

N° d'ordre

Année 2007

THESE

présentée

devant l'UNIVERSITÉ CLAUDE BERNARD - LYON 1

pour l'obtention

du **DIPLÔME DE DOCTORAT**

(arrêté du 7 août 2006)

présentée et soutenue publiquement le

par

M. MIRABET Vincent

TITRE :

MODÉLISATION INDIVIDU-CENTRÉE DE LA DYNAMIQUE DES GROUPES
D'ANIMAUX ET APPLICATIONS AUX BANCS DE POISSONS

Directeur de thèse : Pierre AUGER

JURY :

M. PIERRE AUGER	, Directeur de thèse
M. LAURENT DAGORN	, Rapporteur
M. CHRISTOPHE LETT	, Co-directeur
M. JACQUES MASSÉ	, Examineur
M. CHRISTIAN MULLON	, Examineur
M. MAURICE TCHUENTE	, Rapporteur

Table des matières

Introduction	i
I Du vivant aux modèles	1
1 Écologie des groupes d'animaux	3
1.1 Nomenclature des groupes	3
1.2 Intérêt sélectif du groupe	4
1.2.1 Relation au prédateur	5
1.2.2 Nutrition	7
1.2.3 Relations intraspécifiques	8
1.2.4 Imitation et apprentissage	9
1.2.5 Selfish herd	10
1.2.6 Économie d'énergie	11
1.2.7 Synthèse	11
1.3 Composition du groupe	12
1.3.1 Diversité des membres	12
1.3.2 Critères de choix (cas des bancs)	13
1.4 Dynamique du groupe	16
1.4.1 Moteur de formation	16
1.4.2 Géométrie	18
1.4.3 Nombre et position des individus	18
1.4.4 Le groupe a des comportements émergents	20
1.5 Pourquoi modéliser ? Le cas particulier des bancs	21
1.5.1 Les contraintes des observations de terrain	21
1.5.2 Les contraintes de laboratoire	23
2 Modèles de groupes d'animaux	25
2.1 Différentes approches de modélisation	25
2.1.1 Les modèles mathématiques et physiques	25
2.1.2 Les réseaux de neurones	29
2.1.3 Les systèmes experts	30
2.1.4 Les réseaux d'automates cellulaires	30
2.1.5 Les modèles individu-centrés	34
2.2 Choix d'une approche	35

3	modèles individu-centrés de groupes d'animaux	37
3.1	La perception de l'environnement	40
3.1.1	Fonctionnement de la perception	40
3.1.2	Impact sur le banc	42
3.1.3	Intégration dans les modèles	43
3.2	Le mouvement	46
3.2.1	Une question : deux ou trois comportements ?	46
3.2.2	Les modèles à accélération angulaire	48
3.2.3	Les modèles à accélération linéaire	54
3.3	Les problèmes liés au temps	57
3.3.1	Discrétisation commune pour cognition et mouvement	58
3.3.2	Discrétisation différente pour cognition et mouvement	60
3.4	Les problèmes liés à l'espace	61
3.5	Contraintes de tailles	61
II	Implémentation et tests du modèle	63
4	Implémentation des modèles choisis	65
4.1	Algorithmique	65
4.1.1	Les contraintes	65
4.1.2	Les solutions possibles	66
4.2	Une bonne solution : la table de hachage	67
4.2.1	transformation coordonnée spatiale - coordonnée de tableau	67
4.2.2	Paramétrage	69
4.2.3	Résultats	70
4.3	Programmation	71
4.3.1	Programmation orientée objet	71
4.3.2	Programmation procédurale	72
4.3.3	Comparaison entre langages	73
4.3.4	Les optimisations	73
5	Attraction, alignement, répulsion et structure des groupes	81
5.1	Introduction	81
5.2	Méthodes	82
5.3	Résultats	85
5.3.1	Influence du choix des fonctions AAR	85
5.3.2	Nombre d'individus et nombres de voisins maximal	86
5.3.3	Poids lié au comportement d'alignement	87
5.3.4	Influence de l'aléatoire, d'un angle mort, et de l'utilisation d'un modèle à accélération linéaire	89
5.4	Discussion	91

III Étude de cas	99
6 Influence d'un stimulus attractif sur un groupe	101
6.1 Introduction	101
6.2 Méthodes	104
6.2.1 Le modèle	104
6.2.2 Les simulations	109
6.3 Résultats	111
6.3.1 Champ expérimental complet	111
6.3.2 Résultats complémentaires	114
6.4 Discussion	119
7 Propagation des vagues d'agitation dans les groupes	129
7.1 Introduction	129
7.2 Méthodes	131
7.2.1 Observations expérimentales	131
7.2.2 Conception du modèle	135
7.2.3 Description du modèle	137
7.3 Résultats	140
7.3.1 influence des paramètres seuls à seuls	141
7.3.2 interactions	142
7.4 Discussion	144
Discussion générale	147
Modéliser par l'informatique les groupes dynamiques	147
Des systèmes complexes	147
Stratégies de réalisation	149
Modèle à accélération angulaire contre modèle à accélération linéaire	150
Les paramètres qui définissent le comportement du banc	151
La structure des groupes virtuels	151
La transmission de l'information	152
L'hétérogénéité de très court terme des groupes	153
Les problématiques évolutives	154
Bibliographie	154

Introduction

Alors que les sciences physiques sont des sciences explorant les frontières spatiales de l'infiniment petit à l'infiniment grand, la biologie se concentre sur les frontières allant de l'infiniment simple à l'infiniment complexe. La complexité est une notion difficile à conceptualiser, en tout cas à comprendre, même si elle parle facilement aux intuitions de l'homme, qui y est confronté à tout instant. De purement descriptive, car la nature présente des aspects très vastes et divers, la biologie est devenue au fil du temps de plus en plus modélisante. Les modèles développés ont vite provoqué des tollés, comme les modèles physiques avant eux, dans les sociétés les accueillant. Car les modèles en biologie, comme leurs cousins en physique, peuvent expliquer, ou au moins conceptualiser, des phénomènes tellement complexes qu'on les pensait et les pense encore pour certains, l'oeuvre de quelque force surnaturelle. L'Homme se rend compte, au travers de la modélisation de son environnement, qu'il n'est plus au centre de tout, et qu'il lui faut prendre en compte les similitudes qui le lient à ce qui l'entoure.

Tout ouvrage du type de celui-ci repose sur une certaine notion de spécialisation. Plus la science progresse, plus elle s'enfonce dans les méandres de la complexité de ce qu'elle étudie, et plus les champs disciplinaires qui la composent s'éloignent les uns des autres, avec le risque de perdre de vue la synthèse de tous ces champs. L'ouvrage présent se penche sur un de ces champs de savoir biologique, le domaine de l'écologie du comportement, et dans ce domaine, le cas précis des groupes d'animaux, sur lesquels nous reviendrons abondamment par la suite. Il ne faut pas perdre de vue la façon dont ce

travail s'intègre dans le domaine plus vaste des sciences de la vie. Car au travers d'un cas de regroupement animal particulier, le travail s'intéresse à la façon dont la complexité comportementale, observée par l'Homme, peut naître de phénomènes simples, en interaction. Ainsi ce travail pose une brique de plus sur le mur qui sépare l'analyse réaliste de ce qui nous entoure, d'une interprétation naïve et surnaturelle des comportements de groupes.

L'humain utilise un certain nombre de modèles intuitifs, que son développement durant la petite enfance lui impose. Un être humain a une tendance naturelle à associer une volonté, ou au moins une unité, à un objet qui semble posséder pour lui un comportement complexe. C'est le cas pour les bancs de poissons, ou encore les volées d'oiseaux. Pendant un temps, ces groupes animaux ont été considérés comme des entités à part entière. Une certaine osmose était supposée régner dans le groupe, permettant une sorte de communication instantanée entre ses membres, les rendant indissociables d'un grand tout, qui était le groupe. Le darwinisme a commencé à mettre à mal ce type d'idée, en observant que l'unité de sélection dans toutes les espèces est l'individu. Ces thèses ont peu à peu remis en question la notion de sélection de groupe, et les scientifiques ont commencé à se poser la question de la réalité de ces superstructures. Et peu à peu ont fleuri des modèles, démontrant que la complexité observée ne nécessitait pas de conscience collective, comme suggéré précédemment, que les interactions purement égoïstes de chacun des membres permettaient l'émergence de réactions complexes de la part de l'ensemble de ces individus. Cette notion d'émergence, d'une complexité de réaction nettement supérieure à ce que chaque individu peut réaliser, est une avancée majeure dans la conceptualisation des sciences de la vie.

Cette transition d'un concept d'intelligence collective à celle d'émergence est tardive dans l'histoire des sciences. Le lecteur de ce travail y est sans doute particulièrement habitué, mais ne doit pas oublier que le domaine est encore balbutiant. Il n'existe pas à l'heure actuelle de vraie mesure de la complexité, de vrai concept clair permettant

d'énoncer des mécanismes liant les échelles de complexité, en dehors de quelques cas particuliers ou domaines précis. Dans ce travail nous continuons l'étude d'un de ces cas particuliers, celui des bancs de poisson. Des modèles de bancs fleurissent déjà dans la littérature. Ce travail a pour but de continuer leur étude, et d'utiliser ces modèles dans le but de continuer à démontrer que la complexité émergente, les schémas complexes de comportements de groupes, peuvent être la conséquence de comportements simples, en interaction.

Afin d'étudier un objet, il convient avant tout de l'observer, voilà pourquoi je commencerai par une revue des connaissances sur les groupes animaux, et sur leur dynamique. Par la suite, je chercherai à préciser et définir l'utilité des modèles individu-centrés pour l'étude de ces groupes sans leader hiérarchique. Je passerai en revue les différentes méthodes permettant de réaliser des simulations efficaces à partir des modèles individu-centrés, tant au niveau des optimisations algorithmiques que de l'implémentation. Je définirai ensuite les meilleures fonctions comportementales définissant les relations entre les individus, dans le cadre d'une catégorie de questions touchant la dynamique spatiale du groupe. Enfin, les modèles individu-centrés seront appliqués à la résolution de problématiques touchant les rapports entre les groupes et les stimuli environnementaux, sur deux constantes de temps, celle du changement rapide de direction de certains individus, et celle du mouvement plus global du groupe.

Première partie

Du vivant aux modèles

Chapitre 1

Écologie des groupes d'animaux

1.1 Nomenclature des groupes

Ce travail s'intéresse à des groupements animaux sans leader hiérarchique ou social. Le terme de groupe sera employé pour des ensembles de deux individus ou plus. La dénomination de ce type de groupe est dépendante de l'espèce considérée. Dans la mesure où les travaux principaux sont d'origine anglo-saxonne, il est important de se référer aussi à la traduction de ces termes. Dans le cas des oiseaux, le terme consacré est *volée* (*flock*) ; dans le cas des insectes, le terme est *essaim* (*swarm*) ; dans le cas des herbivores terrestres : *troupeau* (*herd*) ; enfin, dans le cas des poissons, le français *banc* se décline en deux dénominations anglo-saxonnes : *shoal* et *school*. Cette distinction entre les regroupements de poissons est due à l'existence de groupes sans direction concertée des individus (*shoal*) et des groupes avec une direction concertée (*school*). Si la seconde catégorie est sans nul doute issue d'une adaptation de l'espèce à former des groupes fonctionnels, la première, en revanche, peut très bien n'avoir aucune signification fonctionnelle. Dans le milieu aquatique, on trouve souvent des accumulations d'individus autour d'îlots de nourriture. Cette accumulation peut prendre une très grande ampleur, et concerner des millions d'individus. Néanmoins, il est difficile de porter des conclu-

sions quant à l'origine adaptative de ce phénomène, quand il est autant tributaire du milieu.

Le type de groupe sur lequel je me focalise ici ne possède pas de leader (ou guide, ou chef) socialement défini. Pour autant, comme nous le verrons plus loin, il existe des différences entre les individus, des hétérogénéités qui influencent la dynamique du groupe.

Dans la suite du travail, je considèrerai implicitement que les groupes étudiés ont des caractéristiques de bancs à direction cohérente ou de volées, et pas comme des bancs (*shoal*) ou des essaims.

1.2 Intérêt sélectif du groupe

Le groupe est une structure fonctionnelle qui associe de nombreux individus au sein d'un ensemble coordonné pour certaines tâches. L'observateur naïf conclura bien vite que le groupe est l'unité élémentaire à observer et étudier, puisque ses membres réagissent en coordination et s'apportent, comme nous le verrons plus loin, des informations de façon à première vue altruiste et instantanée. Néanmoins la théorie de la sélection naturelle impose que les individus pris seuls à seuls soient eux même bénéficiaires d'une telle structure. Il convient donc d'observer les avantages sélectifs et éventuellement les inconvénients sélectifs du groupe pour les individus qui le composent. La compréhension de ces avantages et inconvénients sera utile pour comprendre l'évolution structurale du groupe dans le temps et l'espace.

Comme dans la plupart des études portant sur la valeur adaptative (*fitness*), il est difficile de définir une valeur absolue d'avantage par rapport à un facteur. Je me limiterai donc à considérer les influences positives et négatives de façon purement qualitative, sans me pencher de façon précise sur une évaluation de leurs normes.

1.2.1 Relation au prédateur

1.2.1.1 Effet de dilution

La constitution d'un groupe, son existence même, constitue une émission de stimuli plus importante qu'un individu seul. Ces stimuli peuvent être visuels, sonores, ou encore chimiques. Un individu présent dans l'espace du groupe a donc une probabilité supérieure qu'un prédateur s'approche qu'un individu isolé. L'observation de prédateurs montre qu'en effet ils s'attaquent préférentiellement à de larges groupes (Krause et Godin, 1995). Il n'est de plus pas rare d'observer l'accumulation de prédateurs aux abords de larges groupes. Du point de vue de la première étape du rapport entre le prédateur et sa proie, la détection, le fait d'être en groupe est donc désavantageux.

Des expériences réalisées sur des *Fundulus diaphanus* Lesueur montrent que les groupes ne réagissent pas à des distances différentes du prédateur comparativement aux poissons solitaires. Il n'y a pas non plus de relation nette entre la taille du groupe et la distance de réaction. Néanmoins, les grands groupes pourraient détecter les prédateurs plus tôt mais ne pas réaliser de mouvement de fuite, ce qui permettrait de s'assurer davantage de la nécessité de la fuite et donc de diminuer les cas de "fausses alertes" (Godin et Morgan, 1985).

Un groupe constitue une grande quantité concentrée de proies potentielles pour un prédateur. Il n'est pas rare que la taille des groupes dépasse de loin la capacité d'absorption de ses prédateurs usuels. Du point de vue de l'individu au sein du groupe, cela signifie qu'il y a une chance pour que le prédateur choisisse une autre cible. Cette diminution du risque de se faire attaquer par un prédateur après s'être fait détecter est nommée effet de dilution (Cresswell, 1994), car le risque de se faire attaquer est "dilué" entre les membres du groupe. La notion de dilution est essentiellement une notion statistique, bien acceptée par la communauté scientifique. La dilution du risque de prédation prend en compte le rapport entre nombre d'individus captés par le prédateur lors

d'une attaque et la taille du groupe. Il apparaît donc une diminution du risque de prédation avec l'accroissement de la taille du groupe. Il y a donc, par le simple fait d'être en groupe, une modification de la pression de sélection liée à la prédation. Néanmoins, la relation au prédateur ne s'arrête pas au repérage et au choix de la cible. D'autres effets dus à la constitution d'un groupe viennent complexifier les relations entre les proies et les prédateurs.

1.2.1.2 Effet de confusion

Toutes choses étant égales par ailleurs, un prédateur a plus de difficultés à attraper une proie au sein d'un groupe qu'une proie isolée (Krause et Godin, 1995). Cette observation est d'autant plus vraie que le prédateur a tendance à fondre sur ses proies sans en viser une en particulier (Cresswell, 1994). Ce phénomène est appelé effet de confusion, car l'hypothèse est que le nombre de proies et leur mouvement vont perturber les sens du prédateur. L'efficacité à capter sa proie sera donc diminuée.

Mais les prédateurs peuvent également former des groupes. Le repérage des proies est rendu plus aisé, puisque le groupe bénéficie de la perception de nombreux partenaires. En plus de bénéficier de ces avantages, les groupements de prédateurs sont plus efficaces que des individus solitaires quand il s'agit de chasser les groupes de proies. Il a été montré que la chasse en groupe diminue l'effet de confusion des proies, ce qui permet une meilleure efficacité de la prédation (Foster et al., 2001).

1.2.1.3 Capacité de détection partagée

Nous venons de voir que le fait même d'être en groupe peut induire un avantage sélectif, au niveau des impacts sur la prédation. Il s'avère que la structure d'un groupe offre des possibilités comportementales différentes de celle d'un individu isolé. Ces comportements ont également un impact sur la valeur sélective.

L'observation des groupes montre que leurs membres réagissent de façon coordonnée à la présence d'un prédateur, par exemple par des mouvements de fuite (Lazarus, 1979). Les différentes observations de ce phénomène ont conduit à la notion de détection collective. L'hypothèse de la détection collective (*many eyes hypothesis*) considère que si un individu repère le prédateur l'information est transmise à tous les individus du groupe. Chaque individu peut alors réagir à la présence du prédateur comme s'il l'avait lui-même repéré. La détection collective, on le comprend, est particulièrement avantageuse pour les membres du groupe, puisque chacun bénéficie de la détection de tous les autres (Pulliam, 1973). Initialement fut posée l'hypothèse d'une transmission instantanée de l'information entre les individus. Il s'avère en réalité que suivant la durée de la transmission, les phénomènes de détection collective et de dilution ne sont plus indépendants, et dans le cas extrême où ce temps est très grand, ils sont entièrement corrélés (Bednekoff et Lima, 1998).

La relation entre l'individu et le prédateur est modifiée suivant son appartenance ou non à un groupe. Cela signifie que la part de sa valeur sélective due à la prédation est modifiée. Les expériences montrent qu'un prédateur repère effectivement mieux les grands groupes, mais les avantages pour la proie apportés par les effets du regroupement décrits ci-dessus sont supérieurs aux inconvénients (Krause et Godin, 1995). Cela signifie que face à la prédation être en groupe constitue globalement un avantage.

1.2.2 Nutrition

Du fait d'un certain partage de la surveillance de l'environnement par les membres du groupe, les individus peuvent allouer une part de leur temps de vigilance pour d'autres tâches comme repérer la nourriture et se nourrir. De plus, la proximité d'individus plus âgés ou plus expérimentés permet l'apprentissage de méthodes de nutrition (quelle nourriture manger, comment la manger) plus efficacement que si l'animal était isolé et devait réaliser lui-même chaque expérience (Galef et al., 2001). En plus de cette augmentation

du temps passé à la nutrition, il a été observé que les individus dans un groupe se stimulent les uns les autres pour augmenter la prise de nourriture. Ainsi des oiseaux mis en présence de la même quantité de nourriture mangent plus dans le cas où des congénères sont présents. Il y a donc une augmentation du temps que peut utiliser l'animal pour sa nutrition, mais également un accroissement de son taux de nutrition (Galef et al., 2001) La recherche de nouveaux sites de nourriture va également être modifiée par le fait d'être en groupe. Un animal fait face à divers choix en ce qui concerne le site de nourriture sur lequel il se trouve. Il peut décider de rester sur un site afin de profiter des ressources qui y subsistent. Il peut aussi décider de partir du site afin d'en rechercher un meilleur. Ces deux décisions dépendent des paramètres du milieu et de facteurs propres à l'animal, par exemple la satiété (Galef et al., 2001). Dans le cas où l'animal est en groupe un autre paramètre entre en compte : le choix des partenaires du groupe. En utilisant des modèles économiques, il a été montré que la prise en compte des décisions des voisins permet globalement une meilleure exploitation des sites de nutrition, tant du point de vue temporel (départ ou pas du site) que pour la détection (les animaux repèrent mieux les nouveaux sites) (Giraldeau et Beauchamp, 1999). Nous avons vu que le fait d'être en groupe apporte des avantages pour ce qui est de l'efficacité de la fonction de nutrition. Pourtant, la vie en groupe amène de par sa nature même une augmentation de la compétition intraspécifique pour la nourriture (Cresswell, 1994). En effet la densité d'individus dans le groupe est plus grande que celle qu'il y aurait si les individus étaient isolés, ainsi la quantité de nourriture disponible doit être partagée entre plus d'individus.

1.2.3 Relations intraspécifiques

En milieu ouvert, où la densité des individus est très faible, la proximité des individus de la même espèce accroît la probabilité pour les individus de trouver un partenaire sexuel. S'ajoute à cela le fait que la vigilance gagnée grâce à la détection collective peut être allouée à d'autres fonctions, et le repérage de partenaires sexuels peut en être une.

Le groupe assure donc aux individus la possibilité de trouver plus aisément un partenaire sexuel.

Mais le rapprochement des individus au sein du groupe provoque une augmentation de la compétition entre ces individus et des comportements agressifs (Saino, 1994). Ces agressions intragroupes constituent des dépenses d'énergie et contribuent à la diminution de la valeur sélective.

1.2.4 Imitation et apprentissage

Il a été démontré que l'introduction au sein d'un groupe d'individus possédant un savoir occasionne un changement du comportement de l'ensemble du groupe, en adéquation avec ce savoir. Pour une situation donnée, les individus démontrant un comportement orienté influencent bien plus le groupe que les individus n'en possédant pas. Le groupe dans son ensemble suit alors le comportement de ces quelques individus. Par exemple, placés en présence de congénères qui connaissent des passages préférentiels au travers de cavités, les individus dits *naïfs*, ne connaissant pas ces passages, suivent préférentiellement le trajet des individus qui les connaissent (Levin, 1996). Cette imitation par les individus naïfs du comportement de certains de leurs congénères leur offre la possibilité de bénéficier d'une expérience sans avoir à la posséder eux mêmes. A ce titre l'entrée dans un groupe offre un avantage en terme de capacité. C'est le cas par exemple de la réaction à la présence d'un prédateur. La réaction de fuite de poissons peu habitués à la prédation est plus efficace s'ils sont en présence d'autres individus eux même plus habitués à la prédation (*Lebistes reticulatus*, Kelley et al., 2003).

Il a été montré qu'introduire des individus possédant un savoir au sein d'un groupe qui ne le possède pas peut occasionner un transfert de ce savoir au sein du groupe vers les individus naïfs (*Poecilia reticulata*, Reader et Laland, 2000). Il suffit de peu d'individus pour que l'information soit transmise. Le groupe possède un certain nombre de "traditions comportementales", qui ne dépendent pas d'une information génétique mais d'un

apprentissage des nouveaux venus dans le groupe au cours du temps. Le groupe réagit dans une situation donnée de façon plus optimale car ce sont les membres adaptés qui le guident. Cette capacité évolue en fonction des nouveaux individus qui entrent dans le groupe, et qui apportent leurs compétences. Se trouver dans un groupe permet donc de bénéficier d'une capacité de réaction mieux adaptée à l'environnement sur une échelle de temps plus rapide que l'échelle évolutive (Bakun, 2001). L'idée que les poissons ont une mémoire n'est pas forcément très ancienne. Longtemps, on a considéré que les phénomènes d'apprentissage n'étaient que peu typiques de ces vertébrés. Des expériences démontrent néanmoins cette capacité (*Pimephales promelas*, Brown et al., 1997), en introduisant par exemple du schreckstoff, une molécule signal, dans un groupe, pour lui apprendre à éviter les prédateurs.

