



IRIT Equipe SMAC



Université Paul Sabatier

IMPACT DE LA VEGETATION SUR LA STRUCTURATION SOCIALE D'UNE POPULATION D'ISARDS

Stagiaire : FOUQUET Diane

Encadrants : AMBLARD Frédéric, CAZABET Rémy

M2 Modélisation des Systèmes Ecologiques

2011 - 2012

INTRODUCTION

De nombreuses espèces animales vivent en groupe, des bactéries aux grands mammifères en passant par les insectes, les poissons et les oiseaux (Parrish & Edelstein-Keshet, 1999 ; Camazine *et al.*, 2001 ; Crespi, 2001). De nombreuses questions émergent de ce phénomène, que ce soit sur ses causes ultimes (raisons évolutives) ou sur ses causes proximales (mécanismes) (Tinbergen, 1963). Les causes ultimes ont beaucoup été étudiées ces dernières décennies et de multiples théories expliquant la mise en place progressive de la vie en groupe au sein de nombreux taxons ont émergé. En effet, les individus vivant en groupe en tirent de nombreux avantages, notamment en terme de diminution du risque de préation. Cette diminution s'explique par plusieurs facteurs : une dilution, proportionnellement à la taille du groupe, du risque d'être capturé par un prédateur, une augmentation de la vigilance du groupe dû à l'augmentation du nombre d'yeux permettant de détecter un prédateur, un effet de confusion du prédateur, ce dernier ayant plus de difficultés à se concentrer sur une seule proie (Hamilton, 1971 ; Alexander, 1974 ; Roberts, 1996 ; Krause & Ruxton, 2002 ; Danchin *et al.*, 2005 ; Beauchamp, 2008)). D'autres avantages concernent les ressources alimentaires. En effet plus la taille du groupe augmente, moins les individus qui le composent passent de temps en état de vigilance et plus ils en passent à se nourrir (Quenette, 1990 ; Roberts, 1996). Ils peuvent également réaliser des chasses en groupe afin d'obtenir de plus grandes proies (Stander, 1992). En groupe, il est également plus facile de trouver des zones de nourriture riche. En effet, la surface du groupe et le nombre d'individus en recherche de nourriture augmentant avec le nombre d'individus composant le groupe, les zones de nourriture riche sont plus faciles à trouver (Wrangham, 1980 ; Danchin *et al.*, 1997)). D'autres avantages tels que la défense du groupe, la reproduction facilitée et la coopération pour l'élevage des jeunes sont également à ne pas négliger (Allee, 1947).

Néanmoins, la vie en groupe possède également des inconvénients tels que la compétition entre individus pour les ressources alimentaires ou sexuelles (Clutton-Brock *et al.*, 1982 ; Beauchamp & Livoreil, 1997 ; Focardi & Pecchioli, 2005), la détection accrue par un prédateur ainsi que la transmission facilitée de maladies ou de parasites entre individus (Lima *et al.*, 1999 ; Beauchamp, 2007).

Sous l'effet du processus de sélection naturelle, les comportements permettant d'aboutir à une optimisation du rapport bénéfices-coûts vont être sélectionnés. Des études ont montré que la modulation de la taille du groupe et/ou la mise en place d'une organisation particulière au sein du groupe (hiérarchie (Lynch *et al.*, 1989), sous-groupes (Arnold *et al.*, 1981)) sont des éléments clef permettant cette optimisation.

Les causes proximales de la vie en groupe, c'est-à-dire les mécanismes sous-jacents permettant d'y aboutir, peuvent être de deux types (pour ce qui est des mécanismes actifs (Parrish & Hamner 1997), c'est-à-dire lorsque les individus « décident » de leurs déplacements et ne se regroupent pas de manière passive). Ils peuvent être de type « attirance pour une zone intéressante » (Camazine *et al.*, 2001) ou de type « interattraction » (Turchin, 1998). Dans le premier cas, le regroupement des individus n'est que la résultante d'une attirance commune de plusieurs individus pour une hétérogénéité de l'environnement. Dans le deuxième, il est le résultat de l'attirance de plusieurs individus par leurs congénères. Dans ce dernier cas, les interactions sociales et prises de décisions communes permettent de maintenir la cohésion du groupe. Afin de comprendre les mécanismes sous-jacents de la formation et de la structuration des groupes il est important d'étudier leur réseau social, c'est à dire les individus et leurs interactions (Barnes, 1954). Dans ce but, l'analyse des réseaux sociaux (ou SNA, social network analysis) s'est énormément développée ces dernières décennies, dans de nombreux domaines, notamment dans l'étude des groupes d'animaux (Scott, 2000 ; Newman, 2010 ; Sueur *et al.*, 2011). Elle analyse des réseaux composés de nœuds, représentant les individus constituant le groupe, et de liens représentant leurs relations sociales.

Dans ce domaine, Rémy Cazabet (Cazabet *et al.*, 2010) a élaboré un algorithme permettant de détecter des communautés dans un réseau dynamique. La détection de communautés permet d'identifier différents groupes/sous-groupes dans un réseau social ce qui peut se traduire de manière simplifiée par des zones plus densément connectées. Le faire de manière dynamique permet d'étudier l'évolution de la structure du groupe et sa stabilité au cours du temps. L'application de cet algorithme à une population d'isard vivant dans le parc national des Pyrénées (source des données J.-P.Crampe, Parc National des Pyrénées) a permis la détection de sous-groupes relativement stables dans le temps.

La question que nous allons nous poser ici est de savoir à quel point l'impact de variables environnementales explique ces regroupements d'individus. En effet, une telle structure pourrait être obtenue par deux phénomènes, les interactions sociales et l'attraction individuelle pour certaines ressources présentes dans l'environnement de manière hétérogène (qualité et ou quantité de nourriture). Les interactions sociales induisant un regroupement d'individus dû à l'interattraction entre individus et leurs affinités les regroupant de manière préférentielle. L'attraction pour des ressources particulière agrégeant plus fortement les individus dans des zones où la quantité de ressources disponibles est importante. Cette théorie, appelée « Ideal Free Distribution » (Fretwell & Lucas, 1970), minimise ainsi l'effet de la compétition entre les membres du groupe (Fretwell, 1972). Elle expliquerait

effectivement, si de tels patchs de nourriture existent dans la zone d'étude, que le groupe soit scindé en plusieurs sous-groupes.

Afin de répondre à cette question nous allons modéliser le déplacement des isards. Plusieurs modèles seront réalisés, chacun défini par des hypothèses différentes. Ils seront tous multi-agents et individu-centré ce qui signifie qu'ils prendront en compte plusieurs agents qui représenteront chacun un individu réagissant à son environnement. En effet, ce paradigme est largement utilisé pour la modélisation et la simulation de phénomènes naturels et sociaux (Gautrais et al., 2004). Ces modèles ne prendront en compte que des variables environnementales. La comparaison entre caractérisations des populations et des réseaux obtenus par simulations et ceux créés à partir des données observées nous permettra alors de savoir si les interactions sociales sont nécessaires pour expliquer les communautés observées.

MATERIEL ET METHODE

1/ Données observées :

La zone d'étude sur laquelle nous allons travailler est la zone d'hivernage des isards, dans le parc national des Pyrénées. Cette dernière est divisée en quadrats imaginaires de 50m de côté dont nous connaissons les coordonnées de centre. Nous travaillerons uniquement sur cette zone d'hivernage pour ne garder que les données des mois d'octobre à février afin de ne pas intégrer dans nos analyses les périodes de rut, de naissance et de migration qui peuvent modifier le déplacement des isards. Il a également été décidé de garder uniquement les individus femelles de plus d'un an afin de ne pas intégrer les comportements territoriaux ou de suivi de la mère.

