

Relations sociales et comportement alimentaire au pâturage

Le comportement alimentaire d'un animal au pâturage dépend de nombreux facteurs tels que ses préférences alimentaires, la ressource fourragère disponible et les contraintes physiques du milieu. Les herbivores pâturent le plus souvent en groupe et les relations sociales entre les différents animaux modifient également le comportement alimentaire de l'individu.

Les herbivores se caractérisent entre autres par leur grégarisme, qui est une des raisons majeures de leur domestication. En effet, les herbivores forment une entité qui dépasse la simple agrégation pour constituer un véritable groupe. Le groupe se définit par l'existence d'une attraction mutuelle entre les individus qui se concrétise par le développement de nombreuses relations sociales. Ces relations se construisent tout au long de l'ontogénèse de l'animal et lui permettent de s'insérer progressivement dans la structure sociale (Veissier *et al* 1998). En élevage allaitant, le jeune développe un lien très fort avec sa mère dès la naissance. Par la suite, tout en entretenant le lien maternel, il engage des contacts de plus en plus fréquents avec ses pairs et avec les adultes du groupe.

La structure sociale régule les relations qu'entretiennent les animaux entre eux et assure le fonctionnement du groupe, la repro-

duction et l'élevage des jeunes (Bouissou 1992). Parmi ces relations, ce sont les relations de "dominance-subordination" qui structurent pour une grande part la vie au sein du groupe. Elles sont particulièrement nettes chez les bovins. Du fait que l'individu connaît sa position par rapport aux autres, les interactions agressives sont rares alors que les animaux peuvent se trouver en compétition pour l'espace, les ressources alimentaires ou les partenaires sexuels. Ainsi l'individu dominant accède aux différentes ressources de manière non contestée sans devoir diriger ni coups ni menaces envers le subordonné. La territorialité, qui correspond chez certaines espèces d'antilopes et d'équidés sauvages au marquage et à la défense d'une partie du domaine vital contre les animaux de la même espèce, participe également à la régulation des interactions agressives par la réduction des situations de compétition (Goldberg 1998). A côté des relations de dominance-subordination, existent d'autres formes de relations qui renforcent quant à elles la cohésion du groupe. Parmi celles-ci, les relations d'affinité assurent une plus grande tolérance entre animaux et se caractérisent par une diminution des conduites agressives et par une plus grande proximité spatiale (Bouissou et Andrieu 1978). Ces relations s'observent essentiellement entre animaux élevés ensemble depuis le jeune âge. Les mouvements du groupe dans l'espace font appel à des relations de "leadership", l'initiation des déplacements étant généralement le fait des mêmes animaux (Sato 1982). Chez les bovins et les ovins, leadership et dominance ne sont pas directement liés (Kilgour et Scott 1959, Arnold et Maller 1974, Reinhardt 1983), même si les animaux leaders peuvent être

Résumé

Chez les herbivores domestiques, l'organisation sociale interfère largement avec le comportement alimentaire au pâturage. Ce texte présente comment les relations sociales au sein du groupe influencent les stratégies individuelles pour le choix des aliments, l'exploitation des sites alimentaires et la distribution spatiale au pâturage. La vie en groupe offre au jeune individu des modèles sociaux, d'abord sa mère puis ses pairs, qui facilitent l'acquisition de préférences et d'évitements alimentaires plus efficacement que l'apprentissage individuel par essai-erreur. Le groupe facilite également la découverte de nouveaux sites alimentaires puisque l'animal bénéficie de ceux trouvés par ses congénères. En revanche, les animaux qui s'alimentent en groupe doivent faire face à une plus forte compétition du fait de la diminution plus rapide de la ressource. Les conséquences de cette compétition varient selon le rang hiérarchique de l'individu, les animaux subordonnés étant les plus pénalisés. La vie en groupe induirait également pour l'individu un coût au moment de l'abandon du site alimentaire.

Pourquoi les herbivores forment-ils des groupes ?

Trois raisons sont en général avancées pour expliquer le développement de l'organisation sociale des herbivores. Il est fréquemment évoqué que la vie en groupe constitue une stratégie antiprédatrice efficace (Jarman 1974). Par exemple, l'élan (*Alces alces gigas*) s'alimente en groupe de plus grande taille lorsqu'il s'éloigne d'un couvert arboré qui le dissimule des prédateurs (Molvar et Bowyer 1994). Le groupe assure ainsi aux herbivores sauvages une meilleure sécurité individuelle du fait du bénéfice apporté par une surveillance commune (Underwood 1982), et permet à chacun de ses membres de réduire les comportements de vigilance (Hunter et Skinner 1998). Chez les herbivores domestiques, pour qui le risque de prédation est considérablement diminué, il existe néanmoins une certaine réminiscence de cette stratégie puisque le comportement des ovins au pâturage est perturbé dans les groupes de faibles effectifs (Penning et al 1993). La vie en groupe serait également un moyen efficace de maintenir la qualité des ressources pâturées. Pour McNaughton (1984), les ongulés sauvages qui ont coévolué avec les prairies, pâtureraient en grands groupes afin de maintenir ces surfaces au stade végétatif qui est le mieux adapté à l'ingestion rapide d'une grande quantité de nutriments. Enfin, l'organisation en groupe des herbivores résulterait de la répartition des ressources pâturées : les herbivores formeraient des groupes du fait de l'agrégation des zones de végétation qu'ils exploitent. Il est fréquemment observé que les distances inter-individuelles augmentent lorsque les disponibilités alimentaires diminuent (Arnold et Dudzinski 1978, Richard et Pépin 1990, Duncan 1991). Arnold et Dudzinski (1978) rapportent que les troupeaux ovins et bovins se scindent en plusieurs sous-unités dans des conditions de faible disponibilité alimentaire. Dans une population de bovins retournés à l'état sauvage, Lazo (1992) a observé que la taille de ces sous-unités était conditionnée par l'abondance et la distribution de la végétation herbacée. Plus généralement, la variété des formes d'organisation sociale des ruminants africains est classiquement expliquée par la diversité des régimes entre les espèces : les espèces sélectives qui exploitent une ressource rare et dispersée, sont généralement solitaires ou forment de petits groupes, alors que les espèces peu sélectives qui exploitent l'herbe abondante des prairies, forment quant à elles de grands troupeaux (Jarman 1974). De même, l'organisation sociale des équidés traduit la réponse adaptative des différentes espèces à la richesse des milieux qu'elles fréquentent (Duncan 1991, Goldberg 1998).

haut placés dans la hiérarchie (Sato 1982). Le leadership pourrait être la conséquence des affinités développées dans le groupe, les individus ayant tendance à suivre leurs partenaires familiers. En revanche, chez les équidés, les juments dominantes ou l'étalon marchent en tête de groupe (Goldberg 1998).