Ces deux phénomènes combinés, l'imitation des individus naïfs des comportements des individus possédant le savoir, et l'apprentissage de nouveaux comportements, offrent aux membres du groupe des avantages nets en terme de capacité de réaction à l'environnement.

1.2.5 Selfish herd

La théorie du troupeau égoïste (*selfish herd*), qui est aujourd'hui acceptée dans son principe, illustre le fait que le regroupement peut être expliqué par des intérêts purement égoïstes de la part des membres du groupe. Cette théorie fut initialement développée mathématiquement en une dimension, pour modéliser par exemple le comportement de grenouilles le long d'une rive de mare dans le cas d'un prédateur venant de l'eau. Puis le modèle a été étendu en deux dimensions aux cas de troupes dans lesquels le prédateur attaque au centre (Hamilton, 1971) ou hors (Vine, 1971) du troupeau. La théorie prévoit qu'en présence d'un prédateur les animaux se regroupent spontanément, afin de diminuer le risque qu'ils courent. Cette tendance égoïste pourrait avoir participé à la sélection des groupements au cours du temps.

1.2.6 Économie d'énergie

Quelques travaux témoignent d'un intérêt hydrodynamique pour les poissons en bancs. Le déplacement des individus devant un individu considéré modifierait l'écoulement ambiant, favorisant le déplacement de cet individu. Ainsi, le regroupement au sein du banc aurait des avantages en terme d'économie d'énergie due au déplacement (Weihs, 1973). Néanmoins cette idée est remise en cause par certains travaux (Partridge et Pitcher, 1979). Des individus aériens peuvent également bénéficier de ce phénomène d'économie d'énergie (Cutts et Speakman, 1994, oies,)

1.2.7 Synthèse

Il est possible de mesurer, pour certains aspects de la vie de l'animal, vers où penche la balance entre les avantages et les inconvénients apportés par le fait d'être en groupe (Beecham et Farnsworth, 1999). Pour les poissons en bancs il a été démontré que l'inconvénient d'une détectabilité accrue est plus faible que les avantages apportés par les effets de dilution, de détection collective et de confusion (Cresswell, 1994). Mais mesurer de manière exhaustive les effets négatifs ou positifs du regroupement sur la valeur sélective est difficile du fait de la grande diversité des phénomènes impliqués. De la même façon, il semble difficile de trouver des points communs entre toutes les espèces qui forment des groupements, à part précisément le fait d'être un groupe. Cela pourrait être du au manque d'études. Il est également possible qu'au cours de l'évolution des comportements de regroupement soient apparus séparément dans chaque taxon. Il me semble plus pertinent de favoriser la deuxième hypothèse, en attendant de pouvoir la tester. Nous avons vu que le groupe modifie la valeur sélective des individus, il s'agit de comprendre maintenant la relation entre les caractéristiques d'un individu et celles du groupe. La plupart des idées portant sur la valeur sélective partent de l'idée que le

groupe est purement homogène. Nous allons voir en quoi cela est sujet à discussion, et quels facteurs peuvent produire cette homogénéité.

Dans la mesure où les travaux portant sur la composition des groupes sans leader concernent principalement les bancs de poissons, nous nous attarderons surtout sur ce cas dans la partie suivante de ce chapitre.

1.3 Composition du groupe

1.3.1 Diversité des membres

Un groupe animal n'est pas constitué d'animaux absolument identiques. Nous allons voir que les dissemblances peuvent se situer à plusieurs niveaux. Par exemple un banc peut être plurispécifique (poissons d'estuaires, Maes et Ollevier, 2002). Il faut noter que les espèces s'associant au sein de groupes partagent un certain nombre de points communs, notamment une niche écologique semblable. L'aspect plurispécifique dans les bancs par exemple, serait du à un phénomène nommé le piégeage du banc (*school trap*) (Bakun et Cury, 1999), qui serait du à l'aspect très attractif du groupe en terme de survie pour la plupart des poissons. L'intérêt d'être en groupe est si fort pour certaines espèces que lorsque leur abondance diminue, les individus font le choix de s'incorporer au sein de groupes d'autres espèces, et ce même si les individus majoritaires du groupe sont plus performants.

Ensuite, il existe au sein des groupements animaux une certaine diversité phénotypique. Les caractères les plus aisément observables sont la taille, la couleur et la forme. Les observations montrent pourtant que la variabilité des caractères au sein d'un groupe est inférieure à celle présente au sein de l'espèce. Les individus d'un groupe n'ont pas tous le même âge, les mêmes aptitudes, et n'ont pas été soumis aux mêmes expériences. Il y a de ce fait des variations de comportement au sein d'un banc (Saino, 1994). Ces variations concernent la gestion des ressources nutritives, qu'il s'agisse de trouver la

nourriture ou de l'exploiter. Elles concernent également l'activité de vigilance, des individus seront plus à l'affût de leur environnement que d'autres.

1.3.2 Critères de choix (cas des bancs)

L'observation des bancs montre qu'ils possèdent une variabilité intragroupe des caractères morphologiques inférieure à la variabilité intraspécifique. On pourrait imaginer que c'est la pression de prédation qui ramène les bancs à une variabilité faible, en ôtant les individus trop en dehors de la norme moyenne du groupe. En fait, les observations sur le terrain et les expérimentations montrent que les poissons choisissent les bancs avec lesquels ils s'associent. Il semble qu'ils soient capables de percevoir quel groupe est le plus adapté à leur morphologie. Nous allons voir au travers de l'exemple du choix d'un banc par les poissons un certain nombre de critères qui permettent à l'animal de choisir le groupe dans lequel il va s'intégrer. On peut les séparer en critères objectifs et critères subjectifs. Les premiers concernent les cas où tout individu est sensible de la même façon au critère. Les seconds concernent les cas où un individu réagira au critère selon sa propre spécificité.

1.3.2.1 Critères objectifs

Toutes choses étant égales par ailleurs, les poissons choisissent les bancs dont le nombre d'individus est le plus grand (*Gobiusculus flavescens*, Svensson et al., 2000). Ce comportement est facilement explicable du point de vue évolutif. Nous avons expliqué avant dans ce chapitre qu'un groupe offre à ses membres une dilution du risque de prédation. Cette dilution est d'autant plus grande que le groupe est composé de nombreux individus. Il semble logique que des individus choisissant les groupes leur offrant le plus de protection aient été sélectionnés au cours du temps. On entend par activité du groupe la vitesse de ses membres, qui est un paramètre que les poissons proches du groupe peuvent percevoir. Toutes choses étant égales par ailleurs, les poissons choi-

sisent les groupes dont l'activité est la plus importante (*Danio rerio*, Pritchard et al., 2001). Plusieurs hypothèses sont avancées pour expliquer cela. Le groupe plus actif est potentiellement le plus apte à trouver des sites de nourriture ; les perceptions du poisson sont telles qu'il lui est difficile de différencier les stimuli d'un grand banc par rapport à ceux d'un banc actif, il confond peut-être alors activité et taille Pritchard et al. (2001). Lorsqu'un poisson a la possibilité de choisir entre un groupe comprenant des individus sains et un groupe comprenant des individus parasités, sa tendance sera de se diriger vers le groupe non parasité (Barber et al., 1998).

1.3.2.2 Critères subjectifs

Lorsque l'on met un poisson en présence de bancs de diverses couleurs, toutes choses étant égales par ailleurs, il aura tendance à s'incorporer au groupe coloré comme lui. Il semble que le poisson soit capable de reconnaître l'adéquation entre la couleur du banc cible et la sienne (*Poecilia latipinna* et *Danio rerio*, Bradner et McRobert, 2001; Engeszer et al., 2004). On remarque de la même façon qu'un poisson mis en présence de groupes variant uniquement du point de vue de la taille de leurs individus choisira un groupe dont la taille des poissons correspond à la sienne (Hoare et al., 2000). Néanmoins, il peut y avoir une hiérarchie dans la priorité de ces choix. En effet, confrontés à des tailles et des couleurs différentes, certains poissons choisiront d'abord suivant le critère de coloration (Bradner et McRobert, 2001). Ces observations amènent à la notion d'étrangeté (*oddity*) (McRobert et Bradner, 1998), qui traduit le degré de différence de l'animal au sein du groupe, donc en quoi il est plus facilement repérable que les autres. Or il est observé que les prédateurs de groupes d'animaux ont tendance à s'attaquer préférentiellement aux individus qui diffèrent des autres, peut-être parce qu'ils sont plus remarquables dans la masse des individus. Une grande étrangeté va provoquer pour l'animal concerné une diminution de l'effet de dilution, puisque les autres animaux ne lui sont plus statistiquement semblables. L'animal différent des autres dans un groupe

constitue une proie préférentielle. Il semble compréhensible qu'évolutivement des comportements de choix de groupe se soient développés afin que l'animal recherche des groupes dans lesquels il ne subira pas cet effet d'étrangeté. La notion de familiarité sous-entend que les individus sont capables de reconnaître des individus aux cotés desquels ils ont déjà évolué, et ne sous-entend pas forcément un lien génétique, même si les deux sont souvent corrélés dans les cas où les jeunes évoluent ensemble jusqu'à l'état adulte. Il s'avère que mis en présence de bancs constitués soit d'animaux familiers soit d'animaux inconnus, les poissons choisissent plutôt les groupes avec des animaux familiers (Barber et Wright, 2001; Barber et Ruxton, 2000). On sait notamment que l'apprentissage est plus efficace parmi les animaux familiers (*Poecilia reticulata*, Swaney et al., 2001). Les poissons au sein de bancs constitués d'animaux familiers présentent moins d'agressivité (Johnsson, 1997) et de meilleures réponses aux attaques des prédateurs (Chivers et al., 1995). Ces observations issues initialement d'expérimentations en bassin (Krause et al., 2000a) ont été confirmées par des observations de terrain (Krause et al., 2000b). Nous venons de voir au travers de l'exemple des bancs de poissons que de nombreux critères sont pris en compte par les animaux lors du choix d'entrée dans un groupe. Ces critères ont un poids différent suivant les conditions. Ainsi, un poisson aura plus tendance à choisir un groupe constitué d'animaux familiers, mais si la taille d'un groupe composé d'individus non familiers est bien plus grande le poisson choisira plutôt ce dernier (Barber et Wright, 2001). De la même façon, les poissons auront tendance à s'insérer dans des groupes de grande taille, même si leur taille est petite par rapport à celle des individus du groupe, ce qui constitue un désavantage pour la nutrition (Maes et Ollevier, 2002). Les groupes sont diversifiés du point de vue de leur composition, et les animaux ont tendance à choisir les groupes qui leur offrent le maximum d'avantages. Chaque groupe d'une même espèce a des caractéristiques originales.

1.4 Dynamique du groupe

1.4.1 Moteur de formation

1.4.1.1 Moteur environnemental

On peut théoriquement dissocier les causes de formation des groupements en deux grandes catégories. La première se place dans une logique de court terme, dynamique, traduisant le fait que ponctuellement l'environnement facilitera la formation des groupes. Cela peut être le cas par exemple lorsque des zones à forte concentration en nourriture rassemblent de nombreux individus. Dans le cas des bancs, ce mécanisme aboutira à la formation de structures de type *shoal*, c'est à dire n'ayant pas nécessairement de direction privilégiée.

1.4.1.2 Moteur évolutif

La deuxième cause de formation des groupes se situe sur une échelle de temps plus longue. Il s'agit dans ce cas de causes évolutives, qui correspondent au fait que le regroupement apportant pour certaines espèces des avantages supérieurs aux inconvénients, a été sélectionné au cours du temps. Saffre et Deneubourg (2002) ont modélisé le développement d'une espèce dans un espace comprenant plusieurs sites exploitables. Ils considèrent deux espèces ayant deux stratégies de migration différente : la première migre par groupes alors que la seconde migre par individus isolés. Quand les deux espèces sont seules aucune ne semble plus efficace. Par contre, dès que les deux espèces sont mises en compétition dans le même espace la stratégie de groupe devient avantageuse. L'hypothèse est que cet avantage pourrait avoir participé à la sélection des groupes au cours du temps.

1.4.1.3 Synthèse

Si cette séparation théorique long terme - court terme est aisée, dans la pratique les deux se trouvent associées. En effet une contrainte environnementale ponctuelle qui rapproche deux individus à un moment donné correspond souvent à une contrainte habituelle de l'environnement, qui aura provoqué la sélection d'individus y répondant d'une façon adaptée. De la même façon, on pourra dissocier deux types de regroupements suivant que l'origine est due à l'hétérogénéité de l'environnement, ou aux interactions entre les individus. Là encore la distinction est parfois difficile, car les deux ne sont pas forcément opposées.

Certains paramètres propres à l'espèce peuvent entrer en ligne de compte pour la formation des groupes. La recherche de partenaires sexuels est capitale dans la vie de l'animal. Il a été montré qu'un certain nombre de regroupements animaux avaient pour cause la recherche de partenaires sexuels. C'est le cas notamment d'un certain nombre d'espèces de plancton (Folt et Burns, 1999). Ce facteur à lui seul n'explique pas la stabilité de ces groupes mais participe au rapprochement des individus. Nous verrons plus loin que la taille des groupes augmente en présence d'un prédateur (*Fundulus diaphanus*, Hoare et al., 2004). Il y a donc entrée dans le groupe d'individus qui n'y étaient pas auparavant dans les cas où la pression de prédation s'accroît. Certaines espèces de thons constituent des groupes autour d'objets flottants naturels ou artificiels, qui sont nommés DCP (dispositifs de concentration de poissons). L'une des hypothèses expliquant ce comportement est que le fait de se placer autour de ces objets permet aux thons de trouver plus facilement des partenaires. Ici, l'hétérogénéité de l'environnement n'est pas le moteur mais est utilisée par les animaux pour trouver activement des partenaires (Dagorn).

1.4.2 Géométrie

La forme du banc peut changer en fonction des conditions du milieu. Cette forme est une propriété émergente du positionnement des individus les uns par rapport aux autres. A part dans le cas de petits groupes, les individus ne peuvent percevoir précisément la forme du groupe qu'ils constituent, celui-ci devient alors une simple conséquence d'actions basées sur des perceptions plus fractionnées. En présence de divers stimuli, la distance moyenne qui sépare les individus change. Le cas le plus facilement observable est celui où une molécule de danger (sécritée lors d'un stress) est placée dans un bassin comprenant un banc de poissons (Krause, 1993a). Dans ce cas les poissons se regroupent plus qu'en conditions normales. Ceci peut être vu comme une réponse de type adaptative, en effet le rapprochement vers les voisins permet à l'individu d'augmenter l'effet de dilution qui le concerne. On peut observer l'inverse lorsque le banc est en présence de source de nourriture abondante, les distances entre les individus augmentent. Ces divers changements font varier le volume du groupe (Hoare et al., 2000) et potentiellement aussi sa forme si une partie du groupe seulement se contracte ou se dilate. Finalement mouvement et forme du groupe semblent résulter d'interactions relativement simples entre les individus, dont les mouvements ne dépendent pas de l'ensemble du groupe mais seulement de ceux des individus voisins.

La littérature abonde d'observations de formes géométriques complexes pouvant émerger des interactions entre les individus. Parrish et al. (2002) montrent un certain nombre de ces structures, particulièrement facilement observables dans le cas des bancs coralliens, très compacts et synchrones.

1.4.3 Nombre et position des individus

Les poids des avantages et des inconvénients à être en banc changent au cours du temps en fonction des conditions environnementales et de l'état de l'animal. Par

exemple, l'absence de prédateur dans une zone diminue l'impact de l'avantage qu'apporte le groupe. De la même façon, le groupe permet une recherche plus efficace de nourriture, mais en présence de nourriture abondante cet avantage du groupe par rapport à la vie isolée perd de l'importance. L'observation des groupements en situation expérimentale ou dans la nature montre que le nombre d'individus dans un groupe varie au cours du temps. Par exemple, il augmente lorsque la présence d'un prédateur est révélée au groupe, il diminue dans les zones de nourriture abondante. Le nombre d'individus dans le groupe dépend du choix des individus de rester ou de partir du groupe, c'est donc un paramètre variable qui dépend des conditions du milieu et de l'état de ses membres (*Mytilus edulis*, Côté et Jelnikar, 1999). Le mode de passage des poissons d'un banc à l'autre a été étudié dans le domaine côtier, chez l'espèce *Gobiusculus flavescens*. On peut distinguer des grands bancs relativement stables, et des petits bancs réalisant des allers-retours d'un grand banc à un autre et échangeant des poissons (Svensson et al., 2000). Au cours du temps les individus d'un banc changent, quand bien même celui-ci garderait un nombre d'individus identique. Le banc est donc une entité dynamique, les poissons peuvent choisir de quitter le groupe pour s'introduire dans un autre, plus adapté sur le moment ou dans l'absolu.

Krause (1993a) a montré que la probabilité d'être capturé par un prédateur n'est pas la même suivant la position au sein du groupe. Les conditions d'oxygénation, l'accessibilité de la nourriture, sont d'autres facteurs qui conditionnent le positionnement des individus. Le marquage d'individus au sein de bancs montre qu'effectivement les individus tendent à se diriger vers les positions du groupe les plus favorables pour eux, que ce soit au centre du groupe pour les individus cherchant protection ou à la périphérie pour les individus recherchant de la nourriture (Krause, 1993a).

1.4.4 Le groupe a des comportements émergents

Les individus n'ont pas une vision globale du groupe car ils sont limités par leurs capacités de perception. Chaque individu réagit à sa manière aux stimuli de l'environnement. Les individus sont partiellement indépendants, même si une partie de leurs décisions se font relativement aux autres membres du groupe. Et pourtant, le groupe réalise des déplacements complexes qui par une analyse naïve semblent nécessiter une concertation globale. En fait le groupe possède des propriétés émergentes. L'apparition de propriétés émergentes est bien connue dans les systèmes composés de nombreuses parties traitant des informations en parallèle. De l'interaction entre ces parties émerge des capacités de traitement de l'information qui ne peuvent être réduites à la somme des capacités de traitement des parties. Le banc est une structure émergente, car ses réactions ne peuvent être comprises comme une simple somme de celle des individus qui le composent.

Les groupes en tant que tels forment une protection et des avantages substantiels pour les individus qui en font partie. Pour autant, ils ne constituent pas un ensemble entièrement homogène d'individus. Cette diversité des individus nécessite une attention particulière, afin de déterminer à quel point le comportement de l'ensemble du groupe en est tributaire. La plupart des travaux, de par la dominance économique du sujet, portent sur les groupements de poissons. C'est à leur niveau que l'on a le plus de données, mais c'est aussi à leur niveau que le plus de questions se posent, tant leur compréhension est cruciale dans le contexte d'intensification de la pêche. Nous venons de voir que la compréhension de tels groupes ne peut se faire que par l'étude de la diversité en leur sein, et la détermination de l'impact de celle-ci. Tout d'abord, il est nécessaire d'expliquer pourquoi la modélisation est une stratégie nécessaire pour étudier la dynamique des bancs. Ensuite, il convient de déterminer quels modèles sont les mieux adaptés.

1.5 Pourquoi modéliser ? Le cas particulier des bancs

1.5.1 Les contraintes des observations de terrain

L'expérimentateur peut réaliser différents types de manipulations sur le terrain, dans le but d'accéder à l'observation des systèmes biologiques que sont les groupes d'animaux.

1.5.1.1 Observation directe

Tout d'abord il est possible d'observer simplement les animaux dans leur milieu. Les observations peuvent être réalisées au moyen d'un certain nombre de techniques, qui dépendent de la localisation et de la taille des bancs concernés. Dans les milieux récifaux, dans les milieux peu troubles, il est possible de réaliser des observations de plongée. Ce type d'observation ne permet d'acquérir des informations que sur un nombre d'individus restreint. Dans le cas des bancs de petite taille cela peut conférer un grand nombre d'informations, notamment grâce à l'utilisation de logiciels de reconstruction tridimensionnelle, qui permettent de retransformer une image 2D en une structure 3D.

Des techniques visant à capturer les individus à des positions particulières au sein du banc permettent ensuite d'en déduire sa structure. Des filets spéciaux sont alors utilisés qui capturent dans des petites sections tous les individus présents sur une même colonne verticale du banc (Hoare et al., 2001).

1.5.1.2 Observation indirecte

Sur le court terme Dans le cas des bancs pélagiques, généralement de grande taille, l'observateur scientifique doit utiliser des méthodes plus sophistiquées. Les observations des bancs de poissons peuvent être réalisées au moyen de sondages acoustiques (Soria et al., 1996). Des ondes sonores émises dans le milieu sont réfléchies par les poissons et l'analyse du signal reçu permet de déduire la localisation des individus autour du

sonar. Il est possible d'utiliser deux grandes catégories de sonars qui provoquent des contraintes différentes d'observation.

L'observation d'un banc à une résolution permettant de distinguer les individus doit de toute façon se faire en passant au dessus du banc. Bien évidemment la présence même du bateau d'observation constitue une situation non naturelle, et donc un biais de la mesure. Ce problème est lié à celui de la variabilité de l'environnement et des sujets étudiés. Parce que les observations sont longues, et dans un milieu changeant, les données possèdent de forts biais dont il est difficile de s'affranchir. Leur analyse demande donc de bons outils statistiques afin de limiter les problèmes.

La recherche acoustique est un domaine scientifique très actif, qui au cours des décennies récentes a permis d'améliorer grandement les connaissances sur les bancs, en relation avec l'amélioration des techniques de repérage à longue distance de ces bancs. C'est cette amélioration qui a permis de remarquer à quel point l'arrivée du bateau sur le site pouvait être une source de biais difficile à corriger. Dans certaines situations, l'approche du bateau de mesure peut impliquer une réaction de la part du banc qui, par exemple, se scinde en plusieurs sous parties, ne rendant accessible qu'une sous partie du total des individus (Soria et al., 1996). D'autres études récentes réfutent en partie cette idée, et penchent plutôt vers l'hypothèse d'une attraction des bancs vers les bateaux (Røstad et al., 2006). Si les conclusions quant à l'attraction ou la répulsion sont encore discutées, il s'avère vrai que l'observation perturbe en grande partie la mesure des bancs.