Les données dont nous disposons sont donc des relevés de positions (coordonnées tridimensionnelles) et d'identité d'isards, réalisés plusieurs fois par mois, depuis 1992. Ces coordonnées représentent en réalité celle du quadrat dans lequel se trouvait l'isard au moment de son observation.

2/ Simulations :

Afin de modéliser le déplacement des isards nous avons utilisé le logiciel NetLogo qui est un environnement intégré de modélisation et le développement de systèmes multi-agents. A l'aide de ce logiciel la surface 3D formée par le flanc de colline où sont localisés les isards durant la période hivernale est reconstruite. Des agents nommés « *stayers* », auxquels ont été attribuées les coordonnées des quadrats imaginaires réalisés sur cette zone, ont été créés. La

surface 3D (Fig.1) représentant le flanc de la colline a été reconstruite en connectant chaque stayer à ses voisins.

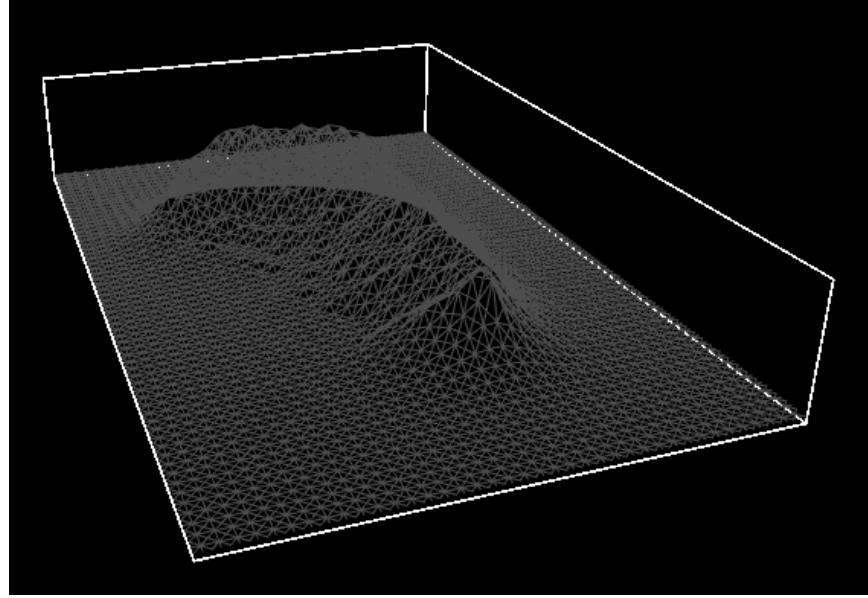


Figure 1 : Surface 3D du flanc de colline correspondant à la zone d'hivernage des isards

a) Modèle « nul » :

Afin d'étudier à quel point les modèles précédents expliquent la structure de la population nous avons également créer un jeu de donnée « nul ». Ce jeu de donnée récupère pour chaque individu et à chaque temps des positions prises totalement aléatoirement sur la carte.

b) Modèle 1 : Marche aléatoire

Dans ce modèle le déplacement aléatoire des isards constitue la principale hypothèse. La marche aléatoire est un modèle mathématique composé d'une succession de pas aléatoires totalement dé-corrélos les uns des autres. Cette propriété est appelé processus Markovien ou encore processus sans mémoire. Ceci signifie qu'à chaque instant la probabilité d'occurrence d'un événement futur est indépendante des événements passés. Dans notre cas, il s'agit d'un changement de direction. De ce fait, un isard en marche aléatoire répète un schéma de mouvement : il se déplace en ligne droite pendant une certaine durée avant un changement de direction.

Pour réaliser cette marche aléatoire il faut tout d'abord tirer aléatoirement une latence avant le prochain événement de changement de direction afin de calculer la distance à parcourir avant cet événement. Ensuite, une nouvelle direction doit être sélectionnée.

- Obtenir la latence avant changement de direction

La probabilité de ne pas s'être réorienté au temps t est :

$$P(t) = \exp(-\lambda t) \text{ (Fig. 2 a)}$$

Nous voulons tirer aléatoirement une latence avant réorientation. Nous calculons donc la densité de probabilité de changer de direction à un instant t donné ($\text{pdf}(t)$), qui donne la distribution des latences avant la prochaine réorientation. Ceci permet d'avoir la probabilité élémentaire de tourner dans un intervalle de temps infiniment petit δt autour de t soit :

$$dP = \text{pdf}(t). \delta t$$

La probabilité de rester sur la même trajectoire avant un instant t (ou la probabilité de tourner après t ou encore la probabilité de tourner entre t et $t + \delta t$ + probabilité de tourner entre $t + \delta t$ et $t + 2\delta t$ + ... jusqu'à $+\infty$) est représentée par la somme des dP .

$$P(t) = \int_t^{+\infty} \text{pdf}(t). \delta t = \exp(-\lambda t)$$

On pose F la primitive de pdf . On a alors :

$$\begin{aligned} P(t) &= F|_t^{+\infty} = \exp(-\lambda t) \\ \Leftrightarrow F(+\infty) - F(t) &= \exp(-\lambda t) \\ \Leftrightarrow -F'(t) &= -\lambda \cdot \exp(-\lambda t) \\ \Leftrightarrow \text{pdf}(t) &= \lambda \cdot \exp(-\lambda t) \quad (\text{Fig. 2 b}) \end{aligned}$$

On vérifie que la somme des probabilités de changement de direction à chaque instant t est égale à 1 :

$$\int_{t=0}^{+\infty} \lambda \cdot \exp(-\lambda t) = -\lambda \cdot \frac{1}{\lambda} \cdot \exp(-\lambda t)|_0^{+\infty} = 0 - (-1) = 1$$

Nous voulons déterminer la latence entre deux événements de changement de direction. L'aire sous la courbe de $\text{pdf}(t)$ étant comprise entre 0 et 1, il suffit alors de tirer aléatoirement et uniformément un chiffre entre 0 et 1 représentant une valeur d'aire ($A(t)$) sous la courbe pour l'associer à une latence t . Cela revient à utiliser la figure 2-c « à l'envers » c'est à dire à utiliser $A(t)$ pour trouver la valeur de t .

L'aire sous la courbe entre 0 et t est la cumulée de pdf(t). Nous déterminons A(t), l'aire sous la courbe en fonction du temps :

$$A(t) = \int_0^t \lambda \cdot \exp(-\lambda t) \cdot dt = -\exp(-\lambda \cdot t) \Big|_0^t = -\exp(-\lambda \cdot t) - (-1) = 1 - \exp(-\lambda \cdot t)$$

(Fig. 2 c)

$$\Leftrightarrow 1 - A(t) = \exp(-\lambda \cdot t)$$

$$\Leftrightarrow \ln(1 - A(t)) = -\lambda t$$

$$\Leftrightarrow t = \frac{\ln(1 - A(t))}{-\lambda}$$

On obtient alors t, la latence entre deux changements de direction.

