2010c, chapter 5). Departure rates of sheep increased as the number of departed animals increased. However when comparing the different group sizes, we may observe that for a given number of departed animals, the increasing number of not-departed sheep have an inhibiting effect on the following response (Fig. 6.13). Indeed, sheep individual response may be quantified by the

function  $\mu(D, S)$  (1). The three parameters of the response function contribute significantly to account for the observed rates of departure (regression in the log domain:  $\log \mu \sim \log \alpha + \beta \log D - \gamma \log S$ , respectively  $P_\beta < 6.26.10^{-4}$  and  $P_\gamma < 5.94.10^{-4}$ ,  $F_{2,10} = 28.39$ ,  $P < 7.52.10^{-82}$ ). The Akaike's Information Criteria confirmed here again that model 3 is more likely to be the best among the three candidate models (Table 2, Burnham & Anderson, 2002).

The best fit of model 3 to experimental data provided the respective values for parameters  $\alpha = 0.26$ ,  $\beta = 0.64$  and  $\gamma = 0.56$ . These values amounted to  $\alpha = 0.19$  and  $0.33$ ,  $\beta = 1.16$  and  $1.04$  and  $\gamma = 0.6$  and  $0.82$  in the cases of response functions obtained when a departure was initiated applying a sound and vibration respectively to a trained sheep in smaller enclosures ( $\varnothing=25\text{m}$ ). The value of spontaneous following  $\alpha$  obtained in groups of 2, i.e. with only one potential follower is intermediate to those previously found.  $\beta$  and  $\gamma$  values were lower than in previous experiments suggesting sheep were less responsive to the neighbours' activity.

We should note however that the values of parameters differed from the controlled situation as we found  $\alpha = 0.26$ ,  $\beta = 0.64$  and  $\gamma = 0.56$ .



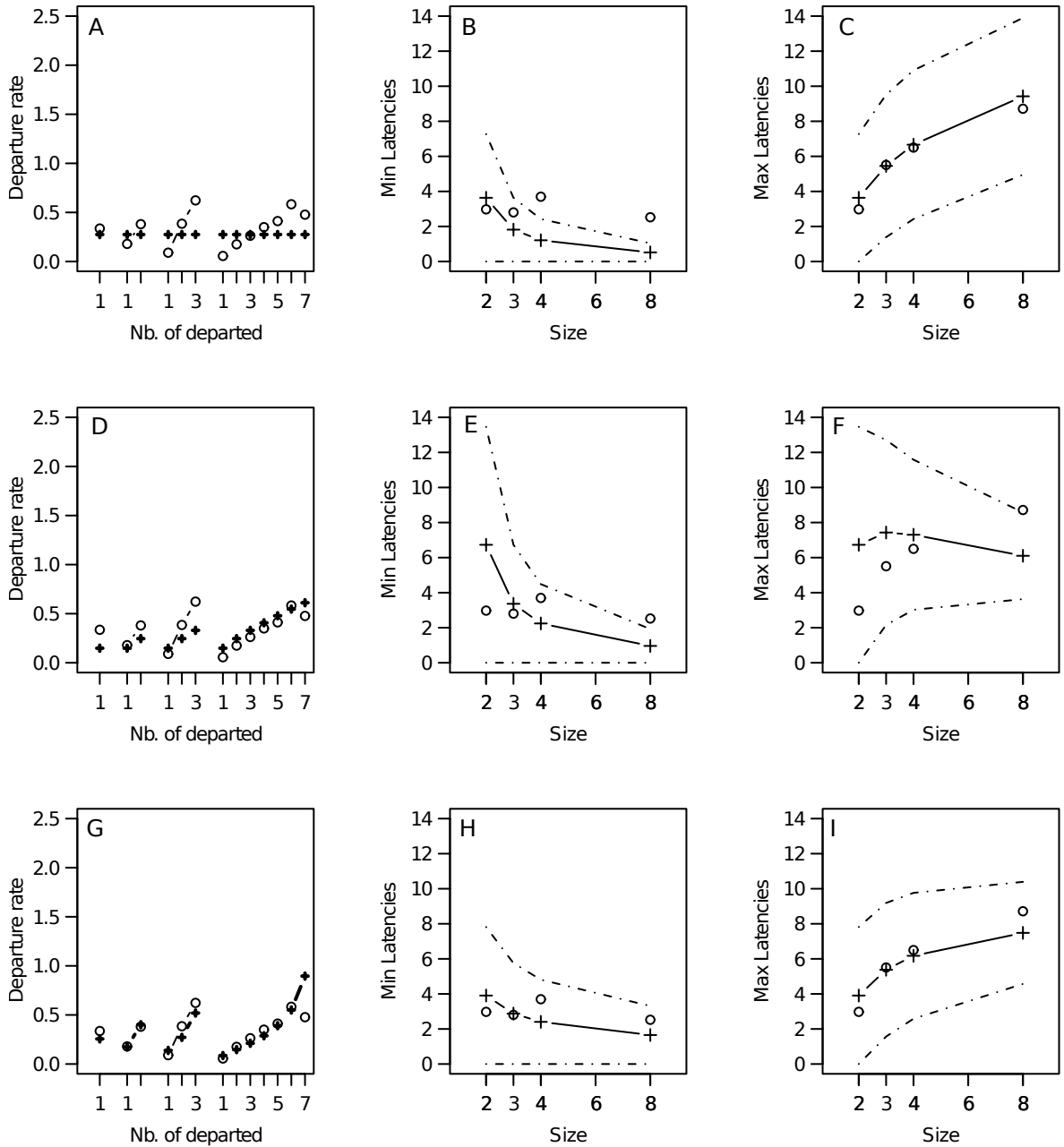


Figure 6.13: Comparison of the models' predictions and experimental results obtained in the case of spontaneous collective movements. Mean experimental (empty circle) and expected values (cross) obtained under (A-C) model 1 (sheep decision to follow is independent of other sheep), (D-F) model 2 (following is prompted by the number of already departed sheep) and (G-I) model 3 (sheep decision depends on the number of departed and non-departed sheep). Left column represents the departure rates (individual response function) as a function of the number of already departed sheep  $D$  in each group size ( $N = 2, 4, 6$  and  $8$ ). Mid and right columns represent the corresponding results at the collective scale: mean latency of the first follower and mean duration of the move (i.e. mean duration from the trained's departure and the last follower's departure). Dashed lines represent the standard deviation.

Model	Factors	K	RSS	AICc	$\Delta_i$	$W_i$
Model 3	$\alpha, D, S$	4	1.100	-31.190	0	1
Model 2	$\alpha, D$	3	3.778	-15.092	16.098	$3.19 \cdot 10^{-4}$
Model 1	$\alpha$	2	7.351	-7.520	23.670	$7.24 \cdot 10^{-6}$

Table 6.4 — Model selection with AIC.

For each model, the AIC value was computed using bias-adjustment for small sample sizes, according to :  $AICc = n \cdot \ln(RSS/n) + 2 \cdot K + (2 \cdot K \cdot (K+1))/(n-K-1)$ , where  $n$  is the number of data,  $RSS$  the residual sum of squares and  $K$  the number of parameters (Burnham & Anderson, 2002). The plausibility of each model is assessed by its corresponding *Akaike weight*  $W_i$  which was obtained by normalizing the relative likelihoods  $\exp(-0.5 \cdot \Delta_i)$ , with  $\Delta_i$  the difference between the AICc of the model  $i$  and the lowest AICc.

### 6.2.2.2 Future/further analyses

Interestingly, the first conclusion we can make is that whatever the social context (group size), the motivation of the initiator (controlled or spontaneous) and whatever the behavioural state of the group members, sheep responsiveness to a departure of one group member is very similar. The quantitative analyses enabled us to find sheep individual response follows the same function when a departure initiation occurs. In all situations, the individual decision is based on the same double mimetic effect: follow the departed individuals and stay with the not-departed individuals. In consequence, at this stage of the analyses we can state that cohesion of groups submitted to a departure of one of its group member is maintained by a single general mechanism.

One individual moving away is a powerful stimulus, which systematically triggers following response of neighbours in experiments realized in small enclosures and using trained sheep. This is also true in experiments in large enclosures, but part of departure failed to trigger following from neighbours. We previously found that the movement speed of initiators toward a panel may vary, influencing the dynamic of the group members' response. A higher velocity leads to a quicker response of group members. This result shows that a simple modulation of information provided by conspecifics or available in their habitat could directly influence the dynamic of response and in specifics context may improve the animal's chances of making a correct decision (Dall et al. 2005). Differences in movement speed or distance travelled by initiators perhaps explained the lack of systematic following in experiments with groups roaming spontaneously.

In addition, when not followed, some spontaneous initiators gave up and returned to the group. This lack of giving-up with trained sheep may be explained by their high motivation to move up to the foot of the panel to eat the reward, and that in all cases all conspecifics followed. An important feature of lacks of following is that they always lead to a giving-up of the initiator, or of all already departed individuals when there had been a partial following (giving-up > 60%). This shows that with this range of group size and under these conditions, the groups of sheep remain cohesive during foraging. We also hypothesized the lack of splitting in our experimental conditions may also be explained by the very high gregariousness of the breed (Arnold and Pahl, 1974; Arnold et al., 1981). Collective movements observed in large arenas could span a larger range of length than in small arenas (from 4 to 70 m). When the distance covered by initiator is long, or the frequency to initiate is large, the cost to follow is greater. Moreover, this cost will be greater in large than in small arena. Following consistently departure initiations could be a poor strategy. In social species, in order to stay cohesive, group members need to coordinate when to stay in one place and when to move. Thus, they have to find a compromise between switching behavioural activities in close synchrony with others and switching the activities as close as possible to the own individual ideal time/schedule (Ruckstuhl, 1999; Meldrum & Ruckstuhl, 2009; Spinka & Dostálková, 2010). According to Dostálková & Spinka (2010), it's not always so

advantageous to act in synchrony and his study implies that when they act synchronously, group will often react with lower-than-optimal synchronization because of the Prisoners-Dilemma type of pay-off inherent to the situation.

When considering departures that provoked a collective movement, we noted a modulation of the values of parameters according to the types of experiments. The spontaneous following rate in groups of sheep submitted to spontaneous departures was intermediate to those obtained in controlled experiments. The potential followers in groups of two were all in a standing/vigilance posture when the trained sheep departed upon hearing a sound beep. Sheep in experiments with a departure of trained sheep stimulated by a vibrating collar tended to follow earlier.

Lima & Bednekoff (1999), shown that non-vigilant animals (feeding head-down) detect less quickly an incoming attack than vigilant animals (head-up). Following this result, we want to test if even in feeding contexte individual in vigilance posture, head-up, would have a higher probability to detect and react to a movement of conspecifics than individual grazing. One of our results (Fig. 7) suggests that having a head-up at the trained departure did not influence the probability to follow in first. Thus, during foraging, behavioural state did not influence the probability to react to a conspecifics movement.

According to the wide variability of factors present in spontaneous conditions, we need to use more complex description taking account for example the state of vigilance, the velocity of the initiator, the distance covered... It would be interesting to develop a system allowing to track automatically individuals in movies, in order to improve the time spent in analyses. In fact, the heaviness of the experimental procedure is so important that it condition the number of replications we can do. An increasing number of replication could increase the robustness of analyses.

## 6.3 REFERENCES

- Arnold, G. W. & Maller, R. A. (1985). An analysis of factors influencing spatial distribution in flocks of grazing sheep. *Applied Animal Behavior Science*, 14 : 173-189.
- Ballerini, M., Cabibbo, N., Candelier, R., Cavagna, A., Cisbani, E., Giardina, I., Orlandi, A., Parisi, G., Procaccini, A., Viale, M. & Zdravkovic, V. (2008). Empirical investigation of starling a benchmark study in collective animal behaviour. *Animal Behaviour*, 76 : 201-215.
- Barnard, C. J. & Sibly, R. M. (1981). Producers and scroungers: a general model and its application to captive flocks of house sparrows. *Animal Behaviour*, 29 : 543-550.
- Biro, D., Sumpter, D., Meade, J. & Guilford, T. (2006). From compromise to leadership in pigeon homing. *Current Biology*, 16 : 2123-2128.
- Boland, C. R. J. (2003). An experimental test of predator detection rates using groups of free-living emus. *Ethology*, 109 : 209-222.
- Buhl, J., Sumpter, D. J. T., Couzin, I. D., Hale, J. J., Despland, E., Miller, E. R. & Simpson, S. J. (2006). From disorder to order in marching locusts. *Science*, 312 : 1402-1406.
- Burnham, K. P. & Anderson, D. R. (2002). *Model selection and inference: a practical information-theoretic approach*. Second edition, Springer-Verlag, New York.
- Clark, C. & Mangel, M. (1986). The evolutionary advantages of group foraging. *Theoretical Population Biology*, 30 : 45-75.
- Clutton-Brock, T.H., Brotherton, P.N.M., Russell, A.F., O’Riain, M.J., Gaynor, D., Kansky, R., Griffin, A., Manser, M., Sharpe, L., McIlrath, G.M., Small, T., Moss, A. & Monfort, S. (2001). Cooperation, conflict and concession in meerkat groups. *Science*, 291 : 478-481.
- Conradt, L. & Roper, T. J. (2005). Consensus decision-making in animals. *Trends in Ecology and Evolution*, 8 : 449-456.
- Conradt, L. & Roper, T. J. (2007). Democracy in animals: the evolution of shared group decisions. *Proceedings Of the Royal Society B*, 274 : 2317-2326.
- Couzin, I. D., Krause, J., James, R., Ruxton, G. D., & Franks, N. R. (2002). Collective memory and spatial sorting in animal groups. *Journal of Theoretical Biology*, 218 : 1-11.
- Couzin, I. D. & Franks, N. R. (2003). Self-organized lane formation and optimized traffic flow in army ants. *Proceedings of the Royal Society B*, 270 : 139-146.
- Couzin, I. D., Krause, J., Franks, N. R. & Levin, S. A. (2005). Effective leadership and decision-making in animal groups on the move. *Nature*, 433 : 513-516.

- Dall, S. R. X., Giraldeau, L. A., Olsson, O., McNamara, J. M. & Stephen, D. W. (2005). Information and its use by animals in evolutionary ecology. *Trends in Ecology and Evolution*, 20 : 187-193.
- Danchin, E., Giraldeau, L. A., Valone, T. J. & Wagner, R. E. (2004). Public information: from nosy neighbors to cultural evolution. *Science*, 305 : 487-491.
- Dimond, S. & Lazarus, J. (1974). The problem of vigilance in animal life. *Brain Behaviour and Evolution*, 9 : 60-79.
- Dostálková, I. & Spinka, M. (2010). When to go with the crowd: modeling synchronization of all-or-nothing activity transitions in grouped animals. *Journal of Theoretical Biology*, 236 : 437-448.
- Dubois, M., Bon, R., Cransac, N. & Maublanc, M. L. (1994). Dispersal patterns of Corsican mouflon ewes: importance of age and proximate influences, *Applied Animal Behaviour Sciences*, 42 : 29-40.
- Dumont, B., Boissy, A., Achard, C., Sibbald, A. M. & Erhard, H. W. (2005). Consistency of animal order in spontaneous group movements allows the measurement of leadership in a group of grazing heifers. *Applied Animal Behaviour Science*, 95 : 55-66.
- Dyer, J. R. G., Ioannou, C. C., Morrell, L. J., Croft, D. P., Couzin, I. D., Waters, D. A. & Krause, J. (2008). Consensus decision making in human crowds. *Animal Behaviour*, 75 : 461-470.
- Dyer, J. R. G., Johansson, A., Helbing, D., Couzin, I. D., & Krause, J. (2009). Leadership, consensus decision making and collective behaviour in humans. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 364 : 781-789.
- 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.
- Fernández-Juricic, E., Smith, R. & Kacelnik, A. (2005). Increasing the costs of conspecific scanning in socially foraging starlings affects vigilance and foraging behaviour. *Animal Behaviour*, 69 : 73-81.
- Fischhoff, I. R., Sundaresan, S. R., Cordingley, J., Larkin, H. M., Sellier, M. J. & Rubenstein, D. I. (2007). Social relationships and reproductive state influence leadership roles in movements of plains zebras, *Equus burchellii*. *Animal Behaviour*, 73 : 825-831.
- FitzGibbon, C. D. (1989). A cost to individuals with reduced vigilance in groups of Thomson's gazelles hunted by cheetahs. *Animal Behaviour*, 39 : 1116-1126.
- Galef, B. G. Jr. & Giraldeau, L. A. (2001). Social influences on foraging in vertebrates: causal mechanisms and adaptive functions. *Animal Behaviour*, 61 : 3-15.