De par les relations d'affinités, de dominance-subordination et de leadership, les congénères influencent les activités de l'individu au sein de son groupe, et ceci de manière plus ou moins forte en fonction de son statut social. Les congénères peuvent également avoir des répercussions importantes sur les réactions

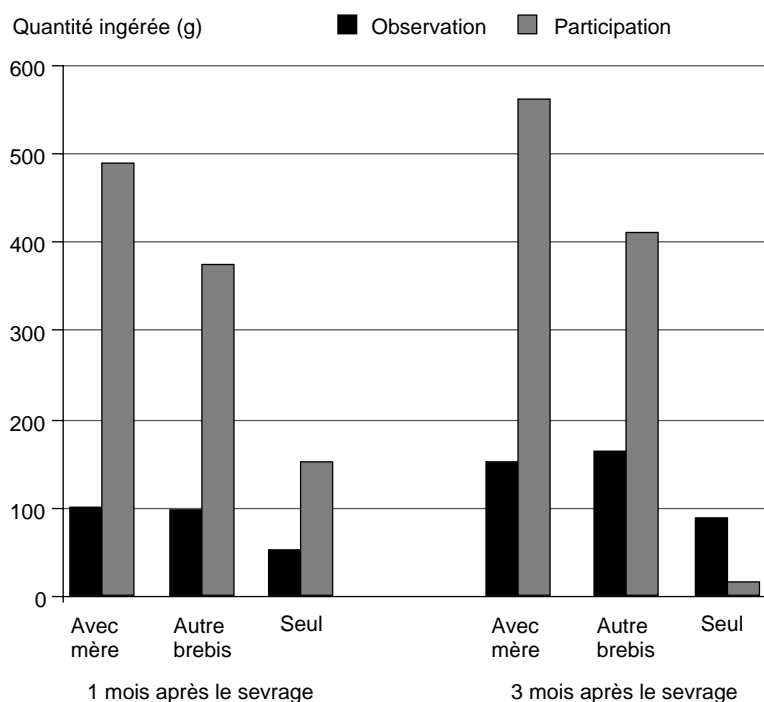
de l'individu aux événements extra-sociaux, en particulier sur son comportement à l'égard des ressources alimentaires. Ce texte présente comment les relations sociales au sein du groupe influencent le choix des aliments, l'exploitation des sites alimentaires et la distribution spatiale des herbivores au pâturage.

1 / La transmission sociale des préférences alimentaires

Le groupe a en général un rôle structurant pour l'individu exposé à une situation nouvelle. Le contact avec des partenaires engagés dans une nouvelle conduite permet à un individu naïf d'orienter plus rapidement son attention vers les éléments pertinents de son environnement et donc d'accélérer les processus d'apprentissage (Nicol 1995). En présence d'un partenaire ayant appris à pousser la trappe d'un nouveau dispositif pour obtenir de la nourriture, des génisses manifestent un intérêt plus marqué pour ce dispositif que des génisses testées en présence d'un partenaire non expérimenté (Veissier 1993). Des agneaux nouveau-nés apprennent plus rapidement à téter avec un distributeur de lait si un congénère expérimenté est introduit dans le groupe (Veissier et Stephanova 1993).

Chez le jeune, les processus d'apprentissage par imitation sont à la base de la transmission sociale des préférences alimentaires. Ainsi, des agneaux en contact avec une brebis en train de consommer un aliment qui leur est inconnu, l'acceptent par la suite plus volontiers que des agneaux qui avaient été exposés seuls à cet aliment (Thorhallsdottir et al 1990a ; figure 1). Plus que la simple présence, les interactions avec les congénères sont essentielles pour favoriser l'acceptation ultérieure d'un nouvel aliment. Dans la même expérience, la brebis perd son rôle d'entraî-

Figure 1. Consommation d'un aliment par des agneaux après le sevrage, selon qu'ils l'ont découvert précocement en observant ou en s'alimentant avec un modèle social (leur mère ou une autre brebis), ou qu'ils y ont été exposés seuls (d'après Thorhallsdottir et al 1990a).



nement lorsque les agneaux sont séparés d'elle par une vitre empêchant toute interaction (Thorhallsdottir *et al* 1990a). De même, en situation de choix, la préférence pour un aliment persiste plus longtemps chez des agneaux exposés préalablement à cet aliment avec leur mère que chez des agneaux exposés seuls (Nolte *et al* 1990). L'évitement d'aliments nocifs peut également être favorisé par les partenaires sociaux. Des brebis qui évitent un aliment préalablement associé à un composé toxique, le chlorure de lithium, sont capables de transmettre cette aversion à leurs agneaux : une fois sevrés, ces derniers en consomment cinq fois moins que ceux dont les mères n'ont pas été conditionnées à éviter cet aliment (Thorhallsdottir *et al* 1990c). L'influence du partenaire dépend également de l'affinité que l'individu a pour celui-ci. C'est bien la mère qui a un rôle majeur dans l'acquisition des habitudes alimentaires du jeune. Ainsi, des agneaux qui ont découvert un nouvel aliment au contact de leur mère en consomment deux fois plus une fois sevrés que des agneaux qui ont eu la même expérience précoce mais avec une autre brebis (Thorhallsdottir *et al* 1990a ; figure 1). L'entraînement social pour une préférence alimentaire est modulée par l'affinité pour le partenaire social mais aussi par l'âge de l'individu lui-même. En règle générale, plus l'individu est âgé moins son comportement est plastique. Ainsi, les agneaux modifient leur comportement alimentaire en fonction de celui de leurs partenaires plus facilement que ne le font les adultes (Thorhallsdottir *et al* 1990b). Les très jeunes animaux sont particulièrement influençables. Mirza et Provenza (1990) ont fait découvrir à des agneaux âgés de 6 et 12 semaines et accompagnés de leur mère deux plantes, *Amelanchier alnifolia* et *Cercocarpus montanus*, après que *C. montanus* ait été rendu aversif pour les brebis : une fois sevrés, les agneaux qui ont vécu cette expérience à l'âge de 6 semaines, évitent plus *C. montanus* que ceux qui l'ont vécue à 12 semaines.