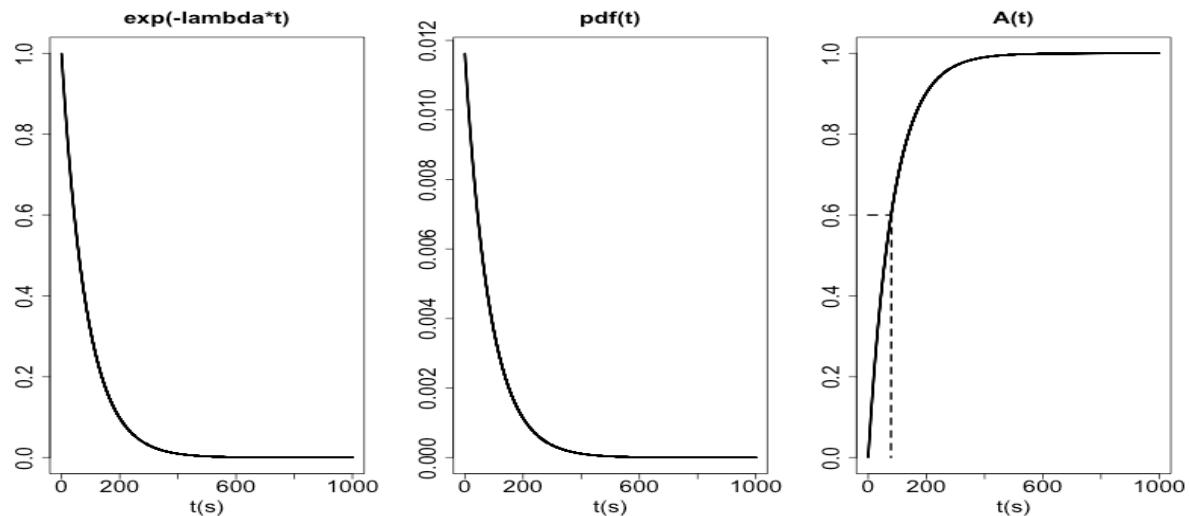


Figure 2

- Obtenir la distance à parcourir avant l'événement de réorientation

Pour connaître la distance parcourue par l'isard il nous suffit de multiplier la latence précédemment définie par la vitesse moyenne de marche d'un isard. Les données à disposition ne permettant pas de calculer cette vitesse, cette étude se base sur celle définie par Fankhauser et Enggist (Fankhauser & Enggist, 2004), soit 0.3 m.s-1.

- Sélectionner l'angle de changement de direction

Une fois cette distance parcourue l'isard va devoir changer de direction. Pour cela un chiffre aléatoire entre 0 et 1 est généré et, en fonction du résultat et de la probabilité de tourner vers 8 angles différents (en face (0°), à 45° , 90° et 135° degrés à droite et à gauche et la probabilité de faire demi-tour), l'angle vers lequel l'isard va se déplacer est sélectionné. Les probabilités de tourner vers ces 8 angles proviennent également de l'article précédemment cité.

- Implémentation du modèle

Afin de décomplexifier l'implémentation de ce modèle 3D, le déplacement des isards a été caractérisé en 2D. Pour ce faire, les nouvelles coordonnées 2D des individus ont été calculées en tenant compte de la distance à parcourir et du dénivelé. Le dénivelé a été calculé au sein de chaque quadrat en calculant la moyenne de la différence d'altitude entre ce quadrat et les quadrats voisins.

La distance d à parcourir sur le plan de projection pour parcourir la distance de 50 m sur la surface, représentant la totalité du quadrat (Fig.), est définie par l'équation suivante :

$$d = \sqrt{50^2 - \text{dénivelé}^2}$$

La distance $distance2d$ à parcourir sur le plan pour avancer d'une distance $distance3d$ parcourue sur la surface est obtenue proportionnellement :

$$distance2d = distance3d \times d \div 50$$

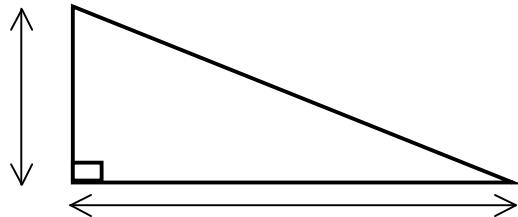


Figure 2 : Visualisation d'un carré d'observation permettant le calcul de la distance parcourue dans le repère $(x ; y)$.

Afin de trouver les nouvelles coordonnées des isards à chaque pas de temps $(x_2 ; y_2)$, des propriétés de trigonométrie ont été utilisées (équations 3 et 4). Ces dernières utilisent l'angle vers lequel est tourné l'individu (α compris entre 0 et 270° par pas de 45°), la distance précédemment calculée ($distance2d$) et les coordonnées actuelles de l'isard $(x_1 ; y_1)$ (Fig.).

$$\sin \alpha = \frac{\text{longueur du côté opposé}}{\text{longueur de l'hypoténuse}} = \frac{|x_1 - x_2|}{distance2d} \quad (3)$$

$$\cos \alpha = \frac{\text{longueur de côté adjacent}}{\text{longueur de l'hypoténuse}} = \frac{|y_1 - y_2|}{distance2d} \quad (4)$$

Pour finir, l'altitude du quadrat dans lequel l'individu se trouve lui est assignée. Ainsi les nouvelles coordonnées 3D sont déterminées.

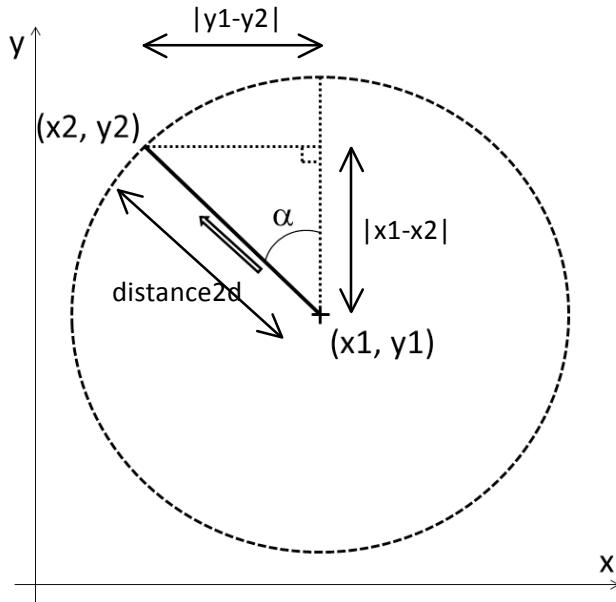


Figure 3 : Représentation du plan permettant de calculer les nouvelles coordonnées des individus.

Un élément important devant être pris en compte dès ce premier modèle est la limitation de la zone dans laquelle les individus peuvent se déplacer. En effet, en marche aléatoire, les individus peuvent se répartir sur une zone bien plus grande que la zone d'hivernage. Or, ceci ne représente pas une hypothèse biologiquement acceptable. Il a donc été rajouté au modèle une condition empêchant les isards de quitter la zone d'hivernage. Pour cela le calcul des nouvelles coordonnées n'est validé n'amène pas l'individu hors de la zone d'hivernage. Ce calcul est réitéré tant que les coordonnées ne sont pas validées (jusqu'à ce que l'angle et la distance à parcourir respectent ces conditions).

- Paramétrisation

Dans ce modèle, le paramètre λ représentant l'inverse du tau moyen de changement de direction n'est pas fixé. Afin de le paramétriser, des simulations pour différentes valeurs du paramètre λ (de 1/5 à 1/140) ont été réalisées. A l'aide des données observées l'hiver où il y avait le plus d'observations, les distances journalières parcourues par un isard (distance entre deux zones successives où a été observé un isard divisé par le temps entre ces deux observations).

$$\sum_{i=1}^n \sqrt{(x_i - x_{i+1})^2 + (y_i - y_{i+1})^2 + (z_i - z_{i+1})^2} / n$$

Après avoir échantillonné les données simulées de manière identique aux données observées, ces distances sont également calculées pour les données simulées et cela pour chaque valeur de λ . Ces distances (observée et simulées) ont ensuite été comparées. Afin de

sélectionné un λ , la méthode des moindre carré est utilisée. Il s'agit du λ égal à 1/45 s-1.