- Giraldeau, L. A. & Caraco, T. (2000). *Social Foraging Theory*. Princeton University Press, Princeton.
- Giraldeau, L.-A. & Beauchamp, G. (1999). Food exploitation: searching for the optimal joining policy. *Trends in Ecology and Evolution*, 14 : 102–106.
- Grégoire, G. & Chate, H. (2004). Onset of collective and cohesive motion. *Physical Review Letters*, 92 : 025702.
- Hamilton, W. D. (1971). Geometry for the selfish herd. *Journal of Theoretical Biology*, 31 : 295–311.
- Hass, C. C. & Valenzuela, D. (2002). Anti-predator benefits of group living in white-nosed coatis (*Nasua narica*). *Behavioural Ecology Sociobiology*, 51 : 570–578.
- Helbing, D., Farkas, I. & Vicsek, T. (2000). Simulation dynamical features of escape panic. *Nature*, 407 : 487–490.
- Held, S., Mendl, M., Devereux, C. & Byrne, R. W. (2000). Social tactics of pigs in a competitive foraging task: the ‘informed forager’ paradigm. *Animal Behaviour*, 59 : 569–576.
- Hunter, L. T. B. & Skinner, J. D. (1998). Vigilance behaviour in African ungulates: the role of predation pressure. *Behaviour*, 135 : 195–211.
- Huth, A. & Wissel, C. (1992). The simulation of the movement of fish schools. *Journal of Theoretical Biology*, 156 : 365–385.
- Kanciruk, P. & Herrnkind, W. (1978). Mass migration of spiny lobster, *Panulirus argus* (Crustacea : Palinuridae) : behavior and environmental correlates. *Bulletin of Marine Science*, 28 : 601–623.
- 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., Godin, J.-G. J., & Brown, D. (1996). Phenotypic variability within and between fish shoals. *Ecology*, 77 : 1586–1591.
- Krause, J. & Ruxton, G. D. (2002). *Living in Groups*. Oxford Series in Ecology and Evolution, Oxford University Press, Oxford, UK.
- Krebs, J. R., McRoberts, M. H. & Cullen, J. M. (1972). Flocking and feeding in the great tit *Parus major* – an experimental study. *Ibis*, 114 : 507–530.
- Krebs, J. R. (1974). Colonial nesting and social feeding as strategies for exploiting food resources in the great blue heron (*Ardea herodias*). *Behaviour*, 51 : 99–134.
- Leca, J.-B., Gunst, N., Thierry, B. & Petit, O. (2003). Distributed leadership in semifree-ranging white-faced capuchin monkeys. *Animal Behaviour*, 66 : 1045–1052.
- Lecrivain, E., Leroy, A., Savini, I. & Deffontaines, J. P. (1994). Les formes de troupeau au

- pâturage. In : *Pratiques d'élevage extensif. Identifier, modéliser, évaluer. Etude et recherches sur les systèmes agraires et le développement*, 27 : 237-263 INRA.
- Liker, A. & Bokony, V. (2009). Larger groups are more successful in innovative problem solving in house sparrows. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 106 : 7893-7898.
- Lima, S. L. (1986). Predation risk and unpredictable feeding conditions: determinants of body mass in birds. *Ecology*, 67 : 377–385.
- Lima, S. L. & Dill, L. M. (1990). Behavioral decisions made under the risk of predation: review and prospectus. *Canadian Journal of Zoology*, 68 : 619–640.
- Lima, S. L. (1995). Back to the basics of anti-predatory vigilance: the group size effect. *Animal Behaviour*, 49 : 11–20.
- Lima, S. L. & Bednekoff, P. A. (1999). Back to the basics of anti-predatory vigilance: can non-vigilant animals detect attack? *Animal Behaviour*, 58 : 537–543.
- Maynard-Smith, J. & Harper, D. (2003). *Animal Signals*. Oxford University Press, Oxford.
- Menzel, C. R. & Beck, B. B. (2000). Homing and detour in Golden Lion Tamarin social groups. In : *On the Move*. (Boinski, S. & Garber, P.A. Editions.), pp. 299-326, University of Chicago Press, Chicago.
- Meunier, H., Deneubourg J. L., & Petit O. (2008). How many for dinner? Recruitment and monitoring by glances in capuchins. *Primates*, 49 : 26–31.
- Michelena, P., Noel, S., Gautrais, J., Gerard, J. F., Deneubourg, J.-L. & Bon, R. (2006). Sexual dimorphism, activity budget and synchrony in sheep group. *Oecologia*, 148 : 170–180.
- Milinski, M., Lüthi, J. H., Eggler, R. & Parker, G. A. (1997). Cooperation under predation risk: Experiments on costs and benefits. *Proceedings of the Royal Society B Biological Sciences*, 264 : 831-837.
- Mottley, K. & Giraldeau, L.-A. (2000). Experimental evidence that group foragers can converge on predicted producer–scrounger equilibria. *Animal Behaviour*, 60 : 341–350.
- Moussaid, M., Perozo, N., Garnier, S., Helbing, D. & Theraulaz, G. (2010). The walking behaviour of pedestrian social groups and its impact on crowd dynamics. *PlosOne*, 5 : e10047. doi:10.1371/journal.pone.0010047.
- Parrish, J. K. & Edelstein-Keshet, L. (1999). Complexity, pattern, and evolutionary trade-offs in animal aggregation. *Science*, 284 : 99-101.
- Pays, O., Blomberg S. P., Renaud P-C., Favreau F-R. & Jarman, P. J. (2010). How unpredictable is the individual scanning process in socially foraging mammals? *Behavioural Ecology Sociobiology*, 64 : 443–454.



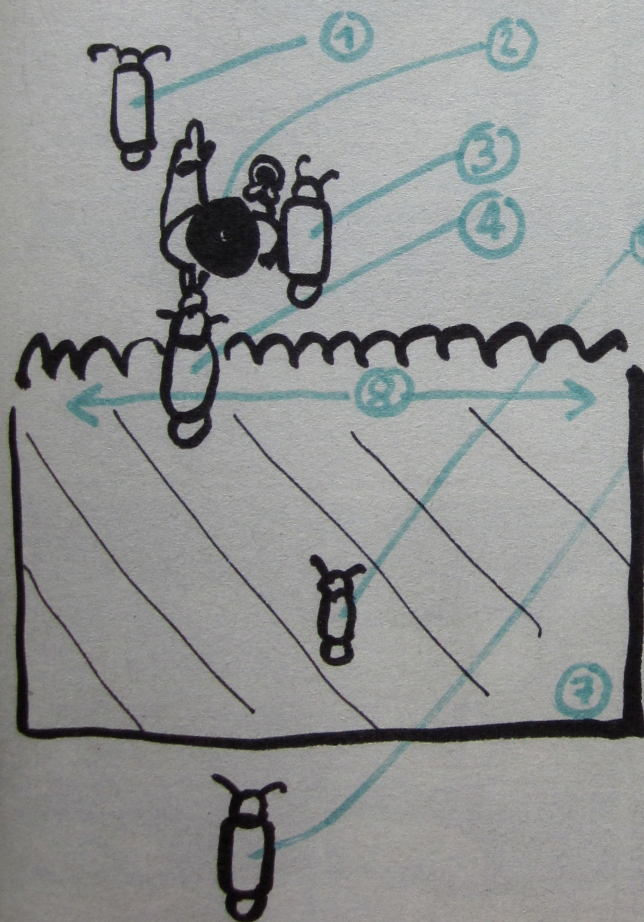
- Petit, O., Gautrais, J., Leca, J. B., Theraulaz, G. & Deneubourg, J-L. (2009). Collective decision-making in white-faced capuchin monkeys. *Proceedings of the Royal Society B*, 276 : 3495-3503.
- Pillot, M-H., Gautrais, J., Gouello, J., Michelena, P., Sibbald, A. & Bon, R. (2010a). Moving together: Incidental leaders and naïve followers. *Behavioral Processes*, 83 : 235-241.
- Pillot, M-H. & Deneubourg, J-L. (2010b). Collective movements, initiation and stops: diversity of situations and law of parsimony. *Behavioral Processes*, 84 : 657-661.
- Pillot, M.-H., Gautrais, J., Arrufat, P., Couzin, I. D., Bon, R. & Deneubourg, J.-L. (2010c). Scalable rules for effective decision-making in animal group. *Accepté dans plosOne pour publication sous réserve de modification*.
- Powell, G. V. N. (1974). Experimental analysis of the social value of flocking by starlings (*Sturnus vulgaris*) in relation to predation and foraging. *Animal Behaviour*, 22 : 501–505.
- Pratt, S. C. (2005). Quorum sensing by encounter rates in the ant *Temnothorax albipennis*. *Behavioral Ecology*, 16 : 488–496.
- Pulliam, H. R. (1973). On the advantages of flocking. *Journal of Theoretical Biology*, 38 : 419–422.
- Pulliam, H. R. & Millikan, G. C. (1982). Social organization in the nonreproductive season. In : *Avian biology* (Farner, D. S. & King, J. R. Editions) Academic Press, London.
- Quenette, P.-Y. (1990). Functions of vigilance behaviour in mammals: a review. *Acta Oecologia*, 11: 801–818.
- Ramseyer, A, Boissy, A., Thierry, B., Dumont, B. (2009). Individual and social determinants of spontaneous group movements in cattle and sheep. *Animal Behaviour*, 39 : 1319-1326.
- Rands, S. A. (2010). Self-improvement for team-players: The effects of individual effort on aggregated group information. *Plos One*, 5 (7): e11705. doi:10.1371/journal.pone.0011705.
- Reebs, S. (2000). Can a minority of informed leaders determine the foraging movements of a fish shoal? *Animal Behaviour*, 59 : 403-409.
- Rich Jr., H. B., Carlson, S. M., Chasco, B. E., Briggs, K. C. & Quinn, T. P. (2006). Movements of malesockeye salmon, *Oncorhynchus nerka*, on spawning grounds: effects of in-stream residency, density and body size. *Animal Behaviour*, 71 : 971-981.
- Roberts, G. (1996). Why individual vigilance declines as group size increases. *Animal Behaviour*, 51 : 1077-1086.
- Robinette, R. L. & Ha, J. C. (2001). Social and ecological factors influencing vigilance by northwestern crows, *Corvus caurinus*. *Animal Behaviour*, 62 : 447-452.
- Scott, J. P. (1956). The analysis of social organization in animals. *Ecology*, 37 : 212-221.

- Searcy, W. A. & Nowicki, S. N. (2005). *The Evolution of Animal Communication*. Princeton University Press, Princeton.
- Seeley, T. D. & Buhrman, S. C. (1999). Group decision making in swarms of honey bees. *Behavioural Ecology and Sociobiology*, 45 : 19–31.
- Sibbald, A. M. & Hooper, R. J. (2003). Trade-offs between social behaviour and foraging by sheep in heterogeneous pastures. *Behavioural Processes*, 61 : 1–12.
- Sueur, C. & Petit, O. (2008). Shared or unshared consensus decision in macaques? *Behavioural Processes*, 78 : 84–92.
- Sueur, C., Petit, O., & Deneubourg, J. L. (2009). Selective mimetism at departure in collective movements of *Macaca tonkeana*: an experimental and theoretical approach. *Animal Behaviour*, 78 : 1087–1095.
- Sumpter, D. J. T. (2006). *The principles of collective animal behaviour*. Philosophical Transactions of the Royal Society of London B, 361 : 5–22.
- Valone, T. J. (1989). Group Foraging, Public Information, and Patch Estimation. *Oikos*, 56(3) : 357–363.
- Vicsek, T., Czirók, A., Ben-Jacob, E., Cohen, I., & Shochet, O. (1995). Novel type of phase transition in a system of self-driven particles. *Physical Review Letters*, 75 : 1226–1229.
- Warburton, K. & Lazarus, J. (1991). Tendency-distance models of social cohesion in animal groups. *Journal of Theoretical Biology*, 150 : 473–488.
- Ward, A. J. W., Sumpter, D. J. T., Couzin I. D., Hart P. J. B. & Krause, J. (2008). Quorum decision-making facilitates information transfer in fish shoals. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 105 : 6948–6953.
- Woolf, A., O'shea, T. & Gilbert, D. L. (1970). Movements and behavior of bighorn sheep on summer ranges in Yellowstone national park. *Journal of Wildlife Management*, 34 : 446–450.

# ÉTUDE PHÉNOMÉNOLOGIQUE D'UN TROUPEAU EN ORDRE DE MARCHÉ

## PLAN

Géométrie du groupe.  
Jinsi vont les gens...



- ① La Dépassseuse  
Elle sait où l'on va dit-elle
- ② Le Berger
- ③ La Collante (chouchou)  
Frotte le patron
- ④ La Talonneuse  
Le nez sur la chaussonne
- ⑤ Le Petit qui cherche sa Mère
- ⑥ La Lanterne Rouge
- ⑦ Le Troupeau - voir ch. 2  
et annexes
- ⑧ La Ligne de Front





# Chapitre 7

*“La maturation est l’ensemble des phénomènes qui  
rendent un fruit mûr,  
la maturité est le résultat de tout ce travail.”*

Dictionnaire de français “Littré”

## Discussion générale

Ces travaux de thèse reposent sur un ensemble d’expériences destinées à approfondir notre compréhension des mécanismes impliqués dans la cohésion des déplacements collectifs chez les vertébrés. Pour mener à bien le travail expérimental, nous avons choisi d’étudier des groupes d’un ongulé domestique, le mouton Mérinos d’Arles, en période de fourragement. Les résultats expérimentaux ont permis de proposer un modèle de décision individuelle dont la formulation s’est nourrie d’une analyse fine des comportements des individus exprimés dans différentes conditions sociales.

D’un point de vue biologique, les déplacements collectifs chez les vertébrés peuvent être décomposés en deux grandes catégories (Woolf et al, 1973) : (1) les déplacements orientés vers un point spécifique observables sur de longues échelles d’espace et de temps et (2) les déplacements au cours du fourragement, observables sur de plus petites échelles de distance. C’est sur ce deuxième type de déplacements que nous nous sommes focalisés durant nos travaux de thèse.

Notre objectif était de mieux comprendre le lien entre les comportements au niveau individuel, les interactions entre les individus d’un groupe et la dynamique observée au niveau collectif. L’originalité de ce travail se situe à deux niveaux : (1) la quantification des comportements

impliqués dans le maintien de la cohésion des groupes lors de l'initiation d'un déplacement collectif à un niveau individuel; (2) l'utilisation d'un paradigme expérimental novateur nous permettant de discriminer une synchronisation des comportements résultant d'interactions sociales, d'une simple réponse commune à un stimulus externe.

Dans la suite de ce chapitre, nous présenterons dans un premier temps une discussion générale des résultats que nous avons obtenus en les resituant parmi ceux de la communauté des biologistes. Cette discussion sera articulée autour des trois grandes questions qui sont à l'origine de ces travaux: (1) caractériser un déplacement collectif et les mécanismes impliqués dans sa cohésion; (2) identifier la nature des informations utilisées par les individus du groupe pour interagir entre eux afin de maintenir une cohésion spatiale et temporelle; (3) poursuivre notre compréhension des mécanismes en considérant nos résultats avec une perspective plus écologique et évolutive, en discutant les conséquences fonctionnelles associées aux mécanismes observés. Puis dans un deuxième temps, nous dresserons les perspectives qu'ouvrent ces travaux de thèse.

## 7.1. DISCUSSION

### 7.1.1 Qu'est ce qu'un déplacement collectif ?

Un déplacement collectif se définit comme la manifestation d'un groupe d'animaux qui décident de partir / se déplacer en synchronie dans la même direction, préservant la cohésion sociale jusqu'à ce que le groupe s'arrête ou démarre une nouvelle activité, le tout aboutissant à un changement de lieu. Les seuls facteurs écologiques ne peuvent rendre compte du processus. Le maintien de la cohésion lors de l'initiation, au cours du déplacement et lors de l'arrêt du déplacement, implique que les décisions individuelles soient non indépendantes, reposant sur des interactions entre les membres du groupe. Ainsi, d'un point de vue dynamique, les déplacements collectifs peuvent être décomposés en trois grandes phases: (1) l'initiation, généralement déclenchée par un seul individu, (2) le déplacement, nécessitant le suivi de la part des congénères du groupe et (3) l'arrêt de tous les individus à un même endroit. Nous discuterons ces trois grandes phases à la lumière des résultats que nous avons obtenus durant ces travaux de thèse.

#### Initiation et initiateur

Une initiation correspond à un ou plusieurs individus qui s'éloignent du groupe pour se diriger vers une autre aire de fourragement ou vers un point spécifique et qui sont suivis par les congénères (Leca et al., 2003 ; Sueur et al., 2008 ; Bourjade et al., 2009). Dumont et al. (2005) définissent une initiation de déplacement collectif comme un changement d'activité et de lieu, immédiatement suivi par un changement semblable d'activité et de lieu des autres membres du groupe. Le départ peut (ou non) être précédé par un recrutement (vocalisations, mouvements de tête, regard en arrière, battements d'ailes (Kummer, 1968 ; Stewart & Harcourt, 1994 ; Prins, 1996 ; Sueur & Petit, 2008a ; Ramseyer et al., 2009b ; Bourjade & Sueur, 2010).

Dans des groupes d'animaux sociaux, la question de la qualité, du statut biologique ou social des initiateurs des déplacements collectifs a suscité de nombreux travaux (Lamprecht, 1991 ; Leca et al., 2003 ; Conradt & Roper, 2003 ; Rands et al., 2003 ; Couzin et al., 2005 ; Dumont et al., 2005 ; Biro et al., 2006 ; King, 2010 ; Petit & Bon, 2010). Dans certains groupes, un individu particulier peut être le seul à initier les déplacements (leadership individuel : Squires & Daws, 1975 ; Tallamy & Wood, 1986 ; Trillmich et al., 2004 ; Biro et al., 2006) mais, chez d'autres



espèces ou dans d'autres contextes ce rôle peut être aussi réparti entre tout ou partie des congénères du groupe (leadership distribué : Syme, 1981; Mazeroll & Montgomery, 1995; Leca et al., 2003 ; Dumont et al. 2005).