Sur le long terme Pour les problèmes à plus long terme, ou ne nécessitant pas une analyse fine des comportements des animaux, des techniques de capture peuvent être employées. L'analyse de la taille des individus au sein de bancs de poissons en est un exemple. Des bancs entiers sont capturés, et leurs membres mesurés. La capture des animaux permet également l'accès à un certain nombre d'autres paramètres, par exemple

ce que les individus ont mangé (Maes et Ollevier, 2002). La technique de capture - marquage - recapture a l'avantage de pouvoir lier l'existence du banc, une structure bien délimitée, à celle de la population dans son ensemble. Grâce à ces méthodes, il est possible en effet de déterminer si les individus des bancs observés sont issus d'un autre banc ou pas, et donc d'estimer la stabilité de la structure banc dans le temps. Connaître l'âge des individus et leur provenance est très important. Cela permet de mesurer à quel point la cohésion physique du banc reflète une cohésion sociale et génétique, ce qui est important pour toute question évolutive sur les bancs. En effet, le temps de présence des individus dans le banc est un facteur prépondérant pour l'apprentissage. La proximité génétique quant à elle confère au banc une autre signification. Une grande proximité génétique entre des individus provoque nécessairement des biais de sélection, puisque un comportement lié à des gènes peut alors être sélectionné à l'échelle de nombreux individus et pas seulement à celle d'un individu.

1.5.2 Les contraintes de laboratoire

Les expériences réalisées en laboratoire permettent de fixer un grand nombre de paramètres du milieu, et de choisir les individus observés suivant des critères adaptés à la problématique étudiée. Les dispositifs expérimentaux en laboratoire permettent d'étudier un grand nombre de taxons, des oiseaux aux poissons. La plupart sont des cages ou des aquariums, dont les paramètres intérieurs sont réglés (McRobert et Bradner, 1998). L'expérimentation en laboratoire permet de répondre de façon plus systématique à un certain nombre de questions. Les études de choix du groupe en fonction des caractéristiques des individus qui le composent ont surtout été réalisées en laboratoire (Svensson et al., 2000; Pritchard et al., 2001). Il est en effet facile de créer des groupes dont les membres ont une caractéristique commune en sélectionnant les individus lors des captures. De même l'expérimentation permet d'observer les mêmes individus sur une longue période, ce qui est plus difficile en extérieur (Simpson et al., 2001). Ceci ouvre la

possibilité de conduire des expérimentations plus aisées sur les problèmes d'apprentissage (Reader et Laland, 2000). L'observation du déroulement de l'expérience peut être réalisée de visu par le chercheur ou par un enregistrement caméra. Ce dernier permet un traitement des données plus fin et précis (Suzuki et al., 2003). Un certain nombre de systèmes automatisés de traitement de l'image permettent aux chercheurs d'analyser plus facilement les nombreux mouvements des individus (Pritchard et al., 2001). Ce type d'expérimentation n'est pas adapté à n'importe quel type de groupe. Une importante limitation est la taille. Il est en effet impossible d'étudier par ces méthodes des groupes dont le volume ou le nombre d'individus est trop important. De plus, comme les animaux sont en captivité, des phénomènes de stress apparaissent, qui peuvent biaiser leur comportement. De nombreuses précautions sont prises afin de limiter cet effet, par exemple laisser les individus s'habituer aux conditions de vie dans les sites d'expériences (Barber et Wright, 2001).

L'expérimentation fournit des données précises sur le comportement de petits groupes d'individus. Elle permet d'en obtenir les paramètres caractéristiques, et de déterminer les capacités de base des individus. Néanmoins, elle ne permet pas de déduire le comportement de grands groupes qui résulteraient des interactions de ces individus. L'observation de terrain, quant à elle, fournit des données cruciales sur l'évolution des grands bancs, et sur leur structuration interne, mais la résolution ne permet pas d'affiner les conclusions au niveau des individus. Il est donc nécessaire de réaliser des études plus théoriques, qui pourraient faire le lien entre ces deux échelles, et permettre par exemple de déduire des observations à grande échelle que sont les écoutes acoustiques, le comportement fin des individus des bancs concernés.

Il s'agit maintenant de déterminer quelle stratégie de modélisation est la plus adaptée pour permettre d'obtenir ce genre de résultat.

Chapitre 2

Modèles de groupes d'animaux

2.1 Différentes approches de modélisation

Je m'intéresse dans ce travail essentiellement à la description des mouvements de groupements animaux, et plus particulièrement aux bancs. L'étude des bancs impose de s'intéresser à la façon dont le mouvement des individus se produit. Dans la plupart des travaux décrits plus bas, les individus sont représentés par des "particules", la plupart du temps sans volume. Ces particules sont caractérisées par des possibilités de mouvements. Leurs caractéristiques internes évoluent peu. Néanmoins certains travaux s'intéressent également à l'étude de l'évolution des caractéristiques des individus concernés. Une revue des méthodes applicables à cette étude montre que les mêmes techniques que celles décrites plus bas peuvent être utilisées à ces fins (Watts, 1998).

2.1.1 Les modèles mathématiques et physiques

Le plus simple des modèles mathématiques utilisé pour décrire des mouvements de groupes est l'équation d'agrégation-diffusion (Turchin, 1989)

$$\frac{\partial u}{\partial t} = \frac{\partial^2}{\partial x^2} \Phi(u) \quad (2.1)$$

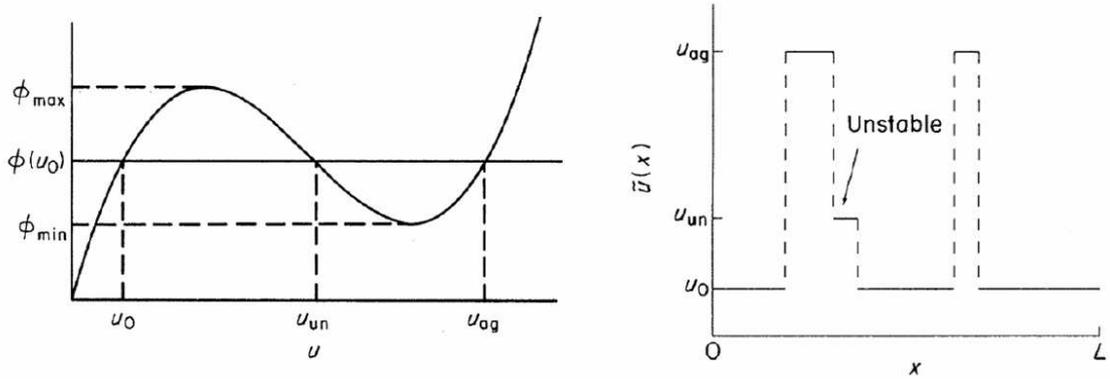


FIG. 2.1 – Un fonction $\Phi(u)$ similaire à celle du panneau gauche aboutit à un état de stabilité en amas, comme montré sur la panneau droit, dans le cas d'une équation de type 2.1 citepturchin1989

Dans cette équation, u est la densité des individus au temps t à la position x sur une ligne. Différentes formes de $\Phi(u)$ correspondent à différents types d'interactions entre individus : une fonction linéaire qui correspond à une absence d'interactions aboutit à une diffusion. Une fonction convexe (respectivement concave) aboutit à une haute dispersion (respectivement une basse dispersion) et correspond à une interaction répulsive (respectivement attractive). Mais ces dynamiques prennent une forme de type diffusion, dans la mesure où les états de stabilité du système sont des densités uniformes $u = u_0$ le long de la ligne, u_0 étant définie par les conditions aux bornes $u(0, t) = u(L, t) = u_0$, L étant la longueur de la ligne. Par contre, pour des fonctions $\Phi(u)$ telles que $\Phi(u) = \Phi(u_0)$ ait trois racines (figure 2.1 gauche), l'équation d'agrégation-diffusion aboutit à une dynamique d'agglomération (amas). L'état de stabilité du système est alors une succession de zones à faibles densité et de zones de haute densité le long de la ligne. (figure 2.1 droit),

D'autres termes peuvent être ajoutés à l'équation d'agrégation-diffusion, en particulier des termes d'advection et de "réaction", pour prendre en compte les influences de l'environnement (e.g. des courants marins) et de la démographie (e.g. la croissance et la mortalité), respectivement (Okubo, 1980; Grünbaum, 1994).

Vicsek et al. (1995) présentent un modèle de particules auto-propulsées dans lequel à chaque pas de temps une particule est mue par une vitesse absolue constante, et adopte la direction moyenne des particules de son voisinage (de rayon r) en adjoignant une perturbation aléatoire. Ainsi, la position de chaque particule i est donnée par l'équation :

$$x_i(t + \Delta t) = x_i(t) + v_i(t)\Delta t \quad (2.2)$$

et sa vitesse est définie par une vitesse constante et une direction déterminée par un angle calculé de la sorte :

$$\theta_i(t + \Delta t) = \text{arg}v\langle v(t) \rangle_r + \xi \quad (2.3)$$

Dans cette équation, $\langle v(t) \rangle_r$ traduit la direction moyenne des vitesses des particules localisées dans le voisinage r autour de la particule i , et ξ est un nombre aléatoire choisi dans une distribution uniforme.

Dans ce modèle, les transitions entre mouvements désordonnés, groupes se déplaçant dans des directions aléatoires (figure 2 partie gauche) et mouvements totalement ordonnés (figure 2 partie droite) sont corrélés à la diminution de la densité (Vicsek et al., 1995). Ce type de modèle a été appliqué pour l'étude des transitions entre ordre et désordre qui ont lieu chez les nymphes de criquets du désert, à des densités critiques (Buhl et al., 2006). Des transitions de ce type ont également été trouvées dans des bancs de jeunes poissons (Becco et al., 2006).

Au départ développé en deux dimensions, le modèle de Vicsek et al. (1995) existe aussi étendu à trois dimensions (Czirók et al., 1999). Czirók et Vicsek (2000) développent une synthèse des résultats obtenus par des expériences de une à trois dimensions. Mais dans ces modèles la densité de particules était tenue constante par l'usage d'espaces de simulation fermés. Le mouvement collectif n'apparaît pas dans le cas de domaines

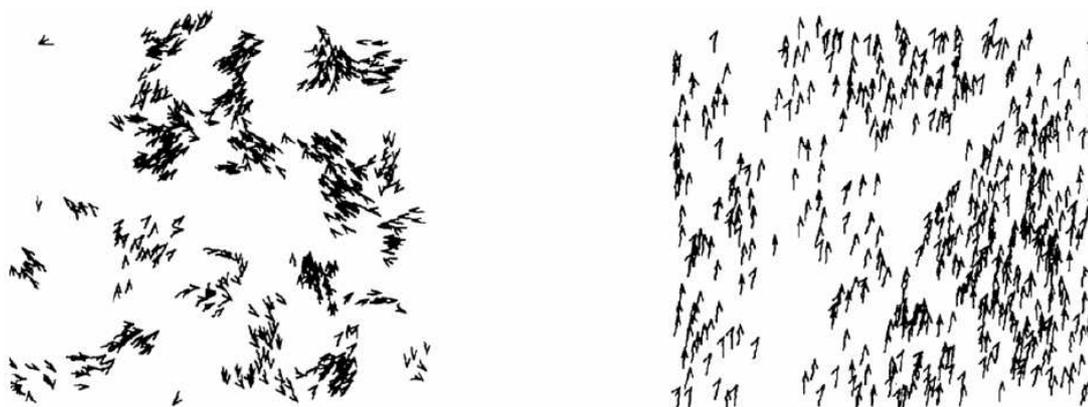


FIG. 2.2 – Différents groupes de particules se déplaçant de façon cohérente dans des directions aléatoires (gauche) et de façon entièrement ordonnée (droite) citepvcsek1995

ouverts car le système est dans un état de désordre à basse densité. En réponse, une “force” d’attraction répulsion a été ajoutée à celle d’alignement dans l’équation 2.3

A ce type de modélisation s’adjoint la modélisation informatique, basée sur des algorithmes de calcul. En général ces modèles manipulent des individus ou groupes d’individus. Trois exemples de travaux sur la dynamique des bancs de thons illustrent la diversité des approches employées dans la littérature. Stöcker (1999) a utilisé un réseau d’automates cellulaires afin d’estimer la taille limite des bancs de thons. (Dreyfus-Leon et Kleiber, 2001) a employé un réseau de neurones pour simuler la dynamique des bancs de thons et des bateaux de pêche. (Dagorn et al., 2000) a eu recours à la logique floue pour simuler le comportement des thons autour des objets flottants. Les principales méthodes utilisées dans le cadre de l’approche informatique de la modélisation de la dynamique des groupes vont maintenant être détaillées, afin de pouvoir choisir la plus appropriée.

2.1.2 Les réseaux de neurones

Les réseaux de neurones sont une forme de modélisation issue de principes généraux découverts dans les études neurologiques. Un neurone typique est une cellule comprenant diverses dendrites, ou points d'entrée de signaux, et un axone, ou point de sortie du signal. Le neurone fonctionne comme une structure intégratrice des signaux reçus au niveau des dendrites, et le signal de sortie est un bilan particulier de toutes les entrées. Les neurones réels possèdent des comportements subtils, l'intégration des entrées se faisant dans le temps et l'espace, suivant des paramètres complexes, comprenant la distance des entrées à l'axone, ainsi que la fréquence de chaque signal. Dans le cas des neurones artificiels, cette complexité est simplifiée. Le neurone artificiel est une structure comprenant plusieurs entrées et une sortie, ainsi qu'un corps qui possède des règles d'intégration du signal. On parle de réseau de neurones quand plusieurs couches de neurones artificiels sont placées les unes en liens avec les autres, suivant une structure d'arbre. Dans ce cas, de nombreux neurones d'entrée reçoivent les signaux dits *environnementaux*, communiquent leur signal à des neurones d'une couche intermédiaire, qui eux même renvoient l'information à un neurone intégrateur final, qui correspond au traitement final de l'information. De façon calquée sur le fonctionnement réel de tels réseaux, le principe d'utilisation d'un réseau de neurones artificiel repose sur une activité d'apprentissage suivie d'une activité d'utilisation. L'apprentissage consiste à soumettre le réseau à de nombreux stimuli différents, et à paramétrer pour chacune de ces entrées, la sortie attendue. Chacun de ces paramétrages permet de régler le type de fonctions d'intégration de chacun des neurones du réseau. Lorsque le réseau a *appris* à reconnaître des structures de données d'entrée, il est possible de le soumettre à de nouveaux stimuli, et d'étudier les réactions de la sortie. Ce type de modèle a été utilisé pour étudier le comportement de bancs soumis à des contraintes environnementales (Dagorn et al.) (figure 2.3), pour des choix de sites préférentiels (Dreyfus-Leon et Kleiber, 2001). La question dans ce cas est de connaître le comportement des bancs suffisamment finement

pour pouvoir prévoir leur déplacement sur des larges échelles. Néanmoins, les conclusions d'un tel modèle sont essentiellement qualitatives.

2.1.3 Les systèmes experts

Les systèmes experts sont des programmes informatiques basés sur des règles reliant des assertions les unes aux autres. Au départ il s'agit de reproduire les capacités d'un expert humain, capable de synthétiser les données qu'il possède pour trouver un ensemble de conclusions. Un système expert possède une base de connaissance ayant des règles et des faits, et un système d'inférence qui déduit des règles et faits d'autres faits jusqu'à parvenir à la réponse. L'utilisation d'un système expert permet d'obtenir des réponses sur les comportements attendus des bancs, en disposant d'une base de connaissance issue d'expérimentations et d'observations précédentes. Mackinson (2000) utilise un tel système, avec des inférence floues, pour trouver les règles qui lient les comportements spatiaux des bancs aux diverses conditions de leur milieu (cf figure 2.4). Ce système a l'avantage de pouvoir lier des règles quantitatives à des règles plus qualitatives. Or l'actuel état des connaissances sur les bancs pélagiques donne une grande importance à ces données qualitatives, issues d'observations difficiles à transformer en information quantitative.

2.1.4 Les réseaux d'automates cellulaires

Un réseau d'automates cellulaires est un modèle entièrement discret. Il consiste en une grille de cellules pouvant chacune prendre à un instant donné un nombre fini d'états. Le temps est également discret et l'état d'une cellule au temps t est uniquement fonction de l'état à $t-1$ d'un nombre fini de cellules voisines. À chaque nouvelle unité de temps, les mêmes règles sont appliquées pour toutes les cellules de la grille, produisant une nouvelle génération de cellules dépendant entièrement de la génération précédente. Le premier réseau d'automates cellulaires a été construit par Von Neumann, qui a obtenu

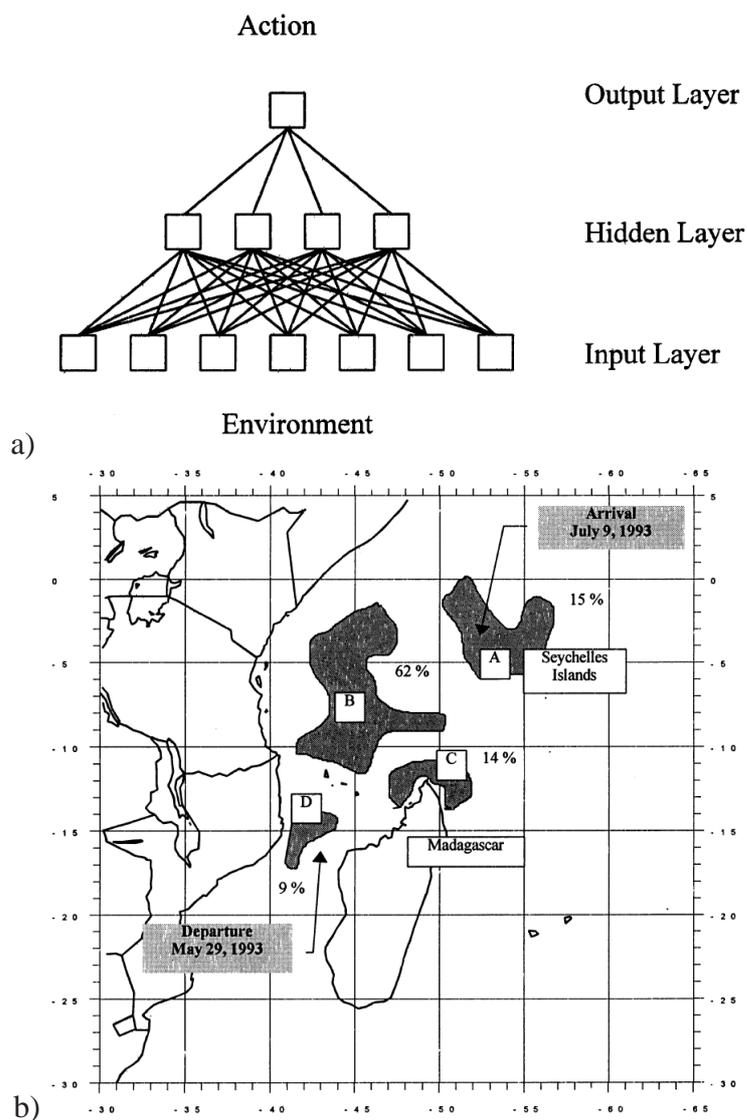


FIG. 2.3 – a) Exemple d’une structure de réseau de neurones utilisée pour l’étude du mouvement de poissons en fonctions de facteurs environnementaux. L’information venant de sources externes est fournie aux neurones d’entrée. Si la valeur numérique de l’entrée est au dessus du seuil de réaction du neurone, il transmet un message vers un ou plusieurs neurones. Les neurones de la couche cachée (*hidden layer*) reçoivent des messages de plusieurs neurones de la couche d’entrée. À leur tour, si le signal est supérieur au seuil, ils relayent l’information vers le neurone d’action. Les valeurs seuil sont généralement fixées, mais il est nécessaire de régler la force des messages entre neurones. Ce réglage qui est un apprentissage du réseau, est réalisé par un entraînement grâce à des séries d’entrées sorties connues, ou bien à l’aide d’algorithmes génétiques (Dagorn et al.). b) Exemple de résultat obtenu par le réseau. Les bancs sont placés virtuellement sur la carte, et aboutissent dans quatre zones privilégiées de celle-ci (Dagorn et al.).

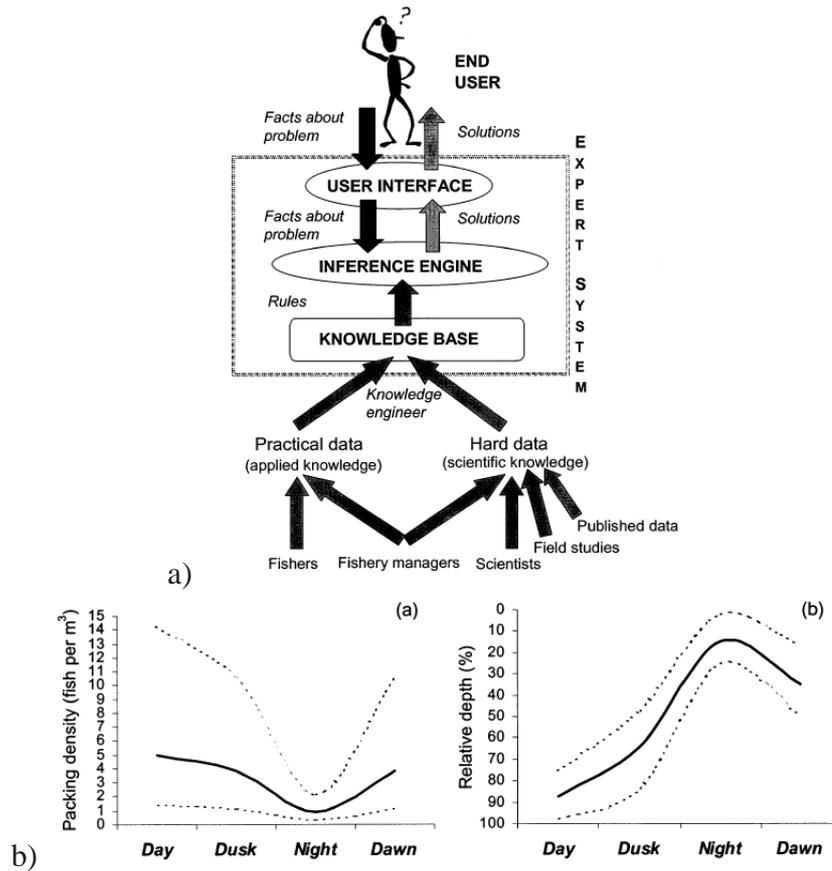


FIG. 2.4 – a) schéma de base d'un système expert, comprenant des entrées de données et des sorties de réponses, avec en soutien les règles de fonctionnement du système, issues des pêcheries ainsi que des études théoriques (Mackinson, 2000). b) Prédiction des changements de structure des bancs pour deux paramètres (densité et profondeur) (Mackinson, 2000)

à partir d'un système dont les cellules pouvaient prendre 29 états un motif se reproduisant sans fin. Les réseaux d'automates cellulaires ont été employés dans un très large spectre d'échelle d'étude. Dans la mesure où ce travail repose sur l'étude du mouvement d'un ensemble d'individus, je me limiterai à une rapide synthèse d'exemples à cette échelle. Des réseaux d'automates cellulaires ont été utilisés pour modéliser des essais d'insectes (Rauch et al., 1995) ou des clones bactériens (Stevens, 1991). Dans le cas des insectes ou des bactéries une substance chimique est utilisée comme moyen de communication (phéromones par exemple). Vabø et Nøttestad (1997), Stöcker (1999) utilisent un réseau d'automates cellulaires pour modéliser le comportement d'un banc

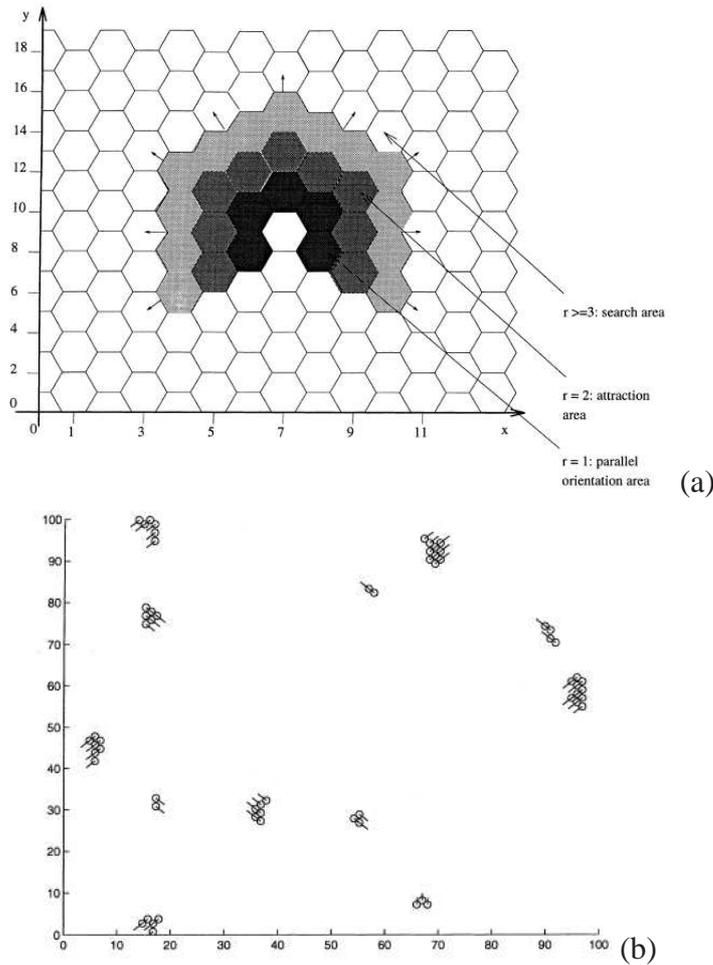


FIG. 2.5 – (a) Régions au voisinage d’une cellule de l’automate cellulaire. (b) Formation de bancs après 10 000 pas de temps de simulation, pour 64 poissons.(Stöcker, 1999)

de poissons. Dans le modèle de Stöcker (1999), les angles et les vitesses sont des variables discrètes. le type de résultat est illustré figure 2.5. Dans ce travail, trois zones de perception sont définies pour l’individu.