Au pâturage, dans un milieu complexe et fluctuant, les animaux prélèvent préférentiellement certaines espèces végétales (Dumont 1996). La transmission sociale des préférences alimentaires est alors importante puisqu'elle permet aux jeunes animaux ou aux animaux récemment introduits dans un nouvel environnement d'exploiter efficacement le milieu qu'ils découvrent. Les choix alimentaires de chèvres créoles sur parcours sont influencés par ceux de leur mère puisque certaines espèces végétales sont très présentes dans le régime des animaux d'une même lignée alors qu'elles ne sont pratiquement pas consommées par les autres animaux (Biquand et Biquand-Guyot 1992). Toujours au pâturage, Orr *et al* (1995) ont étudié le choix entre des placettes de trèfle et de ray-grass chez des agneaux et des chevreaux ayant été élevés soit par une brebis soit par une chèvre, sachant que les ovins montrent une préférence pour le trèfle plus marquée que les caprins. Le choix des animaux une fois sevrés reflète les préférences alimentaires de leur premier modèle social. Les

jeunes élevés par des brebis tendent à avoir une plus forte proportion de trèfle dans leur régime que ceux élevés par des chèvres (55 vs 41 % en moyenne). La transmission sociale des préférences au pâturage peut également être le fait des pairs du jeune animal : de jeunes chevreuils qui découvrent différentes espèces végétales flairent fréquemment ce que leurs congénères sont en train de consommer (Tixier *et al* 1998). Elle peut contrarier des interventions humaines destinées à orienter les choix des animaux. Ralphs *et al* (1994) ont conditionné de jeunes bovins à éviter une plante toxique, *Oxytropis sericea*, en l'associant à du chlorure de lithium dans le but de limiter sa consommation. Lorsque les animaux ainsi conditionnés pâturent en présence d'animaux qui, eux, consomment *O. sericea*, ils finissent par consommer cette plante à nouveau. Des résultats voisins ont été obtenus sur ovins, chez lesquels des animaux conditionnés à éviter un aliment en présence de congénères eux-mêmes conditionnés maintiennent plus longtemps leur aversion (Provenza et Burritt 1991).

2 / Le rôle des facteurs sociaux dans l'exploitation des sites alimentaires

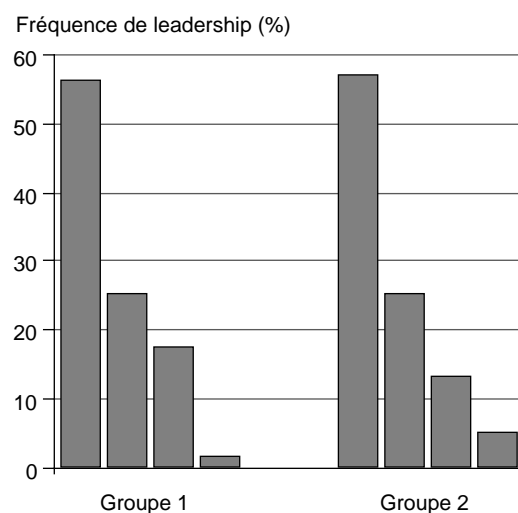
Le site alimentaire se définit comme une proportion de l'espace dans lequel l'animal réalise un prélèvement, séparée du site suivant par une distance relativement importante (Roguet *et al* 1998). L'exploitation temporelle de l'espace par le groupe peut être vue comme une succession de phases de découverte, d'exploitation et d'abandon des sites alimentaires.

2.1 / La découverte et le choix d'un nouveau site

L'initiation des mouvements du troupeau est en général le fait des mêmes individus, qualifiés de leaders. Dans des groupes de quatre boeufs, un même animal choisit et initie le déplacement vers un nouveau site alimentaire dans près de 60 % des cas (Bailey 1995 ; figure 2). Des différences interindividuelles de sociabilité ont été évoquées pour expliquer le leadership. Pour Arnold (1977), les mouvements de groupe seraient initiés par les individus les moins grégaires qui pâturent fréquemment à une plus grande distance des autres. En revanche, ce sont les individus les plus sociaux qui se retrouvent en tête de groupe lorsque le mouvement est provoqué par l'homme (Syme 1981). Ainsi selon la nature du déplacement (volontaire ou provoqué), les leaders n'ont pas le même statut social (Reinhardt 1983). Chez les ovins et les bovins, ce sont cependant plutôt des animaux âgés et donc plus expérimentés qui initient les déplacements du troupeau, et cela lors de mouvements volontaires (Stolba *et al* 1990) ou provoqués (Reinhardt 1983, Bailey et Hoffman

Les préférences alimentaires sont d'abord transmises au jeune par sa mère, qui est son premier modèle social, puis l'apprentissage se poursuit par interactions avec les congénères.

Figure 2. Fréquence avec laquelle les différents animaux initient le choix du site alimentaire dans deux groupes de 4 bœufs (d'après Bailey 1995).



La découverte de nouveaux sites alimentaires est en général le fait des mêmes animaux leaders qui entraînent l'ensemble du groupe.

1998). Ces animaux leaders facilitent la découverte de nouveaux sites alimentaires par les autres animaux du groupe. Bailey *et al* (1998b) ont observé comment des groupes de trois génisses comprenant chacun un leader découvraient un nouveau site alimentaire dans un labyrinthe. Dans 61 % des cas, le leader a déjà découvert le site lorsqu'un des deux autres animaux l'atteint à son tour pour la première fois. Plus tard, ceux-ci retrouvent le site alimentaire sans l'aide du leader. Plus un leader est expérimenté, plus il pourrait faciliter la découverte de nouveaux sites par les autres membres de son groupe.