Se focaliser sur la qualité de l'initiateur et dans quelle mesure le leadership est exercé par un nombre variable de sujets oblitère d'autres questions majeures. En particulier, comprendre pour quelle raison un sujet initie et se trouve plus ou moins suivi s'avère tout aussi fondamental. Identifier comment les individus prennent une décision (suivre ou ne pas suivre) et dans quelle mesure les décisions des voisins influencent les décisions d'initier un déplacement et de suivre revêtent une importance non moins fondamentale pour saisir la dynamique des décisions collectives.

La motivation à changer d'activité ou de lieu peut être variable et différente selon les individus, et les connaissances qu'ils possèdent de leur environnement (Coolen et al. 2003 ; Doligez et al., 2003), de leurs réserves énergétiques (Conradt, 1998) et de leurs stratégies de fourragement. Ces facteurs modulant la décision de partir, influencent potentiellement la dynamique des suivis. Notre objectif étant d'étudier la dynamique des déplacements collectifs et la variation de cette dynamique en fonction du contexte social, nous nous sommes placés dans des conditions expérimentales nous permettant de contrôler l'influence des facteurs externes sur ces phénomènes.

Nous avons tout d'abord mis en place un protocole expérimental pour provoquer des départs collectifs afin de quantifier les réponses individuelles de suivi dans des conditions standardisées (Pillot et al., 2010a). Lors d'une première série d'expériences, nous avons déclenché des initiations, sur une courte distance au sein de petites arènes, en utilisant des individus entraînés à se diriger vers une cible par le biais d'une stimulation sonore. Dans ce contexte, nous avons démontré que n'importe quel individu qui s'éloigne d'un groupe, sans manifester de comportement particulier de pré-départ, peut déclencher un déplacement collectif (Pillot et al., 2010a). Dans ces expériences, les individus informés se dirigeaient jusqu'au pied de la cible sans jamais renoncer à leur déplacement.

Une deuxième série d'expériences concernait les déplacements de groupes d'individus au brout spontané dans des grands parcs. Les individus alternent des phases où tous se déplacent lentement au brout, tête baissée, et des phases où tous se déplacent tête levée sur de plus longues distances et avec une vitesse de déplacement plus élevée. Utilisant des critères similaires à ceux déjà définis dans la littérature (Leca et al., 2003 ; Dumont et al., 2005), nous avons sélectionné les initiations de déplacement d'une distance minimale parcourue de trois mètres. Cette série d'expériences en condition libre révèle la présence d'initiations n'aboutissant pas à des départs collectifs, et conduisant à des renoncements de la part du ou des initiateurs, comme chez certaines espèces de

primates (Byrne et al., 1990 ; Petit et al. 2009). Pour les tailles de groupe étudiées, en absence de suivi impliquant l'ensemble du groupe, les renoncements permettent de maintenir la cohésion du groupe (Chapitre 6.2.2.1). Une comparaison entre les initiations aboutissant à un suivi collectif et celles suivi d'un renoncement, permettrait de mettre en évidence les critères minimums et nécessaires pour induire un suivi collectif. Nous prévoyons une analyse descriptive des comportements des initiateurs dans la période précédant le départ pour savoir s'ils adoptent des comportements particuliers annonçant leur départ. Certaines études chez les mammifères suggèrent que les individus souhaitant initier un déplacement se tiendraient debout tête levée et orientée dans la direction désirée (Kummer, 1968 ; Stolba, 1979 ; Prins, 1996 ; Leca et al., 2003), ou qu'ils occuperaient une position spatiale particulière dans le groupe (Janson, 1990 ; Hall & Fedigan, 1997). Nous pourrions également relever si lors d'une absence de suivi, les initiateurs manifestent des comportement de recrutement avant de renoncer (vocalisations, regards en arrière...). Des analyses complémentaires pour quantifier et comparer les probabilités individuelles d'initier un déplacement, déterminer le temps séparant deux initiations consécutives ou encore la probabilité individuelle d'être suivi et de suivre, offriraient une caractérisation plus précise du concept d'initiation. Nous contribuerons ainsi substantiellement à la compréhension des mécanismes comportementaux qui régissent les départs collectifs chez les vertébrés.

### Le suivi

Comme détaillé dans l'introduction, de nombreuses études théoriques tentent d'expliquer la dynamique des déplacements collectifs d'animaux en utilisant des modèles tirés de la physique (Reynolds, 1987 ; Aoki, 1991 ; Warburton & Lazarus, 1991 ; Huth & Wissel, 1992 ; Gueron & Levin, 1995, 1996 ; Couzin et al., 2002 ; Couzin & Krause, 2003 ; Ballerini et al., 2008 ; Giardina, 2008 ; Helbing et al., 2000 ; Moussaid et al., 2009, 2010). Ces modèles sont basés pour la plupart sur le concept de « forces sociales », avec des règles individuelles simples d'interactions et / ou d'imitation pour rendre compte de la dynamique collective. Par exemple, un individu se rapproche de son congénère, s'aligne sur son déplacement ou s'en éloigne selon la distance relative qui l'en sépare, définissant ainsi trois zones, de répulsion, d'orientation et d'attraction. Ces premiers modèles tentent d'expliquer la cohésion des groupes au cours des déplacements mais ne disent rien de la mise en mouvement et de l'arrêt, puisque qu'ils font l'hypothèse d'une vitesse de déplacement non nulle et constante pour tous les individus.

Par la suite, d'autres modèles ont été développés pour rendre compte des règles utilisées lorsqu'un groupe d'animaux se trouve confronté à un choix entre sites de repos ou sites de nourriture à exploiter (Couzin et al., 2005 ; Pratt, 2005 ; Ward et al., 2008 ; Sumpter et al., 2009). Une nouvelle littérature apparaît, concernant les prises de décision et introduisant la notion de quorum dans le domaine des comportements collectifs d'animaux (Pratt, 2002, 2005, 2006 ; Seeley et al., 2004 ; Ward et al., 2008 ; Sumpter & Pratt, 2009 ; Petit et al., 2009). Chez les groupes d'animaux qui obéiraient à la règle du quorum, la probabilité de réaliser un comportement suit une fonction non-linéaire corrélée au nombre d'individus qui réalisent déjà ce comportement. Le quorum correspond à un nombre minimum d'individus (seuil) réalisant un comportement plutôt qu'un autre ou choisissant une direction parmi au moins deux alternatives. Une fois ce nombre seuil atteint, tout le groupe réalise ce comportement.

C'est en partie dans ce contexte que se placent nos travaux de thèse. En effet, une fois la mise en mouvement provoquée à l'aide de nos individus informés, nous avons quantifié la réponse des congénères du groupe confrontés à un choix binaire : partir ou rester. Les résultats expérimentaux obtenus suggèrent que chez le mouton, la dynamique des décisions individuelles de suivre ne correspond pas à une dynamique de type quorum, comme cela a pu être suggéré chez certaines espèces de poissons ou de primates (Ward et al., 2008 ; Petit et al., 2009). En effet, la probabilité individuelle de suivre dépend à la fois du nombre d'individus participant au déplacement mais également du nombre d'individus n'ayant pas encore adhéré (Pillot et al., 2010c). L'obtention de ces résultats repose sur l'utilisation d'un protocole novateur, impliquant différentes tailles de groupe. Nous montrons ainsi que la probabilité de suivre augmente avec le nombre d'individu partis, mais aussi qu'un suiveur de rang de départ  $i$  suit avec une probabilité qui diminue avec une taille de groupe qui augmente, dévoilant ainsi l'effet de rétention des congénères restants. Chez le mouton Mérinos, dans les conditions de départs provoqués, tous les suiveurs potentiels sont pris en compte dans la décision de suivre des congénères. Ainsi, pour ces tailles de groupe et en condition de départs provoqués, il n'y a pas chez le mouton Mérinos, de seuil en dessous duquel aucune réponse collective n'est observée ou à partir duquel tout le système répond, comme chez les fourmis, les poissons ou encore les primates (Pratt et al., 2002 ; Ward et al., 2008 ; Petit et al., 2009).

Il faut tout de même noter que lors des expériences en fourragement spontané, 13.6 % de l'ensemble des initiations relevées n'induisent pas de suivi, leur part étant indépendante de la taille du groupe (Chapitre 6.1). Une des grandes différences entre nos conditions expérimentales concerne la motivation des individus initiant le déplacement. En analysant ces tentatives

d'initiations avortées, nous pourrions identifier les variables causales telle qu'une distance minimum parcourue par l'initiateur ou une vitesse minimale de déplacement.

Un développement futur sera de spatialiser ce modèle de départ collectif en intégrant la position et l'orientation des individus, les inter-distances et la vitesse de déplacement. Ce développement permettra notamment de tester si la distance entre les individus entre en jeu dans la dynamique des réponses.

### L'arrêt

Chez les espèces grégaires, le maintien de la cohésion sociale et des avantages associés requiert également la mise en place de mécanismes de prises de décisions lorsque l'un des congénères d'un groupe en déplacement s'arrête. En effet, l'absence de cohésion à l'issue d'une migration revêt peu d'importance pour les individus d'espèces non grégaires ayant voyagé ensemble. Par contre, chez des espèces comme le mouton, la vie en groupe implique que les individus décident communément et simultanément de stopper le déplacement au même endroit. Tout comme pour l'initiation, des conflits de motivation peuvent surgir entre individus. Actuellement, peu d'études abordent ce sujet (Daruka, 2009), la plupart se focalisant sur le maintien de la cohésion durant les déplacements. Nous émettons l'hypothèse que les règles de décision impliquées dans une initiation pourraient s'appliquer également à l'arrêt des déplacements, reconnaissant que les règles d'initiation puissent varier d'une espèce à l'autre. En effet, lorsqu'un individu décide de stopper son déplacement, la probabilité que tous les congénères du groupe en fassent de même pourrait dépendre (1) du statut du premier individu à stopper (dominance, âge, etc.), (2) du nombre d'individus qui adopte le même comportement d'arrêt (réponse de type quorum) ou encore (3) que cette décision dépende à la fois du nombre d'individus arrêtés et du nombre d'individus encore en mouvement, comme c'est le cas pour les initiations chez le mouton Mérinos (Pillot et al., 2010c).

Les expériences que nous avons déjà réalisées offrent l'opportunité de répondre à ces questions. Un prochain travail sera donc de quantifier précisément la dynamique des arrêts et tester si les règles de décisions individuelles obéissent à la même logique que pour le suivi. Nous entreprendrons également une analyse spatiale complémentaire de celle des initiations.

### 7.1.2 A quels stimuli répond un individu ?

Quand un individu décide de se déplacer vers une nouvelle aire alimentaire ou un point d'eau, les congénères du groupe ne possèdent vraisemblablement aucune information sur la motivation de l'individu et sur la pertinence de l'information qu'il détient (Couzin et al., 2005). Ainsi, lors d'une initiation, les potentiels suiveurs se trouvent confrontés à un choix : rester, suivre l'individu qui s'éloigne ou se déplacer dans une autre direction. La plupart des modèles théoriques de déplacement proposés dans la littérature supposent que les comportements d'un individu évoluent en fonction de la distance qui le sépare de ses plus proches voisins (Warburton & Lazarus, 1991 ; Huth & Wissel, 1992 ; Couzin et al., 2002 ; Couzin & Krause, 2003), et seraient parfois le produit d'une simple règle d'imitation du comportement de voisins (Goss et al., 1989 ; Laland et al., 1997 ; Danchin et al., 2004). D'autres travaux mettent en avant la prise d'informations sur l'environnement et le partage de celle-ci. Les individus d'un groupe peuvent avoir une connaissance de leur environnement (1) acquise individuellement (par essai-erreur) mais (2) peuvent aussi coupler cette information à celle implicitement ou explicitement fournie par les congénères (Valone et al., 1989 ; Danchin et al., 2004 ; Dall et al., 2005). Lorsqu'un individu possède une information, elle peut être (1) dissimulable ou non accessible (information privée) ou (2) rendue publique, car transmise intentionnellement par le biais de signaux publics, ou transmise par inadvertance par le biais d'indices publics (Danchin et al., 2004 ; Danchin et al., 2005 ; Figure 7.1).

Une fois collectées, ces informations sont potentiellement traitées et utilisées par les individus pour prendre des décisions en fonction des situations auxquelles ils se trouvent confrontés. Par exemple, lors d'un choix entre deux chemins, Ward et al. (2008) montrent que la probabilité pour qu'un individu prenne une des directions dépend du nombre d'individus dans chaque direction.

Considérant l'importance de la prise d'information sur les prises de décisions, nous avons utilisé des variantes du paradigme mis au point durant la thèse, nous permettant d'agir sur l'état comportemental des membres du groupe afin de mesurer les conséquences sur la dynamique des déplacements collectifs (Conradt & Roper, 2005 ; Couzin et al., 2005 ; Dall et al., 2005 ; Biro et al., 2006 ; Sumpter, 2006). Ces variantes reposant sur l'application des stimuli différents ont permis également de jouer sur la rapidité à laquelle l'information pouvait être perçue, et ainsi d'observer les conséquences sur la dynamique des déplacements collectifs.

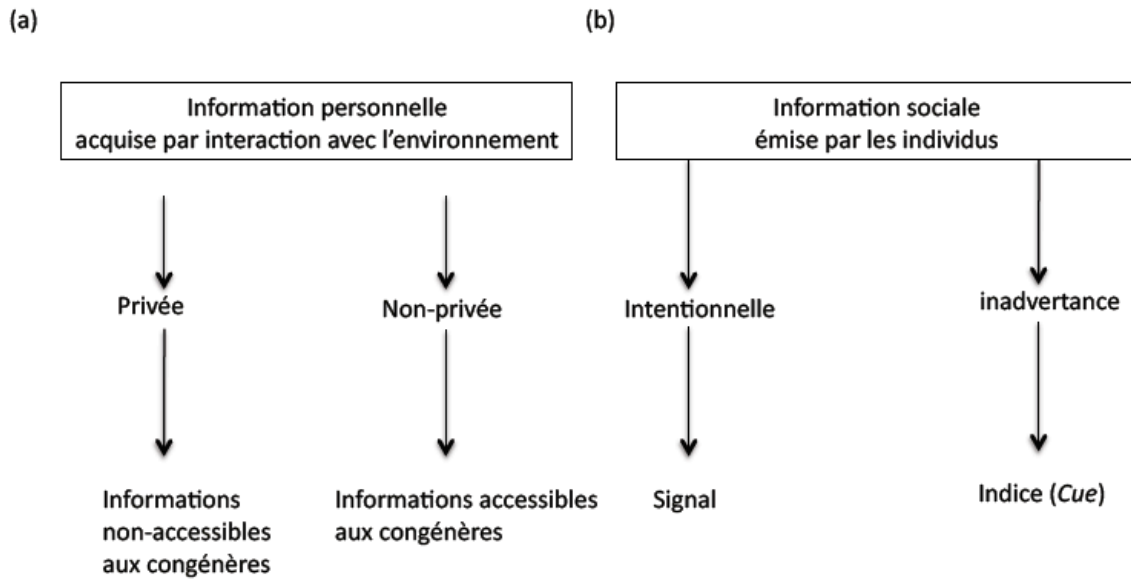


Figure 7.1 : Classification des potentielles sources d'informations disponibles pour les individus, selon qu'elles sont obtenues par (a) interactions directes avec l'environnement (information personnelle) ou (b) en observant le comportement des congénères (information sociale). Inspiré de Danchin et al., (2005) et Dall et al., (2005).

### Stimulus public

L'utilisation d'un stimulus public (signal sonore) nous a permis de contrôler l'état d'attention des individus naïfs en induisant une posture debout tête redressée, que la littérature qualifie d'état de vigilance ou d'alerte, chez tous les individus (Dimond & Lazarus, 1974 ; Lima & Bednekoff, 1989). Dès lors, quand un individu entraîné se déplace vers la cible d'où provient le stimulus sonore, tous les membres du groupe ont la même probabilité de voir le départ du congénère et par conséquent la même probabilité théorique de répondre à ce départ. En effet, selon certains auteurs, le niveau de vigilance et donc d'acquisition d'informations concernant tant l'environnement écologique que social dépendrait de la position de la tête. La posture tête basse serait moins favorable pour détecter les prédateurs comparativement à la posture tête redressée (Lima & Bednekoff, 1989). La perception de l'initiation d'un départ peut donc être retardée lorsque les congénères s'alimentent (tête baissée), l'adhésion et la dynamique du déplacement pouvant en être modifiées par rapport à des conditions où tous les individus auraient la tête redressée.

Au cours des trois séries d'expériences, onze individus différents ont été utilisés pour déclencher des déplacements. Notons que le simple départ d'un congénère du groupe suffit pour

déclencher un départ collectif (Pillot et al., 2010a). Ainsi, un changement d'activité s'avère être une information suffisante pour engendrer une réponse comportementale des congénères du groupe, comme cela a déjà été démontré dans certaines études (Galef & Giraldeau, 2001 ; Valone & Templeton, 2002 ; Danchin et al., 2004 ; Dall et al., 2005). N'importe quel individu du groupe qui décide de s'éloigner peut déclencher un déplacement collectif, devenant incidemment un leader (Levin, 1996 ; Sueur & Petit, 2008 ; Pillot et al., 2010a). La quantification des réponses individuelles révèle que la décision de suivre chez le mouton Mérinos, repose sur un double effet mimétique répondant à une attraction des congénères déjà partis mais également de ceux pas encore partis (Pillot et al., 2010c). Par conséquent, les activités des congénères et le nombre impliqué dans chacune d'entre elles sont des informations pertinentes, contribuant à la cohésion des groupes au fourragement. Ces résultats, en accord avec ceux trouvés dans les divers travaux sur les avantages de la vie en groupe, illustrent l'importance de la présence des congénères et de leurs comportements dans les stratégies anti-prédatrice et de recherche de nourriture (Beauchamp, 1998 ; Giraldeau & Caraco, 2000 ; Galef & Giraldeau, 2001 ; Krause & Ruxton, 2002 ; Liker & Bokony, 2009).