Schönfish (2001) met en exergue certaines limites des modèles basés sur des automates cellulaires, en terme de limitations aux mouvements, liées à la structure en grille. Elle énonce la nécessité d’utiliser des graphes de directions plus complexes, ce qui poussé à son paroxysme est le cas des modèles individus centrés, où le nombre de directions est infini.

2.1.5 Les modèles individu-centrés

2.1.5.1 Généralités

Dans le cadre des modèles individu-centrés, l'entité manipulée, l'individu, est le reflet virtuel d'un individu réel (un poisson par exemple) ou d'un groupe d'individus (un banc par exemple). Ces individus virtuels ont une connaissance (partielle et locale en général) du comportement des autres individus et de l'environnement dans lequel ils évoluent. La simulation consiste à simuler le comportement de chaque individu à partir de règles d'interactions entre les individus, et entre les individus et l'environnement. Les modèles individu-centrés, comme les réseaux d'automates cellulaires, sont des modèles en temps discret. Cela signifie que le temps est découpé en pas dont la succession représente l'écoulement du temps. La durée des pas représente la constante de temps caractéristique de l'objet simulé. Elle peut-être de l'ordre de la seconde dans le cas des simulations de la dynamique de la structure des bancs, mais plutôt de l'ordre de la journée si les questions portent sur des aspects liés au comportement de migration du banc par exemple. La plupart du temps l'espace n'est pas discrétisé. A chaque pas de temps la position des individus est recalculée, et ceux-ci replacés au sein de l'espace de simulation. Cette absence de discrétisation de l'espace est une des différences importantes entre ce type de modèle et les réseaux d'automates cellulaires. Une autre différence est que dans les réseaux d'automates cellulaires chaque cellule prend un nombre fini d'états discrets (vivant ou mort par exemple), alors que dans le cas des modèles individu-centrés les individus sont en général caractérisés par des attributs continus (leur taille par exemple). Les règles de comportement peuvent être différentes entre les individus. Un intérêt souvent mis en avant des modèles individu-centrés est qu'il est possible de faire un parallèle entre les paramètres des individus virtuels et des individus réels puisque la même entité est manipulée (Grimm et al., 2006).

2.1.5.2 Les modèles individu-centrés appliqués à la dynamique des bancs

Les premiers modèles individu-centrés de simulation de groupes d'animaux ont été réalisés par des informaticiens dans une perspective d'application aux jeux vidéo (Reynolds, 1987). Ces premiers modèles concernaient les volées d'oiseaux et en conséquence les individus virtuels étaient appelés *boids* (pour bird-oids). Depuis les travaux de Huth et Wissel (1993, 1992, 1994), la majorité des modèles individu-centrés sont en fait appliqués à des problématiques de dynamique des bancs. Il s'agit dans ces modèles d'expliquer comment des relations simples entre poissons peuvent conduire à des comportements complexes de bancs.

Le chapitre 3 (page 37), est entièrement consacrée à cette famille de modèles, sur laquelle repose l'ensemble du travail de recherche présenté ici.

2.2 Choix d'une approche

Un des points cruciaux pour la compréhension du fonctionnement interne des bancs est l'accès à l'échelle d'étude de l'individu. Celle-ci est atteinte dans le cas des études de bassin, mais largement pas dans le cadre des études de terrain. Or, il a été montré que les individus au sein d'un banc, de par leur disparité, peuvent modifier largement l'évolution de celui-ci dans le temps. Les modèles individu-centrés sont choisis dans ce travail comme outil d'étude, parce que l'échelle naturelle à laquelle ils se placent est celle de l'individu. Ils permettent ainsi de réaliser des bancs virtuels dont le contenu possède des caractéristiques très particulières. Les bancs sont également le lieu d'interactions très locales, les individus ne pouvant matériellement pas percevoir l'ensemble de leur groupe. Les modèles individu-centrés peuvent très facilement permettre d'étudier cet aspect. Enfin, dans la mesure où le travail présenté ici porte en grande partie sur la dynamique tridimensionnelle des bancs, il est nécessaire à ce titre que la précision des mouvements des individus soit réaliste comparativement à celle des individus réels.

Ceci n'est pas facilement réalisable avec des modèles en cellules comme les réseaux d'automates cellulaires.

Chapitre 3

modèles individu-centrés de groupes d'animaux

IBM (*Individual-based models*), généralités Les modèles individu-centrés, comme vu succinctement au chapitre (page i), sont des programmes informatiques où sont codés des règles de comportement pour des individus virtuels en interaction les uns les autres et avec leur milieu. Ce type de modèle est proche des systèmes multi-agents, la principale différence étant que les agents ont souvent des comportements plus complexes (de communication par exemple) qui ne sont généralement pas considérés dans les modèles individu-centrés (Ferber, 1995).

IBM sur la dynamique spatiale Les modèles utilisant les individus comme unités de base sont utilisés depuis les années 70. Néanmoins, il faut attendre les années 90 pour réellement voir le nombre de travaux utilisant les modèles individu-centrés s'accroître nettement (Grimm, 1999) (figure 3.1).

Le type de problématiques touché par ces travaux est relativement large, car les phénomènes de groupes peuvent toucher de nombreux clades, ainsi que différents aspects de la vie de ceux-ci. De nombreux travaux également relèvent de la biologie théorique, et ne concernent pas directement un type d'organisme précis.

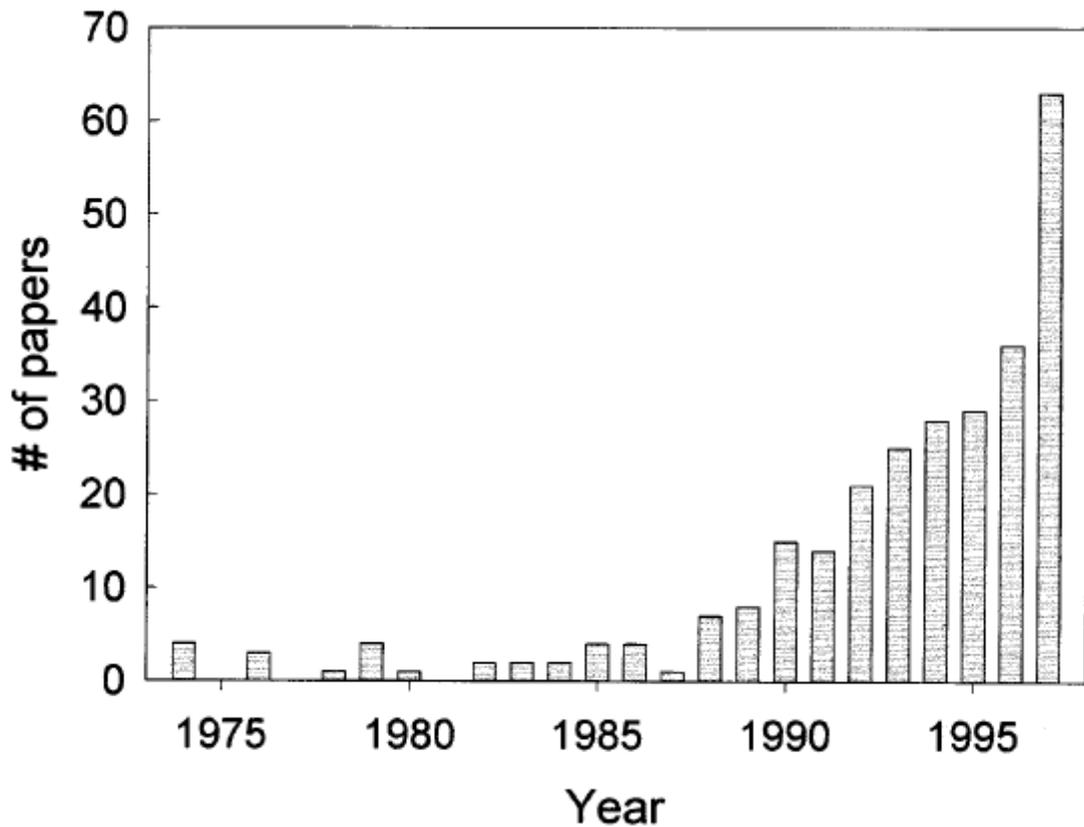


FIG. 3.1 – Nombre de papiers utilisant une approche individu-centrée pour modéliser des problèmes écologique, publiés durant les dernières décennies. Ce nombre n'est pas exhaustif (Grimm, 1999)

Le but de cette partie est de faire une synthèse des différents modèles individu-centrés développés pour l'étude de la dynamique des groupes d'animaux en général, et des bancs de poissons en particulier. Il s'agit ici de comparer ces modèles pour déterminer lesquels sont les plus adaptés à un type de problématique : l'étude des comportements émergents dans les groupes. Nous nous intéresserons aussi, au travers des différents modèles, aux contraintes intrinsèques à la modélisation des bancs. Les modèles individu-centrés nécessitent des moyens informatiques, car c'est au sein d'une unité de calcul que l'évolution du système a lieu. Il est donc nécessaire de prendre en compte des contraintes ayant trait à la fois au modèle lui-même, mais aussi à sa traduction en algorithme, et enfin aux contraintes inhérentes au langage utilisé.

La structure générale des modèles individu-centrés appliqués à la dynamique de groupes est décrite ci-dessous. C'est une description purement sémantique ne correspondant pas à l'implémentation, dont nous décrirons les détails ultérieurement. Il s'agit ici de témoigner verbalement du déroulement de la simulation.

Mise en place Des individus avec des propriétés propres sont placés dans l'espace de simulation.

Pour chaque pas de temps Une boucle calcule l'évolution des états de chaque individu en fonction des règles établies par le modèle comportemental considéré, de la manière suivante :

Pour chaque individu :

- Le voisinage de l'individu est calculé, afin de connaître les éléments en interaction avec lui.
- La position, la direction, et tout autre état concerné est renouvelé, en fonction de conditions liées à l'environnement et à l'état propre de l'individu.

C'est donc seulement de l'interaction des individus entre eux et des individus au milieu qu'est issue l'ensemble des réactions globales du banc. Il est normal dès lors de se préoccuper de la forme que peuvent prendre ces interactions.

Il est possible de décrire le choix du mouvement d'un individu comme la succession

- d'une perception de l'environnement,
- d'une intégration des stimuli,
- de la création d'une motivation,
- de la mise en mouvement proportionnelle à cette motivation, et des changements d'états internes de l'individu.

Les fonctions liant ces différents aspects du choix du mouvement aux paramètres locaux sont très diverses. La littérature regorge de telles fonctions, que nous allons passer en revue, afin de pouvoir définir leurs qualités et intérêts.

3.1 La perception de l'environnement

3.1.1 Fonctionnement de la perception

La perception de l'environnement en milieu naturel est issue du fonctionnement des différents organes des sens, qui chez les poissons ont certaines particularités qu'il convient de rappeler, ainsi que des conditions locales de turbidité ou de l'encombrement du milieu environnant.

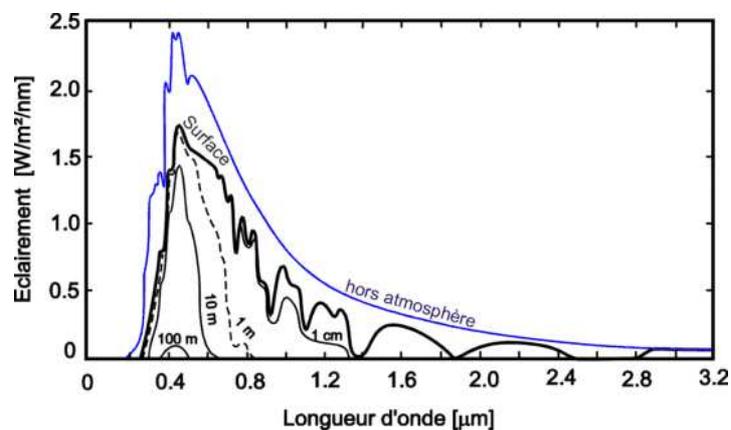


FIG. 3.2 – L'absorption de la lumière par le milieu marin en fonction de la profondeur.

3.1.1.1 Vision :

L'œil des poissons ne permet pas une vision bilatérale excellente, mais autorise néanmoins le repérage de proies dans un environnement peu lumineux. Le champ de vision est relativement large, ce qui limite les angles morts. Mobiles ou non, les yeux des poissons ne constituent pas forcément l'organe prépondérant pour le mouvement. D'ailleurs plusieurs observations montrent que l'œil n'est pas l'organe prépondérant dans l'acte d'interagir en banc. Tout d'abord certaines espèces aveugles conservent la possibilité de former des bancs cohérents (Pitcher et al., 1976). De plus des expériences d'ablation oculaires ne conduisent pas à une suppression de l'activité de formation de banc, même si les bancs n'ont pas dans ces cas exactement les mêmes activités que les bancs constitués de poissons conservant la vision. Enfin, de nombreuses espèces

forment des bancs la nuit, alors que la vision devient particulièrement limitée. L'organe visuel des poissons semble également être sensible à des longueurs d'ondes variées, puisqu'il a été démontré que l'activité de formation de banc est modifiée par la présence ou l'absence d'UV (Modarressie et al., 2006).

3.1.1.2 Audition :

Elle est assurée par la ligne latérale, sur les flancs de l'animal, constituée de canaux internes donnant sur des cellules spécialisées, les neuromastes, et ouverts à l'extérieur par des pores. Ces canaux sont le siège de récepteurs sensoriels sensibles à des variations de pression de l'eau extrêmement faibles. La ligne latérale permet ainsi à l'animal de ressentir des mouvements ténus de divers éléments dans l'eau environnante, jusqu'aux échos de ses propres mouvements. C'est ce système très sensible qui permet à certaines espèces de se déplacer dans le milieu sans posséder de système visuel. Il peut arriver que des parties de la ligne latérale soient transformées en récepteurs électriques. Le poisson peut déterminer l'angle à la cible en fonction du temps et de la différence de phase entre les ondes. Pour la distance à l'objet, il a besoin de la courbure et de l'amplitude du spectre, ainsi que de la fréquence locale et la modulation de fréquence du train d'onde.

3.1.1.3 Olfaction :

La perception des odeurs (substances chimiques dissoutes dans l'eau) est réalisée par de petits sacs olfactifs placés sous les narines. Les récepteurs du goût sont, pour leur part, localisés dans la bouche et les lèvres mais également sur les barbillons et même parfois les nageoires. L'organe olfactif des poissons est extrêmement important, car il permet aux individus de repérer les différences chimiques de leur environnement. De plus l'organe permet la communication entre les individus par médiation chimique.

Des expériences ont été menées pour déterminer l'impact de certaines substances chimiques excrétées par les poissons en situation de stress. Une substance, le schrecks-

toff, naturellement excrétée par les poissons lors de stress, induit un resserrement des individus d'un banc non stressés qui y est exposé (Krause, 1993b). D'autres substances ayant ces propriétés ont été analysées (Wisenden et al., 2004; Lozada et al., 2000), et semblent former une famille riche de substances de communication. L'olfaction est donc un sens non négligeable pour la mise en oeuvre de la dynamique des bancs.

3.1.1.4 Formalisation :

Ces trois modes de perception ont été formalisées (Giske et al., 1998) sous la forme d'équations mathématiques liant les propriétés des individus et celles de l'environnement. Mais nous verrons plus loin que la majorité des modèles individu-centrés de simulation de groupes ne distinguent pas ces différents modes de perception et utilisent simplement un domaine général de perception, souvent une sphère centrée sur l'individu.

3.1.2 Impact sur le banc

L'aveuglement des individus n'a que peu d'effet sur leur position respectivement à leurs voisins. La suppression de la ligne latérale a par contre un impact non négligeable sur celle-ci. En effet la proportion d'individus situés à 90° de leurs voisins est plus grande dans ce cas. Aveuglement et suppression de la ligne latérale ont des impacts différents sur la distance au plus proche voisin. L'aveuglement a tendance à accroître cette distance, tandis que la suppression de la ligne latérale a tendance à la diminuer. La suppression de la ligne latérale a de plus un impact majeur sur la réponse à un stress ou à une brusque variation de la vitesse au sein d'un banc. Dans le cas de la suppression une corrélation forte entre la réaction du poisson et la distance et l'angle à l'objet stressant a été mise en évidence, ce qui n'est pas observée dans le cas d'un banc normal. Des individus aveuglés sont capables de s'adapter aux changements de vitesse de leurs voisins. La suppression de la ligne latérale ne réduit pas les corrélations entre les voisins,

sans doute parce que les individus se placent de telle sorte que la vision leur permette de déterminer la vitesse de leurs voisins. L'introduction de molécules spécifiques de stress dans le milieu contenant un banc provoque une diminution rapide de la distance entre les individus.

L'organe majeur de la dynamique du banc semble donc être la ligne latérale. Il semble que les distances entre individus soient obtenues par les interactions entre les messages des organes visuels et de la ligne latérale. La vision serait la plus importante pour le maintien de la position et de l'angle entre les individus. La ligne latérale serait l'organe principal pour percevoir la vitesse de nage et la direction de déplacement des voisins. L'olfaction entre moins en jeu dans la dynamique du banc que dans la détermination des distances de confort entre les individus. (Partridge et Pitcher, 1980)

3.1.3 Intégration dans les modèles

3.1.3.1 L'environnement

Flierl et al. (1999) réalisent une étude détaillée de la façon d'implémenter les contraintes environnementales dans les modèles lagrangiens et eulériens. Ils passent en revue les différents types d'interactions entre les individus et l'environnement, sous la forme de taxie, kinésie, variations environnementales, courants turbulents, champ, etc...

3.1.3.2 Présence ou non d'un angle mort

Le système visuel des poissons est basé sur deux yeux situés à l'avant de l'animal. Leur position latérale permet au poisson de disposer d'un large champ de perception. Néanmoins ce champ est limité par la forme du corps et ne permet pas à l'individu de percevoir l'arrière de son corps. Certains travaux modifient les interactions entre les individus en introduisant dans les calculs la présence de cet angle mort. Tout voisin situé

dans l'angle mort de l'individu considéré n'est pas pris en compte. Le calcul de l'angle est envisagé sous la forme vectorielle.

3.1.3.3 Distance de vision

De nombreux facteurs interviennent pour limiter le champ de perception des poissons (sous-section 3.1.1, page 40). Cette limitation est le plus souvent traduite dans les modèles par une distance limite de perception des individus d_{max} (r3 sur la figure 3.3). Ainsi le champ de perception des individus prend-il le plus souvent la forme d'une sphère centrée autour de l'individu (ou d'un disque en deux dimensions). Dans certains travaux la perception des individus est limitée à un certain nombre d'individus, en général les n plus proches voisins. Cette solution est une alternative commode à la prise en compte du volume des individus. Dans la plupart des travaux en effet les individus n'ont pas de volume réel. Dans la réalité un poisson ne peut percevoir dans un banc qu'un nombre limité de congénères, du fait de l'encombrement que ses voisins occasionnent. Il a de plus été montré que les poissons se réfèrent à un petit nombre d'individus dans leur choix comportemental (Ward et al., 2004). Ces deux raisons, biologique et physique, appuient le choix d'une limitation du nombre d'individus pris en compte pour déterminer le mouvement des individus.