Alors que peu d'expériences sur les herbivores décrivent le rôle qu'a le groupe dans la découverte de nouveaux sites alimentaires, il existe un vaste débat théorique autour des coûts (ressource à partager) et des bénéfices (plus grande efficacité) liés à la vie en groupe pour cette découverte. Deux théories ont été développées. "l'Information Sharing Model" (Clark et Mangel 1984) met en avant l'avantage de la socialité. Chaque individu dans le groupe rechercherait sa nourriture tout en observant simultanément l'activité de ses congénères : quand un site favorable est découvert, tous les membres du groupe

convergent vers celui-ci. Il est ainsi plus intéressant de s'alimenter en groupe que de s'alimenter seul, même si l'augmentation de la taille du groupe augmente la compétition entre ses membres. Le modèle "Producer-Scrounger" (Barnard et Sibly 1981) fait quant à lui appel à la théorie des jeux. Un groupe serait constitué à la fois d'animaux qui recherchent leur nourriture indépendamment des autres (producers), et d'animaux qui cherchent à profiter des sites découverts par les premiers (scroungers). L'efficacité de chacune de ces deux stratégies dépend du nombre d'individus qui s'y engagent. Il semblerait cependant que les animaux de rang hiérarchique élevé essayent plutôt de profiter des ressources découvertes par les autres, alors que les subordonnés rechercheraient uniquement leur nourriture par eux-mêmes (Rohwer et Ewald 1981, Barta et Giraldeau 1998).

Par ailleurs, la taille du groupe influence le nombre de sites alimentaires visités. Les grands groupes sont responsables d'une rapide diminution de la ressource sur le site, ce qui conduit les animaux à se déplacer davantage pour satisfaire leurs besoins (WallisDeVries 1996). Sur le site, la taille du groupe peut aussi influencer le choix de l'animal. L'impala (*Aepyceros melampus*), espèce qui consomme des feuilles d'acacia, sélectionne les buissons en fonction de la taille du groupe auquel il appartient (Fritz et De Garine-Wichatitsky 1996 ; tableau 1). Tout se passe comme si l'impala anticipait les conséquences du prélèvement par le groupe sur la ressource alimentaire en sélectionnant des buissons dont la richesse est proportionnelle au nombre de consommateurs : les grands groupes sélectionnent uniquement les gros buissons alors que les petits groupes exploitent surtout des buissons de taille moyenne. L'individu estime ainsi la valeur d'un buisson à partir de l'abondance de la ressource mais aussi à partir de la taille du groupe auquel il appartient.

2.2 / L'exploitation des sites alimentaires par le groupe

Une fois le site découvert, ce sont principalement les phénomènes de compétition qui influencent le comportement alimentaire des animaux du groupe, au moins celui des animaux subordonnés. La compétition par exploitation qui traduit l'épuisement des ressources par les congénères, est inhérente à la vie en groupe dès lors que la ressource est limitée. Cependant, il existe aussi une compétition par interférence liée à la limitation de l'accès à une ressource par les interactions agressives entre les individus du groupe.

La fréquence de préhension est réduite chez les jeunes chamois (*Rupicapra rupicapra ornata*) comparée à celle de femelles dominantes (27 vs 30 bouchées/min ; Lovari et Rosto 1985). Chez les bovins, les individus subordonnés pâturent moins vite (37 vs 44 bouchées/min) et ont une vitesse d'ingestion plus lente (45 vs 56 g/min) que les individus dominants (Ginnett *et al* 1999). Le même résultat a été mis en évidence chez les cervi-

Tableau 1. Distribution, selon la taille des groupes, du nombre de prises alimentaires effectuées par des impalas sur des buissons de phytomasse variable (d'après Fritz et De Garine-Wichatitsky 1996).

Taille buisson (gMS feuilles)	Petit (6-28)	Moyen (28-115)	Gros (115-290)	Très gros (290-2041)
Taille du groupe				
3	0	311	0	0
4	0	46	14	0
6	3	127	247	107
7	0	7	36	22
8	0	27	441	50
9	0	0	211	0
14	33	0	180	96
20	0	0	21	53

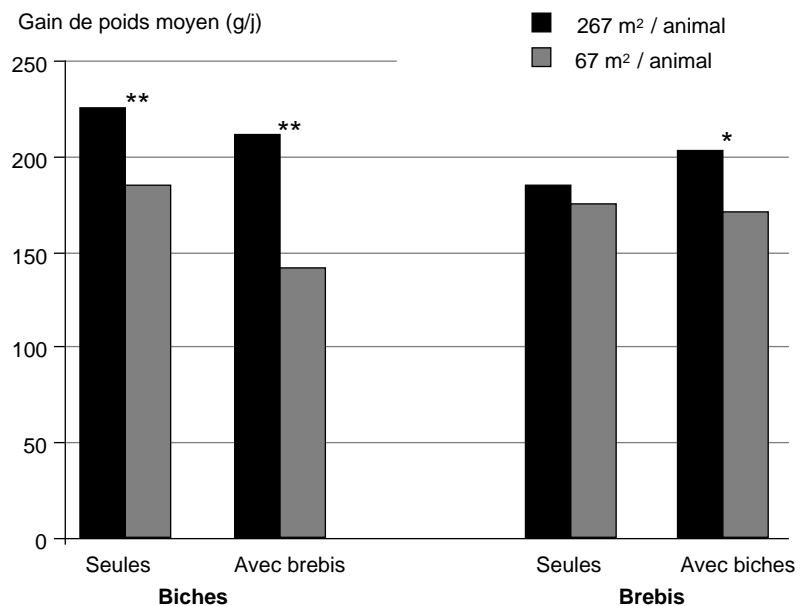
dés. Lorsque deux biches (*Cervus elaphus*) pâturent à moins de cinq mètres l'une de l'autre, l'individu subordonné présente une fréquence de préhension plus faible (Thouless 1990). La proximité entre individus peut également entraîner une rupture de l'activité alimentaire de certains animaux, en raison de déplacements supplémentaires dus à l'évitement des congénères dominants. Ainsi, l'élan d'Alaska (*Alces alces gigas*) pâture moins activement dans les groupes de grande taille (Molvar et Bowyer 1994). De même, des juments qui pâturent dans des groupes de petite taille ont moins d'interactions agressives et de plus longues phases de pâturage ininterrompu que des juments qui pâturent dans des grands groupes (Duncan 1991). Des modifications du rythme d'activité peuvent même apparaître. Au sein d'une harde de biches, les activités sont moins synchronisées lorsque la surface disponible par animal diminue de 267 à 67 m² (Blanc et Thériez 1998) ; à forte densité, les subordonnées ont des repas plus nombreux (12 vs 10 repas/j) et plus courts (41 vs 44 min) que les dominantes, et leur croissance est fortement ralentie (104 vs 210 g/j).