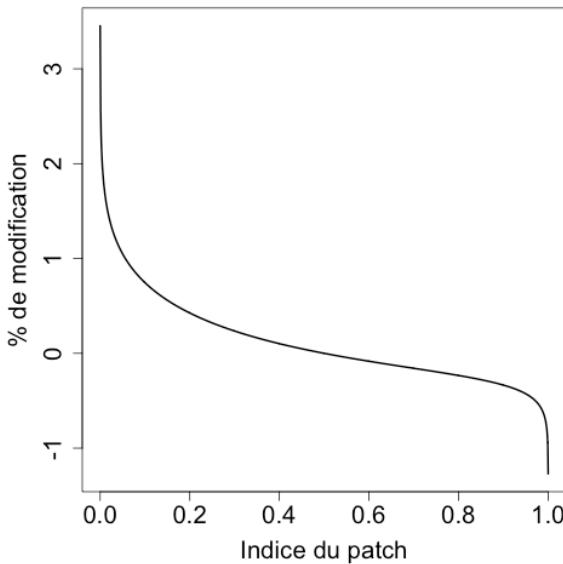
c) Modèle 2 : Influence de la végétation

Le second modèle créé prend en compte la qualité du sol. Les données récoltées sur le terrain ont été intégrées aux « *stayers* » ce qui permet de reformer des patchs de sol homogène (zones rocheuses, landes, pinèdes, *etc.*). L'attractivité de ces différents patchs n'est pas homogène. Leurs qualité et/ou quantité de ressources peuvent variées. Certain peuvent même être sans intérêt voire impraticables. La densité d'isards pour chacun de ces types de patchs a été estimer afin de définir la préférence des isards pour ces derniers. Cette densité a été normalisé (divisé par la densité maximale) afin d'obtenir un indice de préférence compris entre 0 et 1.

Concernant la modélisation du comportement des isards ou « *walkers* » sur la surface 3D, le déplacement d'un individu est identique au modèle précédent mais la distance parcourue entre deux changements de direction va être influencée par la nature du patch (Benhamou and Bovet 1989; Bell 1990 ; Challet *et al* 2005). Cette distance est modifiée de façon inversement proportionnelle à l'indice de préférence des patchs. Ainsi, dans les patchs moyennement intéressants les isards parcourent des distances proches de celles du modèle 1, dans les patchs peu intéressants de plus grandes distances et dans les patchs préférentiels de plus faibles distances. Des distances plus importantes induisent une traversée plus rapide du patch. De la même manière, de faibles distances simulent le temps passé par les isards à paître dans les patchs préférentiels.

Pour réaliser cela, nous avons ajouté à la distance parcourue sans influence du patch, un pourcentage de cette dernière (équation 5) (Fig.). Ce pourcentage est fonction de la qualité du patch (indice du patch). Dans un patch apprécié des isards ce dernier sera négatif et dans un patch plutôt délaissé il sera positif. Ce pourcentage a été arbitrairement borné entre 0 et 0.88 pour un bon patch et entre 0 et 2.5 pour un mauvais. Ainsi les distances parcourues entre changement de direction ne peuvent être nulles pour un bon patch et peuvent être plus que doublé pour un mauvais. Le paramètre β permet de moduler la pente de la tangente en $x=0.5$ ce qui permet d'avoir une modification faible pour des patchs d'indice proche de l'indice moyen.

$$distance \text{ modifiée} = distance + distance * \left(-\frac{\log(\frac{indice \text{ du patch} + \beta}{1 - indice \text{ du patch} + \beta})}{\exp(indice \text{ du patch} + \beta)} * 3/7 \right) \quad (5)$$



Dans notre milieu d'étude, les patchs avec un indice de préférence faible couvrent une plus large surface que les autres. Un isard situé dans un de ces patchs va de fait avoir une distance entre deux réorientations augmentée malgré une durée de déplacement qui elle, n'est pas modifiée. La vitesse moyenne s'en retrouve alors augmentée. Afin de conserver une distance moyenne mentionnée par Fankhauser et Enggist (Fankhauser & Enggist, 2004), la vitesse fixée dans le modèle a donc été diminuée. Afin de trouver sa valeur, plusieurs simulations ont été réalisées pour différentes vitesses (de 0.1 à 0.3 m.s⁻¹ par pas de 0.05). Ensuite, une régression linéaire a été réalisée sur les distances journalières parcourues par un isard en fonction de la vitesse. La vitesse pour laquelle la distance parcourue était celle observée, soit 0.28 m.s⁻¹, a été calculée à l'aide de l'équation donnée par cette régression.

3/ Traitement des données

Des simulations représentant les 19 années de suivi des individus ont été réalisées, avec $\lambda = 86$ et $\beta = 0.005$ pour les deux modèles.

Une fréquence d'échantillonnage des données différente entre les modèles pourrait induire un biais dans la comparaison des résultats. Afin d'obtenir des données comparables, les données de position ont été échantillonnées avec la même fréquence que dans les données observées.

Afin de tester la validité des modèles, les données observées ont été comparées aux simulées. Les distances entre les barycentres des positions des individus entre données observées et chacun des modèles sont comparées à l'aide d'un test de Kruskal-Wallis et de

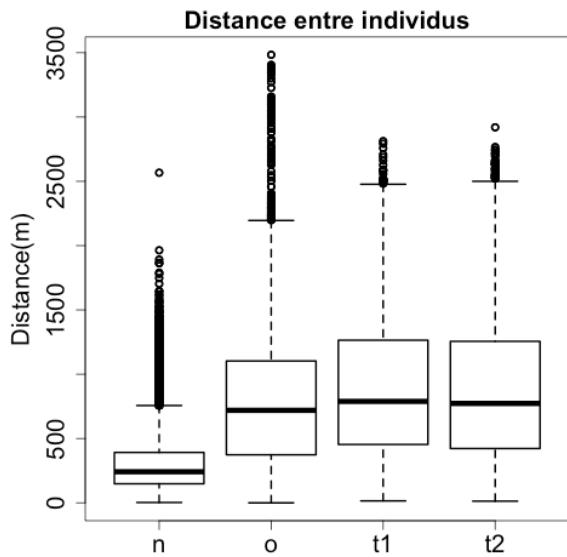
tests de Mann-Whitney. Deux indices de dispersion de la population sont calculés et comparés grâce à un test de Kruskal-Wallis. Il s’agit de la distance entre barycentres des positions des individus et barycentre de la population d’une part et de la surface occupée par le groupe d’autre part. Ensuite, les cartographies de densité de la population sont construites et visuellement comparées.

Pour finir, le réseau social du groupe d’isards est construit en utilisant la proximité entre les individus (coprésence sur des patchs de 50 m²) grâce au logiciel Gephi. Ces réseaux sont ensuite caractérisés, à l’aide de ce même logiciel, en utilisant différents descripteurs de réseau : le degré, la densité du réseau et le coefficient de clustering. L’algorithme de détection des communautés, blondel, est utilisé afin de définir quels individus sont considérés comme appartenant à une même communauté. Le nombre de communauté, la distance entre ces dernières et la distance entre barycentre des individus et barycentre de leur communauté sont ensuite comparé grâce à des test de Kruskal-Wallis et de Mann-Whitney.