Il est évident, au vu de ce qui a été signalé à propos des influences diverses des sens des individus sur la dynamique de banc, que cette vision d'une sphère plus ou moins complète est simpliste. De nombreux modèles neurologiques tentent d'expliquer comment la perception de l'environnement peut aboutir à une représentation cognitive de celui-ci. Quand bien même cette vision serait simpliste, il n'en demeure pas moins que l'ensemble des expériences et observations démontrent que c'est surtout à l'échelle locale que se déroulent les mécanismes de choix des mouvements des individus. Ceux-ci sont, malgré des sens développés, réduits à l'analyse de leur environnement proche pour décider de leur future trajectoire. Cette notion de localité est finalement celle qui

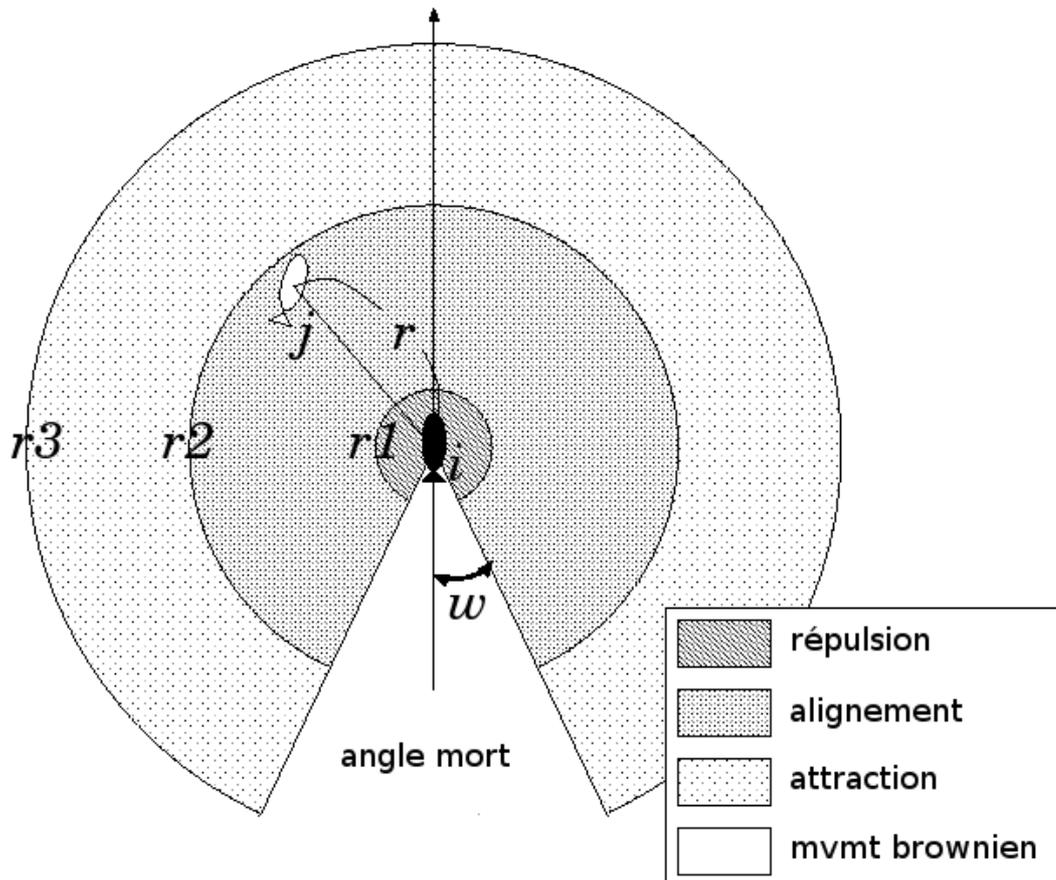


FIG. 3.3 – champ de vision d'un individu virtuel dans un espace à deux dimensions. ω représente l'angle mort.

est traduite par cette sphère, quelles que soient les contraintes biologiques précises sous-jacentes.

Il semblerait pertinent, au vu de ce qui a été présenté, de choisir une forme du champ de perception rendant plus compte des contraintes liées aux espèces étudiées. Pour les poissons, la présence d'yeux et de lignes latérales pourrait justifier une représentation du champ de perception par des morceaux d'ellipse, comme celle utilisée par Hemelrijk et Kunz (2005). Néanmoins, dans la mesure où ce travail s'inscrit dans une logique d'étude plus générale, il ne semble pas forcément pertinent d'affiner à ce point la forme du champ, sous peine d'obtenir des résultats trop spécifiques.

3.2 Le mouvement

Les modèles individu-centrés de simulation de groupes peuvent être séparés en deux grandes catégories suivant la façon de concevoir le mouvement des individus. Au cours de la simulation, la position de chaque individu est modifiée en fonction des conditions locales. Le principal facteur d'influence est la présence ou non d'autres individus. Dans la première catégorie de modèles, seule une accélération angulaire du mouvement est considérée, sous l'hypothèse qu'il s'effectue à vitesse constante. Dans la seconde catégorie de modèles, une accélération générale sans hypothèse de vitesse constante est considérée. Cette dernière catégorie sera nommée modèles à accélération linéaire. Ces deux façons de concevoir la vitesse imposent chacune des contraintes techniques et conceptuelles que nous allons mettre en exergue ici.

3.2.1 Une question : deux ou trois comportements ?

Dès les premiers modèles de simulation de la dynamique de groupe, une question a été émise. Il s'agit de savoir quels sont les comportements individuels nécessaires à prendre en compte dans les modèles pour la mise en place d'une dynamique de groupe. La plupart des auteurs s'entendent pour dire que deux comportements sont indispensables dans tous les cas, il s'agit du *comportement d'attraction* et du *comportement de répulsion* (figure 3.4). Ces comportements, souvent opposés, permettent à la fois une cohésion entre les individus et un espacement plus ou moins régulier. Néanmoins, pour certains auteurs, et nous partageons ce point de vue, ces deux comportements ne permettent pas d'obtenir un banc dont la direction est cohérente. Ils permettent l'instauration d'une dynamique de groupe particulière, qui est celle de l'essaim, ou pour les poissons du (*shoal*). Un essaim est une structure dont la forme est bien définie, souvent dérivée de la sphère. En son sein, les individus possèdent des directions plus ou moins aléatoires, ce qui rend difficile tout mouvement d'ensemble du groupe. C'est ce type de

dynamique qui est obtenue lorsque seuls deux comportements, attraction et répulsion, sont utilisés, et ce dans le cas des modèles les plus couramment utilisés, ceux à accélération angulaire. Néanmoins certains auteurs réalisent des simulations avec seulement deux forces en affirmant obtenir des groupes polarisés (Warburton et Lazarus, 1991; Romey, 1996), donc constitués d'individus qui ont une direction de déplacement similaire, engendrant un mouvement du groupe dans son ensemble. Dans le cas des modèles à accélération linéaire, néanmoins, deux cas de figure se présentent. Si les conditions initiales sont telles que le groupe est déjà formé, et que les directions de déplacement de ces membres sont déjà plus ou moins alignées, une force d'alignement n'est pas nécessaire pour que le groupe demeure stable. Sinon la mise en place d'une structure de type banc nécessite là encore une force d'alignement. Dans le cas où une force de frottement est imposée, néanmoins, c'est une structure cristalline qui apparaît, immobile en l'absence d'autre force que celle d'attraction ou de répulsion (cf chapitre 5, page 81). Certains modèles de simulation utilisent une zone intermédiaire entre répulsion et attraction, considérée comme neutre (Beecham et Farnsworth, 1999). Notons aussi l'existence d'études se basant sur le seul comportement d'alignement. Dans ces études, néanmoins, les individus évoluent dans un espace confiné, qui empêche la dispersion du banc, comme elle aurait lieu dans d'autres conditions (Vicsek et al., 1995).

Dans la suite du travail, les forces comportementales seront nommées AAR, pour Attraction, Alignement et répulsion. Maintenant que le nombre de forces comportementales a été éclairci, il s'agit d'observer quelle utilisation de ces forces est réalisée dans les deux types de modélisations.

3.2.2 Les modèles à accélération angulaire

3.2.2.1 Principe

Dans le cas des modèles à accélération angulaire, seul le changement de direction des individus est considéré et leur mouvement s'effectue à vitesse constante, ou tirée au sein d'une distribution statistique constante (par exemple une distribution Gamma calibrée sur des observations de terrain (Inada, 2001))

Le nombre d'études basées sur ce principe de constance de la vitesse est important. (Aoki, 1982, 1984; Couzin et al., 2002, 2005; Inada, 2001; Inada et Kawachi, 2002; Czirák et al., 1997; Helbing et al., 2000; Reynolds, 1987; Warburton et Lazarus, 1991; Huth et Wissel, 1993, 1992, 1994; Reuter et Breckling, 1994; Romey, 1996; Vabø et Nøttestad, 1997; Mogilner et al., 2003; Nishimura et Ikegami, 1997; Parrish et al., 2002; Hemelrijk et Kunz, 2005; Kunz et Hemelrijk, 2003; Grégoire et al., 2003)

3.2.2.2 Changement de direction

Chaque individu virtuel a sa direction de déplacement modifiée en fonction des positions et directions de déplacement d'autres individus, ainsi qu'en fonction de ses paramètres propres. Illustrons ce principe par l'exemple le plus classique, celui où les trois comportements de base, attraction, alignement et répulsion, régissent le déplacement des individus (figure 3.4). Lorsque plusieurs individus j se trouvent dans le voisinage de l'individu i , ce dernier est soumis à plusieurs types d'influences, potentiellement conflictuelles. La façon de résoudre ceci dans les modèles est généralement de calculer un vecteur sommant les différentes influences, parfois pondérées (souvent par une fonction de la distance entre i et j). C'est la direction de ce vecteur somme qui détermine la direction de déplacement de l'individu i au pas de temps suivant (figure 3.5). Pour une analyse plus précise de ces comportements, cf page 49.

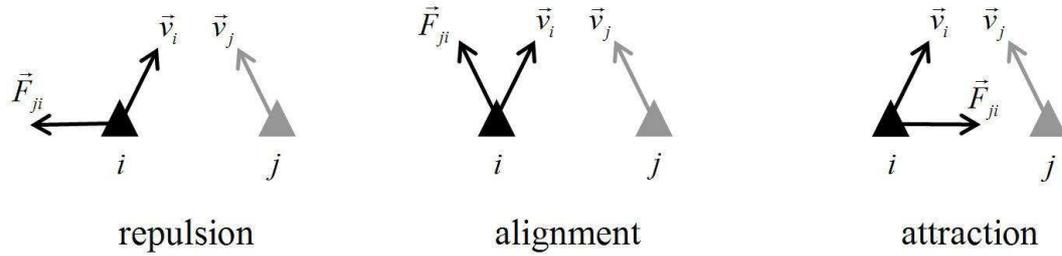


FIG. 3.4 – Trois forces, représentant les comportements typiques d’interactions entre individus.

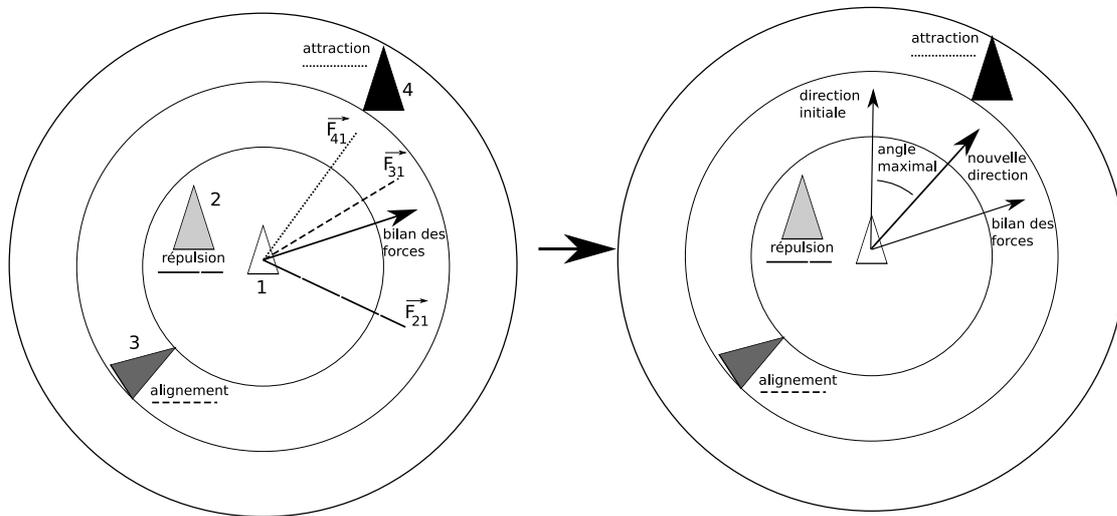


FIG. 3.5 – Pondération des influences des individus pris en compte par celui considéré dans son choix de déplacement pour le tour suivant. La partie gauche de la figure montre les trois zones d’interaction de l’individu, dans le cas de la fonction AARA. Le bilan des forces est la résultante de la somme des vecteurs de chaque influence des voisins. Dans la figure droite, on observe que la nouvelle direction n’atteint pas le bilan des forces, car l’angle serait supérieur à l’angle limite de déplacement par tour.

Nous allons explorer dans cette partie les différentes stratégies de pondération de l’influence des voisins en fonction de la distance. Ces pondérations varient d’un article de la littérature, et sont issues à la fois d’observations expérimentales, mais aussi de réflexions sur une certaine logique d’interaction entre les individus.

Quelle forme pour les poids des comportements d’attraction, d’alignement, de répulsion ? Les trois forces comportementales de base indispensables à l’instauration et à

la stabilisation du banc vont participer à la modification de la position des individus au cours de la simulation. Néanmoins les individus voisins d'un individu considéré peuvent avoir une influence différente suivant qu'ils se trouvent plus ou moins proches. Ainsi, il semble logique qu'un individu très proche exerce une influence répulsive importante, tandis qu'un individu éloigné est soumis à une attraction importante. Cette pondération de l'influence des individus en fonction de la distance est la principale différence entre les modèles de la littérature. Quelques synthèses bibliographiques ont été réalisées de ces types de pondérations (Parrish et al., 2002). Nous allons voir en quoi ces fonctions imposent des formes différentes aux bancs (cf chapitre 5, page 81).

la pondération $f(d_{i,j})$ agit dans l'équation générale suivante, qui modifie la direction \vec{D} de l'individu i , en utilisant la position \vec{X}_j et direction \vec{D}_j des n individus j , pondérées par les distances $d(i, j)$, avec $\vec{u} = \vec{D}_j(t)$ dans le cas de l'alignement, et $\vec{u} = \vec{X}_j - \vec{X}_i$ dans le cas de l'attraction et son opposé dans le cas de la répulsion.

$$\vec{D}_i(t + \Delta t) = \frac{1}{n} \cdot \sum_{j=1}^n \left(f(d_{i,j}) \cdot \vec{u} \right) \quad (3.1)$$

$f(d_{i,j})$ prend un grand nombre de formes :

attraction	alignement	répulsion	référence
$f(d_{i,j}) = \frac{a}{d_{i,j}^m}$	pas d'alignement	$\frac{r}{d_{i,j}^n}$	^a
$M_a \left(1 - \left(1 - \frac{d_{i,j}}{d_{max}}\right)^{K_a}\right) \frac{1}{K_a}$	Pas d'alignement	$M_r \left(1 - \left(\frac{d_{i,j}}{d_{max}}\right)^{K_r}\right) \frac{1}{K_r}$	^b
1	1	-1	^c
$e - \left(\frac{d_{i,j} - \frac{1}{2}(r_p + r_r)}{r_p - r_r}\right)^2$	$\frac{0,05}{d_{i,j}^3}$	$0,2 \cdot e - \left(\frac{d_{i,j} - \frac{1}{2}(r_a + r_p)}{r_a - r_p}\right)^2$	^d
$f(d_{i,j}) = 1$	$f(d_{i,j}) = \frac{1}{4} \cdot \frac{d_{i,j} - r_e}{r_a - r_e}$	$-\infty$	^e
$1 - \frac{1}{1 + \left(\frac{r_r - d_{max}}{1,5 \cdot r_r}\right)^2}$	$\frac{1}{1 + \left(\frac{r_r - d_{max}}{1,5 \cdot \frac{r_r}{6}}\right)^3}$	$1 - \frac{1}{1 + \left(\frac{r_r - d_{max}}{1,5 \cdot \frac{r_r}{6}}\right)^3}$	^f
	$\frac{ d_{i,j} ^a - b}{ d_{i,j} ^c + d}$		^g
	$-b \left(\frac{a^2}{d_{i,j}^2} - \frac{a}{d_{i,j}}\right)$		^h

^a(Breder, 1954)

^b(Warburton et Lazarus, 1991)

^c(Huth et Wissel, 1992; Inada, 2001; Inada et Kawachi, 2002; Couzin et al., 2002; Oboshi et al., 2002; Couzin et al., 2005)

^d(Kunz et Hemelrijk, 2003; Hemelrijk et Kunz, 2005)

^e(Grégoire et al., 2003)

^f(Reuter et Breckling, 1994)

^g(Romey, 1996)

^h(Nishimura et Ikegami, 1997)

Certains cas sont différents. Par exemple Inada (2001), Inada et Kawachi (2002) et Oboshi et al. (2002) utilisent un comportement de répulsion qui n'est pas l'opposé de l'attraction, mais qui modifie la direction orthogonalement à l'individu qui repousse. Suivant les auteurs, on pourra observer une action des comportements quelle que soit la

distance dans le champ de perception (e.g., Grégoire et al., 2003), dans d'autres cas les forces comportementales agissent chacune dans une plage de distances (e.g., Huth et Wissel, 1992).

Les comportements annexes D'autres types de comportement que les trois de base sont parfois ajoutés, comme un comportement de répulsion vis-à-vis d'un prédateur (Inada and Kawachi 2002, Lee et al. 2006) ou d'un obstacle (Huth and Wissel 1993), de suivi d'un gradient de température ou de densité de proies (Hubbard et al., 2004) ou d'advection par les courants (Goodwin et al., 2006).

De même, Huse et al. (2002) et Couzin et al. (2005) étudient comment le groupe dans son ensemble va modifier sa trajectoire dans le cas où certains individus possèdent une direction préférentielle, qui se traduit par une force supplémentaire qui les dévie constamment dans une certaine direction.

Hiérarchie de comportement ou simultanée Dans certains modèles, les forces comportementales agissent simultanément dans tout le champ de perception de l'individu. Dans d'autres cas, une hiérarchie des comportements est mise en place (Gueron et al., 1996). Dans le cas le plus simple, cette hiérarchie est directement liée à la distance entre les individus. Dans d'autres cas plus complexes, il est possible d'établir des conditions différentes. Par exemple, dans le cas où plusieurs individus différents se trouvent dans le banc : le premier test pourra déterminer quelle est la nature du voisin qui influence l'individu, et la hiérarchie de comportement ultérieure sera différente suivant cette nature.

3.2.2.3 Le problème de la solitude

Si les trois comportements décrits (AAR) semblent nécessaires et suffisants pour réaliser un banc, il n'en demeure pas moins qu'ils ne décrivent pas un certain nombre de comportements que les individus ont à l'état naturel. Quand un individu n'a pas de

voisin dans sa zone d'influence, il ne possède aucune motivation de mouvement dans le cas d'un modèle à trois comportements (AAR). Cela peut conduire à des situations incohérentes d'un point de vue biologique où un individu sort du banc et ne peut jamais y revenir car il continue sans cesse dans la même direction. Pour palier à ce problème, une règle hiérarchique est ajoutée au comportement des individus. Elle définit un mouvement de type marche aléatoire lorsque l'individu ne subit pas l'influence d'un congénère (e.g., Oboshi et al., 2002).

3.2.2.4 Limites au changement de direction

Changement de direction maximal Il existe dans de nombreux travaux une contrainte imposée sur le changement maximal d'angle que les individus peuvent effectuer par pas de temps (Couzin et al., 2002).

Biologiquement un individu n'est pas capable en un temps très court de modifier radicalement sa direction. Cette contrainte d'angle limite traduit ce fait. Elle est instaurée par le lien entre le temps de simulation et le temps réel. Nous détaillons plus bas les contraintes liées à ce lien. Cette limite imposée aux individus quant à leur changement maximal de direction a une influence qu'il est possible de décrire, en réalisant des simulations aux angles plus ou moins grands. Il existe peu de données sur les angles maxima de changements de directions de poissons. Ce n'est pas une donnée fort utile dans d'autres cas que celui de ce type de simulation. Dans la plupart des cas, cet angle limité, imposé, ressort plus de la mise en oeuvre d'une inertie au mouvement, qui sinon serait difficile à codifier dans une forme de simulation où l'accélération ne suit pas des lois physiques.

Aléa dans le changement de direction Comme pour la vitesse, le changement de direction est parfois considéré comme soumis à un aléa. Ainsi, au lieu d'aller exactement dans la direction x déterminée par le vecteur résultant des influences pondérées de ses

voisins, un individu ira dans une direction tirée au sein d'une distribution (normale par exemple, (Inada, 2001)) de moyenne x .

3.2.3 Les modèles à accélération linéaire

Même si les modèles à accélération angulaire sont les plus fréquents dans la littérature, il n'en reste pas moins que les études expérimentales démontrent que les bancs sont des structures relativement dynamiques, au sein desquelles les positions et vitesses relatives des individus changent souvent (Partridge et Pitcher, 1980). Il semble donc nécessaire d'envisager des modèles où ces accélérations pourraient être prises en compte. Au contraire des modèles qui décrivent la vitesse comme une donnée indépendante des éléments du modèle, ceux basés sur l'accélération prennent la forme générale des modèles à accélération linéaire.

3.2.3.1 Principe

Dans la plupart des modèles individu-centrés de simulation de la dynamique de groupes les individus sont sans volume. Ces systèmes peuvent par conséquent être assimilés à des systèmes constitués de N particules. Nous appelons r , un vecteur à $2N$ ou $3N$ composantes : $r = (r_1, r_2, r_3, \dots, r_N)$ où r_i désigne le vecteur position de la $i^{\text{ème}}$ particule. L'équation d'évolution d'un système composé de N particules peut s'écrire de la façon suivante :

$$m \cdot a(t) = f(r(t)) \quad (3.2)$$

Dans le cas de cette équation du mouvement, apparaissent des forces d'interaction entre les individus. La forme de ces forces et leur mise en application sont décrites dans un paragraphe dédié (page 49).

Les études se basant sur une accélération des individus est faible (Helbing et al., 2000; Viscido et Grünbaum, 2005; Lee et al., 2006). Ce type de considération concernant la vitesse est plutôt l'apanage des études mathématiques et physiques.