Les phénomènes de compétition peuvent également modifier le régime alimentaire des animaux. Les animaux dominants augmentent la fréquence de leurs comportements agressifs sur les sites de distribution d'un aliment concentré, et limitent ainsi sa consommation par les animaux plus jeunes ou moins bien placés dans la hiérarchie (Hall 1983, Lawrence et Wood-Gush 1988). Lorsqu'on augmente fortement le chargement instantané, des brebis conduites sur parcours augmentent sensiblement leur consommation de végétaux ligneux, ce qui est typiquement un effet de la compétition par exploitation (Lécrivain *et al* 1990). Dans des conditions de faible disponibilité fourragère, il peut également exister une compétition par interférence : chez le cerf, les individus subordonnés sont fréquemment dérangés par les dominants lors des phases de pâturage, et se voient interdire l'accès des meilleures ressources (Appleby 1980).

Les phénomènes de compétition observés dans un groupe monospécifique se retrouvent entre espèces lorsque plusieurs exploitent une même ressource. L'espèce de plus grand format a en général l'avantage. Les chevaux sont dominants par rapport aux bovins, eux-mêmes dominants par rapport aux moutons (Arnold et Dudzinski 1978). De même, lorsque des biches et des agnelles sont conduites ensemble avec un fort chargement, des tensions liées à la dominance d'une espèce (cerf) sur l'autre (mouton) s'ajoutent aux tensions sociales intraspécifiques (Blanc *et al* 1999). Alors qu'une diminution de la surface disponible par animal de 267 à 67 m² n'affecte ni le rythme de pâturage ni la croissance d'agnelles conduites en groupes monospécifiques, le taux de synchronisation et la vitesse de croissance des agnelles baisse dans les lots mixtes, traduisant une perturbation sociale induite par les biches (figure 3). Exceptionnellement, l'augmentation de l'agressivité chez les espèces de petite taille peut les

rendre compétitives face à une espèce plus imposante. Des daims (*Dama dama*), ont par exemple été observés en train de gêner des cerfs lors de la distribution d'un aliment concentré et ont ainsi réussi à y accéder (Bartos *et al* 1996).

Figure 3. Influence de l'espace disponible et des conditions d'élevage (groupes monospécifiques ou mixtes) sur la vitesse de croissance d'agnelles et de biches (d'après Blanc *et al* 1999). * : $P < 0,05$; ** : $P < 0,01$.



2.3 / La décision de quitter le site

La diminution de la ressource alimentaire par l'exploitation du site amène le groupe à le quitter. Le Théorème de la Valeur Marginale (Charnov 1976) prédit qu'un individu isolé abandonne un site lorsque le gain qu'il en retire diminue en dessous de la valeur moyenne de l'habitat. Le groupe, du fait de la compétition par exploitation, réduit le gain obtenu par chaque individu sur le site et entraîne un départ plus rapide des animaux. Le groupe peut cependant avoir un effet d'une autre nature dès lors que tous les animaux n'ont pas le même succès dans leur quête de nourriture. Un animal qui choisirait de quitter un site où il ne trouve plus de nourriture, peut y être maintenu par les autres individus qui s'y alimentent encore (Livoreil et Giraldeau 1997). A l'inverse, un animal qui s'alimenterait avec succès, peut être amené à quitter prématurément le site par le départ des autres membres du groupe (Valone 1993). Dans les deux cas, le fait de s'alimenter en groupe semble pénaliser l'individu. En fait, le coût d'appartenir à un groupe dépend du critère utilisé pour déclencher le départ et de la nature des individus (uniquement les leaders ou pas) susceptibles de l'initier. Lorsque le critère utilisé est fondé sur le laps de temps depuis lequel aucun aliment n'est découvert, en fonction de combien et de quels animaux initient le départ, le gain moyen pour un individu vivant en groupe peut être supérieur, identique ou plus faible que celui d'un individu isolé (Ruxton 1995). Lorsque le critère utilisé est fondé sur l'estimation par animal de la quantité de nourriture qui reste sur le site (c'est-à-dire l'animal quitte le site lorsque cette valeur

Le fait qu'un animal reste ou non sur un site dépend de la ressource alimentaire résiduelle, mais aussi des mouvements initiés par les autres animaux du groupe.

passé en dessous d'une valeur seuil), la difficulté d'apprécier ce que les autres animaux ont consommé semble être responsable du départ prématuré du groupe (Valone 1993). Un tel critère est plus approprié au cas des herbivores qui seraient ainsi pénalisés par la vie en groupe au moment de l'abandon du site alimentaire. Ceci nécessiterait cependant d'être vérifié expérimentalement.

3 / L'influence des facteurs sociaux sur la distribution spatiale des animaux

Les partenaires sociaux influencent non seulement les préférences alimentaires de l'animal et son exploitation des sites alimentaires, mais ils orientent également la manière dont l'animal occupe l'espace, voire, dans des conditions de "ranching", son futur habitat.