### *Stimulus privé*

Dans le milieu naturel, les animaux au fourragement alternent régulièrement des périodes d'alimentation (tête baissée) et de vigilance (tête levée) durant lesquelles ils peuvent acquérir différents types d'informations (présence d'un prédateur, comportement des congénères, etc.). La fréquence de l'alternance et la durée de ces événements peuvent être variables et semblent être modulées par le nombre de congénères présents (Quenette, 1990 ; Roberts, 1996). Si les postures jouent effectivement un rôle majeur dans la perception de l'état et de la position des congénères (Lima & Bednekoff, 1989), cet effet de la taille du groupe sur la fréquence des postures est donc susceptible d'affecter la dynamique des réponses individuelles, et par conséquent d'influencer la dynamique de déplacement des groupes.

Remplacer le stimulus public par un stimulus privé visait à quantifier la dynamique des réponses de suivi dans des conditions où les individus naïfs étaient en comportement spontané. Les résultats de la quantification des réponses individuelles nous enseignent que les moutons suivent les mêmes règles de décision, que les groupes soient tout ou partiellement composés d'individus en posture de vigilance (Chapitre 6.1.4.3). Nous nous attendions cependant à ce que la dynamique des suivis soit plus lente avec l'utilisation d'un stimulus privé. Nous avons

effectivement obtenus des différences de dynamiques peu marquées entre les deux situations, reflétées seulement au niveau des valeurs des paramètres des termes de l'équation de réponse. De façon inattendue, les brebis tendent à suivre plus promptement l'initiateur stimulé par le stimulus privé, notamment dans les plus petites tailles de groupes (Chapitre 6.1.4.3). Malgré la familiarisation des individus naïfs au stimulus sonore, son émission soudaine pourrait engendrer un stress modéré, expliquant la discordance entre notre hypothèse et les résultats expérimentaux. Cet effet s'atténue pour les plus grandes tailles de groupes ( $N = 6$  et  $8$  individus), ce qui pourrait s'expliquer par un effet d'apaisement lié à la présence des congénères (*social buffering effects*, voir pour revue de Kikusui *et al.*, 2006) croissant avec la taille du groupe (Mendoza *et al.*, 1978 ; Thorsteinsson *et al.*, 1998 ; Boissy & Le Neindre, 1990).

Ce résultat inattendu nous a incité à comparer les dynamiques des réponses des premiers suiveurs dans la condition utilisant le stimulus privé, en fonction de leur état comportemental. Nous avons en particulier testé si la probabilité de suivre en premier rang était influencée par la posture au moment du départ de l'individu entraîné. Selon l'hypothèse de Lima & Bednekoff (1989), la probabilité de réponse des individus tête levée devrait être plus élevée que celle des individus tête baissée. Les résultats obtenus infirment cette hypothèse puisque la proportion de premier suiveur tête relevée est égale à la proportion d'individus ayant la tête levée au départ de l'initiateur (Chapitre 6.1.4.3). Il faut tout de même noter que l'effet de la posture proposé par Lima & Bednekoff (1989) a été démontré pour la détection de prédateurs en milieu semi-naturel. Dans nos conditions expérimentales de pâturage homogène et peu élevé ( $< 10\text{cm}$ ), de petites tailles de groupes ( $< 8$ ) et une proximité élevée des membres (médiane des distances aux plus proches voisins  $< 2\text{ m}$  dans les groupes de quatre individus et plus, Michelena *et al.*, 2008, Pillot *et al.*, 2006), tous les membres du groupe se voient, de sorte que tout départ survient à faible distance et demeure détectable visuellement même pour des individus tête baissée. En outre le bruit produit par les sabots d'un congénère se déplaçant pourrait être perceptible quelle que soit l'activité dans laquelle un mouton voisin se trouve. Pour tester cette hypothèse dans un contexte expérimental plus proche de celui de Lima & Bednekoff (1989), nous pourrions observer le comportement des individus du groupe à l'approche d'un chien, quantifier la probabilité individuelle de le détecter en fonction de l'état de vigilance et mesurer la propagation de cette information.

Nos résultats nous enseignent aussi qu'avec ces deux types de stimuli, la latence de réponse des premiers suiveurs est corrélée positivement à la vitesse de déplacement des entraînés. La vitesse d'éloignement de l'initiateur ou l'éloignement en tant que tel n'engendre pas de changement de règle de prise de décision au niveau individuel, s'exprimant plutôt par un changement quantitatif. Des résultats similaires ont déjà démontré, dans un contexte de prise de décisions chez d'autres



espèces, qu'un transfert d'information efficace peut avoir lieu dans des groupes d'animaux sociaux même en absence de signaux explicites ou d'autres mécanismes complexes (Couzin et al., 2005). Par exemple, chez le gorille des montagnes, l'initiateur est plus souvent suivi lorsqu'il part soudainement (Schaller *in* Leca et al., 2003) ou encore, chez le chimpanzé (*Pan troglodytes*), les individus du groupe semblent considérer la vitesse de déplacement des congénères comme une information pertinente dans leur décision de suivre (Menzel, 1971). Les variations de vitesse spontanée de nos brebis entraînées renforcent l'intérêt d'un projet déjà envisagé, consistant à faire varier expérimentalement la vitesse de déplacement des initiateurs pour apprécier les conséquences sur la prise de décision individuelle et collective. Ces résultats expérimentaux, complétés par ceux correspondant aux enregistrements des groupes se déplaçant spontanément, constituent cependant une source d'analyse préalable qui pourrait compléter notre connaissance des indices impliqués dans la dynamique des suivis lors des initiations de mouvement.

### Situation spontanée

En plaçant des groupes dans des parcs de grande superficie, délimités dans des pâturages équivalents à ceux des petites arènes, nous avons étudié la dynamique des déplacements et le maintien de la cohésion sociale lors du fourragement en fonction de la taille des groupes, en milieu ouvert et sans contrôler la motivation des initiateurs. Les brebis alternent des phases de prise alimentaire où les individus se déplacent à vitesse lente, et des phases de déplacement à vitesse plus rapide (tête haute), déclenchées par le départ d'un individu généralement rapidement suivi par ses congénères. Ces déplacements collectifs s'achèvent par un retour au brout de tous les membres du groupe.

Dans ces conditions expérimentales, il a fallu définir une initiation a priori selon des critères précis afin de pouvoir les identifier. Utilisant les critères utilisés dans des études réalisées sur d'autres mammifères (primates : Leca et al., 2003 ; Sueur et Petit, 2008, ongulés : Dumont et al., 2005), nous avons défini une initiation comme étant un déplacement d'un individu tête levée au dessus de la colonne vertébrale, s'éloignant du groupe d'une distance minimale de trois mètres.

Si les expériences en grands parcs offrent l'opportunité d'observer des initiations sans suivi (13,6%), non observées dans les conditions expérimentales précédentes, nous constatons tout de même que les initiations de mouvement sans suivi et sans renoncement sont plus rares que dans l'étude de Ramseyer et al. (2009e) chez les brebis Romanes, qui comptabilisent environ 40%. Cette différence peut s'expliquer par le contexte d'étude puisque les observations de Ramseyer et

al. (2009e) se réfèrent à la transition entre période de repos et période d'activité. En outre, leur définition d'un départ inclut la transition du repos vers l'alimentation, ce qui n'est pas le cas dans celle que nous avons retenue. La capacité à s'éloigner sans suiveur, moins marquée dans nos travaux, peut également découler de la grégarité potentiellement plus marquée chez les Mérinos que chez les Romanes utilisées par Ramseyer et al. (2009). Enfin, la distance retenue pour définir un déplacement, basée sur une distance d'éloignement minimale, peut rendre compte de la fréquence élevée d'individus se déplaçant seul, aussi observé chez les oies domestiques (Ramseyer et al., 2009d).

Considérant les initiations avec suivi, nous avons dans un premier temps cherché à vérifier si les règles de prise de décision révélées dans les conditions expérimentales où la motivation de l'initiateur était contrôlée, s'appliquaient aux conditions où les initiations de déplacements répondent à des motivations diverses et inconnues de l'expérimentateur. Les premiers résultats obtenus mettent en évidence la robustesse des règles comportementales individuelles auxquelles obéit le mouton Mérinos. En effet, indépendamment du contexte social (taille de groupe) ou de la motivation de l'initiateur (contrôlée ou non), les potentiels suiveurs obéissent à la même règle de prise de décision. Les valeurs des paramètres de l'équation de la fonction de réponse diffèrent peu entre les trois types d'expériences (chapitre 6.2), ce que nous discuterons dans le paragraphe suivant. La figure 7.2 illustre la dynamique collective des réponses de suivi (latences moyennes des premiers suiveurs et temps nécessaire pour que tout le groupe ait réagi) selon les trois conditions expérimentales. Malgré les variations des valeurs des paramètres de fonction de réponse, nous constatons que les données expérimentales obtenues dans les conditions contrôlées sont contenues dans l'écart type de celles obtenues en condition spontanée, suivant des profils de courbes relativement similaires.

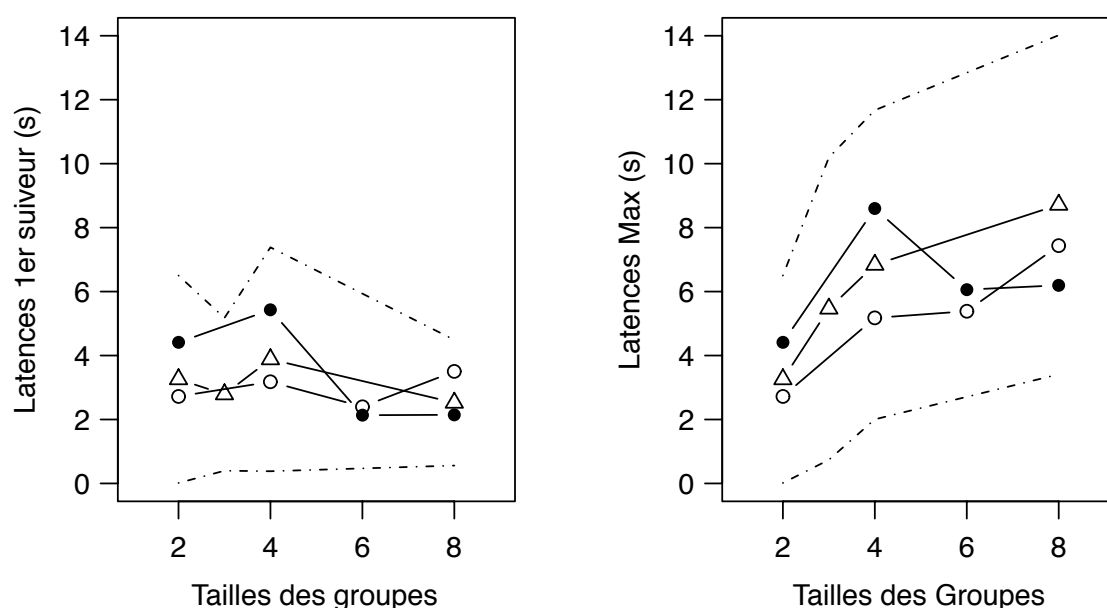


Figure 7.2 : Résultats de la dynamique collective pour chaque taille de groupe ( $N = 2, 3, 4, 6, 8$ ): (A) latence moyenne du premier suiveur et (B) durée moyenne de fission du groupe (soit la latence moyenne entre le départ de la brebis entraînée et le départ du dernier suiveur) pour le stimulus public (rond noir), privé (rond blanc) et les conditions spontanées (triangles). Les lignes pointillées correspondent à l'écart type des valeurs obtenues pour les conditions spontanées.

En revanche, l'existence d'initiations sans suivi et conduisant toujours à un renoncement de la part de l'initiateur qui retourne vers le groupe distingue les expériences de déplacement spontanées de celles avec déplacements contrôlés. Lors de ces dernières, que se soit avec un stimulus public ou privé, tous les départs des individus entraînés avaient induit un suivi collectif des congénères du groupe, à l'exception de deux cas pour les expériences avec stimulus privé (2/136). Ce comportement de renoncement n'est cependant pas nouveau puisqu'il a déjà été observé chez des primates (Byrne et al., 1990 ; Petit et al., 2009) ou encore chez les ongulés (Berger, 1977).

Nos résultats ont montré que la vitesse de déplacement des individus entraînés influençait le délai de réponse des premiers suiveurs (Chapitre 6.1.4.4). Comme précédemment souligné, identifier les variables expliquant les initiations non suivies, permettrait notamment de calculer une vitesse minimale potentielle ou distance minimale induisant un suivi partiel ou total. La présence de renoncement met également en évidence que pour ces différentes tailles de groupe observées et dans ces conditions, la cohésion des groupes lors du fourragement est très forte.

Le comportement de renoncement observé chez le mouton Mérinos pourrait indiquer que les initiateurs tiendraient compte du comportement des congénères, comme déjà démontré chez les primates non humains (Menzel & Beck, 2000 ; Meunier et al., 2008 ; Sueur & Petit, 2009). Cette propension à renoncer pourrait traduire soit une faible motivation à partir (Eibl-Eibesfeldt, 1984), soit une forte sensibilité à l'isolement. Pour savoir si les brebis sont sensibles à un nombre minimum ou une valeur seuil de suiveurs pour ne pas renoncer, comme mis en évidence chez les primates (Weidenmüller, 2004 ; Mailleux et al., 2006 ; Petit et al., 2009), il sera nécessaire de quantifier les taux de renoncement en fonction du pourcentage d'adhésion.

### 7.1.3 Conséquences fonctionnelles

#### Fonction de réponse

L'ensemble des expériences de cette thèse s'articule autour d'un paradigme expérimental permettant d'étudier précisément (1) les stimuli impliqués dans la cohésion des groupes lors d'initiations de déplacements au fourragement et (2) les prises de décisions individuelles et collectives. En déclinant ce paradigme, nous avons réalisé plusieurs séries d'expériences, débutant avec des conditions expérimentales permettant de contrôler tant les initiations que l'état comportemental des potentiels suiveurs pour finir par des conditions sans contrôle sur ces variables, permettant ainsi de se rapprocher des conditions naturelles. Quelles que soient les conditions expérimentales, le mouton Mérinos d'Arles suit la même règle générale de prise de décision : suivre les individus partis et rester avec les individus non partis. Cependant, nous avons observé que la dynamique des réponses évoluait avec les variations du contexte socio-écologique, se traduisant par des modulations des valeurs des paramètres de la fonction de réponse (Chapitres 6.1 et 6.2).

A la fin du chapitre 5, nous avons discuté de la sensibilité de ces paramètres, notant que les valeurs obtenues dans les conditions du stimulus public permettaient de minimiser le temps nécessaire pour que tout le groupe se soit mis à suivre (latence entre le départ de l'initiateur et le départ du dernier individu du groupe ; Pillot et al., 2010c). En réalisant cette même simulation pour les deux dernières conditions (conditions du stimulus privé et spontanées), nous observons le même pattern (Figure 7.3). En conservant les valeurs expérimentales correspondantes de  $\alpha$ , les rapports entre  $\beta / \gamma$  et en faisant varier les valeurs de  $\beta$  de 0 à 2, nous observons que les valeurs expérimentales obtenues sont très proches des valeurs théoriques qui permettent de minimiser le temps de réponse du groupe dans les trois conditions.

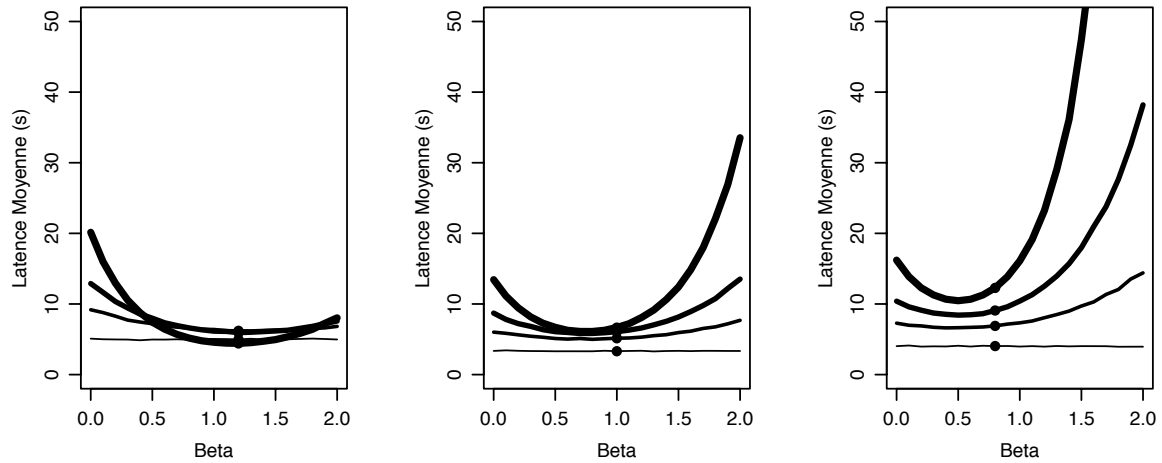


Figure 7.3 : Modulation de la dynamique des réponses en fonction des valeurs du paramètre  $\beta$  de la fonction de réponse  $\mu(D,S) = \alpha \frac{D^\beta}{S^\gamma}$ . Temps moyen nécessaire pour que tous les membres du groupe aient pris la décision de suivre (latence entre le départ de l'initiateur et du dernier individu) pour différentes tailles de groupe  $N = 2, 4, 8$  et  $32$  (de la courbe la plus fine à la plus épaisse) et selon les valeurs de paramètres expérimentaux dans les conditions avec (A) le stimulus public ( $\alpha = 0.19$  et  $\beta / \gamma = 0.5$ ), (B) le stimulus privé ( $\alpha = 0.33$  et  $\beta / \gamma = 1.3$ ) et (C) les initiations spontanées ( $\alpha = 0.26$  et  $\beta / \gamma = 1$ ). Les points noirs correspondent aux valeurs expérimentales des temps moyens obtenus pour chaque condition.