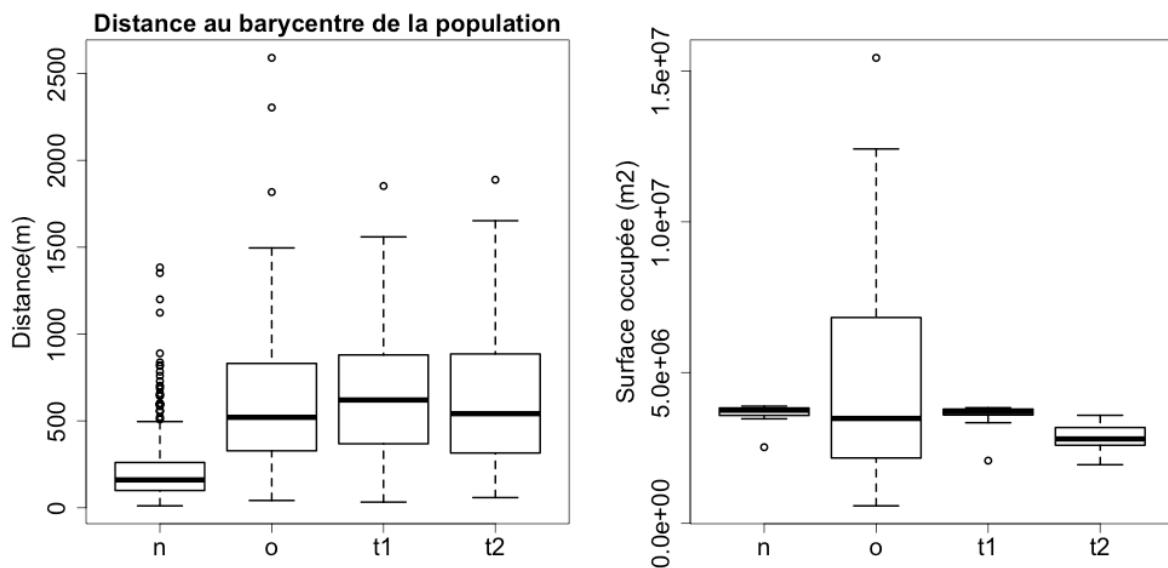
RÉSULTATS

Afin de savoir si la nature du sol influence la structure de la population, et dans quelle mesure elle l’influence, les résultats au niveau collectif obtenu par simulation à ceux obtenus avec les données expérimentales sont comparés.

Pour obtenir la distance entre les barycentres des individus, le barycentre des positions de chaque individu a été calculé chaque année. Ensuite, la distance entre chacun de ces barycentres a été calculée, toujours chaque année. Ces distances sont significativement différentes ($\chi^2 = 18309$, $df = 9154$, $p < 0.0001$), que ce soit entre données observées et données théoriques (nul : $W = 172097416$, $p < 0.0001$, t1 : $W = 180801072$, $p < 0.0001$, t2 : $W = 186339204$, $p < 0.0001$) mais également entre les différents modèles (nul-t1 : $W = 48041336$, $p < 0.0001$, nul-t2 : $W = 55622428$, $p < 0.0001$, t1-t2 : $W = 172097416$, $p < 0.0001$).



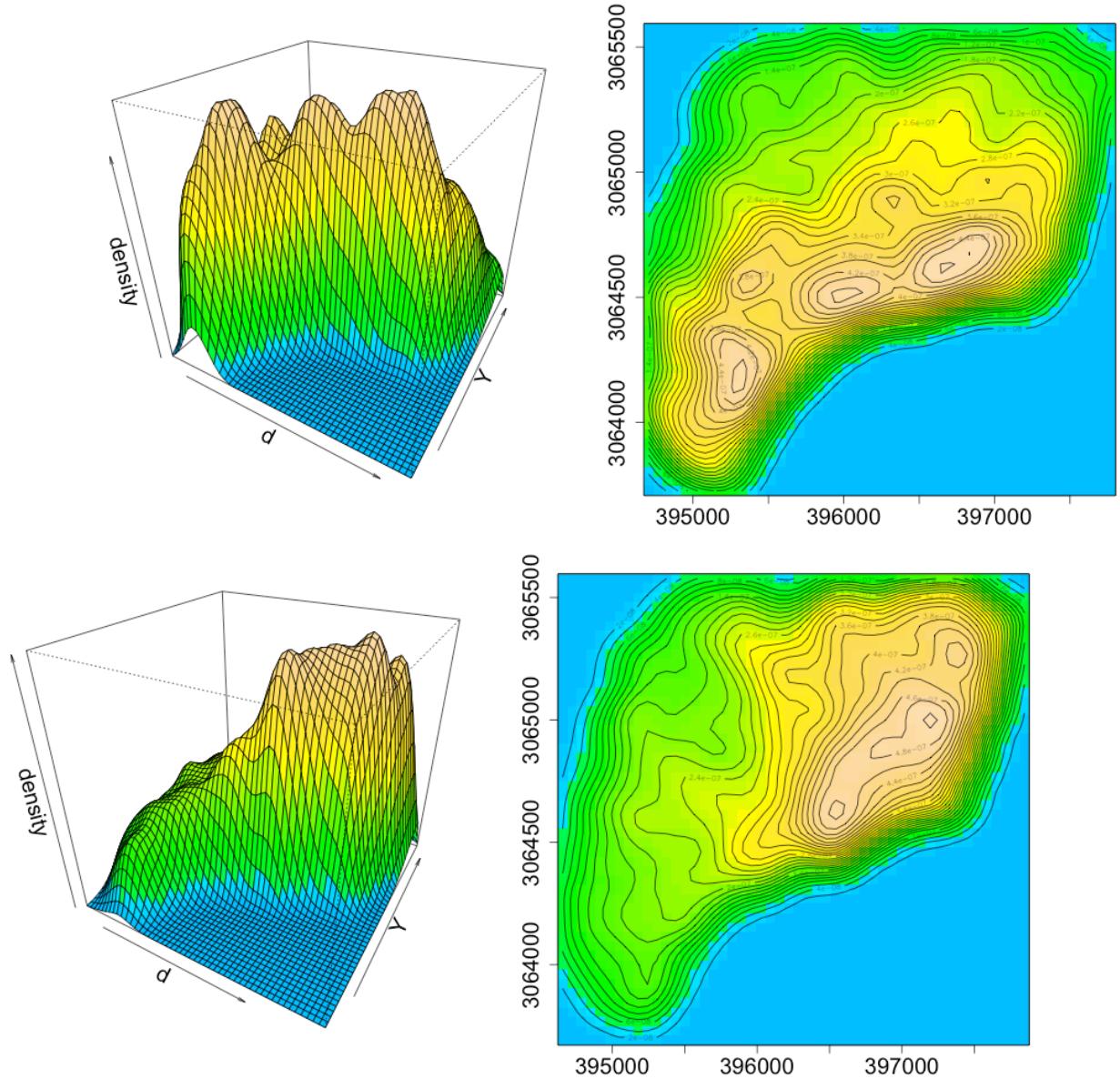
Pour étudier l'influence du couvert végétal sur la dispersion de la population, les distances entre les barycentres des individus et celui de la population sont comparées pour chaque année. Ces distances ne sont pas significativement différentes ($\chi^2 = 515$, $df = 515$, $p = 0.4917$). Dans ce même but, les surfaces occupées chaque année par la population sont comparées. Ces surfaces ne sont pas significativement différentes ($\chi^2 = 15$, $df = 15$, $p = 0.4514$).