3.2.3.2 Passage de l'accélération à la position

Dans une simulation centrée individu, le temps n'est pas une donnée continue mais discrète. Il est donc nécessaire d'utiliser une fonction d'intégration adaptée, qui puisse prendre en compte cette contrainte. La méthode la plus classique est celle de l'intégration d'Euler :

$$r(t + \Delta t) = r(t) + \Delta t \cdot v(t) \quad (3.3)$$

et

$$v(t + \Delta t) = v(t) + \Delta t \cdot a(t) \quad (3.4)$$

avec

$$a(t) = v(t) + \frac{f(r(t))}{m} \quad (3.5)$$

L'erreur qui intervient dans ce type d'intégration peut être cernée par comparaison avec un développement en série de Taylor de la trajectoire de l'objet. Si $a(t)$, $v(t)$ et $x(t)$ sont connus à t :

$$\text{Euler donne : } r(t + \Delta t) = r(t) + \Delta t \cdot v(t)$$

$$\text{Taylor donne : } r(t + \Delta t) = r(t) + \Delta t \cdot v(t) + \frac{1}{2}(\Delta t)^2 a(t) + \mathcal{O}((\Delta t)^3)$$

Ainsi l'erreur introduite par l'intégration d'Euler est donnée par la différence entre les deux équations :

$$-\frac{1}{2}(\Delta t)^2 a(t_0) + \mathcal{O}((\Delta t)^3)$$

Pour Δt très petit, l'erreur est proportionnelle à $(\Delta t)^2$. C'est une erreur importante, surtout dans des simulations de longue durée. La solution à ce problème est d'utiliser

des intégrateurs plus adaptés. On pourrait utiliser directement le développement en série de Taylor à l'ordre 2 donné plus haut mais il y a encore mieux : l'algorithme de Verlet (1967), que j'ai choisi d'utiliser dans ce travail. Cet algorithme utilise les deux développements en série de Taylor à l'ordre 3 suivants :

$$r(t + \Delta t) = r(t) + v(t)\Delta t + \frac{f(r(t))}{2m}(\Delta t)^2 + \frac{d^3r}{dt^3}(\Delta t)^3 + \mathcal{O}((\Delta t)^4) \quad (3.6)$$

$$r(t - \Delta t) = r(t) - v(t)\Delta t + \frac{f(r(t))}{2m}(\Delta t)^2 - \frac{d^3r}{dt^3}(\Delta t)^3 + \mathcal{O}((\Delta t)^4) \quad (3.7)$$

La somme des termes des équations 3.6 et 3.7 donne l'équation suivante :

$$r(t + \Delta t) = 2r(t) - r(t - \Delta t) + \frac{f(r(t))}{2m}(\Delta t)^2 + \mathcal{O}((\Delta t)^4) \quad (3.8)$$

Le calcul de la nouvelle position est donc effectué avec une précision de l'ordre de $(\Delta t)^4$. En plus, cet algorithme évite d'avoir à calculer les vitesses des individus pour calculer les nouvelles positions. Il est cependant possible de déterminer cette vitesse :

$$v(t) = \frac{r(t + \Delta t) - r(t - \Delta t)}{2\Delta t} + \mathcal{O}((\Delta t)^2) \quad (3.9)$$

3.2.3.3 Les limites au mouvement

Dans le cas des modèles à accélération angulaire, la vitesse est constante ou tirée au sein d'une distribution statistique constante. Dans ce dernier cas souvent une vitesse maximale est fixée, mais même si ce n'est pas le cas, les distributions utilisées sont choisies de façon à ce que des vitesses qui seraient biologiquement irréalistes ne sont pas atteintes. Dans le cas des modèles à accélération linéaire se pose par contre la question de la limitation de cette vitesse. Il devient nécessaire d'adjoindre des forces qui ne dépendent plus forcément uniquement des interactions entre les individus, mais aussi des interactions entre les individus et le milieu. En effet, des simulations réalisées de façon

préliminaire sans cette contrainte conduisent à des accélérations constantes, et donc des vitesses de plus en plus grandes. L'hypothèse émise pour expliquer cette situation est qu'attraction et répulsion tendent à s'annuler avec le temps, et que la force d'alignement finit par opérer seule ; il faut donc ajouter une autre force, de frottement par exemple, pour contrer la force d'alignement et conduire à un bilan des forces nul à l'équilibre. Dans le milieu naturel, les poissons sont d'ailleurs soumis à des contraintes de frottement. Cette force peut prendre plusieurs formes, dans des cas simples, comme la force de traînée en régime laminaire :

$$\vec{F} = -k\eta \vec{V} \quad (3.10)$$

avec η la viscosité du milieu, k un coefficient constant dépendant de la géométrie, et V la vitesse relative du fluide.

Même s'il semble possible de définir cette force de frottement en se basant sur des données expérimentales, il demeure difficile de la mesurer relativement aux forces comportementales d'attraction, alignement et répulsion décrivant le mouvement des individus dans les modèles.

3.3 Les problèmes liés au temps

Un programme informatique est forcément réalisé en temps discret, dans la mesure où les calculs sont réalisés lors de cycles d'horloge. A moins d'utiliser une forme de programmation en parallèle, il n'est pas possible de réaliser des calculs vraiment simultanés. Les méthodes de programmation moderne permettent de trouver des façons de s'affranchir de cette limite, par l'utilisation par exemple des processus légers (*threads*), qui permettent l'exécution de plusieurs processus gérés en quasi-simultanéité par l'ordinateur hôte.

Mais ce qui provoque la réelle discrétisation du temps dans les modèles individu-centrés, c'est qu'un mouvement continu est dissocié en étapes élémentaires. Ceci pose

le problème du choix de la façon de discrétiser les équations du mouvement (cf sous-section 3.2.3, page 54) lorsque l'on considère le phénomène de façon physique. Si pour la description du mouvement beaucoup de solutions éprouvées existent, c'est moins le cas pour la cognition. Les individus doivent décider de leur future trajectoire en fonction de leur état propre mais aussi de celui des voisins, plus précisément de la direction des voisins et de leur position. Dans la plupart des cas la décision et le mouvement agissent sur les mêmes constantes de temps dans les modèles, et je vais présenter dans un premier temps les façons de réaliser cette correspondance.

3.3.1 Discrétisation commune pour cognition et mouvement

Dans ce cadre, un pas de temps permet à un individu de décider de sa future trajectoire et de modifier sa position. Le problème de cette méthode repose sur le choix de l'ordre entre mouvement des uns et mouvement des autres, au pas de temps considéré. Il est possible de réaliser le mouvement de façon simultanée, ou différentielle.

changer de direction simultanément : dans ce premier cas, tous les individus se réfèrent à l'état de leurs voisins au pas de temps précédent. Ainsi, les nouvelles positions ne sont pas encore prises en compte pour la définition du changement de direction. Un problème posé par cette méthode est par exemple la possibilité de réaliser des collisions entre individus. Ces collisions peuvent survenir quand deux individus choisissent la même zone d'arrivée du fait de leurs choix directionnels respectifs. Suivant les paramètres, il est aussi possible de voir deux individus se déplacer de concert en oscillant entre les positions d'attraction et de répulsion (cf figure 3.6). ().

Afin de résoudre ce problème entre vitesse de choix de trajectoire et déplacement, qui peut causer des mouvements étranges, la meilleure solution est de définir des vitesses de déplacement et des changements d'angle maximum faibles. Cela revient en

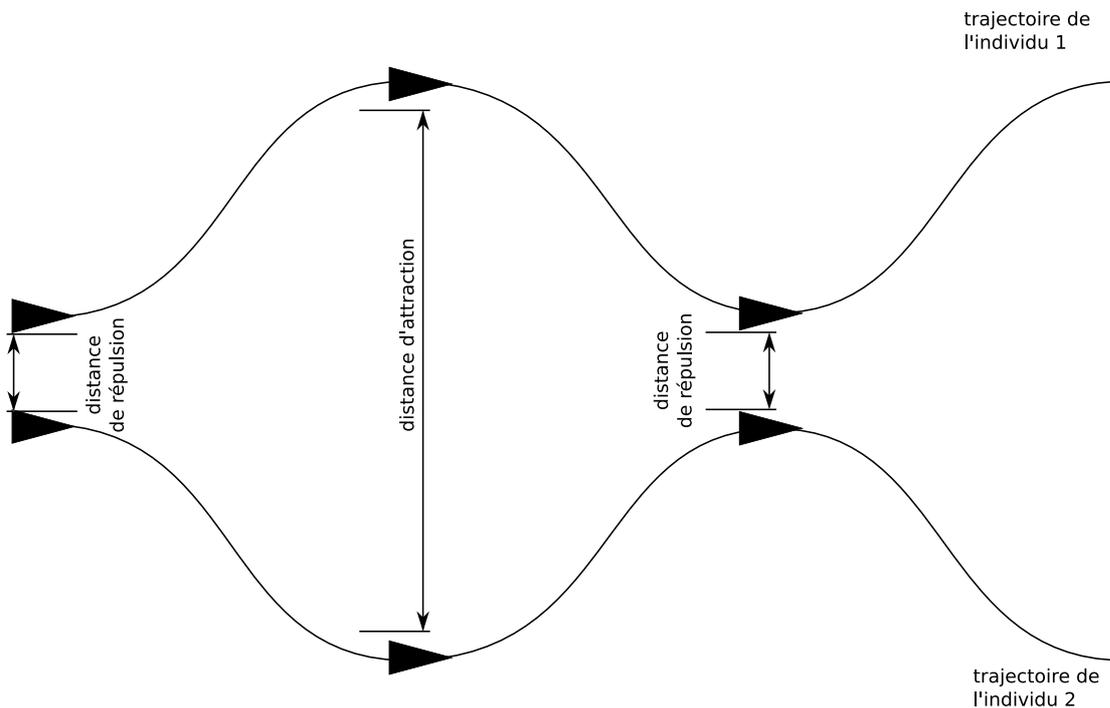


FIG. 3.6 – Trajectoires de deux individus en interaction. L'individu 1 perçoit l'individu 2 alternativement dans sa zone de répulsion et dans sa zone d'attraction, ce qui provoque de sa part un éloignement ou un rapprochement alternatif. Le même raisonnement s'applique à l'individu 2.

fait justement à découpler mouvement et choix décisionnel, en provoquant des choix de direction relativement rapide face au mouvement provoqué.

changer de direction alternativement : dans ce deuxième cas, les individus se réfèrent à la position actuelle de leurs voisins. A chaque pas de temps, pour un individu donné, certains voisins auront déjà réalisé leur mouvement, tandis que les autres non. Ce faisant, le choix de l'ordre dans lequel les individus réalisent leur déplacement à chaque pas de temps est capital. Si cet ordre est toujours le même, alors certains individus agissent toujours en premier, et d'autres toujours en dernier, ce qui peut provoquer des réactions étranges du groupe. Une solution peut être de réaliser un ordre aléatoire différent à chaque pas de temps, ainsi, les individus n'ont jamais le même ordre de priorité de mouvement. L'intérêt de ce système, est que les collisions sont plus facilement

évitées, car deux individus ne peuvent pas simultanément se diriger vers un même point, l'un agissant toujours avant l'autre.

Dans le travail, c'est la première solution qui a été choisie, afin de ne pas ajouter un paramètre qui serait le choix de l'ordre de priorité.

3.3.2 Discrétisation différente pour cognition et mouvement

Gunji et al. (1999) posent le problème de la validité biologique d'un tel choix. En effet, la simultanéité n'existe pas dans la nature, dans la mesure où les processus cognitifs des individus ne sont pas purement synchrones. Ainsi, un individu trop proche d'un autre ne fera pas forcément demi-tour s'il s'avère que le voisin entame déjà un mouvement de recul. C'est une situation intermédiaire entre les deux décrites plus haut. Les individus ne se réfèrent alors ni à la position précédente, ni à la position suivante de leur voisin, mais plus à l'intention de mouvement de celui-ci. Pour modéliser ce type de réaction, il est nécessaire de faire intervenir une sorte de sous-temps, d'un ordre de grandeur plus petit que celui du pas de temps général. Ce sous temps permet de simuler l'existence de ces prises de décision non simultanées, mais qui ne sont pas suivies d'un mouvement important. Réaliser ce type d'opération sépare cette fois totalement le temps de la simulation de celui du déroulement du programme. Il est nécessaire dans ces cas là de définir un temps personnel aux individus, et de faire évoluer ce temps personnel à des vitesses plus ou moins grandes pour les individus, mais globalement simultanée. Cette solution, qui se rapporte plus à la notion de programmation événementielle, engendre un accroissement de la complexité du modèle, elle a donc été écartée.

3.4 Les problèmes liés à l'espace

L'espace, s'il est purement homogène et donc sans réelle interaction avec les individus virtuels, n'a pas pour ainsi dire d'existence autre qu'en tant que lieu de déplacement. Mais il peut arriver, comme mentionné plus haut (page 52), que l'espace ne soit pas homogène. Dans ce cas, il entre en interaction avec les individus, et ce de façon différente suivant les positions de ces mêmes individus. La première façon de représenter l'espace, à ce moment, est la plus intuitive. C'est le fait de représenter l'espace comme une grille de résolution plus ou moins fine et chaque cellule de l'espace possède des caractéristiques propres. Dans la même idée, il est possible de réaliser des gradients, au sein de ces cellules de l'espace, auxquels les individus réagissent. La seconde façon de représenter l'espace est dérivée de la façon de penser orientée objet. Dans ce cadre, les individus virtuels n'évoluent plus dans un espace déterminé, mais les caractéristiques de l'espace sont représentées comme d'autres types d'individus. Ce sont les interactions entre les objets espace et les objets individus qui déterminent l'évolution du système (Bian, 2003).

Dans la première méthode, l'espace est par essence une variable discrète dans le cas des simulations informatiques, dans la mesure où les variables sont stockées sous forme finie. Néanmoins, la gestion de l'espace est réalisée en utilisant des intervalles dont la taille rend cette discrétisation quasi continue. En effet, une précision de plusieurs milliers de décimales renvoie ici une erreur négligeable, même sur des temps de simulations importants.

3.5 Contraintes de tailles

Dans la plupart des modèles présentés au cours de ce chapitre, les individus sont représentés comme des particules virtuelles sans dimension. Dans la nature, il est évident que chaque individu possède un volume, et que cette contrainte spatiale devient impor-

tante lorsque le degré de compaction du groupe est important. Dans ce cas, il paraît nécessaire de prendre en compte l'encombrement. Les stratégies utilisées sont doubles : la première consiste à utiliser des forces répulsives importantes à courte distance (cf tableau 3.2.2.2) ; la seconde consiste à anticiper au sein du modèle les cas de collision future (au pas de temps à venir) et à modifier la direction des individus concernés pour éviter ce cas (Shaefer et Wolfe, 2000).

La littérature abonde de traitements différents des mêmes principes généraux des modèles individu-centrés. La diversité des fonctions, des petites règles annexes, rendent difficile le choix d'un ensemble cohérent et fixe de paramètres idéaux, tant ils apportent chacun leur lot d'avantages et d'inconvénients. Le chapitre 5 apporte un certain nombre de réponses synthétiques sur les paramètres importants de ces modèles pour les études présentées ici. Retenons néanmoins déjà que ce sont bien trois règles de comportements qui sont retenues dans le présent travail, et ce pour s'assurer la certitude de la formation d'un banc virtuel orienté.

Néanmoins connaître les paramètres déterminant pour le modèle ne suffit pas, car il est nécessaire que le modèle soit implémenté sous forme logicielle utilisable pour les simulations. Cette implémentation pose un certain nombre de problèmes pratiques.

La partie suivante traite des techniques employées pour implémenter les modèles individu-centrés employés par la suite. Y est notamment traitée une technique d'implémentation nommée table de hachage, qui permet des gains substantiels de temps de calcul et la possibilité à court terme de réaliser des simulations sur des groupes jusque là trop grands pour être envisageables, tels que les bancs de poissons pélagiques.

Deuxième partie

Implémentation et tests du modèle

Chapitre 4

Implémentation des modèles choisis

4.1 Algorithmique

4.1.1 Les contraintes

L'utilisation de modèles comportant des comportements basés sur la distance entre individus implique l'utilisation extensive de calculs de distance. En effet, à chaque pas de temps de la simulation la position des individus ayant changé toutes les distances entre individus ont potentiellement changé aussi. Identifier les plus proches voisins nécessite de calculer pour chaque individu les distances qui le séparent de tous les autres, puis de déterminer, parmi ces distances, celles qui sont les plus petites. Il semble donc nécessaire dans tous les cas de calculer les distances entre tous les individus. Or ce calcul est d'une complexité algorithmique importante, en N^2 . En effet, chaque individu doit calculer la distance à tous les autres. Même en ne calculant pas les distances redondantes (deux individus sont liés par une seule distance, inutile de la calculer deux fois), il demeure nécessaire de réaliser $\frac{N^2}{2}$ calculs. Ce nombre va croître de façon extrêmement importante avec le nombre d'individus. Pour 100 individus, à chaque pas de temps, 5000 calculs de distance sont nécessaires, pour 1000 individus 500 000 calculs, pour 10 000 individus 50 millions de calculs... Il semble donc du fait de cette contrainte impossible

de réaliser une simulation comprenant plusieurs centaines de milliers à quelques millions d'individu, ce qui est pourtant l'ordre de grandeur du nombre d'individus qu'on trouve dans certains groupes animaux comme les bancs d'anchois ou de sardines.

4.1.2 Les solutions possibles

4.1.2.1 Diminuer la dimension

Un banc de poissons est une structure tridimensionnelle répartie entre la surface de l'océan et la thermocline, qui est rarement dépassée. Comme une bulle entre deux surfaces de verre, il est possible en première approximation de représenter un banc comme une surface et non un volume. Cette opération consiste à négliger les mouvements verticaux des individus, et à représenter par un individu ce qui en fait est une colonne d'individus. En réalisant cette approximation, il est possible de diminuer de façon importante le nombre d'individus à prendre en compte dans le modèle. Cette approximation est utilisée dans le chapitre 6 (page 101), où le banc est considéré comme bidimensionnel. Néanmoins, la limite de cette opération est l'impossibilité d'observer certains mouvements de bancs purement tridimensionnels. Par exemple, un déplacement hélicoïdal tridimensionnel ne peut avoir de correspondance en 2D.

4.1.2.2 Utiliser des super-individus

Le principe consiste à regrouper en un seul élément appelé super-individu des individus qui sont proches, que ce soit spatialement et/ou vis-à-vis de leurs propriétés (Scheffer et al., 1995). En réalisant cette opération, la précision de la modélisation du comportement est diminuée, mais le nombre d'individus modélisés également. Utiliser un groupe à deux dimensions pour représenter un groupe à trois dimensions est une forme d'utilisation du concept de super individu, celui-ci étant le représentant d'une colonne d'individus.

4.1.2.3 Parallélisation

La parallélisation consiste à répartir le calcul de chaque pas de temps de la simulation sur plusieurs processeurs. Cette opération consiste souvent en la séparation de l'espace en plusieurs zones dont chacune est gérée par un processeur différent. Cette méthode permet d'accélérer les calculs de façon significative, et elle est fréquemment utilisée dans un ensemble de simulations très proches des miennes, celles des modèles mécanistiques de particules en physique.

C'est un quatrième type de solution qui a été retenue ici, et qui permettra à l'avenir des simulations auparavant trop coûteuses en temps de calcul. Les tables de hachage semblent être le meilleur compromis entre utilisation simple et gain de temps.

4.2 Une bonne solution : la table de hachage

La seule réelle réponse efficace au problème de la complexité d'un algorithme est de le modifier afin de la diminuer. Dans le cas du problème posé par le calcul des distances, la solution semble être de modifier la façon de représenter les individus au sein même du programme.

4.2.1 transformation coordonnée spatiale - coordonnée de tableau

J'utilise pour cela un type de structure de stockage de données, appelé la table de hachage. Le principe est de réaliser une correspondance entre la position des individus dans l'espace et la position des individus dans la table de hachage. Ainsi, les individus présents à une position proche dans le tableau de données sont en fait également proches dans l'espace de simulation. Il y a une correspondance entre la structure logique au sein du programme et la répartition spatiale des individus dans la simulation. Cette correspondance nécessite une fonction qui puisse transformer la position au sein de la

simulation en position dans le tableau de stockage. Cette fonction, nommée `code`, a la forme suivante :

```
int code(double X, double Y, double Z)
{
    int c = 0;
    int xT = ( X / tailleCubeHachage);  xT &= 255;
    int yT = ( Y / tailleCubeHachage);  yT &= 255;
    int zT = ( Z / tailleCubeHachage);  zT &= 255;
    xT <<= 16;
    yT <<= 8;
    c=xT|yT|zT;
    return c;
}
```

Les coordonnées spatiales en trois dimensions qui constituent l'argument (ou entrée) de cette fonction sont transformées en un entier par des décalages de bits. Dans l'entier, les premiers bits correspondent à x , puis à y et enfin à z . Afin de déterminer la règle qui définit quelles coordonnées donnent quel entier, il est tout d'abord nécessaire de séparer l'espace en sous-parties. Chacune de ces sous-parties est un cube d'arrête *tailleCubeHachage* dans la fonction. Les coordonnées de tout point au sein de ce cube sont transformées en un entier identique.

La structure utilisée est un tableau dont la taille est égale au nombre de cubes scindant l'espace. Chaque case du tableau représente une portion (cubique) de l'espace et stocke une liste chaînée, laquelle lie les adresses mémoires des individus présents dans le cube correspondant. Ainsi, parcourir une case du tableau assure de ne prendre en compte que les individus qui sont présents dans une certaine portion de l'espace. Les calculs de distance ne sont alors réalisés que sur les individus effectivement proches. Néanmoins, se pose le problème du cas d'un individu positionné à proximité d'une face

du cube. Si seuls les individus dans le cube sont pris en compte, alors manquent dans la simulation l'ensemble des interactions entre cet individu et des voisins proches mais situés de l'autre côté de la face du cube. Il s'agit donc de choisir pertinemment la taille de chaque cube, et pour bien considérer tous les individus potentiellement voisins, de considérer les cubes voisins.

4.2.2 Paramétrage

En premier lieu, le choix de la taille des cubes dépend d'un paramètre important de la simulation, qui est la taille du champ de perception des individus. Comme vu précédemment, celui-ci est restreint, et au-delà de ce champ les interactions avec les autres individus n'ont pas lieu. Voilà pourquoi une arête du cube aura la taille de la zone de perception. Cette taille assure qu'un individu positionné exactement au centre du cube interagisse uniquement avec les individus de ce cube. De plus, le choix de cette taille assure également que les individus à la périphérie d'un cube n'interagissent qu'avec ceux des cubes strictement adjacents. Ce sont donc non seulement les individus dans le cube concerné qui sont considérés, mais aussi ceux des 26 cubes adjacents.

La structure du tableau de donnée est linéaire, il faut donc parcourir ce tableau de façon adaptée pour observer l'ensemble des cases correspondant aux cubes voisins. Pour cela, la taille totale du maillage est capitale, car elle détermine comment sont rangés les individus au sein de la table de hachage. Un exemple peut être réalisé avec une subdivision de l'espace en 32 dans chaque direction. Le nombre total de cubes est alors de $32^3 = 32768$. C'est également la taille totale de la table de hachage. Balayer la table en partant d'un cube va consister à se positionner à la coordonnée correspondante au cube, nommée i . Les 26 cubes voisins se situent en :

$-1 + 32 - 1024$	$+32 - 1024$	$+1 + 32 - 1024$
$-1 - 1024$	-1024	$+1 - 1024$
$-1 - 32 - 1024$	$-32 - 1024$	$+1 - 32 - 1024$
$-1 + 32$	$+32$	$+1 + 32$
-1		$+1$
$-1 - 32$	-32	$+1 - 32$
$-1 + 32 + 1024$	$+32 + 1024$	$+1 + 32 + 1024$
$-1 + 1024$	$+1024$	$+1 + 1024$
$-1 - 32 + 1024$	$-1 \cdot 32 + 1024$	$+1 - 32 + 1024$

4.2.3 Résultats

Au lieu de calculer toutes les distances entre les individus ($\frac{N^2}{2}$ calculs), on calcule $K \cdot N$ distances, avec K le nombre moyen d'individus compris dans un cube et les cubes adjacents. Dans cette nouvelle optique, le calcul de distance pour 10 000 individus dans le cas où seuls quelques dizaines interagissent (quelques dizaines d'individus dans la zone de perception de chaque individus) représente 100 fois moins de calculs que pour l'algorithme précédent.