Nous avons déjà souligné que les valeurs des paramètres  $\alpha$  et  $\gamma$  diffèrent peu selon les conditions ( $\alpha = 0.19$  vs  $0.33$  vs  $0.26$  et  $\gamma = 0.6$  vs  $0.82$  vs  $0.56$  pour stimulus public, privé et les conditions spontanées respectivement). Par contre, les valeurs de  $\beta$  décroissent ( $1.16$  vs  $1.05$  vs  $0.67$ ), chutant de moitié lors du passage des conditions les plus contrôlées, avec l'utilisation du stimulus public, aux conditions les moins contrôlées pour les initiations spontanées dans les grands parcs. Cette chute de  $\beta$  traduit que les individus ayant déjà pris la décision de partir, perdent graduellement de leur pouvoir d'attraction quand le nombre de potentiels suiveurs au brout, tête baissée, s'accroît lors d'une initiation. La diminution de l'attraction des individus partis pourrait traduire une réduction du stress associé au lever du panneau et du stress associé au comportement des voisins. En effet, selon certaines revues, une diminution du temps individuel passé en posture de vigilance semblerait être perçue par les congénères du groupe comme une diminution du risque de prédation et donc du niveau de stress des individus (Fernández-Juridic & Kacelnik, 2004, see also Elgar, 1989 ; Sirot, 2006).

Une initiation de déplacement est un stimulus qui semble être puissant puisqu'il déclenche chez les Mérinos un suivi dans plus de 90% des cas. La puissance de ce stimulus peut-être renforcée par

la posture « tête redressée » (associée potentiellement à une situation anxiogène), cette combinaison ayant un potentiel déclenchant croissant avec le nombre de congénères dans cette posture. A contrario, la posture « tête baissée » et les actes impliqués dans l'alimentation pourraient être apaisants ou non anxiogènes et donc en compétition avec l'initiation d'un déplacement. Plus le nombre d'individus qui s'alimentent croît, moins une initiation tend à être imitée.

Alternativement, on peut attribuer la diminution de  $\beta$  au nombre décroissant de sujets en posture tête levée entre les trois conditions expérimentales, donc à une réduction du potentiel collectif de détection d'un départ qui aurait comme effet de retarder la latence de suivi, et donc le taux de départ (ou probabilité par unité de temps de partir). Cependant, la comparaison de nos résultats obtenus avec stimuli privé et public montre que l'activité alimentaire ne constitue pas un frein au suivi. Cela signifie que dans ces conditions environnementale et sociale, de végétation basse et de nombre réduit de congénères, la capacité à détecter une initiation « tête basse » égale celle associée à la posture « tête haute ». En condition de végétation plus élevée ou de taille de groupe plus grande, donc d'obstruction visuelle accrue, la position « tête haute » doit incontestablement faciliter la détection des initiations, influencer la dynamique de suivi et donc la cohésion sociale. Ces hypothèses vont dans le sens des résultats proposés par Lima & Bednekoff (1999) pour qui la posture « tête levée » permet une meilleure détection des prédateurs à longue distance que la position « tête baissée ». Par une réponse plus rapide de suivi, les individus bénéficieraient des avantages conférés, de la préservation de la taille des groupes dans des situations environnementales à risques accrus (Sirot, 2006).

La sensibilité à des stimuli environnementaux (dérangement, prédateurs, compétition) ou internes (niveau d'anxiété, satiété) influence la tendance à initier des déplacements et contribue à rendre certains individus plus fréquemment leader que d'autres congénères, qui, par leur tendance à l'allélomimétisme, fortement marquée chez les moutons Mérinos, les rendent plus fréquemment suiveurs (Scott, 1956). Dans une étude sur les épinoches, Harcourt et al. (2009) confirment l'effet du tempérament sur la tendance à initier des déplacements. La probabilité plus importante à initier des départs pour les individus téméraires, couplée à une faible propension à suivre, rend certains individus plus fréquemment leader que d'autres. La propension à initier des déplacements peut non seulement être due à une différence de tempérament mais peut également résulter d'une différence d'état de satiété ou de besoins physiologiques (Krause, 1993 ; Krause et al., 2000 ; Fischhoff et al., 2007) ou encore à une différence de taille corporelle (Pitcher et al., 1982 ; Krause et al., 1998 ; Reebs, 2001). Gautrais et al. (2007) quant à eux, montrent que chez le mouton Mérinos, la probabilité par unité de temps de changer de comportement (actif vs inactif) augmente

avec le nombre d'individu ayant déjà adopté ce comportement, mettant ainsi en évidence un effet de facilitation sociale impliqué dans le maintien de la cohésion des groupes.

Lorsque certains individus possèdent une information pertinente sur la localisation de la nourriture (Reebs, 2000, 2001 ; Couzin et al., 2005 ; Karplus et al., 2007) et que l'identité des individus informés peut dépendre du contexte, le statut d'initiateur et de suiveur peut être réversible, renforçant ainsi les avantages de la vie en groupe (Krause & Ruxton, 2002 ; voir aussi revue Reebs, 2010).

### *Renoncement en condition spontanée*

Les expériences réalisées en grands parcs révèlent que certaines initiations n'induisent pas de départs collectifs et, dans ces cas, s'achèvent par un renoncement à s'éloigner et un retour de l'initiateur auprès du groupe.

Les déplacements des individus entraînés lors des initiations provoquées résultent d'un « apprentissage » à se diriger vers un panneau à valeur alimentaire. Les déplacements quasi systématiques (98,5% des tests) dévoilent une motivation contrôlée et suffisamment importante pour que ceux-ci s'effectuent sans renoncement. L'absence de renoncement dans ces expériences peut s'expliquer par la nature de la motivation (Eibl-Eibesfeldt, 1984), les déplacements aboutissant à une récompense alimentaire, absente dans les groupes en déplacements spontanés. D'après des travaux réalisés chez le mouton, lorsque la distance entre une source de nourriture et les congénères excède 35 mètres, les individus soumis au compromis ne quittent plus le groupe (Dumont & Boissy, 2000 ; Boissy & Dumont, 2002). Dans notre cas, les déplacements surviennent dans des petites arènes (25 mètres de diamètre) dans lesquelles les initiateurs, individus informés, ont subi l'entraînement, ce qui rend le dispositif expérimental familier. La combinaison de l'obtention d'une récompense, de la familiarisation à l'aire expérimentale et d'une distance à parcourir inférieure à 20 m peut atténuer le conflit produit par l'éloignement du groupe. Les initiateurs de déplacements spontanés ne bénéficient ni d'une récompense ni d'une familiarité aussi élevée aux grands parcs, et les distances parcourues lors de leurs déplacements peuvent s'étendre de 3 à 70 m. De plus, si le coût énergétique immédiat généré par un suivi potentiel s'avère modéré sur quelques dizaines de mètres, il peut devenir plus élevé dans le cas d'un suivi systématique d'un individu qui initie fréquemment des déplacements, car le temps passé à suivre, est un temps qui n'est pas alloué à l'alimentation. De plus, nous pouvons émettre l'hypothèse que la motivation pour un même initiateur varie, se reflétant potentiellement par une différence de



vitesse d'éloignement, de posture, mais aussi un seuil de réponse aux comportements des congénères variable. Le nombre de suiveurs mais aussi le délai de suivi ou la distance d'éloignement sans suivi pourraient conduire les initiateurs à stopper leur déplacement et retourner vers le groupe si ces variables n'atteignent pas une valeur seuil. Petit et al. (2009) montrent qu'une partie des renoncements chez le singe capucin s'expliquent par un nombre de suiveurs inférieur à une valeur seuil de trois. Des analyses complémentaires devraient nous permettre de vérifier si une initiation de mouvement sans renoncement peut également dépendre d'un nombre seuil de suiveurs chez le mouton.

La tendance grégaire et les affinités sociales peuvent elles-mêmes varier au sein d'une population, selon le sexe et l'âge des individus (Villaret & Bon 1998). Sueur et al. (2009) montrent que chez le macaque de Tonkean, la probabilité d'être suivi dépend du degré d'affiliation entre les individus. Leca et al. (2003) ont, quant à eux, montré que la capacité à entraîner des congénères variait selon les individus chez les capucins moines, ce qui pourrait suggérer que le renoncement puisse également dépendre de l'identité des brebis.

Dans nos expériences, nous nous sommes appliqués à travailler uniquement avec des groupes de femelles du même âge et sans lien de parenté. Il serait intéressant d'utiliser notre protocole sur des groupes de composition hétérogène en âge, ou en lien de parenté, ou en tempérament, ou encore en faisant varier le ratio mâles / femelles et d'observer séparément l'effet de ces différents facteurs sur la dynamique des déplacements.

L'éloignement du groupe peut s'accompagner d'une position périphérique ou d'un isolement et donc d'une perte ou réduction des bénéfices que confère la vie en groupe. Cela peut notamment se traduire par une augmentation des risques de prédation. Radford (2004) remarque que chez les iriseurs moqueurs (*Phoeniculus purpureus*), une partie des éloignements peut s'effectuer sans vocalisation et se prolonger soit par un retour avec vocalisations soit se poursuivre silencieusement. La première option s'observe plus souvent chez les individus dominants, alors que la seconde survient proportionnellement plus fréquemment chez les subordonnés. Selon Radford (2004), en s'éloignant silencieusement, les subordonnés pourrait compenser la diminution de la protection par le groupe par un meilleur accès à des ressources alimentaires.

Dans nos expériences, les ressources étaient non limitantes et assez homogènes. L'accès à des ressources plus abondantes ou de meilleure qualité se trouve limité et ne peut être observé dans ces conditions. Cependant, Michelena et al. (2009, 2010) montrent que lorsque l'aire alimentaire devient restrictive, les groupes se disloquent. Ainsi, dans des conditions hétérogènes et après une longue période de repos, lorsque le niveau de satiété est faible et les réserves énergétiques

différentes entre membres du groupe, nous pourrions nous attendre à ce que les initiations sans suiveurs surviennent plus fréquemment en raison d'un conflit entre rester pour maintenir les avantages de la vie en groupe et quitter le groupe pour s'alimenter qui devient trop important.

#### **7.1.4 Conclusions générales**

A la question « Quels sont les stimuli sociaux impliqués dans la prise de décision de suivre chez le mouton Mérinos d'Arles? », nous pouvons répondre que dans des conditions écologiques contrôlées, offrant une ressource alimentaire homogène et suffisante, la règle de prise de décision est la même quel que soit l'état comportemental des membres du groupe. Nous avons mis en évidence que le mouton Mérinos ne suit pas une règle de réponse de type quorum. La prise de décision est influencée par une forte grégarité et répond à un double jeu de stimuli: une attraction exercée par les congénères en déplacement et une attraction vers les membres du groupe n'ayant pas adhéré au déplacement. Nous avons également démontré que la vitesse de déplacement des initiateurs influence la latence des réponses des premiers suiveurs, pouvant ainsi être considérée comme une information sociale publique (Dall et al, 2005 ; Danchin et al, 2004). Des analyses supplémentaires seront nécessaires pour approfondir nos connaissances sur de potentielles informations additionnelles (posture de l'initiateur, position des oreilles, regard en arrière, arrêt(s) durant le départ, distance parcourue, etc.) considérées par les congénères dans leur prise de décision. Il conviendra aussi de vérifier si l'état comportemental (posture de vigilance ou posture d'alimentation) des membres du groupe au moment des initiations spontanées conditionne la dynamique des réponses dans les grands parcs.

Ces résultats concernant un phénomène collectif n'ont pu être obtenus qu'en combinant une approche expérimentale et de modélisation. Une des contributions majeure de nos travaux a reposé sur l'utilisation de différentes tailles de groupe qui a permis une quantification directe de la fonction stimulus-réponse à l'échelle individuelle. L'approche expérimentale mettant en œuvre un protocole novateur a permis de mesurer précisément le comportement individuel et donc de quantifier les prises de décision au niveau individuel, mais aussi de mesurer la dynamique collective. Rares sont les travaux qui se proposent de valider le passage entre niveau individuel et collectif. Le travail de modélisation a reposé sur l'extraction des comportements et des stimuli pertinents du travail empirique, mais ne propose qu'une connaissance partielle des mécanismes permettant la cohésion puisque les expériences se focalisent sur les initiations de déplacements. Cependant, ce protocole offre l'opportunité de pouvoir quantifier précisément la dynamique des

réponses au niveau individuel au cours des déplacements et lors des arrêts et ainsi d'élucider les mécanismes impliqués dans la cohésion des groupes au fourragement. Il offre également l'opportunité de faire des comparaisons entre espèces et au sein de contextes sociaux et environnementaux différents.

### 7.1.5 Perspectives

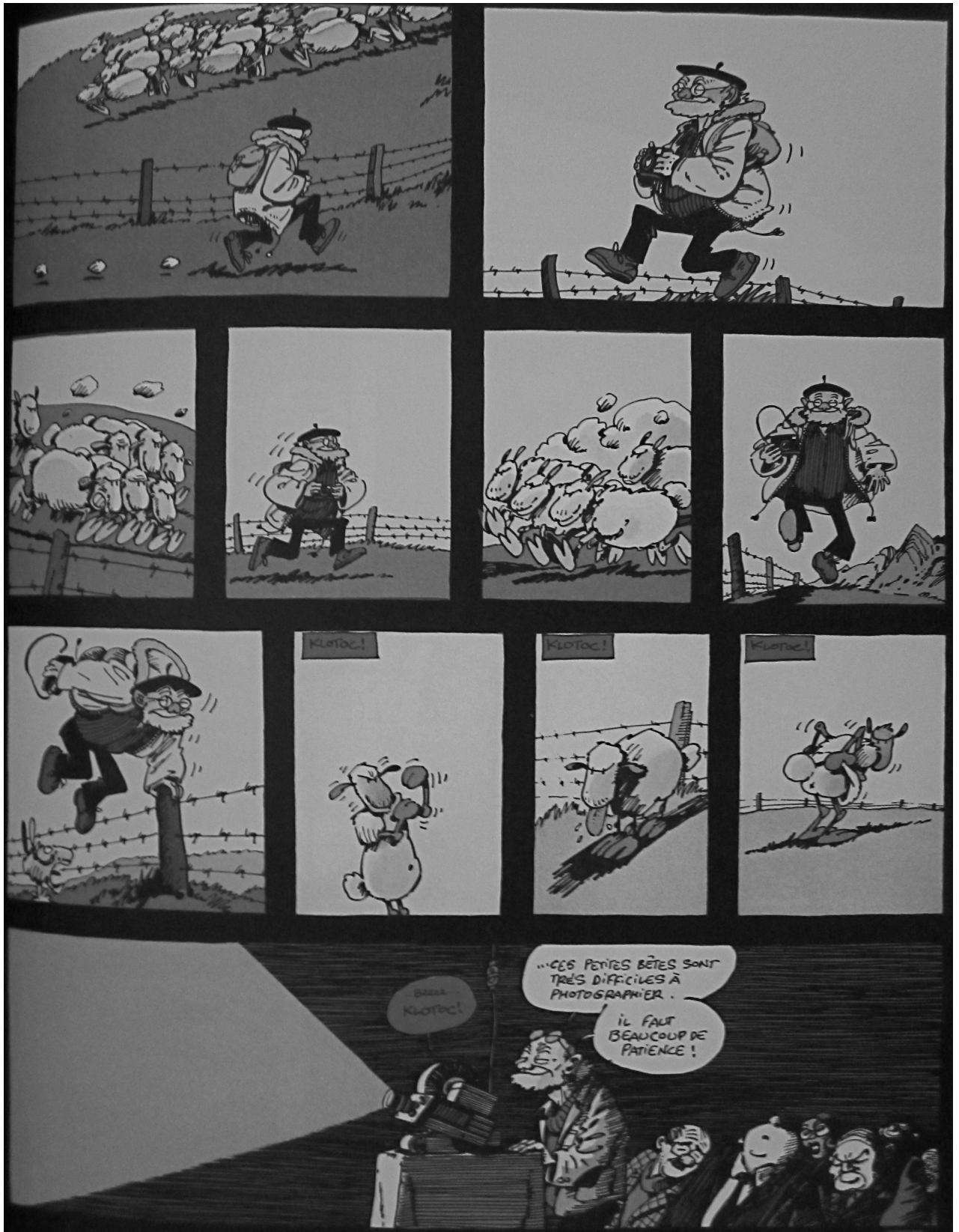
Certaines études sur les chevaux, les moutons, les oies ou encore les primates (Kummer, 1968; Meunier et al., 2008 ; Sueur et Petit, 2008 ; Bourjade et al., 2009 ; Ramseyer et al., 2009) relatent l'existence de comportements particuliers lors d'une phase de pré-départ. L'individu souhaitant initier un déplacement informeraient les autres membres du groupe de sa motivation à partir, facilitant le suivi. Nous pourrions rechercher dans les enregistrements des groupes dans les grands parcs, l'existence potentielle de comportements facilitateurs de suivi préalables aux initiations. Cette analyse pourrait également être applicable aux expériences menées par Michelena et al. (2006), les groupes pendant six heures, alternant des phases de repos et des phases de brout, permettant donc d'analyser les transitions entre ces périodes.