Comme dans le cas de la transmission sociale des préférences alimentaires, la distribution spatiale des animaux au pâturage dépend de la cohésion du groupe. Scott *et al* (1995) ont disposé du blé et du sorgho de part et d'autre d'une prairie pâturée par des agneaux, préalablement conditionnés à préférer l'un ou l'autre de ces aliments. Dans les groupes nouvellement constitués, les animaux se sont orientés selon leurs préférences propres et les groupes se sont donc scindés. En revanche, dans des groupes constitués de longue date, les animaux sont restés groupés en dépit de préférences individuelles différentes. Selon l'intensité de la cohésion du groupe, ce sont ainsi soit les préférences individuelles soit l'attraction sociale qui déterminent en priorité la manière dont l'animal occupe l'espace. L'issue d'un tel conflit de motivations entre l'attraction sociale et l'attraction pour un aliment préféré dépend également de la connaissance que les animaux ont de l'environnement. Les facteurs sociaux prennent le pas sur les préférences alimentaires individuelles lorsque le groupe se trouve dans un environnement inconnu, alors que placé dans un environnement familier, l'animal exprime plus volontiers ses préférences indépendamment des mouvements du groupe (Scott *et al* 1996).

Alors que chez les ongulés sauvages, il existe de nombreux exemples de groupes complètement instables (Goldberg 1998), les bovins, ovins et équidés domestiques se caractérisent par la stabilité de leur organisation sociale, même si les groupes peuvent temporairement se scinder en sous-unités pour s'ajuster à la raréfaction des ressources alimentaires (voir encadré). Plusieurs études réalisées dans des conditions de "ranching" ont conclu à une grande stabilité de la composition des troupeaux bovins et de l'habitat qu'ils fréquentent (Lazo 1994, Howery *et al* 1996). Cette stabilité dans le choix de l'habitat s'explique en partie par l'influence exercée par les partenaires sur l'individu dans son jeune âge. Ainsi, sur un parcours d'un millier

d'hectares, des bovins adultes exploitent les mêmes zones que celles qu'ils fréquentaient dans leur jeune âge avec leur mère : le barycentre de leur répartition spatiale calculé sur une année se trouve à moins d'un kilomètre de celui qu'ils occupaient avec leur mère (Howery *et al* 1998). Néanmoins, comme dans le cas de la transmission sociale des préférences alimentaires, le groupe auquel appartient l'individu une fois adulte influence également le choix de son habitat et peut atténuer l'influence maternelle initiale (Howery *et al* 1998). Chez les ovins domestiques conduits en semi-liberté sur un alpage, les troupeaux forment des groupes d'élevage distincts (Favre 1979). Chaque groupe se fixe sur une zone donnée de l'alpage, lequel est alors structuré en domaines vitaux pouvant ou non se superposer : lorsqu'un groupe d'ovins rencontre un autre groupe sur une partie de son domaine vital, il le refoule. Chez les ovins sauvages, les troupeaux occupent également des domaines vitaux ; bien que ceux-ci fluctuent de façon saisonnière en fonction des variations du climat et des disponibilités alimentaires, ils sont réutilisés par les mêmes troupeaux d'une année sur l'autre (Goldberg 1998). De même, chez les chevaux de Camargue les animaux regroupés en harems utilisent préférentiellement les habitats qui offrent les phytomasses les plus importantes de fourrage vert. Ces préférences marquées pour certains habitats varient avec la saison (Duncan 1983).

Il faut enfin remarquer que la distribution spatiale des animaux au pâturage varie selon les races. Tout d'abord, la cohésion sociale est plus forte entre animaux d'une même race qu'entre animaux de races différentes. Arnold et Pahl (1974) observent dans un troupeau composé de brebis de différentes races mais toutes familiaires que les animaux pâturent préférentiellement en sous-groupes, chacun composé d'animaux de la même race. En outre, la dispersion du troupeau dépend de la race des animaux. Ainsi, la comparaison entre différentes races d'ovins, utilisées dans des conditions extensives en Grande-Bretagne, montre que la distance moyenne entre deux brebis d'un même troupeau est deux fois plus élevée chez les Blackface et les Welsh Mountain que chez les Wiltshire Horn et les Suffolk (Arnold 1985). De même, en Nouvelle-Zélande, les troupeaux constitués de brebis Cheviot sont plus dispersés que les troupeaux de brebis Dorset (Kilgour *et al* 1975).

Conclusion

Chez les herbivores domestiques, l'organisation sociale interfère largement avec le comportement alimentaire au pâturage. L'animal est soumis à de nombreuses influences sociales tout au long de son existence. Les modèles sociaux et leur impact sur l'individu évoluent au cours du temps et permettent à celui-ci de s'adapter à un environnement changeant de manière plus efficace qu'au travers de ses seules expériences indi-

La répartition spatiale des animaux résulte de la cohésion du groupe qui détermine si l'attraction sociale l'emporte sur les préférences alimentaires individuelles.

viduelles. En rapportant des domaines encore peu explorés, ce texte ouvre des voies de recherche dont certaines ont un objectif finalisé. Ainsi, une meilleure connaissance de la transmission sociale des préférences ou des aversions alimentaires offrirait des moyens d'orienter le choix des animaux et permettrait de proposer des modes de conduite innovants pour mieux exploiter les ressources pâturées. Par ailleurs, il faudrait mieux comprendre les facteurs qui modulent le conflit de motivations entre le fait de rester dans le groupe et la nécessité de s'en éloigner

pour atteindre de nouveaux sites alimentaires. L'exploration des raisons pour lesquelles certains individus acceptent plus volontiers de s'éloigner du groupe et sont suivis par les autres, permettrait d'utiliser ces animaux leaders en vue d'agir indirectement sur l'ensemble du troupeau, en leur apprenant à exploiter certaines zones généralement délaissées des parcours. Il serait ainsi possible de modifier la manière dont le troupeau utilise l'espace en sélectionnant, en introduisant ou en retirant les animaux qui le conduisent (Bailey *et al* 1998a).