L'utilisation de tables de hachage permet de réaliser de substantiels progrès en terme de nombre d'individus simulés. Il est désormais possible d'atteindre des tailles de plusieurs dizaines de milliers d'individus. Le maillage utilisé réalise un découpage qui correspond grossièrement à la zone de perception des individus, qui dans les situations courantes, ne permet l'interaction de chaque individu qu'avec une dizaine d'autres. Il est alors possible d'atteindre des tailles de groupe de l'ordre du million d'individus dans des temps de simulations similaires à ce que l'autre algorithme permet, dans le même temps, pour l'ordre du millier d'individus.

4.3 Programmation

4.3.1 Programmation orientée objet

4.3.1.1 Principe

Le principe des modèles individu-centrés, comme leur nom l'indique, est de simuler séparément les différents individus modélisés. Parmi les langages existant à l'heure actuelle, une catégorie semble par là même particulièrement adaptée : il s'agit des langages orientés objets. Ces langages se structurent autour de modules possédant des variables et méthodes spécifiques. Le programme repose sur l'utilisation de ces modules (objets) et leurs interrelations. Dans un langage orienté objet, le programme pourra être composé de deux types d'objets fondamentaux. Le premier type correspond aux individus, le deuxième à l'espace de simulation. Le déroulement du programme permettra de créer autant d'objets individus que souhaités, et de les faire interagir suivant leurs méthodes. Il y a donc dans ce type de programmation une correspondance nette entre le principe de la modélisation, et sa transposition dans le langage. Ce rapport étroit entre modèle et représentation informatique m'a fait choisir ce type de langage au début de mon travail.

4.3.1.2 Java

Fonctionnement du langage La langage Java est distribué par l'entreprise Sun. Ce langage repose sur l'utilisation d'une plateforme commune à tous les systèmes d'exploitation, nommée la machine virtuelle. Cette plateforme permet au programmeur d'utiliser son programme sur n'importe quel système d'exploitation sans se soucier des problèmes éventuels de compatibilité. Le langage Java est souvent dit semi-interprété. En effet le code Java est tout d'abord compilé, produisant un code présent au sein d'un fichier class, qui sera ensuite interprété par la machine virtuelle, et non pas directement par la machine hôte. Java est donc un langage très portable, qui donne la possibilité de réaliser des créations très souples d'emploi, et faciles à intégrer à un projet commun.

Intégration à une page web La structure hiérarchique des objets Java permet de réaliser rapidement l'intégration d'un programme au sein d'une application spécialisée nommée applet. Ces applets sont des programmes optimisés pour l'exécution sur le réseau Internet. Il m'a été possible pendant un moment d'intégrer mes programmes au sein d'une page Web, méthode intéressante pour communiquer avec des chercheurs distants et réaliser une bonne diffusion des connaissances liées.

Conception du programme Utilisant des modules déjà en partie réalisés sur Internet, j'ai reconstruit mon propre programme dans le langage de programmation Java.

4.3.2 Programmation procédurale

4.3.2.1 Principe

La programmation procédurale est une forme plus ancienne de programmation, plus linéaire et moins modulaire que la programmation objet. Cette forme de programmation est souvent associée à des langages dits de bas niveau, c'est à dire qui manipulent de façon plus directe les éléments de base de l'unité physique qui gère l'exécution du programme. Cette caractéristique de bas niveau offre souvent au programmeur la possibilité de gérer de façon plus fine les optimisations du programme. Cet accroissement du contrôle sur l'application réduit par contre la lisibilité du programme.

4.3.2.2 Langage C

J'ai utilisé le langage C au cours de l'essentiel de mon travail. Ce langage est procédural et de bas niveau. Langage de programmation du système linux, il offre au programmeur une grande quantité de bibliothèques de fonctions. Le compilateur sous licence GNU gcc offre une grande souplesse d'utilisation et est de bonne qualité. La large utilisation du langage offre de plus la possibilité de facilement accéder à des solutions de programmation sur divers forums de programmeurs.

4.3.3 Comparaison entre langages

4.3.3.1 Vitesse d'exécution

Toute activité de programmation repose sur un équilibre entre temps de réalisation du programme et rapidité d'exécution de celui-ci. Le temps de réalisation est plus faible dans le cas du langage Java, car l'aspect modulable du langage permet une modification aisée des programmes au cours des travaux, et une plus grande transmissibilité du programme à d'autres personnes. Mais le temps d'exécution du programme, du fait que Java est un langage semi-interprété, est plus long que le même programme écrit dans un langage comme C. J'ai réalisé entre ces langages une comparaison de performance, afin de déterminer si cet avantage de programmation est suffisant pour compenser l'éventuelle différence de vitesse d'exécution.

La combinaison entre l'optimisation du code et le changement de langage ont abouti à des gains de temps de calcul allant de 3 à 10, selon la taille des groupes simulés.

Au vu de ces résultats, et malgré l'intérêt évident de la portabilité du langage Java, il m'a paru plus pertinent d'utiliser le langage C pour les simulations de dynamique de bancs.

4.3.4 Les optimisations

4.3.4.1 Optimiser le temps de calcul

La réalisation des différentes étapes du programme requiert l'utilisation de fonctions de calcul. Il est possible d'optimiser la vitesse du programme en recourant à des astuces de programmation. Le but de ce travail n'est pas de décrire l'ensemble de l'élaboration du programme, mais de broser un certain nombre de stratégies utilisées et réutilisable dans d'autres travaux.

Repérer les passages lents Un programme s’articule autour de différentes fonctions, utilisées au cours de l’exécution. Certaines de ces fonctions peuvent être utilisées des milliers de fois lors de l’exécution. Il existe des méthodes permettant de repérer lors de l’exécution d’un programme quelles fonctions sont coûteuses en temps d’exécution. Dans le cas de ce travail, c’est l’outil de profilage gprof qui a été utilisé. Gprof donne des renseignements sur le nombre d’appels d’une fonction, ainsi que sur la durée d’exécution de celle-ci, pour un appel, ou en pourcentage de la durée totale d’exécution (table 4.1). Cet outil permet également d’aider au choix des paramètres de compilation, dont je parle plus loin, en comparant les temps relatifs des fonctions dans les mêmes conditions, aux paramètres de compilation près.

%	cumulatif	auto		auto	total	
temps	seconds	seconds	appels	ms/appel	ms/appel	nom
59.63	17.00	17.00	57400	0.30	0.30	classerVoisins
18.45	22.26	5.26	14635011	0.00	0.00	norme
9.89	25.08	2.82	57400	0.05	0.47	destination
5.40	26.62	1.54	5682600	0.00	0.00	scalaire
4.24	27.83	1.21	574	2.11	2.11	calcul_distance
0.91	28.09	0.26	3212411	0.00	0.00	regleInteraction
0.77	28.31	0.22	172800	0.00	0.00	random3
0.28	28.39	0.08				Draw
0.28	28.47	0.08				idle
0.07	28.49	0.02	8036	0.00	0.00	drawString
0.04	28.50	0.01	114800	0.00	0.00	min
0.04	28.51	0.01	1	10.00	10.76	initialisation
0.00	28.51	0.00	574	0.00	0.00	Projection
0.00	28.51	0.00	574	0.00	0.00	SetLight
0.00	28.51	0.00	300	0.00	0.00	random2
0.00	28.51	0.00	1	0.00	0.00	creer_banc
0.00	28.51	0.00	1	0.00	0.00	winInit

TAB. 4.1 – Exemple de sortie du logiciel libre gprof, dans le cas d’une simulation choisie au hasard. % temps : le pourcentage du temps total utilisé par cette fonction dans le programme, cumulative seconds : la somme du nombre de secondes prises par cette fonction et les fonctions plus haut dans la liste, self seconds : le nombre de secondes prises par cette seule fonction, calls : le nombre de fois que cette fonction a été invoquée par le programme, self ms/call : le nombre moyen de millisecondes passées sur cette fonction par appel, total ms/call : le nombre moyen de millisecondes passées sur cette fonction et sur ses descendantes, name : nom de la fonction dans le programme

Réduction de l'utilisation des fonctions Lorsqu'une fonction est coûteuse en temps, il faut essayer d'en minimiser l'utilisation dans le programme. Quand la fonction est appelée plusieurs fois avec les mêmes paramètres, il peut être rentable de privilégier le stockage du résultat dans une variable, solution coûteuse en mémoire, mais parfois rentable en temps de calcul. La fonction ne sera appelée qu'une fois pour le calcul et la variable invoquée aux appels suivants. Cette solution renvoie au problème de la gestion de la mémoire par l'ordinateur. La rapidité de calcul des ordinateurs actuels rend la solution du stockage de la variable moins rentable qu'il y a quelques années. Le temps d'accès par le processeur aux données stockées en mémoire devient important face au temps de calcul de la même valeur.

L'utilisation des fonctions mathématiques Certaines fonctions mathématiques sont plus coûteuses que d'autres en cycle d'horloge. Cela signifie que leur utilisation est plus lente. Cette observation semble relativement peu pertinente, tant que ne sont pas calculés le nombre d'opérations nécessitant l'utilisation de ce type de calcul. Dans le cas de mon programme, il serait en théorie nécessaire d'utiliser la racine carrée un nombre de fois au minimum aussi important que le nombre de distances à calculer. Ainsi, dans le cas d'un banc de 1000 individus, il est nécessaire de calculer 500 000 racines carrées. Dans la mesure où certaines de mes simulations s'étendent sur 50 000 pas de temps, cela revient donc à devoir calculer 25 milliards de racines carrées lors d'une simulation. J'ai donc limité autant que possible l'utilisation de la fonction racine carrée, complexe et lente. De la même façon, j'ai privilégié l'utilisation de la fonction de multiplication plutôt que de division, plus lente. Ces optimisations sont relativement triviales et couramment utilisées en modélisation, où l'on limite au maximum les calculs coûteux et qui ne sont pas absolument nécessaires.

Utilisation d'opérations sur les octets Dans le cadre du programme réalisant des opérations sur les tables de hachage, destinées à diminuer la complexité de l'algorithme

(cf 4.2), il a été nécessaire de développer une fonction projetant l'espace des positions dans un espace des localisations dans la table de hachage. Cette fonction est utilisée de manière extensive, dans la mesure où à chaque pas de temps il faut remplir à nouveau la table de hachage avant tout calcul. Afin de limiter le temps nécessaire à la réalisation de cette opération, une méthode de calcul particulière a été utilisée, il s'agit des opérations sur les octets. Dans un langage comme le C, un entier est codé sur des octets, des alignements de bits. Chaque bit peut prendre deux valeurs, 0 ou 1. Ainsi, un entier est une succession de 0 et de 1. C'est pourquoi il est possible de réaliser sur les entiers des opérations binaires, caractérisées par les opérateurs « et » et « en C. Ces deux opérations réalisent un décalage des bits d'un cran vers la droite ou vers la gauche. Ce décalage provoque une multiplication ou une division par 2 du nombre entier codé par l'octet, qui est très rapide en terme de temps de calcul. En utilisant cette méthode du décalage des octets, le temps de réalisation de la projection de l'espace des positions dans celui des localisation dans la table est un peu plus court (gain de vitesse d'environ 20%).

Problème des tailles des types Une tentation importante dans le cas de l'utilisation de modèles coûteux en terme de place mémoire est d'utiliser des types de variables plus légères en taille mémoire. Des tentatives d'utilisation d'entiers plutôt que de réels pour stocker les positions des individus ont été réalisées.

Nous avons observé dans ce cas la présence d'un biais directionnel évident du groupe émergent du modèle, avec une direction préférentielle de 0° 4.1. Cet effet est dû à un traitement particulier des décimales lors des calculs, une troncature des décimales tendant à faire diminuer les valeurs des angles des directions de déplacement.

Il est donc nécessaire, dans la mesure du possible, d'éviter lors des simulations de diminuer la précision des calculs d'une manière ou d'une autre, et de n'attendre que l'étape ultime de l'affichage pour réaliser la transition des réels vers les entiers.

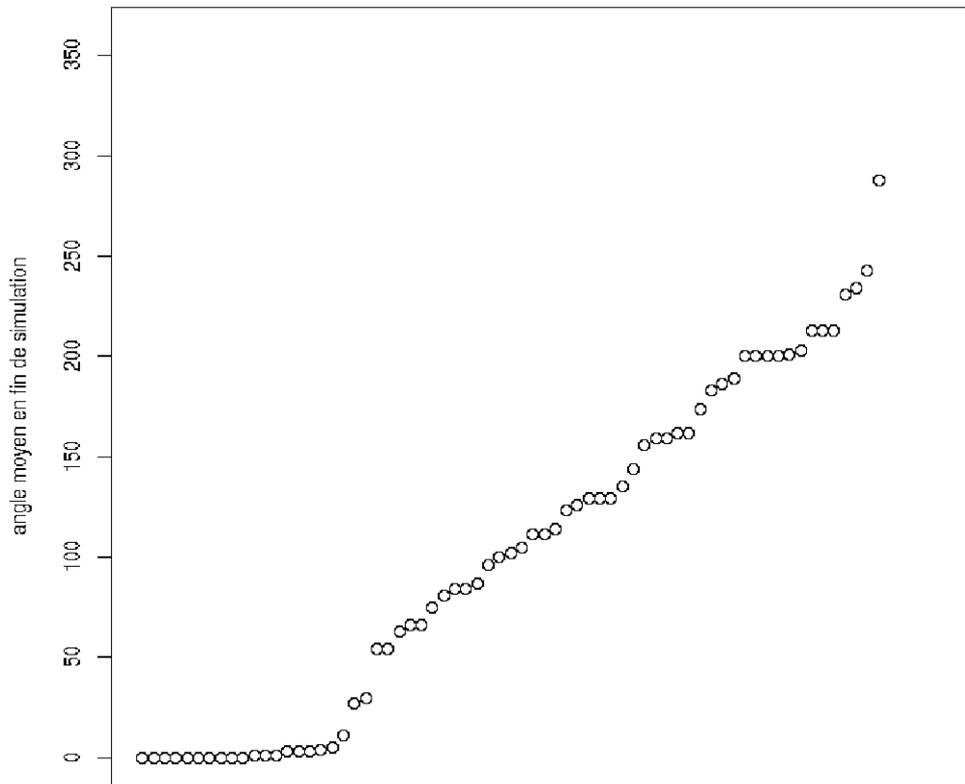


FIG. 4.1 – Biais directionnel obtenu avec un modèle utilisant une troncature des réels vers les entiers. Les individus sont initialement placés aléatoirement en terme de position et de direction dans l'espace de simulation. La mesure de l'angle moyen de déplacement du groupe est réalisée lorsque plus aucune variation de direction n'est observée.

4.3.4.2 Améliorer la compilation

Un programme est écrit par son concepteur dans une syntaxe précise. La transformation de cette syntaxe vers un langage machine se fait grâce au compilateur. Celui-ci transforme le fichier d'origine en un fichier non compréhensible par le concepteur, mais par la machine. Il existe sur le marché un certain nombre de compilateurs dédiés au C. Ce langage étant aussi celui utilisé pour la programmation des systèmes Unix et Linux, il existe naturellement un compilateur disponible sous la license GNU. Celle-ci permet son utilisation gratuite. Le compilateur GNU, nommé gcc, offre au concepteur du programme un certain nombre d'options dites d'optimisation. Celles-ci imposent des

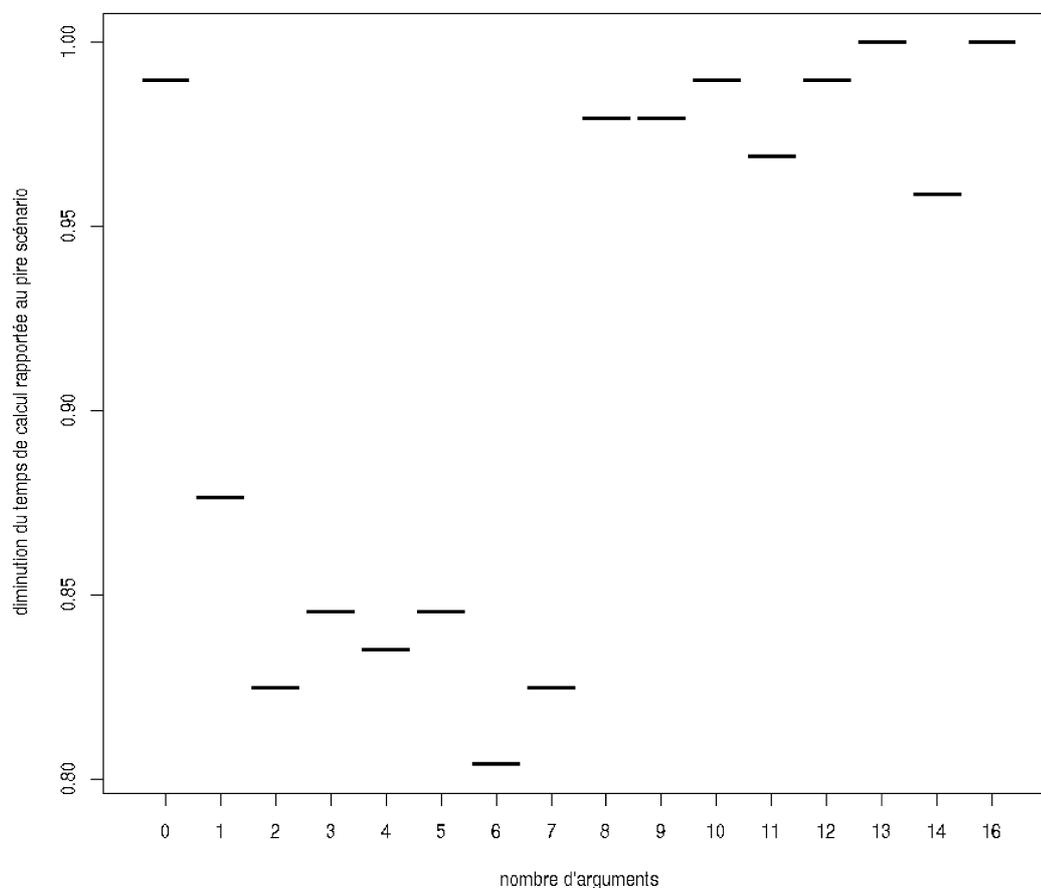


FIG. 4.2 – Rapport entre le temps de calcul le plus lent et ceux obtenus avec divers nombre d'arguments (options) de compilation, répartis le long de l'axe des abscisses.

contraintes au compilateur, en fonction des buts et particularités du programme. A la suite du passage du programme du langage Java au langage C, j'ai réalisé un certain nombres de tests de performance suivant les options d'optimisation.

Finalement, ce sont les options suivantes qui ont été sélectionnées au début du travail : `-O2 -ffast-math -falign-functions=2 -g -pg`.

`O2` est une option qui met en oeuvre un grand nombre d'optimisations classiques du compilateur. `-ffast-math` est une optimisation des fonctions mathématiques, qui permet notamment l'utilisation d'arrondis dans certains calculs. `/falign-functions` modifie la façon dont les fonctions sont stockées dans la mémoire. `-g` permet d'utiliser aisément le déboguer. `-pg` permet de réaliser un profilage du programme, comme utilisé dans les

tableaux de vitesse montrés.

Confronté à ces diverses stratégies, une étude a été menée visant à déterminer lesquelles étaient les plus adaptées à des problématiques centrées sur l'aspect spatial de la dynamique d'un groupe. Le chapitre suivant, tiré de Mirabet et al. (2007) est destiné à préciser l'impact des méthodes vues plus haut dans ce cadre plus spécifique.

Chapitre 5

Attraction, alignement, répulsion et structure des groupes

Ce chapitre est en grande partie tiré de l'article : "Spatial structures in simulations of animal grouping" (Mirabet et al., 2007)

5.1 Introduction

Comme précédemment montré dans le paragraphe "Quelle forme pour les poids..." (page 49), il y a dans la littérature de nombreuses fonctions utilisées pour pondérer les comportements d'attraction, d'alignement et de répulsion, en fonction de la distance entre deux individus. Mais à notre connaissance aucune étude n'a été menée pour évaluer l'impact du choix de fonctions particulières sur la structure spatiale des groupes simulés. C'est là l'objectif principal de ce chapitre, où cinq types de fonctions AAR (Attraction, Alignement, Répulsion) trouvées dans (ou adaptées de) la littérature sont employés. Les influences de différents paramètres de ces modèles sur les structures créées seront aussi analysées : le nombre d'individus, le nombre de voisins influents maximal, l'intensité du comportement d'alignement. Nous nous intéresserons également à l'effet sur les structures simulées de l'ajout d'une procédure stochastique pour déterminer la

direction et la vitesse des individus. Enfin l'impact du choix d'un modèle à accélération angulaire (cf sous-section 3.2.2 page 48) ou linéaire (cf sous-section 3.2.3 page 54) sur le résultat des simulations sera analysé. La plupart des résultats présentés correspondent à des prises de vue montrant la répartition des individus dans l'espace, à un moment particulier de la simulation. Ces prises de vue ont été choisies comme représentatives des structures typiques obtenues sur 10 ou 20 simulations.

5.2 Méthodes

La simulation considère des individus caractérisés par leurs positions et leurs directions, évoluant dans un espace tridimensionnel de dimension infinie. Ces individus interagissent entre eux en utilisant des règles de comportement, et leur position et direction sont redéfinies à chaque pas de temps en utilisant ces règles (décrites plus bas). Les individus perçoivent l'environnement autour d'eux et peuvent connaître la distance les séparant des autres individus. Ils possèdent une distance maximale de perception, et leur zone de perception a une forme sphérique. En dehors de cette sphère de perception, ils ne sont plus conscients de l'environnement. À l'intérieur, ils ne prennent en compte que l'influence d'un nombre fini de voisins, du plus proche au plus lointain. Dans la suite nous utilisons le terme "voisins influents" pour les désigner. Le terme NMV désignera le nombre maximum de voisins influents considérés par l'individu pour ses modifications de trajectoire. Lorsqu'un individu se trouve dans un petit groupe, le nombre de voisins influents qu'il prend en compte, présents dans son champs de vision, est inférieur à ce nombre maximal. Le modèle ne considère aucun angle mort qui limiterait le champ de perception des individus. Toutes les distances sont mesurées en unités arbitraires, et les individus se déplacent à une vitesse constante de 5 unités par pas de temps. Tous les individus sont identiques et se déplacent en se référant aux mêmes règles de comportement. Ceci assure que le groupe résultant des interactions et se maintenant dans le

temps n'est en rien originaire de l'action de leaders prédéfinis. Afin de définir les changements de direction des individus trois règles d'interactions sont utilisées : l'attraction, l'alignement et la répulsion. La règle d'attraction reflète la tendance des individus à limiter leur isolement en recherchant la proximité de leurs congénères. Elle définit un mouvement qui est dirigé en direction de l'individu voisin. Inversement, la répulsion reflète la tendance qu'ont les individus de maintenir une zone privée autour d'eux, et de limiter les chocs. Elle définit un mouvement qui est orienté en direction opposée du voisin considéré. La règle d'alignement assure que chaque individu maintient un déplacement compatible avec celui de ses voisins. Elle consiste à orienter la direction de l'individu parallèlement à celle de ses voisins. Romey (1996) affirme que cette règle n'est pas nécessaire pour produire un banc, mais nos simulations indiquent qu'en l'absence d'alignement, c'est un comportement d'essaim qui est observé. Dans la plupart des situations un individu est entouré par plus d'un voisin dans sa zone de perception. Dans ce cas l'influence des différents voisins est moyennée. Le changement de direction a été limité à 15° par pas de temps. D'autres valeurs raisonnables ont été testées, mais ne modifient pas significativement les résultats présentés par la suite.