Le paradigme employé dans nos expériences offre des perspectives de recherche prometteuses qui permettraient de tester si la règle de décision découverte dans les groupes de moutons s'applique à d'autres espèces de vertébrés et revêt donc, dans une certaine mesure, la qualité de propriété générale. Etudier la dynamique des décisions dans des groupes de plus grandes tailles en situation spontanée ou soumis à des déplacements provoqués permettrait aussi de vérifier dans quelle mesure la règle de décision s'y applique et comment l'information se propage dans des systèmes où le nombre d'individus est source d'obstacle pour la perception d'une perturbation.

Le modèle de prise de décision que nous avons proposé ne tient pas compte de la dimension spatiale du phénomène. La qualité de nos enregistrements sur la position et l'orientation des individus, ainsi que la fréquence de relevés (1Hz) sont les ingrédients pertinents pour une spatialisation de la dynamique des départs pour une espèce se déplaçant à des vitesses comparativement faibles au regard des oiseaux ou des poissons.

Des modèles théoriques issus de la physique expliquent la dynamique des déplacements à l'aide de mécanismes comportementaux basés sur des interactions de type attraction / répulsion entre les individus (Huth & Wissel, 1992) ou une tendance des individus à s'aligner entre eux (Warburton & Lazarus, 1991). La cohésion résulterait d'un fort mimétisme comportemental, chaque individu adoptant la direction et la vitesse de déplacement de ses voisins. Cependant ces modèles ne reposent pour la plupart que sur des règles hypothétiques de comportements individuels. Une quantification des réponses comportementales individuelles observées durant les déplacements dans les grands parcs et de la dynamique collective correspondante pour l'élaboration d'un modèle de déplacement pertinent serait une contribution importante dans ce domaine.

Les déplacements comprennent trois phases manifestes : l'initiation, son décours et l'arrêt. Les travaux sur les arrêts et leur dynamique sont inexistant à notre connaissance, hormis le modèle proposé par Daruka (2009). Les déplacements spontanés dans les grands parcs offrent l'opportunité de quantifier la dynamique temporelle et spatiale des arrêts, et de vérifier dans quelle mesure la règle de décision appliquée lors des initiations conserve sa validité lors des arrêts. Nous pourrions ainsi étudier la dynamique temporelle et spatiale des suivis.





# Glossaire

**Agrégation** : regroupement d'individus dont la densité locale est supérieure à celle des régions avoisinantes.

*Aggrégation passive* : ne met en jeu aucune action de la part des individus pour se regrouper. Apparaît sous l'influence de facteurs abiotiques tels que les courants marins transportant passivement le zooplancton à la surface de la mer.

*Agrégation active non-sociale* : résulte de tropismes provoqués par des hétérogénéités de l'environnement (Camazine et al., 2001). Des indices externes, en général des propriétés fixes de l'environnement comme la température, la luminosité ou le degré d'hygrométrie, agissent comme des gabarits qui dessinent la forme finale de l'agrégat, indépendamment des conditions initiales.

*Agrégation active sociale* : interattractions sociales basées sur les perceptions de stimuli de différentes natures émis par les congénères impliquées dans la formation et la stabilité des groupes. Ce phénomène est également appelé congrégation (Turchin, 1998).

**Compromis** : ajustement adaptatif des valeurs de deux caractères, ou plus, qui ne peuvent être optimisés simultanément (Danchin et al., 2005). Arrangement dans lequel deux ou plusieurs parties font des concessions mutuelles pour arriver à une majorité dans un groupe, afin d'adopter une solution commune qui sera conjointement exécutée (Conradt & Roper, 2005).

**Consensus** : mot latin qui signifie « accord ». Méthode de prise de décision qui permet aux membres d'un groupe de choisir entre plusieurs options afin d'arriver à une décision collective.

**Décision** : processus non aléatoire conduisant à sélectionner l'une des alternatives disponibles lors d'une situation de choix.

**Décision partagée** (*Equally shared consensus decision*) : tous les membres d'un groupe contribuent équitablement (indépendamment de leur identité) à la prise de décision.

**Société de type fission-fusion** (*Fission-fusion society*) : groupes de compositions et de tailles variables qui se forment, se scindent et se reforment à des intervalles de temps variables.

**Information** : Contenu sémantique d'un signal ou d'un indice. L'information permet une réduction dans le niveau de l'incertitude de l'observateur au sujet d'un objet, d'une composante de l'environnement ou de l'état, de la qualité ou des intentions d'un émetteur. On qualifie d'information toute donnée pertinente que le système nerveux est capable d'interpréter pour se construire une représentation du monde et pour interagir correctement avec lui. L'information est basée sur des stimuli sensoriels véhiculés par les nerfs qui aboutissent à différentes formes de perception.



**Information privée** : désigne une information dont dispose un individu mais qui n'est pas accessible aux autres. Information qu'un individu acquiert en interagissant directement avec son environnement.

**Information publique** : désigne une information qui peut être obtenue à partir de l'observation directe ou indirecte des essais/erreurs d'autres individus. C'est la performance des autres individus qui constitue l'information publique (qualité d'une ressource, agressivité d'un adversaire, dangerosité d'un prédateur, etc.).

**Interaction** : action ou influence réciproque qui peut s'établir entre deux objets ou plus.

**Quorum** : nombre minimum d'individus (seuil) qui réalise un comportement ou choisit une direction (parmi au moins deux alternatives). Une fois ce nombre seuil atteint, tout le groupe réalise ce comportement.

**Recrutement**: comportement particulier d'un individu qui informe ses congénères de l'existence d'une source de stimulation et, en conséquence, les incitent à participer à l'action dans laquelle il est impliqué.

**Signal** : (*signal*) désigne tout trait ou comportement dont la fonction adaptative est de transmettre une information.

**Indice** : (*Social cues*) désigne tout élément renseignant sur l'état d'un individu ou de l'environnement dont le design n'a pas été façonné par la sélection naturelle dans un contexte de communication (par opposition à un signal).

# Références bibliographiques

- ALEXANDER, R. D. (1974). The evolution of social behavior. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 5 : 326-383.
- ALLEE, W. C., ALLEE, M. N., RITCHEY, F. & CASTLES, E. W. (1947). Leadership in a flock of white pekin ducks. *Ecology*, 28 : 310–315.
- AOKI, I. (1982). Simulation study on the schooling mechanism in fish. *Bulletin of the Japanese Society of Scientific Fisheries*, 48 : 1081-1088.
- ARCHIE, E. A., MOSS, C. J. & ALBERTS, S. C. (2005). The ties that bind: genetic relatedness predicts the fission and fusion of social groups in wild African elephants. *Proceedings of the Royal Society B*, 273 : 513-522.
- ARNOLD, G. W. & PAHL, P. J. (1974). Some aspects of social behaviour in domestic sheep. *Animal Behaviour*, 22 : 592-600.
- ARNOLD, G. W. (1977). An analysis of spatial leadership in a small field in a small flock of sheep. *Applied Animal Ethology*, 3 : 263–270.
- ARNOLD G. W., WALLACE, S. R. & REA, W. A. (1981). Associations between individuals and home-range behaviour in natural flocks of three breeds of domestic sheep. *Applied Animal Ethology*, 7 : 239-257.
- ARNOLD, G. W. & MALLER, R. A. (1985). An analysis of factors influencing spatial distribution in flocks of grazing sheep. *Applied Animal Behavior Science*, 14 : 173-189.
- AUSTEN–SMITH, D. & FEDDERSEN, T. J. (2009). Information aggregation and communication in committees. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B*, 364 : 763-769.
- BAKER, R. J. (1978). The evolutionary ecology of animal migration. *Hoddes and Sloughton, Seven Oaks*, United Kingdom.
- BALLERINI, M., CABIBBO, N., CANDELIER, R., CAVAGNA, A., CISBANI, E., GIARDINA, I., LECOMTE, V., ORLANDI, A., PARISI, G., PROCACCINI, A., VIALE, M. & ZDRAVKOVIC, V. (2008). Interaction ruling animal collective behavior depends on topological rather than metric distance : evidence from a field study. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 105 : 1232–1237.
- BASSLER, B. L. & LOSICK, R. (2006). Bacterially speaking. *Cell*, 125: 244-246.

- BEAUCHAMP, G. (1998). The effect of group size on mean food intake rate in birds. *Biological Reviews*, 73 : 449-472.
- BEAUCHAMP, G. & LIVAREIL, B. (1997). The effect of group size on vigilance and feeding rate in spice finches (*Lonchura punctulata*). *Canadian Journal of Zoology*, 75 : 1526-1531.
- BEAUCHAMP, G. (2007). Vigilance in selfish herd. *Animal Behaviour*, 73 : 445-451.
- BEAUCHAMP, G. (2008). What is the magnitude of the groupe size effect on vigilance ? *Behavioural Ecology*, 19 : 1361-1368.
- BECKERS, R., DENEUBOURG, J.-L. & PASTEELS, J. M. (1990). Collective decision making through food recruitment. *Insectes Sociaux*, 37 : 258–267.
- BECKERS, R., DENEUBOURG, J. L. & GOSS, S. (1992). Trails and U-turns in the selection of a path by the ant *Lasius niger*. *Journal of Theoretical Biology*, 159 : 397-415.
- BERGER, J. (1977). Organizational system and dominance in feral horses in the Grand Canyon. *Behavioural Ecology and Sociobiology*, 2 : 131–136.
- BIRO, D., SUMPTER, D., MEADE, J. & GUILFORD, T. (2006). From compromise to leadership in pigeon homing. *Current Biology*, 16 : 2123—2128.
- BLACK, J. M. (1988). Preflight signaling in swans : a mechanism for group cohesion and flock formation. *Ethology*, 79 : 143–157.
- BOESE, G. K. (1975). Social behavior and ecological considerations of West African baboons (*Papio papio*). - In: R. H. TUTTLE (ed.). *Socioecology and psychology of primates*. The Hague, Mouton, pp. 205-230.
- BOESCH, C. (1991). Symbolic communication in wild chimpanzees ? *Human Evolution* 6: 81-90.
- BOINSKI, S. (1991). The coordination of spatial position: a field study of the vocal behavior of adult female squirrel monkeys. *Animal Behaviour*, 41 : 89–102.
- BOINSKI, S. (1993). Vocal coordination of group movement among white-faced capuchin monkeys, *Cebus capucinus*. *American Journal of Primatology*, 30 : 85–100.
- BOINSKI, S. & CAMPBELL, A. F. (1995). Use of trill vocalizations to coordinate troop movement among white-faced capuchins: a second field test. *Behaviour*, 132 : 875-901.
- BOINSKI, S. & GARBER, P. A. (2000). *On the move*. University of Chicago Press, Chicago.
- BOISSY, A. & LE NEINDRE, P. (1997). Behavioral, cardiac and cortisol responses to brief peer separation and reunion in cattle. *Physiology and Behaviour*, 96 : 693-699.
- BOISSY, A. & DUMONT, B. (2002). Interactions between social and feeding motivations on the grazing behaviour of herbivores: sheep more easily split into subgroups with familiar peers. *Applied Animal Behaviour Science*, 79 : 233-245.

- BON, R. & CAMPAN, R. (1996). Unexplained sexual segregation in polygamous ungulates: a defense of an ontogenetic approach. *Behavioural Processes*, 38 : 131-154.
- BONABEAU, E., THERAULAZ, G., DENEUBOURG, J. L., ARON, S. & CAMAZINE, S. (1997). Self-organization in social insects. *Trends in Ecology & Evolution*, 12 : 188–192.
- BOONE, R. B., THIRGOOD, S. J. & HOPCRAFT, J. G. C. (2006). Serengeti Wildebeest migratory patterns modeled from rainfall and new vegetation growth. *Ecology*, 87 : 1987–1994.
- BOURJADE, M., THIERRY, B., MAUMY, M. & PETIT, O. (2009). Decision-making in Przewalski horses (*Equus ferus przewalskii*) is driven by the ecological context of collective movements. *Ethology*, 115 : 321–330.
- BOURJADE, M. & SUEUR, C. (2010). Shared or unshared consensus for collective movement ? Towards methodological concerns. *Behavioural Processes*, 84 : 648-652.
- BOYSEN, S. T. & HIMES, G. T. (1999). Current issues and emerging theories in animal cognition. *Annual Review of Psychology*, 50 : 683-705.
- BROWER, L. P. (1995). Understanding and misunderstanding the migration of the monarch butterfly in North America: 1857–1995. *Journal of Lepidopteran Society*, 49 : 304–385.
- BUHL, J., SUMPTER, D. J. T., COUZIN, I. D., HALE, J. J., DESPLAND, E. & MILLER, E.R. (2006). From disorder to order in marching locusts. *Science*, 5778 : 1402–1406.
- BYRNE, R. W., WHITEN, A. & HENZI, S. P. (1990). Social relationship of mountain baboons: leadership and affiliation in a non-female-bonded monkey. *American Journal of Primatology*, 20 : 313–329.
- CAMAZINE, S., DENEUBOURG, J.-L., FRANKS, N.R., SNEYD, J., THERAULAZ, G. & BONABEAU, E. (2001). *Self-Organization in Biological Systems*, pp.1-538. Princeton University Press, Princeton.
- CAVAGNA, A. & GIARDINA, I. (2010). Large-scale behaviour in animal groups. *Behavioural Processes*, 84 : 653-656.
- CHARNOV, E. L. (1976). Optimal foraging, the marginal value theorem. *Theoretical Population Biology*, 9 : 129-136.
- CLAYTON, D. (1978). Socially facilitated behavior. *The Quarterly Review of Biology*, 53 : 373-392.
- CLUTTON-BROCK, T. H., GUINNESS, F. E. & ALBON, S. D. (1982). *Red deer: behaviour and ecology of two sexes*. University of Chicago Press, Chicago.
- COLE, B. J. (1991). Short-term activity cycles in ants: generation of periodicity through worker interaction. *The American Naturalist*, 137 : 244–259.

- COOLEN, I., VAN BERGEN, Y., DAY, R. L. & LALAND, K. N. (2003). Species difference in adaptive use of public information in sticklebacks. *Proceeding of the Royal Society of London, Series B*, 270 : 2413-2419.
- CONRADT, L. (1998). Could asynchrony in activity between the sexes cause intersexual social segregation in ruminants? *Proceedings of the Royal Society B*, 265 : 1359–1363.
- CONRADT, L. & ROPER, T. J. (2000). Activity synchrony and social cohesion : a fission-fusion model. *Proceedings of the Royal Society B*, 267 : 2213-2218.
- CONRADT, L., ROPER, T. J. (2003). Group decision-making in animals. *Nature*, 421 : 155-158.
- CONRADT, L. & ROPER, T. J. (2005). Consensus decision-making in animals. *Trends in Ecology and Evolution*, 8 : 449–456.
- CONRADT, L. & ROPER, T. J. (2006). Nonrandom movement behavior at habitat boundaries in two butterfly species: Implications for dispersal. *Ecology*, 87 : 125-132.
- CONRADT, L. & ROPER, T. J. (2007). Democracy in animals: the evolution of shared group decisions. *Proceedings of the Royal Society B*, 274 : 2317–2326.
- CONRADT, L. & ROPER, T. J. (2009). Conflicts of interest and the evolution of decision sharing. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 364 : 807-819.
- COUZIN, I. D., KRAUSE, J., RUXTON, G. D. & FRANKS, J. (2002). Collective Memory and spatial sorting in animal groups. *Journal of Theoretical Biology*, 218 : 1–11.
- COUZIN, I. D. & FRANKS, N. R. (2003). Self-organized lane formation and optimized traffic flow in army ants. *Proceedings of the Royal Society B*, 270 : 139-146.
- COUZIN, I. D. & KRAUSE, J., (2003). Self-organization and collective behavior in vertebrates. *Advances in the Study of Behavior*, 32 : 1-75.
- COUZIN, I. D., KRAUSE, J. FRANKS, N. R. & LEVIN, S. A. (2005). Effective leadership and decision-making in animal groups on the move. *Nature*, 433 : 513–516.
- CRESPI, B. J. (2001). The evolution of social behavior in microorganisms. *Trends in Ecology & Evolution*, 16 : 178-183.
- 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*, 27 : 2077-2084.
- DALL, S. R. X., GIRALDEAU, L. A., OLSSON, O., McNAMARA, J. M. & STEPHEN, D.W. (2005). Information and its use by animals in evolutionary ecology. *Trends in Ecology and Evolution*, 20 : 187–193.
- DANCHIN, E. (1990). L'hypothèse du «Centre d'information» : enfin des résultats tangibles chez les oiseaux. *Alauda*, 58 : 81-84.