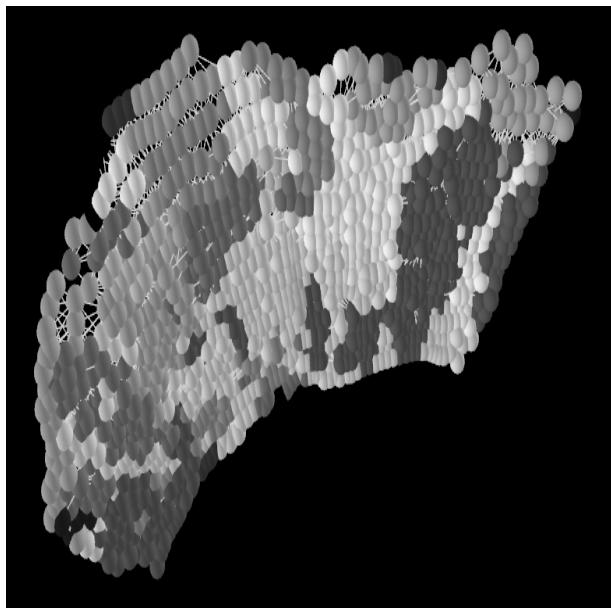
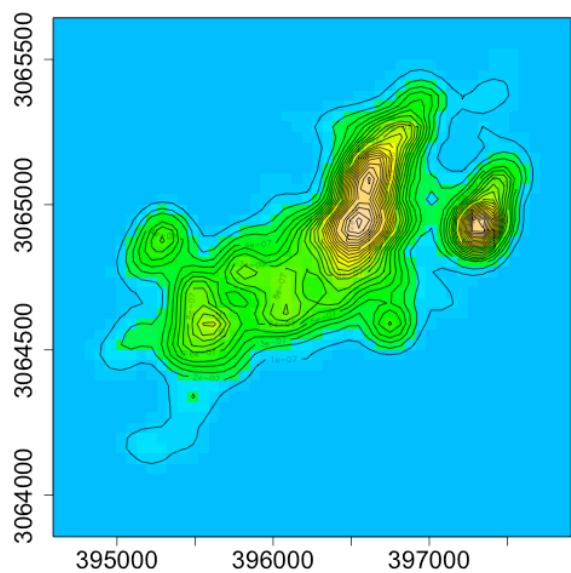
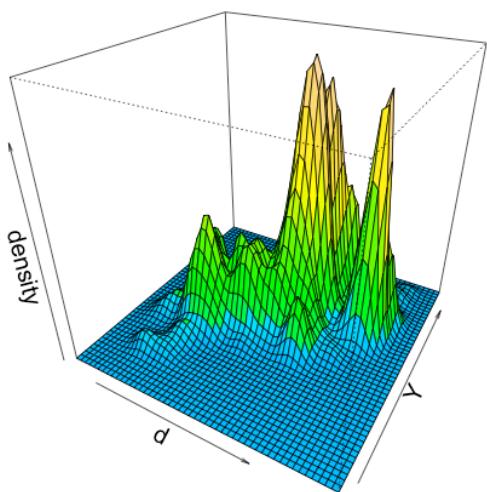
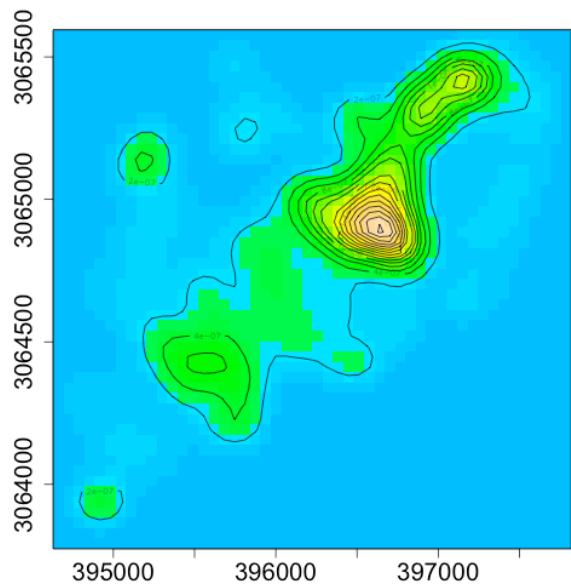
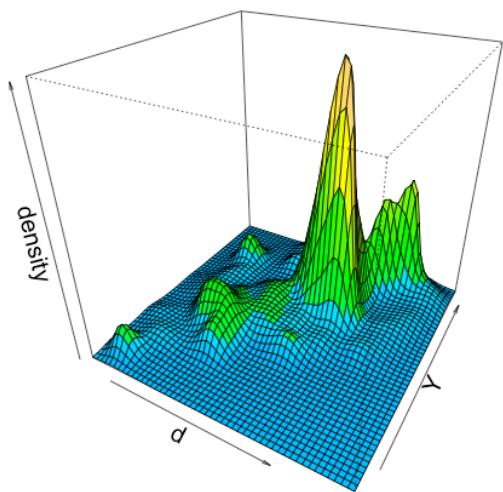


La cartographie de la densité de la population permet de voir en fonction des modèles comment se répartit la population et de comparer graphiquement ces répartitions à celle obtenue avec les données observées. On remarque donc que le modèle nul possède comme attendu une répartition homogène. Le modèle 1 met en avant une densité de population plus importante au sud-est de la zone d'hivernage. Ceci s'explique par les positions initiales des individus, correspondant à leurs 1ère positions observées, se situant dans cette zone. La

marche aléatoire diffuse ensuite cette concentration d'individu vers le reste de la zone d'hivernage. Le modèle 2 quant à lui possède des pics de densité, notamment deux à l'est de la zone d'hivernage, et une zone plus étendue et de densité plus faible, plus au sud. La cartographie obtenue avec les données observées possède également deux pics de densité élevée. Le premier se situe au même endroit que celui du modèle 2, le deuxième en revanche se situe plus au sud de celui du modèle 2. Une zone plus diffuse de densité plus faible se retrouve également avec les données observées, et dans la même zone que pour le modèle 2. Lorsque l'on compare la cartographie de l'indice de préférence des patchs à la cartographie de densité obtenue avec le modèle 2 et celle obtenue avec les données observée, on constate que les zones à forte densité semble bien correspondre aux zone avec une forte préférence des individus pour le type de végétation.

NORD !!!!





Après avoir créer un tableau contenant, pour chaque individu, les individus avec lesquels ils ont été observés et le nombre de fois où ils ont été observés avec eux, le réseau social de la population a été recréé, à l'aide du logiciel Gephi, pour chaque jeu de données. Le coefficient de clustering, le degré et le nombre de communautés détectées sont calculés (Tableau 1).

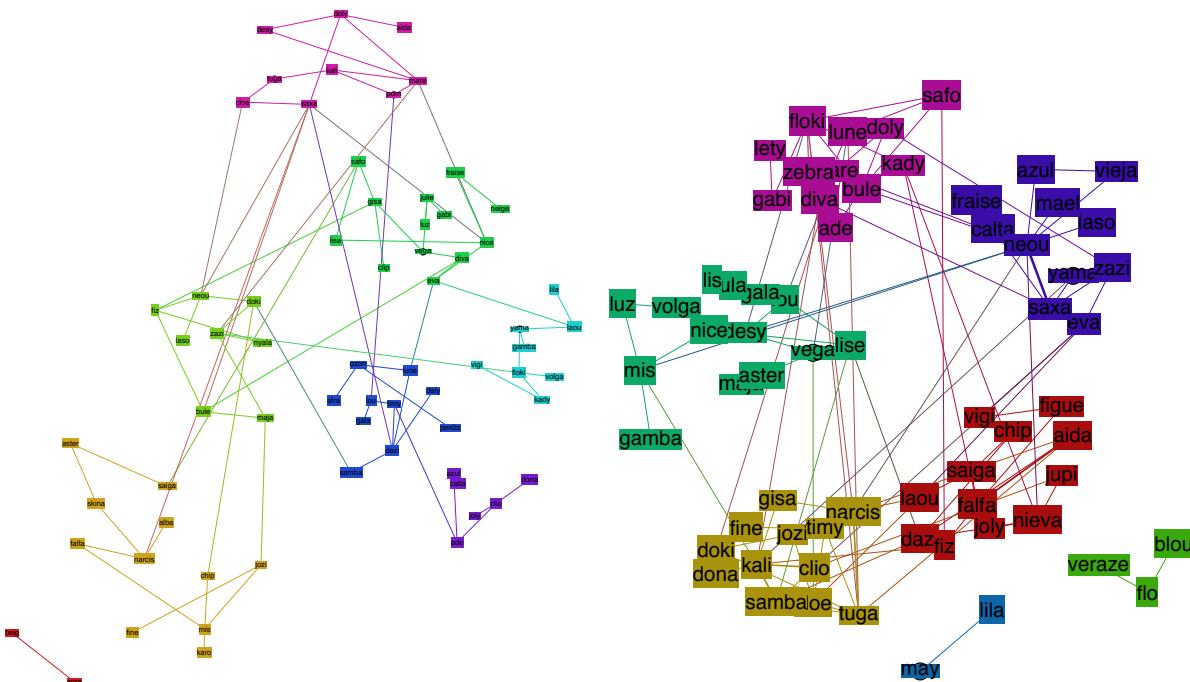
le coefficient de clustering (nul : 0.054, t1 : 0.101, t2 : 0.305, Obs : 0.722)