Références

- Appleby M.C., 1980. Social rank and food access in red deer stags. *Behaviour*, 74, 294-309.
- Arnold G.W., 1977. An analysis of spatial leadership in a small field in a small flock of sheep. *Appl. Anim. Ethol.*, 3, 263-270.
- Arnold G.W., 1985. Association and social behaviour. In : Fraser A.F. (ed), *Ethology of farm animals*, 233-246. Elsevier, Amsterdam.
- Arnold G.W., Dudzinski M.L., 1978. *Ethology of free-ranging domestic animals*. Elsevier, Amsterdam, 198 p.
- Arnold G.W., Maller R.A., 1974. Some aspects of competition between sheep for supplementary feed. *Anim. Prod.*, 19, 309-319.
- Arnold G.W., Pahl P.J., 1974. Some aspects of social behaviour in domestic sheep. *Anim. Behav.*, 22, 592-600.
- Bailey D.W., 1995. Daily selection of feeding areas by cattle in homogeneous and heterogeneous environments. *Appl. Anim. Behav. Sci.*, 45, 183-200.
- Bailey D.W., Hoffman M., 1998. Position of cattle within the herd during a trial drive. In : *Abstr. 51st Ann. Mtg Soc. Range Manage.*, Guadalajara, Mexique, 8-11 Feb. 1998, p 16.
- Bailey D.W., Dumont B., WallisDeVries M.F., 1998a. Utilization of heterogeneous grasslands by domestic herbivores: theory to management. *Ann. Zootech.*, 47, 321-333.
- Bailey D.W., Howery L.D., Boss D.L., 1998b. The influence of social facilitation for locating feeding sites. In : *Abstr. 51st Ann. Mtg Soc. Range Manage.*, Guadalajara, Mexique, 8-11 Feb. 1998, p 16.
- Barnard C.J., Sibly R.M., 1981. Producers and scroungers: a general model and its application to captive flocks of house sparrows. *Anim. Behav.*, 29, 543-550.
- Barta Z., Giraldeau L.A., 1998. The effect of dominance hierarchy on the use of alternative foraging tactics: a phenotype-limited producing-scrounging game. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 42, 217-223.
- Bartos L., Vankova D., Siler J., Losos S., 1996. Fallow deer tactic to compete over food with red deer. *Aggressive Behav.*, 22, 375-385.
- Biquand S., Biquand-Guyot V., 1992. The influence of peers, lineage and environment on food selection of the criollo goat (*Capra hircus*). *Appl. Anim. Behav. Sci.*, 34, 231-245.
- Blanc F., Thériez M., 1998. Effects of stocking density on the behaviour and growth of farmed red deer hinds. *Appl. Anim. Behav. Sci.*, 56, 297-307.
- Blanc F., Thériez M., Brelurut A., 1999. Effects of mixed-species stocking and space allowance on the behaviour and growth of red deer hinds and sheep at pasture. *Appl. Anim. Behav. Sci.*, in press.
- Bouissou M.F., 1992. Les phénomènes sociaux en élevage. *G.T.V.*, 3, 47-55.
- Bouissou M.F., Andrieu S., 1978. Etablissements des relations préférentielles chez des bovins domestiques. *Behaviour*, 64, 132-146.
- Charnov E.L., 1976. Optimal foraging: the marginal value theorem. *Theor. Popul. Biol.*, 9, 129-136.
- Clark C.W., Mangel M., 1984. Foraging and flocking strategies: information in an uncertain environment. *Am. Nat.*, 123, 626-641.
- Dumont B., 1996. Préférences et sélection alimentaire au pâturage. *INRA Prod. Anim.*, 9, 359-366.
- Duncan P., 1983. Determinants of the use of habitat by horses in a Mediterranean wetland. *J. Anim. Ecol.*, 52, 93-111.
- Duncan P., 1991. Horses and Grasses. The nutritional ecology of equids and their impact on the Camargue. Springer-Verlag, New-York, 287 p.
- Favre Y., 1979. Etude de l'organisation sociale et de l'utilisation de l'espace par des ovins (*Ovis aries* L.) en liberté. Thèse Univ. Aix-Marseille II, 200 p. + annexes.
- Fritz H., De Garine-Wichatitsky M., 1996. Foraging in a social antelope: effects of group size on foraging choices and resource perception in impala. *J. Anim. Ecol.*, 65, 736-742.
- Ginnett T.F., WallisDeVries M.F., Laca E.A., Demment M.W., 1999. Social influences on the short-term grazing behavior of cattle. *J. Range Manage.*, submitted.
- Goldberg J., 1998. Les sociétés animales. Delachaux et Niestlé S.A., Lausanne, 346 p.
- Hall M.J., 1983. Social organization in an enclosed group of red deer (*Cervus elaphus* L.) on Rhum. I. The dominance hierarchy of females and their offspring. *Z. Tierpsychol.*, 61, 250-262.
- Howery L.D., Provenza F.D., Banner R.E., Scott C.B., 1996. Differences in home range and habitat use among individuals in a cattle herd. *Appl. Anim. Behav. Sci.*, 49, 305-320.
- Howery L.D., Provenza F.D., Banner R.E., Scott C.B., 1998. Social and environmental factors influence cattle distribution on rangeland. *Appl. Anim. Behav. Sci.*, 55, 231-244.
- Hunter L.T.B., Skinner J.D., 1998. Vigilance behaviour in african ungulates: the role of predation pressure. *Behaviour*, 135, 195-211.
- Jarman P.J., 1974. The social organisation of antelope in relation to their ecology. *Behaviour*, 48, 215-267.
- Kilgour R., Scott T.H., 1959. Leadership in a herd of dairy cows. *Proc. N.Z. Soc. Anim. Prod.*, 19, 36-43.
- Kilgour R., Pearson A.J., de Langen H., 1975. Sheep dispersal patterns on hillcountry: techniques for study and analysis. *Proc. N. Z. Soc. Anim. Prod.*, 35, 191-197.
- Lawrence A.B., Wood-Gush D.G.M., 1988. Influence of social behaviour on utilization of supplemental feed-bags by scottish hill sheep. *Anim. Prod.*, 46, 203-212.