- DANCHIN, E. & WAGNER, R. (1997). The evolution of coloniality: the emergence of new perspectives. *Trends in Ecology and Evolution*, 12 : 342-347.
- DANCHIN, E., GIRALDEAU, L. A., VALONE, T. J. & WAGNER, R. H. (2004) Public information : from nosy neighbors to cultural evolution. *Science*, 305 : 487-491.
- DANCHIN, E., GIRALDEAU, L. A., VALONE, T. J. & WAGNER, R. H. (2005). Defining the concept of public information. *Response Science*, 308 : 355-356.
- DARUKA, I. (2009). A phenomenological model for the collective landing of bird flocks. *Proceedings of the Royal Society B*, 276 : 911-917.
- DENEUBOURG, J-L. & GOSS, S. (1989). Collective patterns and decision making. *Ethology, Ecology and Evolution*, 1 : 295-311.
- DEPUTTE, B. L. (1980). Le comportement de « Renserrement » (« Herding behaviour ») dans un groupe captif de *Macaca fascicularis*. *Behaviour*, 72 : 50-64.
- DETRAIN, C., DENEUBOURG, J. L. & PASTEELS, J. M. (1999). *Information Processing in Social Insects*. Basel: Birkhäuser Verlag Editions.
- DETRAIN, C. & DENEUBOURG, J. L. (2006). Self-organized structures in a superorganism: do ants “behave” like molecules? *Physics of Life Reviews*, 3 : 162-187.
- DIMOND, S. & LAZARUS J. (1974). The problem of vigilance in animal life. *Brain Behaviour and Evolution* : 9 : 60–79.
- DOLIGEZ, B., DANCHIN É. & CLOBERT, J. (2002). Public information and breeding habitat selection in a wild bird population. *Science*, 297 : 1168-1170.
- DOLIGEZ, B., CADET, C, DANCHIN, E., & BOULINIER, T. (2003). When to use public information for breeding habitat selection ? The role of environmental predictability and density dependence. *Animal Behaviour*, 66 : 973-988.
- DUBOIS, M., BON, R., CRANSAC, N. & MAUBLANC, M. L. (1994). Dispersal patterns of Corsican mouflon ewes: importance of age and proximate influences, *Applied Animal Behaviour Science*, 42 : 29–40.
- DUCLOS, J.-C. & MALLEN, M. (1998). Transhumance et biodiversité: du passé au présent. *Revue de Géographie Alpine*, 4 : 89-101.
- DUMONT, B. & BOISSY, A. (2000). Grazing behaviour of sheep in a situation of conflict between feeding and social motivations. *Behavioural Processes*, 49 : 131-138.
- DUMONT, B., BOISSY, A., ACHARD, C., SIBBALD, A. M. & ERHARD, H. W. (2005). Consistency of animal order in spontaneous group movements allows the measurement of leadership in a group of grazing heifers. *Applied Animal Behaviour Science*, 95 : 55–66.

- EIBL-EIBESFELDT, I. (1984). *Ethology : Behavioural Biology*, Third edition. Naturalia et Biologia, Paris.
- 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.
- FEIST, J. D. & McCULLOUGH, D. R. (1976). Behaviour patterns and communication in feral horses. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, 41 : 337-373.
- FERNANDEZ-JURICIC, E. & KACELNIK, A. (2004). Information transfer and gain in flocks : the effects of quality and quantity of social information at different neighbour distances. *Behavioural Ecology and Sociobiology*, 55 : 502-511.
- FISCHHOFF, I. R., SUNDARESAN, S. R., CORDINGLEY, J., LARKIN, H. M., SELLIER, M. J. & RUBENSTEIN, D. I. (2007). Social relationships and reproductive state influence leadership roles in movements of plains zebras, *Equus burchellii*. *Animal Behaviour*, 73 : 825-831.
- FOCARDI, S. & PECCHIOLI, E. (2005). Social cohesion and foraging decrease with group size in fallow deer (*Dama dama*). *Behavioural Ecology and Sociobiology*, 59 : 84-91.
- GALEF, B. G. & GIRALDEAU, L.-A. (2001). Social influences on foraging in vertebrates: causal mechanisms and adaptive functions. *Animal Behaviour*, 61 : 3-15.
- GAUTRAIS, J., MICHELENA, P., SIBBALD, A., BON, R. & DENEUBOURG, J.-L. (2007) Allelomimetic synchronization in Merino sheep. *Animal Behaviour*, 74 : 1443-1454.
- GIARDINA, I. (2008). Collective behavior in animal groups: theoretical models and empirical studies. *HFSP Journal*, 2 : 205-219.
- GIRALDEAU, L. A. & CARACO, T. (2000). *Social Foraging Theory*. Princeton University Press, Princeton.
- GLASS, E. V., YODER, J. A. & NEEDHAM, G. R. (1998). Clustering reduces water loss by adult American house dust mites *Dermatophagoides farinae* (Acari : Pyroglyphidae). *Experimental and Applied Acarology*, 22 : 31-37.
- GOSS, S., ARON, S., DENEUBOURG, J.-L. & PASTEELS, J. M. (1989). Self-organized shortcuts in the Argentine ant. *Naturwissenschaften*, 76 : 579-581.
- GRÜNBAUM, D., OKUBO, A. (1994) Modelling social animal aggregations. In *Frontiers in Theoretical Biology: Lecture Notes in Biomathematics* 100, Levin SA Editions (Springer-Verlag, New-York), pp. 296-325.
- GUERON, S., LEVIN, S. A. & RUBENSTEIN, D. I. (1996) The dynamics of herds: from individuals to aggregations. *Journal of Theoretical Biology*, 182 : 85-98.

- GUERON, S. & LEVIN, S. A. (1995). The dynamics of group formation. *Mathematical Biosciences*, 128 : 243-264.
- HAFEZ, E. S. E. (1969). *The behavior of domestic animals*. Baltimore: Williams and Wilkins Co.
- HALL, C. L. & FEDIGAN, L. M. (1997). Spatial benefits afforded by high rank in white-faced capuchins. *Animal Behaviour*, 53 : 1069-1082.
- HARCOURT, J. L., ANG, T. Z., SWEETMAN, G., JOHNSTONE, R. A. & MANICA, A. (2009). Social feedback and the emergence of leaders and followers. *Current Biology*, 19 : 248-252.
- HAMILTON, W. D. (1971). Geometry for the selfish herd. *Journal of Theoretical Biology*, 31 : 295-311.
- HASSON, O. (1994). Cheating signals. *Journal of Theoretical Biology*, 167 : 223-238.
- HAUSER, M. D., MARLER, P. (1993). Food-associated calls in rhesus macaques (*Macaca mulatta*): I. Socioecological factors. *Behavioral Ecology*, 4 : 194-205.
- HELBING, D., FARKAS, I. & VICSEK, T. (2000). Simulation dynamical features of escape panic. *Nature*, 407 : 487-490.
- HELFAM, G. S. & SCHULTZ, E. T. (1984). Social transmission of behavioural traditions in a coral reef fish. *Animal Behaviour*, 32 : 379-384.
- HEMELRIJK, C. K. (2002) Book review. *Animal Behaviour*, 64 : 829-830.
- HERRNKIND, W. F., KANCIRUL, P., HALUSKY, J. & McLEAN, R. (1973). Descriptive characterization of mass autumnal migrations of spiny lobster *Panulirus argus*. *Proceedings of the Gulf and Caribbean Fisheries Institute*, 25 : 79-98.
- HIX, S., NOURY, A. & ROLAND, G. (2009). Voting patterns and alliance formation in the European Parliament. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 364 : 821-831.
- HOLEKAMP, K. E., BOYDSTON, E. E. & SMALE, L. (2000). Group travel in social carnivores. In: Boinski, S., Garber, P. A. (Eds.), *On the Move*. University of Chicago Press, Chicago, pp. 587-627.
- HUTH, A. & WISSEL, C. (1992). The simulation of the movement of fish schools. *Journal of Theoretical Biology*, 156 : 365-385.
- JACOBS, A., MAUMY, M. & PETIT, O. (2008). The influence of social organisation on leadership in brown lemurs (*Eulemur fulvus fulvus*) in a controlled environment. *Behavioural Processes*, 792 : 111-113.
- JANDER, R. & DAUMER, K. (1974). Guide-line and gravity orientation of blind termites foraging in the open (Termitidae: Macrotermes, Hospitalitermes). *Insectes Sociaux*, 21 : 45-69.
- JANSON, C. H. (1990). Social correlates of individual spatial choice in foraging groups of Brown capuchin monkeys, *Cebus apella*. *Animal Behaviour*, 40 : 910-921.



- KANCIRUK, P. & HERRNKIND, W. (1978). Mass migration of spiny lobster, *Panulirus argus* (Crustacea : Palinuridae) : behavior and environmental correlates. *Bulletin of Marine Science*, 28 : 601-623.
- KARPLUS, I., ZION, B., ROSENFELD, L., GRINSHPUN, Y., SLOSMAN, T., GOSHEN, Z. & BARKI, A. (2007). Social facilitation of learning in mixed-species schools of common carp *Cyprinus carpio* L. and Nile tilapia *Oreochromis niloticus* (L.). *Journal of Fish Biology*, 71 : 1023-1034.
- KENDRICK, K. M., DA COSTA, A. P., HINTON, M. R., LEIGH, A. E., PIERCE, J. W. (2001). "Sheep don't forget a face". *Nature*, 414 : 165-166.
- 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.
- KING, A. J., DOUGLAS, C. M. S., HUCHARD, E., ISAAC, N. J. B. & COWLISHAW, G. (2008). Dominance and Affiliation Mediate Despotism in a Social Primate. *Current Biology*, 18 : 1-6.
- KING, A. J. (2010). Follow me! I'm a leader if you do; I'm a failed initiator if you don't ? *Behavioural Processes*, 84 : 671-674.
- KRAUSE, J. (1993). The relationship between foraging and shoal position in a mixed shoal of roach (*Rutilus rutilus*) and chub (*Leuciscus cephalus*): a field study. *Oecologia*, 93 : 356-359.
- KRAUSE, J., REEVES, P. & HOARE, D. (1998). Positioning behaviour in roach shoals: the role of body length and nutritional state. *Behaviour*, 135 : 1031-1039.
- KRAUSE, J., HOARE, D., HEMELRIJK, C. K. & RUBENSTEIN, D. I. (2000). Leadership in fish shoals. *Fish and Fisheries*, 1 : 82-89.
- KRAUSE, J. & RUXTON, G. D. (2002). *Living in Groups*. Oxford Series in Ecology and Evolution. Oxford University Press, Oxford, UK.
- KUMMER, H. (1968). *Social organization of hamadryas baboons*. University of Chicago Press, Chicago.
- LALAND, K. N. & WILLIAMS, K. (1997). Shoaling generates social learning of foraging information in guppies. *Animal Behaviour*, 53 : 1161-1169.
- LAMPRECHT, J. (1991). Factors influencing leadership: A study of goose families (*Anser indicus*). *Ethology*, 89 : 265-274.
- LANDAIS, E. & DEFFONTAINES, J.-P. (1988), *André L.: un berger parle de ses pratiques*, INRA-SAD. Document de travail, INRA publications, p.111.
- LEBLOND, C. & REEBS, S. G. (2006). Individual leadership and boldness in shoals of golden shiners (*Notemigonus crysoleucas*). *Behaviour*, 143 : 1263-1280.

- LECA, J.-B., GUNST, N., THIERRY, B. & PETIT, O. (2003). Distributed leadership in a semi free-ranging white-faced capuchin monkeys. *Animal Behaviour*, 66 : 1045–1052.
- LÉCRIVAIN E., LEROY A., SAVINI I. & DEFFONTAINES J.-P., (1993). Les formes de troupeau au pâturage - Genèse et diversité, in *Pratiques d'élevage extensif - Identifier, modéliser, évaluer*, INRA Coll. Études et recherches sur les Systèmes agraires et le développement, 27 : 237-263.
- LEVIN, L. E. (1996). Passage order through different pathways in groups of schooling fish, and the diversified leadership hypothesis. *Behavioural Processes*, 37 : 1-8.
- LIMA, S. L. & BEDNEKOFF, P. A. (1999). Back to the basics of anti-predatory vigilance: can non-vigilant animals detect attack? *Animal Behaviour*, 58 : 537–543.
- LIKER, A. & BOKONY, V. (2009). Larger groups are more successful in innovative problem solving in house sparrows. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 106 : 7893-7898.
- LYNCH, J. J., HINCH, G. N., BOISSOU, M. F., ELWING, R. L., GREEN, G. C. & DAVIES, H. I. (1989). Social organisation in young Merino and Merino X Border Leicester ewes. *Applied Animal Behaviour Science*, 22 : 49-63.
- MAILLEUX, A. C., DETRAIN, C. & DENEUBOURG, J. L. (2006). Starvation drives a threshold triggering communication. *Journal of Experimental Biology*, 209 : 4224-4229.
- MARLER, P. (1956). Studies of fighting in chaffinches proximity as a cause of aggression. *British Journal of Animal Behaviour*, 4 : 23-30.
- MAZEROLL, A. I., MONTGOMERY, W. L. (1995). Structure and organization of local migrations in Brown surgeon fish (*Acanthurus nigrofuscus*). *Ethology*, 99 : 89-106.
- MAYNARD-SMITH, J. & HARPER, D. (2003). *Animal Signals*. Oxford University Press, Oxford.
- McHUGH, T. (1958). Social behaviour of the American buffalo (*Bison bison bison*). *Zoologica*, 43 : 1–40.
- MECH, L. D. (1970). *The Wolf*. Natural History Press, New York.
- MEESE, G. B. & EWBANK, R. (1973). Exploratory behaviour and leadership in the domesticated pig. *British Veterinary Journal*, 129 : 251-259.
- MENZEL, E. W., Jr. (1971). Communication about the environment in a group of young chimpanzees. *Folia Primatologica*, 15 : 220–232.
- MENZEL, C. R. & BECK, B. B. (2000). Homing and detour in Golden Lion Tamarin social groups. In : *On the Move* (eds Boinski S., Garber P.A.), pp. 299-326 : University of Chicago Press, Chicago.

- MEUNIER, H., DENEUBOURG, J. L. & PETIT, O. (2008). How many for dinner? Recruitment and monitoring by glances in capuchins. *Primates*, 49 : 26–31.
- MICHELENA, P., BOUQUET, P. M., DISSAC, A., FOURCASSIE, V., LAUGA, J., GERARD, J.-F. & BON, R. (2004). An experimental test of hypotheses explaining social segregation in dimorphic ungulates. *Animal Behaviour*, 66 : 1371-1380.
- MICHELENA, P., GAUTRAIS, J., GERARD, J.-F., DENEUBOURG, J.-L. & BON, R. (2006). Sexual dimorphism, activity budget and synchrony in sheep group. *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., SIBBALD, A. M., ERHARD, H. W. & McLEOD, J. E. (2009). Effect of group size and personality on social foraging in heterogeneous environments : the distribution of sheep across patches. *Behavioral Ecology*, 20 : 145-152.
- MICHELENA, P., JEANSON, R., DENEUBOURG, J.-L. & SIBBALD, A. M. (2010). Personality and collective decision-making in foraging herbivores. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 277 :1093-1099.
- MICHELENA, P. & DENEUBOURG, J.-L. (2010). How group size affects vigilance dynamics and time allocation patterns: The key role of imitation and tempo. *In prep.*
- MILGRAM, S. & TOCH, H. (1969). Note on the drawing power of crowds of different size. *Journal of Personality and Social Psychology*, 13 : 79–82.
- MOUSSAID, M., HELBING, D., GARNIER, S., JOHANSON, A., COMBE, M. & THERAULAZ, G. (2009). Experimental study of the behavioural mechanisms underlying self-organization in human crowds. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 276 : 2755–2762.
- MOUSSAID, M., PEROZO, N., GARNIER, S., HELBING, D. & THERAULAZ, G. (2010) The walking behaviour of pedestrian social groups and its impact on crowd dynamics. *PlosOne*, 5 : e10047, doi:10.1371/journal.pone.0010047.
- NEALSON, K. H., PLATT, T. & HASTINGS, J. W. (1970). Cellular control of the synthesis and activity of the bacterial luminescent system. *Journal of Bacteriology*, 104 : 313–322.
- NORTON, G. W. (1986). Leadership decision processes of group movement in yellow baboons. In: *Primate ecology and conservation* (Else J. D. & Lee P. C. Editions), pp. 145-156, Cambridge University Press, Cambridge.
- PARRISH, J. K. & EDELSTEIN-KESHET, L. (1999). Complexity, Pattern, and Evolutionary Trade-Offs in Animal Aggregation. *Science*, 284 : 99-101.