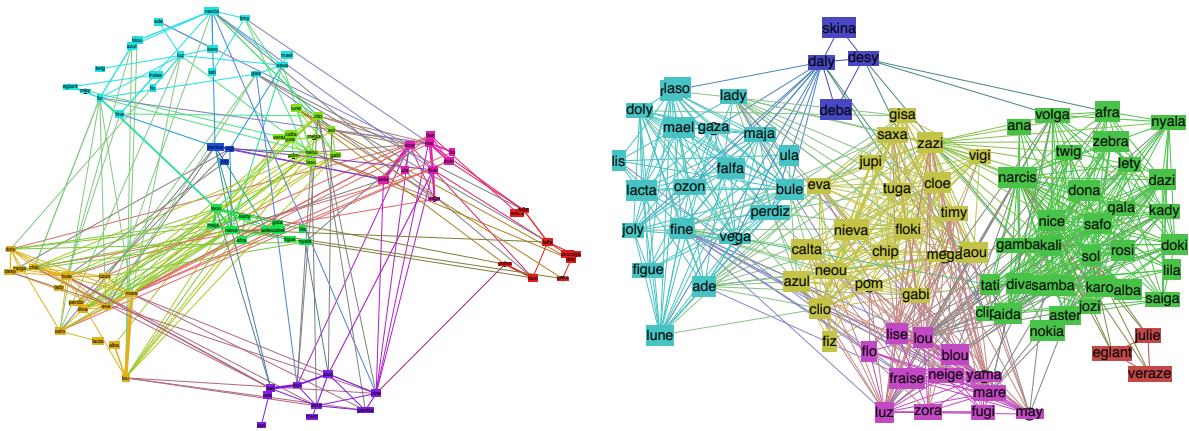
le degrés (nul : 2.507, t1 : 3.182, t2 : 6.188, Obs : 15.824)

la densité (nul : 0.038, t1 : 0.049, t2 : 0.074, Obs : 0.176)

le nombre de communautés détectées (nul : 8, t1 : 7, t2 : 8, Obs : 6)

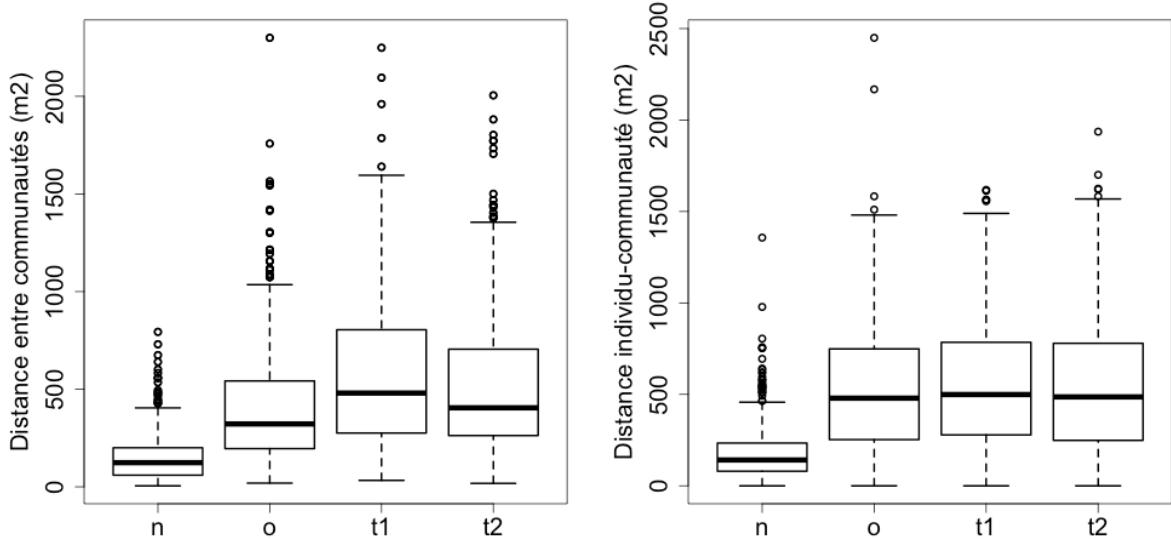
On peut constater que le nombre de communautés ne varie pas vraiment entre les différents réseaux. En revanche, plus la complexité du modèle augmente, plus les autres descripteurs du réseau semblent montrer des valeurs tendant à s'approcher de celle obtenues avec les données observées.





De plus, on peut visuellement constater que plus les modèles sont « évolués » et plus le réseau qui en découle se rapproche du réseau observé. Par exemple, le nombre de lien entre individus dans le modèle 2 semble être plus proche de celui du réseau observé.

Les distances entre barycentres des communautés ont été comparées entre les différents jeux de données. Ces distances sont significativement différentes ($\chi^2 = 685$, $df = 342$, $p < 0.0001$), que ce soit entre données observées et données théoriques (nul : $W = 84672$, $p < 0.0001$, $t1 : W = 317704$, $p < 0.0001$, $t2 : W = 297788$, $p < 0.0001$) mais également entre les différents modèles (nul-t1 : $W = 47944$, $p < 0.0001$, nul-t2 : $W = 53768$, $p < 0.0001$, $t1-t2 : W = 255412$, $p < 0.01$). Pour finir, les distances entre barycentre des individus et barycentre de leur communauté ont été comparées et ne ressortent pas significativement différentes ($\chi^2 = 506$, $df = 493$, $p = 0.333$).



DISCUSSION

Cette étude s'est penchée sur la question des regroupements d'individus. Son but était d'éclairer les mécanismes permettant la formation des communautés observées et de savoir si les interactions sociales étaient nécessaires à leur genèse. Pour répondre à cette question, elle s'est intéressée à l'influence de variables environnementales, et plus précisément du couvert végétal, afin d'étudier à quel point ce dernier pouvait expliquer cette formation.

Pour répondre à cette question, deux modèles de déplacement des isards ont été réalisés : un modèle de marche libre (aléatoire) et un autre prenant en compte la nature du couvert végétal. Nous avons ensuite comparé différentes caractéristiques de la structure des populations obtenues d'une part par simulation et d'autre part grâce aux données observées.

Concernant la comparaison, entre modèles et données observées, des distances entre individus, de celles entre individus et centre de la population et de celles entre individus et centre de leur communauté, la discrédition d'un modèle plus qu'un autre n'a pas été possible. Il en est de même pour les comparaisons entre surfaces occupées par la population. Ces comparaisons ne nous ont donc pas permis de prendre position sur l'implication de la végétation dans la formation de communautés. Cependant, nous pouvons constater graphiquement que le « modèle nul », où les positions des individus étaient tirées aléatoirement sur la carte, obtient les résultats les plus éloignés de ceux obtenus avec les données observées. La base de marche aléatoire des modèles semble donc être valable.

Avec l'étude du réseau social, nous avons là aussi constaté que le nombre de communautés ne permettait pas de sélectionner un modèle particulier. Les autres descripteurs de réseaux (coefficient de clustering, degrés et densité) ont montré des valeurs plus proches des observées pour le modèle 2 que pour le modèle 1. Cette ressemblance transfigure également dans la configuration générale des réseaux. Cependant, ces résultats ne nous permettent pas de conclure sur l'importance de la végétation dans la formation de sous-groupes dans la population.