- Lazo A., 1992. Facteurs déterminants du comportement grégaire de bovins retournés à l'état sauvage. *Rev. Ecol. (Terre Vie)*, 47, 51-66.
- Lazo A., 1994. Social segregation and the maintenance of social stability in a feral cattle population. *Anim. Behav.*, 48, 1133-1141.
- Lécrivain E., Leclerc B., Hauwuy A., 1990. Consommation de ressources ligneuses dans un taillis de chênes par des brebis en estive. *Reprod. Nutr. Dev.*, 39, suppl 2, 207s-208s.
- Livoreil B., Giraldeau L.-A., 1997. Patch departure decisions by spice finches foraging singly or in groups. *Anim. Behav.*, 54, 967-977.
- Lovari S., Rosto G., 1985. Feeding rate and social stress of female chamois foraging in groups. In : S. Lovari (ed), *The Biology and Management of Mountain Ungulates*, 102-105. Croon Helm, London.
- McNaughton S.J., 1984. Grazing lawns: animals in herds, plant form and coevolution. *Am. Nat.*, 124, 863-886.
- Mirza S.N., Provenza F.D., 1990. Preference of the mother affects selection and avoidance of foods by lambs differing in age. *Appl. Anim. Behav. Sci.*, 28, 255-263.
- Molvar M., Bowyer T.R., 1994. Costs and benefits of group living in a recently social ungulate: the Alaskan moose. *J. Mammal.*, 75, 621-630.
- Nicol C.J., 1995. The social transmission of information and behaviour. *Appl. Anim. Behav. Sci.*, 44, 79-98.
- Nolte D.L., Provenza F.D., Balph D.F., 1990. The establishment and persistence of food preferences in lambs exposed to selected foods. *J. Anim. Sci.*, 68, 998-1002.
- Orr R.J., Penning P.D., Parsons A.J., Harvey A., Newman J.A., 1995. The role of learning experience in the development of dietary choice by sheep and goats. *Ann. Zootch.*, 44, suppl., 111.
- Penning P.D., Parsons A.J., Newman J.A., Orr R.J., Harvey A., 1993. The effects of group size on grazing time sheep. *Appl. Anim. Behav. Sci.*, 37, 101-109.
- Provenza F.D., Burritt E.A., 1991. Socially induced diet preference ameliorates conditioned food aversion in lambs. *Appl. Anim. Behav. Sci.*, 31, 229-236.
- Ralphs M.H., Graham D., James L.F., 1994. Social facilitation influences cattle to graze locoweed. *J. Range Manage.*, 47, 123-126.
- Reinhardt V., 1983. Movement orders and leadership in a semi-wild cattle herd. *Behaviour*, 77, 251-264.
- Richard C., Pépin D., 1990. Seasonal variation in intra-group-spacing behavior of foraging isards (*Rupicapra pyrenaica*). *J. Mamm.*, 71, 145-150.
- Roguet C., Dumont B., Prache S., 1998. Sélection et utilisation des ressources fourragères par les herbivores : théories et expérimentations à l'échelle du site et de la station alimentaire. *INRA Prod. Anim.*, 11, 273-284.
- Rohwer S., Ewald P.W., 1981. The cost of dominance and advantage of subordination in a badge signalling system. *Evolution*, 35, 441-454.
- Ruxton G.D., 1995. Foraging on patches: are groups disadvantaged? *Oikos*, 72, 148-150.
- Sato S., 1982. Leadership during actual grazing in a small herd of cattle. *Appl. Anim. Ethol.*, 8, 53-65.
- Scott C.B., Provenza F.D., Banner R.E., 1995. Dietary habits and social interactions affect choice of feeding location by sheep. *Appl. Anim. Behav. Sci.*, 45, 225-237.
- 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. *Appl. Anim. Behav. Sci.*, 49, 165-171.
- Stolba A., Hinch G.N., Lynch J.J., Adams D.B., Munro R.K., Davies H.I., 1990. Social organisation of Merino sheep of different ages, sex and family structure. *Appl. Anim. Behav. Sci.*, 27, 337-349.
- Syme L.A., 1981. Social disruption and forced movement orders in sheep. *Anim. Behav.*, 29, 283-288.
- Thorhallsdottir A.G., Provenza F.D., Balph D.F., 1990a. Ability of lambs to learn about novel food while observing or participating with social models. *Appl. Anim. Behav. Sci.*, 25, 25-33.
- Thorhallsdottir A.G., Provenza F.D., Balph D.F., 1990b. Social influences on conditioned aversions in sheep. *Appl. Anim. Behav. Sci.*, 25, 45-50.
- Thorhallsdottir A.G., Provenza F.D., Balph D.F., 1990c. The role of the mother in intake of harmful foods by lambs. *Appl. Anim. Behav. Sci.*, 25, 25-44.
- Thouless C.R., 1990. Feeding competition between grazing red deer hinds. *Anim. Behav.*, 40, 105-111.
- Tixier H., Maizeret C., Duncan P., Bertrand R., Poirel C., Roger M., 1998. Development of feeding selectivity in roe deer. *Behav. Proc.*, 43, 33-42.
- Underwood R., 1982. Vigilance behaviour in grazing African antelopes. *Behaviour*, 79, 81-107.
- Valone T.J., 1993. Patch information and estimation : a cost of group foraging. *Oikos*, 68, 258-266.
- Veissier I., 1993. Observational learning in cattle. *Appl. Anim. Behav. Sci.*, 35, 235-243.
- Veissier I., Stephanova I., 1993. Learning to suckle from an artificial teat within groups of lambs : influence of a knowledgeable pattern. *Behav. Proc.*, 30, 75-82.
- Veissier I., Boissy A., Nowak R., Orgeur P., Poindron P., 1998. Ontogeny of social awareness in domestic herbivores. *Appl. Anim. Behav. Sci.*, 57, 233-245.
- WallisDeVries M.F., 1996. Resource distribution patterns of ungulate foraging behaviour. *Forest Ecol. Manage.*, 88, 167-177.

Abstract

Impact of social on grazing behaviour in herbivores.

In domestic ungulates social grouping strongly influences grazing behaviour. Our paper focus on how social relationships within a group influence individual strategies for dietary choices, exploitation of feeding sites and spatial distribution in habitat. This topic is discussed on the basis of social processes in sheep, cattle, horses and deer. Group living gives the young animals social models, first his dam then his peers and the other members of the group, that help to learn adequate food preferences and aversions. This social facilitation is more efficient than individual learning.

Group living is also thought to be advantageous for individual animals because they can use the feeding sites discovered by the other members of the group. On the other hand, increased feeding competition will occur in a group due to the faster decrease in food availability, the low-ranking animals being the more affected. Foraging in group can also force individuals to abandon a feeding site they estimate to be of good quality simply because all other group members leave this site.

Dumont B., Boissy A., 1999. Relations sociales et comportement alimentaire au pâturage. *INRA Prod. Anim.*, 12, 3-10.