- PASTEELS, J. M., DENEUBOURG, J. L. & GOSS, S. (1987). Self-organization mechanisms in ant societies : The example of food recruitment. In : *From individual to collective behaviour in social insects* (Pasteels J. M. & Deneubourg J. L. Editions.), pp. 177–196.
- PETIT, O., GAUTRAIS J., LECA, J. B., THERAULAZ, G. & DENEUBOURG, J. L. (2009). Collective decision-making in white-faced capuchin monkeys. *Proceedings of the Royal Society B*, 276 : 3495-3503.
- PETIT, O. & BON, R. (2010) Decision-making processes : The case of collective movements. *Behavioural Processes*, 84 : 635-647.
- PETERSON, R. O., JACOBS, A. K., DRUMMER, T. D., MECH, L. D. & SMITH, D. W. (2002). Leadership behavior in relation to dominance and reproductive status in gray wolves *Canis lupus*. *Canadian Journal of Zoology*, 808 : 1405–1412.
- PILLOT, M-H., GAUTRAIS J. & BON R. (2006). Etude et modélisation des déplacements collectifs chez le mouton merinos d'Arles (*Ovis aries*). Mémoire de Master, Université Paul Sabatier, Toulouse.
- PILLOT, M-H., GAUTRAIS, J., GOUELLO, J., MICHELENA, P., SIBBALD, A. & BON, R. (2010a). Moving together: Incidental leaders and naïve followers. *Behavioural Processes*, 83(3) : 235-241.
- PILLOT, M-H. & DENEUBOURG, J.-L. (2010b). Collective movements, initiation and stops: diversity of situations and law of parsimony. *Behavioural Processes*, 84 : 657-661.
- PILLOT, M.-H., GAUTRAIS, J., ARRUFAT, P., COUZIN, I. D., BON, R. & DEUNEUBOURG, J.-L. (2010c). Scalable rules for effective decision-making in animal group. *Accepted dans plosOne pour publication sous réserve de modification*.
- PITCHER, T. J., WYCHE, C. J. & MAGURRAN, A. E. (1982). Evidence for position preferences in shoaling mackerel. *Animal Behaviour*, 30 : 932-934.
- PITCHER, T. J., & PARRISH, J. K. (1993). Functions of shoaling behavior in teleosts. In : *Behavior of telost fishes*, (Pitcher T. J. Editions), pp. 363-439. Chapman and Hall, London.
- POOLE, J. H., PAYNE, K., LANGBAUER, W. R. & MOSS, C. J. (1988). The social contexts of some very low frequency calls of African elephants. *Behavioural Ecology and Sociobiology*, 22 : 385–392.
- PRATT, S. C., MALLON, E. B., SUMPTER, D. J. T., & FRANKS, N. R. (2002). Quorum sensing, recruitment, and collective decision-making during colony emigration by the ant *Leptothorax albipennis*. *Behavioural Ecology and Sociobiology*, 52 : 117-127.
- PRATT, S. C. (2005a). Quorum sensing by encounter rates in the ant *Temnothorax albipennis*. *Behavioural Ecology*, 16 : 488–496.

- PRATT, S. C. (2005b). Behavioural mechanisms of collective nest-site choice by the ant *Temnothorax curvispinosus*. *Insectes Sociaux*, 52 : 383-392.
- PRATT, S. C. & SUMPTER, D. J. T. (2006). A tunable algorithm for collective decision-making. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 103 : 15906-15910.
- PRINS, H. H. T. (1996). *Ecology and behaviour of the African buffalo*. Chapman & Hall, London.
- QUENETTE, P.-Y. (1990). Functions of vigilance behaviour in mammals: a review. *Acta Oecologia*, 11 : 801-818.
- RABELAIS, F. (1552). Le Quart Livre. Chapitre VIII.
- RADFORD, A.-N. (2003). Territorial vocal rallying in the green woodhoopoe : influence of rival group size and composition. *Animal Behaviour*, 66 : 1035-1044.
- RADFORD, A. N. (2004). Vocal Coordination of group movement by green woodhoopoes (*Phoeniculus purpureus*). *Ethology*, 110: 11-20.
- RAMSEYER, A., BOISSY, A., THIERRY, B. & DUMONT, B. (2009a). Individual and social determinants of spontaneous group movements in cattle and sheep. *Animal Behaviour*, 39 : 1319-1326.
- RAMSEYER, A., PETIT, O. & THIERRY, B. (2009b). Decision-making in group departures of domestic geese. *Behaviour*, 146 : 351-371.
- RAMSEYER, A., BOISSY, A., THIERRY, B. & DUMONT, B., (2009c). Decision-making is time distributed in group departures of cattle. *Ethology*, 115 : 948-957.
- RAMSEYER, A., PETIT, O. & THIERRY, B. (2009d). Patterns of group movements in domestic Greylag geese. *Journal of Ethology*, 27 : 369-375.
- RAMSEYER, A. (2009). Les mécanismes collectifs de décision dans les déplacements de groupe chez trois espèces domestiques: oies (*Anser domesticus*), ovins (*Ovis aries*) et bovines (*Bos Taurus*). PhD thesis. Université de Strasbourg.
- RANDS, S. A., COWLISHAW, G., PETTIFOR, R. A., ROWCLIFFE, J. M. & JOHSTONE, R. A. (2003). Spontaneous emergence of leaders and followers in foraging pairs. *Nature*, 433 : 432-434.
- REALE, D. & FESTA-BIANCHET, M. (2003). Predator-induced natural selection on temperament in bighorn ewes. *Animal Behaviour*, 65 : 463-470.
- REEBS, S. (2000). Can a minority of informed leaders determine the foraging movements of a fish shoal? *Animal Behaviour*, 59 : 403-409.
- REEBS, S. (2001). Influence of body size on leadership in shoals of golden shiners, (*Notemigonus crysoleucas*). *Behaviour*, 138 : 797-809.

- REEBS, S. (2010). Temporal complementarity of information-based leadership. *Behavioural Processes*, 84 : 685-686.
- REINHARDT, V. (1983). Movement orders and leadership in a semi-wild cattle herd. *Behaviour* 83 : 251–264.
- REYNOLDS, C. W. (1987). Flocks, herds and schools : A distributed behavioral model. In : SIGGRAPH '87 : *Proceedings of the 14th annual conference on Computer graphics and interactive techniques*, volume 21 : 25–34. ACM, New York.
- RICH Jr., H. B., CARLSON, S. M., CHASCO, B. E., BRIGGS, K. C. & QUINN, T. P. (2006). Movements of male sockeye salmon, *Oncorhynchus nerka*, on spawning grounds: effects of in-stream residency, density and body size. *Animal Behaviour*, 71 : 971-981.
- RISENHOOVER, K. L. & BAILEY, J. A. (1985). Relationships between group size, feeding time, and agonistic behavior of mountain goats. *Canadian Journal of Zoology*, 63 : 2501–2506.
- ROBERTS, G. (1996). Why individual vigilance declines as group size increases. *Animal Behaviour*, 51 : 1077-1086.
- ROUT, P. K., MANDAL, A., SINGH, L. B. & ROY, R. (2002). Studies on behavioural patterns in Jamunapari goats. *Small Ruminant Research*, 43 : 185–188.
- RUCKSTUHL, K.E. (1998). Foraging behaviour and sexual segregation in bighorn sheep. *Animal Behaviour*, 56 : 99–106.
- RUCKSTUHL, K.E. (1999). To synchronise or not to synchronise: a dilemma for young bighorn males ? *Behaviour*, 136 : 805-818.
- SCHALLER, G. B. (1963). *The Mountain Gorilla: Ecology and Behaviour*. University Press, Chicago.
- SCOTT, J. P. (1945). Social behaviour, organization and leadership in a small flock of domestic sheep. *Comparative Psychological Monographs* 18 : 1–29.
- SCOTT, J. P. (1956). The analysis of social organization in animals. *Ecology*, 37 : 213-221.
- SCOTT, J. P. (1958). *Animal Behavior*. University of Chicago Press, Chicago.
- SCOTT, C. B., BANNER, R. E. & PROVENZA, F. D. (1996). Observations of sheep foraging in familiar and unfamiliar environments: familiarity with the environment influences diet selection. *Applied Animal Behaviour Science*, 49 : 165–171.
- SEELEY, T. D. & BUHRMAN, S. C. (1999). Group decision making in swarms of honeybees. *Behavioural Ecology and Sociobiology*, 45 : 19–31.
- SEELEY, T. D. & VISSCHER, P. K. (2004). Quorum sensing during nest-site selection by honeybee swarms. *Behavioural Ecology and Sociobiology*, 56 : 594-601.

- SCHALLER, G. B. (1963). *The Mountain Gorilla: Ecology and Behavior*. University of Chicago Press, Chicago.
- SIROT, E. (2006). Social information, antipredatory vigilance and flight in bird flocks. *Animal Behaviour*, 72 : 373-382.
- SPENCE, K. W. (1937). Experimental studies of learning and higher mental process in infrahuman primates. *Psychological Bulletin*, 34 : 806-850.
- SQUIRES, V. R. & DAWS, G. T. (1975). Leadership and dominance relationships in Merinos And Border Leicester sheep. *Applied Animal Ethology*, 1 : 263-274.
- STANDER, P. E. (1992) Cooperative hunting in lions: the role of the individual. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 29 : 445-454.
- STEWART, J. C. & SCOTT, J. P. (1947). Lack of correlation between leadership and dominance relationships in a herd of goats. *Journal of Comparative Physiology Psychology*, 40 : 255-264.
- STEWART, K. J. & HARCOURT, A. H. (1994). Gorilla's vocalisations during rest periods : signals of impending departure ? *Behaviour*, 130 : 29-40.
- STOLBA, A. (1979). Entscheidungsfindung in Verbänden von Papio hamadryas. Zuerich, Switzerland: Universitäre Zuerich.
- STOLBA, A., HINCH, G. N., LYNCH, J. J., ADAMS, D. B., MUNRO, R. K. & DAVIES, H. I. (1990). Social organization of Merino sheep of different ages, sex and family structure. *Applied Animal Behaviour Science*, 27 : 337-349.
- STUECKLE, S. & ZINNER, D. (2008). To follow or not to follow : decision making and leadership during the morning departure in chacma baboons. *Animal Behaviour*, 75 : 1995-2004.
- SUEUR, C. (2008). Etude comparative de l'influence des relations sociales sur l'organisation des déplacements collectifs chez deux espèces de macaques (*Macaca tonkeana*, *M. mulatta*). PhD. Thesis, Université Louis Pasteur de Strasbourg & Université Libre de Bruxelles.
- SUEUR, C. & PETIT, O. (2008a). Shared or unshared consensus decision in macaques? *Behavioural Processes*, 78 : 84-92.
- SUEUR, C. & PETIT, O. (2008b). Organization of group members at departure is driven by Social structure in *Macaca*. *International Journal of Primatology*, 29 : 1085-109
- SUEUR, C., PETIT, O. & DENEUBOURG, J-L. (2009). Selective mimetism at departure in collective movements of *Macaca tonkeana*: an experimental and theoretical approach. *Animal Behaviour*, 75 : 1087-1095.
- SUMPTER, D. J. T. & PRATT, S. C. (2009). Quorum responses and consensus decision making. *Philosophical Transactions of the Royal Society B-Biological Sciences*, 364 : 743-753.

- SYME, L. A. (1981). Social disruption and forced movement orders in sheep. *Animal Behaviour*, 29 : 283–288.
- SYME, L. A., SYME, G. J., WAITE, T. G. & PEARSON, A. J. (1975). Spatial distribution and social status in a small herd of dairy cows. *Animal Behaviour*, 23 : 609–614.
- TALLAMY, D. W. & WOOD, T. K. (1986). Convergence patterns in subsocial insects. *Annual Review of Entomology*, 31 : 369–390.
- TEMPLETON, J. J. & GIRALDEAU, L.-A. (1996). Vicarious sampling: the use of personal and public information by starlings foraging in a simple patchy environment. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 38 : 105–113.
- THORSTEINSSON, E. B., JAMES, J. E. & GREGG, M. E. (1998). Effects of video-relayed social support on hemodynamic reactivity and salivary cortisol during laboratory-based behavioral challenge. *Health Psychology*, 17 : 436–444.
- TOMASZ, A. (1965). Control of the competent state in *Pneumococcus* by a hormone-like cell product: an example for a new type of regulatory mechanism in bacteria. *Nature*, 208 : 155–159.
- TRILLMICH, J., FICHTEL, C. & KAPPELER, P. M. (2004). Coordination of group movements in Wild Verreaux's sifakas (*Propithecus verreauxi*). *Behaviour*, 141 : 1103–1120.
- TURCHIN, P. (1998). *Quantitative Analysis of Movement: measuring and modelling populations redistribution in animals and plants*. Sinauer Associates, Sunderland.
- TYLER, S. (1972). The behaviour and social organization of the New Forest ponies. *Animal Behaviour Monographs*, 5 : 85–196.
- VALONE, T. J. (1989). Group Foraging, Public Information, and Patch Estimation. *Oikos*, 56(3) : 357–363.
- VALONE, T. J. & TEMPLETON, J. J. (2002). Public information for the assessment of quality: a widespread social phenomenon. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B*, 357 : 1549–1557.
- VILLARET, J. C. & BON, R. (1998). Sociality and relationships in Alpine ibex (*Capra ibex*). *Revue d'Ecologie (Terre Vie)*, 53 : 153–170.
- WARBURTON, K. & LAZARUS, J. (1991). Tendency-distance models of social cohesion in animal groups. *Journal of Theoretical Biology*, 150 : 473–488.
- WARD, A. J. W., SUMPTER, D. J. T., COUZIN, I. D., HART, P. J. B. & KRAUSE, J. (2008). Quorum decision-making facilitates information transfer in fish shoals. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 105 : 6948–6953.



- WARING, G. H. (1983). *Horse Behavior: The Behavioral Traits and Adaptations of Domestic and Wild Horses including Ponies*. Noyes Publications, Park Ridge, NJ.
- WILSON, E. O. (1975). *The Sociobiology*. Harvard University Press, Harvard.
- WOOLF, A., O'SHEA, T. & GILBERT, D. L. (1970). Movements and behavior of bighorn sheep on summer ranges in Yellowstone national park. *Journal of Wildlife Management*, 34 : 446-450.
- WRANGHAM, R.W. (1980). An ecological model of female-bonded primate groups. *Behaviour*, 75 : 262-300.
- YODER, J. A., HOBBS III, H. H. & HAZELTON, M. C. (2002). Aggregate protection against dehydration in adult females of the cave cicket, *Hadenoeus cumberlandicus* (Orthoptera, Rhaphidophoridae). *Journal of cave and Karst Studies*, 64(2) : 140-144.

# Liste des publications

## Publications scientifiques:

1. M-H. Pillot, J. Gautrais, J. Gouello, P. Michelena, A. Sibbald and R. Bon. (2009). Moving together : incidental leaders and naïves followers ? *Behavioural Processes*, **83**, 235-24.
2. M-H. Pillot & J-L. Deneubourg. (2010). Collective movements, initiation and stops : diversity of situations and law of parsimony. *Behavioural Processes*, **84**, 657-661.
3. M-H. Pillot, J. Gautrais, P. Arrufat, I. D. Couzin, R. Bon and J-L. Deneubourg. Scalable rules for effective decision-making in animal group. *Accepté dans plosOne pour publication sous réserve de modification.*

## Communications orales avec comité de lecture

1. Pillot, M.H., Gouello, J., Gautrais, J. & Bon, R.. 2007. Experimental study of collectives movements : Setting a paradigm showing a distributed leadership effect. In : **Conference of French Society of Animal Behaviour** - SFECA, Avril 2007. Villetaneuse (France). **Prix** de la meilleur communication orale du symposium.
2. Pillot, M.H., Gouello, J., Gautrais, J., Michelena, P., Deneubourg, J.L. & Bon, R. 2007. Experimental study of collectives movements : Setting a paradigm showing a distributed leadership effect. In: **CNRS Group de Recherche en Ethologie** - Octobre 2007GDR, Dijon (France).
3. Pillot, M.H., Gautrais, J., Deneubourg, J.L. & Bon, R. 2008. Setting a paradigm desinged to test the distributed leadership concept. In : **4th meeting of Ecology & Behaviour**, Avril 2008. Toulouse (France).

4. Pillot, M.H., Gautrais, J., Deneubourg, J.L. & Bon, R. 2008. Incidental leader and naïve followers in sheep. In: **The 4th European Conference on Behavioural Biology**. Juillet 2008. Dijon (France).
5. Pillot, M.H., Gautrais, J., Arrufat, P., Deneubourg, J.L. & Bon, R. 2009. Incidental leader and naïves followers in sheep. In : **The 31st International Ethological Conference**, Août 2009. Rennes (France).
6. Pillot, M.H., Gautrais, J., Arrufat, P., Bon, R & Deneubourg, J.L. 2010. Merinos' sheep wait for the conspecifics to commit. In: **Conference of French Society of Animal Behaviour - SFECA**, Mars 2010. Toulouse (France).
7. Pillot, M.H., Gautrais, J., Arrufat, P., Bon, R & Deneubourg, J.L. 2010. Collective movement in sheep. Influence of the neighbours. In: **5th European Conference on Behavioural Biology**, Juillet 2010. Ferrara (Italy).

### **Communications orales sans comité de lecture :**

1. Pillot, M.H., Gautrais, J., Deneubourg, J.L. & Bon, R. 2008. Incidental leader and naïve followers in sheep. **Séminaire à l'Institut de Biologie Intégrative et Comparée** (directeur Prof. Dr. Jens Krause) Juin 2008. Leeds (UK).
2. Pillot, M.H., Gautrais, J., Arrufat, P., Deneubourg, J.L. & Bon, R. 2008. Incidental leader and naïve followers in sheep. What are the individual mechanisms that ensure social cohesion during collective movement in vertebrate?: **Séminaire au centre de Recherche sur la cognition Animale**. Octobre 2008 Toulouse (France).
3. Pillot, M.H., Gautrais, J., Arrufat, P., Deneubourg, J.L. & Bon, R. 2009. Collective movement in sheep. Influence of the neighbours. **Séminaire à l'Ecology and Evolutionary Biology Institute**. Decembre 2009. Princeton (USA).

## **Communications affichées avec comité de lecture**

1. Henrion, C., Pillot, M.H., Leroy, H., Boissy, A. & Bon, R. 2009. Social buffering in sheep: does group size affect stress recovery? In: **The 31st International Ethological Conference**, Août 2009. Rennes (France).
  
2. Henrion, C., Toulet, S., Pillot, M.H., Leroy, H., Boissy, A. & Bon, R. 2010. Relation entre taille de groupe et niveau de stress chez les brebis: comparaison de données comportementales et physiologiques. In: **Conference of French Society of Animal Behaviour - SFECA**, Mars 2010. Toulouse (France).