En revanche, lors de l'étude des cartographies de densité d'isards nous avons remarqué que le profil du modèle 2 présente des similitudes avec celui obtenu sur les données réelles. Il en est de même pour la cartographie représentant les différents patchs de végétations, leurs indices de préférence et celle des densités d'isards observés. Ce résultat semble indiquer que l'hétérogénéité de l'environnement et les préférences inégales des isards pour ces différents écosystèmes ont une influence sur la répartition de la population. Les patchs de végétation attrayante étant séparés spatialement, ils peuvent de ce fait expliquer la

division de la population en sous-groupes.

Cette étude apporte un début de réponse à la question des regroupements d'individus. En effet, certains résultats semblent mettre en avant une influence du couvert végétal sur le regroupement en sous-groupes des individus d'une population. Ces résultats sont en accord avec l'hypothèse de regroupement des individus en réponse aux hétérogénéités de l'environnement et avec la théorie de l'*« Ideal Free Distribution »* de Fretwell et Lucas (Fretwell & Lucas, 1970).

Cependant, ces mécanismes ne sont pas forcément en opposition avec ceux d'interattraction (attirance des individus par leurs congénères) dûs aux interactions sociales. Ces deux mécanismes peuvent coexister. Un élément pourrait aller en la faveur de cette coexistence. Il s'agit de la stabilité des sous-groupes observés par R. Cazabet et énoncée dans l'introduction. En effet, si seule l'influence du couvert végétal s'opérait dans la formation de sous-groupes au sein d'une population d'isards, alors, les groupes ne seraient pas aussi stables au cours du temps. Seul des barrières naturelles existant entre ses sous-groupes permettraient dans ce cas une telle stabilité, mais cela ne semble pas être le cas ici.

Il serait intéressant de savoir si la formation à proprement parler se fait par interattraction, par influence de l'environnement ou par ces deux mécanismes conjointement. Dans le premier cas, les sous-groupes pourraient se former pour limiter la compétition entre individus puis se positionneraient là où le couvert végétal est le meilleur. Dans le deuxième cas, les individus se regrouperaient dans les patchs intéressants, puis, des affinités entre individus se formeraient grâce aux interactions sociales. Ces affinités expliqueraient alors la stabilité du groupe. Dans le dernier cas, il s'agirait d'un mélange de ces deux mécanismes : les individus pourraient se retrouver en petits sous-groupes qui fusionneraient dans les patchs intéressants.

Afin de mieux comprendre l'importance des interactions sociales dans la structure d'une population et dans l'élaboration de cette structure, d'autres modèles pourraient être construits. Certains ayant pour hypothèse que seules les interactions sociales (relation de parenté, d'affinité, de dominance...) entrent en jeu et d'autres, mélangeant influence de l'environnement et celle des interactions sociales. D'autres variables environnementales, tels que la pente de la surface ou la température, pourraient également être intégrées dans ces modèles. Les individus pourraient effectivement essayer de se placer dans les zones les plus chaudes et/ou les plus planes (déplacement et broutage facilités) ou pentues (risque de prédation diminué). La pente pourrait également influencer la vitesse des isards : l'augmenter en descente et la diminuer en montée.

Pour finir, afin de paramétrer au mieux les modèles réalisés ici et les futurs, récolter des données plus fines sur le déplacement des isards serait intéressant. En effet, les données dont nous disposions possédaient un échantillonnage de faible fréquence. Ceci ne nous a pas permis de calculer la vitesse de déplacement d'un isard, son temps moyen avant changement de direction, ou encore sa fonction de phase (distribution de probabilité des angles de changement de direction). Réaliser des films des isards ou encore obtenir quelques données GPS rendrait cela possible et, de ce fait, ajusterait le modèle de manière plus sûre. Ceci éviterait l'introduction d'un potentiel biais dû à un paramétrage incorrect.

BIBLIOGRAPHIE

- ALLEE W. C., ALLEE M. N., RITCHEY F. & CASTLES E. W. (1947). Leadership in a flock of white pekin ducks. *Ecology*, **28** : 310–315.
- ALEXANDER R. D. (1974). The evolution of social behavior. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **5** : 326-383.
- 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.
- BARNES J. A. (1954). Class and committees in a norwegian island parish. *Human Relations*, **7**.
- 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.
- BELL W. J. (1990). Searching behavior patterns in insects. *Annual Reviews of Entomology*, **35**: 447–467.
- BENHAMOU S. & BOVET P. (1989). How animals use their environment: a new look of kinesis. *Animal Behaviour*, **38**: 375–383.
- 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*.
- CAZABET R., AMBLARD F. & HANACHI C. (2010). Detection of overlapping communities in dynamical social networks. In *Proceeding of the 2010 IEEE International Conference on Social Computing (Minneapolis-USA)*.
- CHALLET M., FOURCASSIÉ V., BLANCO S., FOURNIER R., THERAULAZ G. & JOST C. (2005). A new test of random walks in heterogeneous environments. *Naturwissenschaften*, **92**: 367–370.
- CRESPI B. J. (2001). The evolution of social behavior in microorganisms. *Trends in Ecology*

& Evolution, **16** : 178-183.

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. (2005). Defining the concept of public information. *Response Science*.

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.

FRANKHAUSER R. & ENGGIST P. (2004). Simulation of alpine chamois *Rupicapra r. rupicapra* habitat use. *Ecological Modelling*, **175** : 291-302.

FRETWELL S.D. and LUCAS H.L. (1972). On territorial behavior and other factors influencing habitat distribution in birds. *Acta Bioethica*, **19** : 16-36.

GAUTRAIS J., JOST C., JEANSON R. & THERAULAZ G. (2004). How individual interactions control aggregation patterns in gregarious arthropods. *Interaction studies*, **5:2** : 245-269.

HAMILTON W. D. (1971). Geometry for the selfish herd. *Journal of Theoretical Biology*, **31** : 295-311.

KRAUSE J. & RUXTON G. D. (2002). Living in groups. *Oxford Series in Ecology and Evolution*. Oxford University Press, Oxford, UK.

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.

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.

NEWMAN M. E. J. (2010). Networks. An introduction. *Oxford: Oxford University Press*.

PARRISH J. K., HAMMER W. M. (1997). Animal groups in three dimensions. *New York, NY: Cambridge University Press*.

PARRISH J. K. & EDELSTEIN-KESHET L. (1999). Complexity, pattern, and evolutionary trade-offs in animal aggregation. *Science*, **284** : 99-101.

QUENETTE P.-Y. (1990). Functions of vigilance behaviour in mammals: a review. *Acta Oecologia*, **11** : 801-818.

ROBERTS G. (1996). Why individual vigilance declines as group size increases. *Animal Behaviour*, **51** : 1077-1086.

SCOTT J. (2000). Social network analysis: a handbook. *Beverley Hills, CA: SAGE*.

STANDER P. E. (1992). Cooperative hunting in lions: the role of the individual. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **29** : 445-454.

SUEUR C., JACOBS A., AMBLARD F., PETIT O. & KING A.J. (2011). How can social network analysis improve the study of primate behavior? *American Journal of Primatology*, **73** : 703-719.

TINBERGEN N. (1963). On aims and methods in ethology, *Zeitschrift für Tierpsychologie*, **20** : 410-433.

TURCHIN, P. (1998). Quantitative Analysis of Movement: measuring and modeling populations redistribution in animals and plants. *Sinauer Associates, Sunderland*.

WRANGHAM R.W. (1980). An ecological model of female-bonded primate groups. *Behaviour*, **75** : 262-300.