La plupart des modèles de groupements animaux trouvés dans la littérature utilisent des règles d'attraction - alignement - répulsion équivalentes à celles définies précédemment. L'intensité des comportements d'attraction, d'alignement ou de répulsion dépend habituellement de la distance entre les individus concernés. Les fonctions définies pour lier l'intensité à la distance sont très différentes suivant les modèles. Les fonctions d'attraction-alignement-répulsion (AAR) prises en compte ici ont été trouvées dans (ou adaptées de) la littérature (fig. 5.1). Ces fonctions reflètent la tendance du comportement de répulsion (respectivement d'attraction) de décroître (respectivement s'accroître) avec l'accroissement de la distance entre un individu et un de ses voisins. Dans la suite, ces fonctions seront nommées AAR_{a-e} .

Au début de la simulation, les individus sont placés à l'intérieur d'un volume de

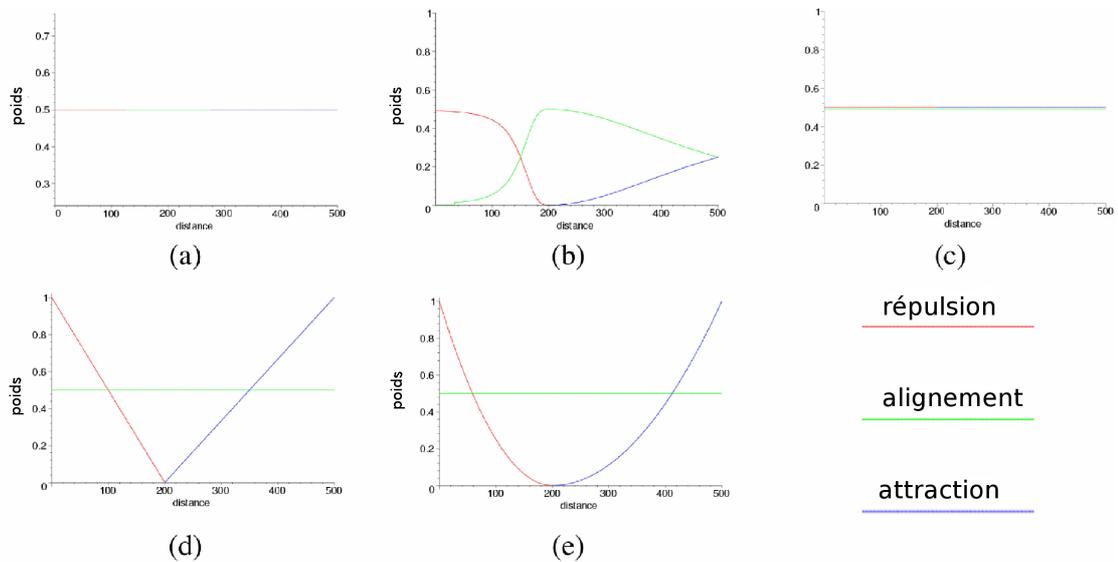


FIG. 5.1 – Différentes fonctions d'attraction - alignement - répulsion (AAR) adaptées de la littérature. (a) Huth et Wissel (1992); (b) Reuter et Breckling (1994); (c) Warburton (1997) figure 20.1a; (d) Warburton (1997) figure 20.1b; (f) Duncan Crombie (non publié, fonctions quadratiques pour l'attraction et la répulsion). Ces fonctions définissent l'intensité (ou poids) du comportement que l'individu adopte vis à vis du voisin, en fonction de leur distance relative.

petite taille, afin de permettre des interactions immédiates entre eux. À l'intérieur de ce volume, leurs positions et directions sont initialement distribuées aléatoirement. Après une période de dynamique transitoire, le modèle atteint un état stable dans lequel les individus ne modifient plus leurs positions respectives. La structure tridimensionnelle se déplace alors dans l'espace de simulation par translation. Cette situation apparaît parce que le modèle est déterministe (excepté dans le cas précis des simulations dont le but est d'analyser l'impact de la stochasticité, voir la partie résultats), le poids lié à la force d'alignement est élevé et les individus se déplacent à vitesse constante. Dans ces conditions le résultat obligatoire est une structure mouvante et stable, similaire au "cristal volant" référencé dans Grégoire et al. (2003).

La plupart des résultats présentés plus loin sont des prises de vue instantanées montrant la structure spatiale interne des groupes simulés. De nombreuses simulations différentes quant aux positions initiales et aux directions de départ ont été effectuées. Les

prises de vue instantanées ont été choisies pour être représentatives des structures typiques obtenues. Elles ont été prises après 2 000 à 20 000 pas de temps, ce qui représente le temps nécessaire pour que les structures atteignent leur état d'équilibre. Le modèle est programmé en utilisant le langage C, et les simulations ont été réalisées sur un PC sous le système d'exploitation Linux Debian. Les sorties graphiques utilisent la bibliothèque OpenGL. Les représentations graphiques utilisent une vue en perspective, elles ont été choisies suivant des critères favorisant une bonne illustration des structures des groupes. Sur les figures, des grilles ont été ajoutées afin de favoriser la vue dans l'espace mais elles n'ont aucune signification réelle, dans la mesure où l'espace de simulation est infini.

5.3 Résultats

5.3.1 Influence du choix des fonctions AAR

Nous comparons les structures spatiales obtenues par l'utilisation du modèle de groupe selon les cinq types de fonctions d'attraction - alignement - répulsion ($AAR_{a\grave{a}e}$ présentées dans la figure 5.1. Les résultats présentés ici sont obtenus en utilisant des conditions initiales comprenant le même nombre initial d'individus (100) et le même nombre maximal de voisins influents (NMV de 99). Les différentes fonctions AAR conduisent à des structures typiques différentes, comme illustré par la figure 5.2. Le volume total des groupes simulés est similaire mais la distribution des individus au sein de ce volume est différent. Tous les modèles tendent à conduire à la formation d'une forme sphérique où les individus se concentrent à la périphérie. Cette situation est particulièrement prononcée quand les fonctions AAR_a ou AAR_b sont utilisées (fig 5.2a et 5.2b), alors que les fonctions AAR_d et AAR_e génèrent des groupes plus homogènes (fig 5.2d et 5.2e). Une autre tendance est la formation de sous-groupes d'individus concentrés, par exemple, le long de lignes (surtout avec la fonction AAR_c , fig 5.2c). Avec les fonctions

AAR_d et AAR_e nous observons la formation d'une cavité au centre de la structure. Avec les fonctions AAR_a , AAR_b et AAR_c nous observons la concentration des individus le long des lignes ou de plans, en périphérie du groupe.

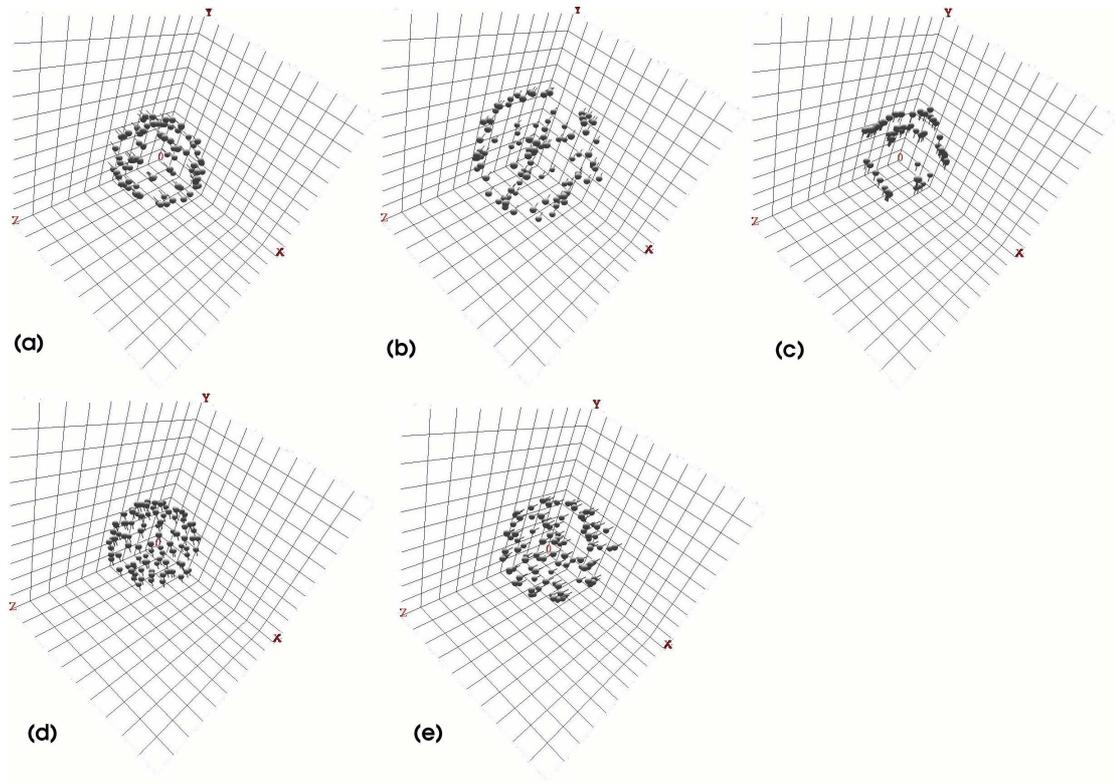


FIG. 5.2 – Structures de groupes simulés dans un environnement tridimensionnel en utilisant les fonctions AAR présentées dans la figure 5.1. Les groupes sont composés de 100 individus et le nombre maximal de voisins influents (NMV) est 99.

5.3.2 Nombre d'individus et nombres de voisins maximal

Nous testons ici l'influence du nombre de voisins maximal (NVM) pris en compte par chaque individu lorsqu'il définit sa nouvelle direction. La figure 5.3 présente les résultats obtenus en utilisant la fonction AAR_c , qui conduit aux structures les plus nettes (voir figure 5.2c). Nous avons réalisé des simulations pour trois catégories de tailles de groupes. Pour chacune de ces tailles, trois proportions différentes de voisins ont été considérées. C'est pourquoi sur la figure, chaque ligne représente une variation de la

proportion de voisins, alors que la figure dans sa totalité peut être comprise comme une diminution du nombre de voisins (NVM). Dans des groupes de 250 individus, nous observons qu'un NVM grand provoque la formation de groupes structurés (figure 5.3d). Pour un NVM plus petit, la structure est moins apparente, mais de petits sous-groupes sont observables (fig 5.3e). Pour des NVM encore plus petits, les structures disparaissent et le groupe simulé est plus large (fig 5.3f) et plus homogène. La même conclusion s'applique aux groupes de plus petite taille (50 individus, figure 5.3a à c), même si les structures sont moins apparentes, alors que les structures se renforcent pour des groupes plus grands (figure 5.3g à i). Les figures 5.3a et 5.3f peuvent être comparées directement, de même que les figures 5.3d et 5.3i, vu qu'elles correspondent aux mêmes NVM mais dans des groupes de tailles différentes. Lorsque le nombre maximal de voisins augmente, des sous-groupes de quantités d'individus de plus en plus grandes se forment. Lorsque la proportion maximale de voisins diminue, les sous-groupes ont tendance à former des structures linéaires.

5.3.3 Poids lié au comportement d'alignement

Dans certains modèles de groupements animaux trouvés dans la littérature (e.g., Huth et Wissel, 1992), cf Figure 5.1a), la zone d'alignement est séparée des zones d'attraction et de répulsion, de telle sorte que dans cette zone seule la règle d'alignement détermine le comportement individuel. Dans d'autres modèles l'alignement agit dans toute la zone de perception des individus, avec une intensité constante (e.g., Duncan Crombie, non publié, cf Figure 5.1e) ou fonction de la distance (e.g., Reuter et Breckling, 1994), cf Figure 5.1b). Dans les deux cas, il est possible de diminuer l'influence de la règle d'alignement, soit en limitant l'étendue de la zone d'alignement, soit en diminuant l'intensité. Nous illustrons ici les résultats de ces deux opérations, dans le cas des fonctions AAR_a et AAR_e , respectivement. Lorsque l'étendue de la zone d'alignement ou l'intensité de l'alignement sont diminuées, des structures hétérogènes apparaissent dans

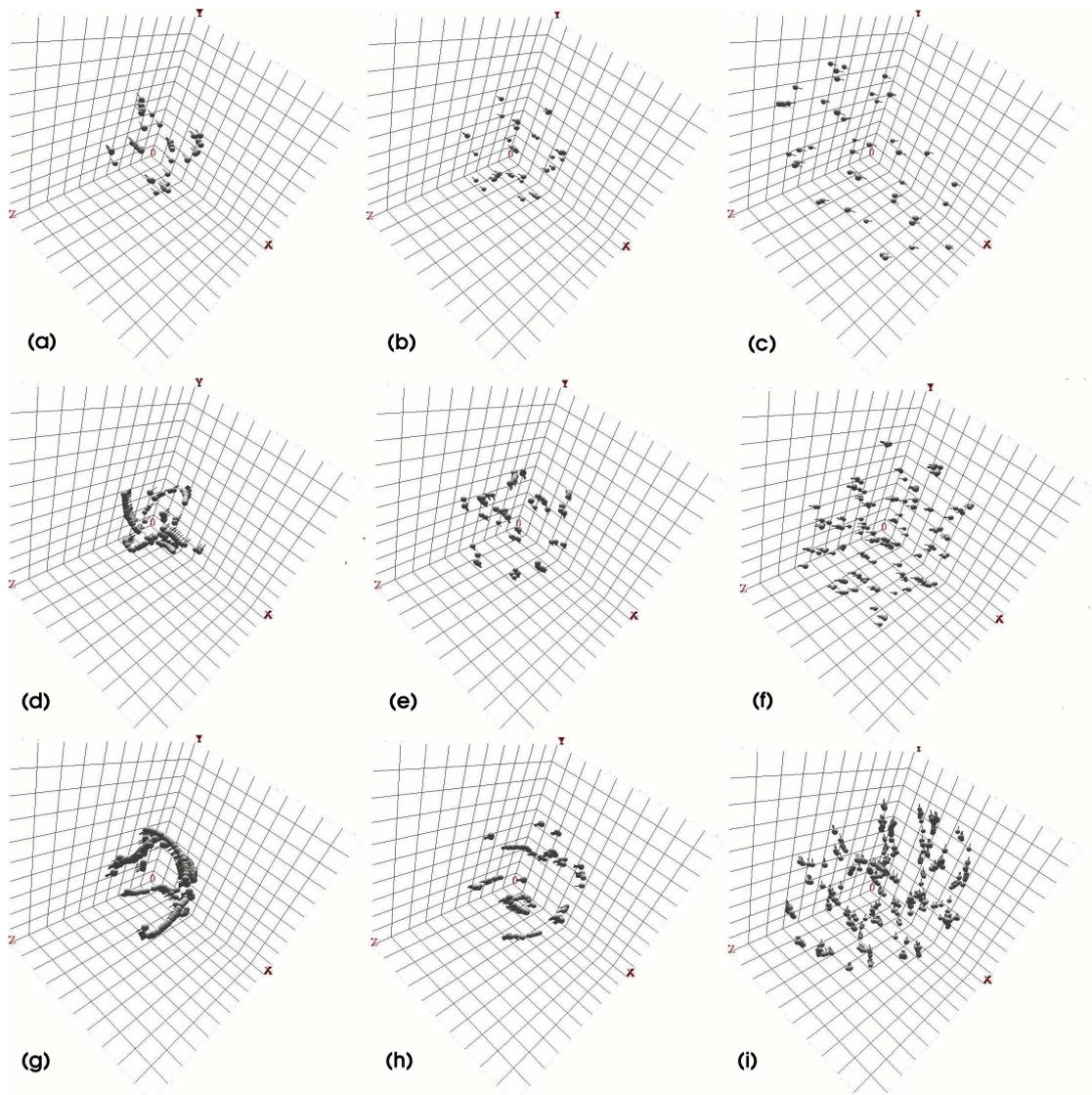


FIG. 5.3 – Structures de groupes simulés dans un environnement tridimensionnel en utilisant la fonction AAR_c présentée dans la figure 5.1c. Taille des groupes : figures du haut, 50 individus ; figures du milieu, 250 individus ; figures du bas, 1250 individus. Proportion de voisins influents (NMV) : figures de droite, 20% ; figures du milieu, 50% ; figures de gauche, 100%.

les groupes simulés (5.4). Cet effet est moins apparent quand le nombre de voisins est petit. Quelle que soit la fonction AAR utilisée, le même type de structure est obtenu lorsque l'influence de l'alignement est faible et que le NMV est important. La fonction AAR_e est néanmoins moins sensible à ce paramètre que les fonctions AAR_c et AAR_d .

Une structure souvent obtenue est composée d'individus situés autour d'un cercle central, surmonté et " sous monté " de sous-groupes très denses en individus. Les figures 5.4c et 5.4f montrent toutes les deux cette structure typique sous deux points de vue différents.

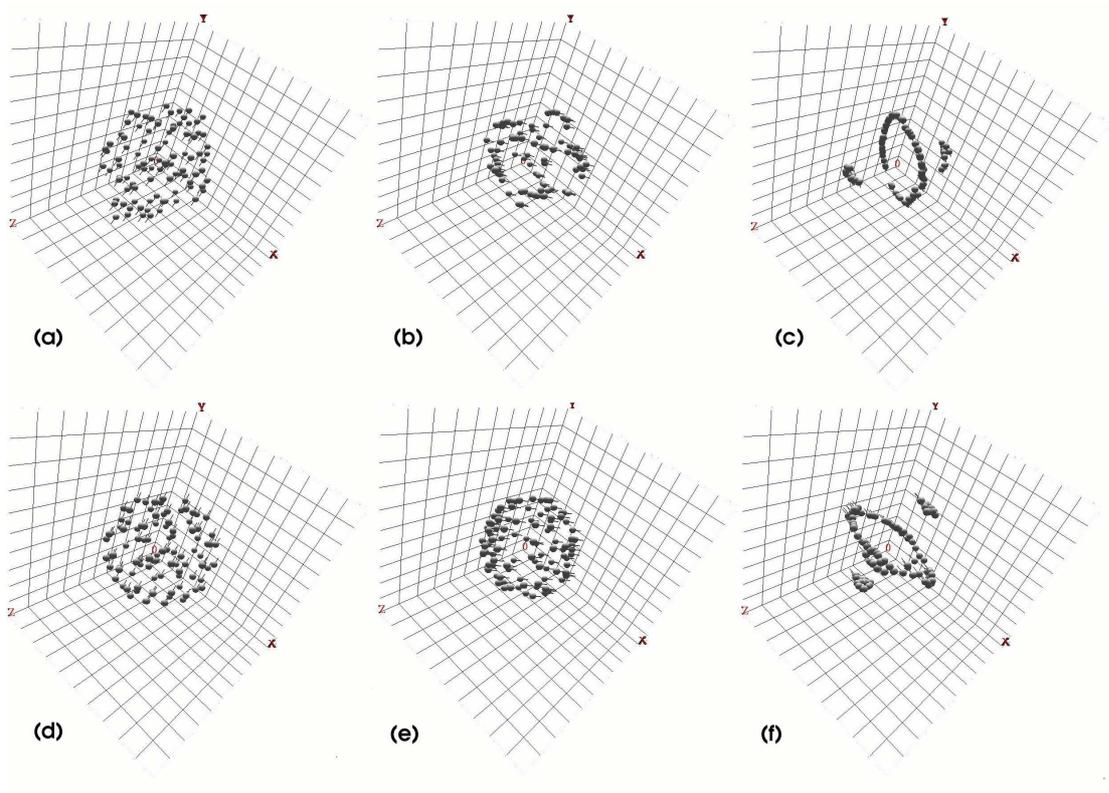


FIG. 5.4 – Structures simulés dans différentes conditions liées au comportement d'alignement, en utilisant les fonctions AARa (figures du haut) et AARe (figures du bas) pour des groupes de 100 individus avec 99 voisins influents. La largeur de la zone d'alignement est de (a) 150, (b) 50 ou (c) 10 unités de distance arbitraires. L'intensité de l'alignement est de (d) 0.5, (e) 0.05 ou (f) 0.005.

5.3.4 Influence de l'aléatoire, d'un angle mort, et de l'utilisation d'un modèle à accélération linéaire

aléatoire : Il n'existe pas dans la nature de mouvement parfait et parfaitement répété. De nombreux modèles incluent donc des procédures stochastiques pour prendre

en compte cette imprécision sur la vitesse et/ou la direction de déplacement (Reuter et Breckling, 1994; Huth et Wissel, 1994). En général ceci est introduit sous la forme d'un tirage aléatoire au sein d'une distribution statistique (cf sous-section 2.1.1, page 27). Pour tester si c'est le déterminisme de notre modèle qui est responsable des structures de groupe que nous observons, nous avons ajouté deux facteurs aléatoires d'intensités différentes à la direction de déplacement (figure 5.5a à c) ou à la vitesse (figure 5.5d à f). Il est nécessaire d'ajouter un facteur aléatoire très important pour que la structure obtenue sans ce facteur disparaisse.

angle mort : La forme des individus produit des contraintes sur leur champ visuel maximum. L'étendue de celui-ci n'est pas de 360° mais est diminué d'un angle qui dépend de l'espèce. Nous avons réalisé une série de simulations portant sur des angles morts différents, afin de déterminer leur influence sur les structures observées. Nous utilisons le modèle avec les fonctions AARa.

Si la mise en place de la structure est plus longue, elle a lieu néanmoins. L'angle mort ne modifie pas l'aspect général de la structure tridimensionnelle.

modèle à accélération linéaire : Pour les simulations présentées jusqu'alors nous avons utilisé un modèle à accélération angulaire (vitesse constante). Nous avons fait ce choix parce que c'est ce type d'approche qui est le plus utilisé dans la littérature. Pour déterminer si les structures que nous avons observées ne sont pas dues à ce choix nous avons aussi réalisé quelques simulations avec un modèle à accélération linéaire, en utilisant les fonctions AARa et une force de frottement (cf 3.2.3.3, page 57).

Ces quelques expériences nous ont permis de conclure que les modèles basés sur l'accélération linéaire présentent les mêmes structures que celles obtenues avec les simulations basées sur les accélérations angulaires. Ces structures apparaissent également lorsque la taille de la zone d'alignement est restreinte, de la même manière que pour les modèles à accélération angulaire. Néanmoins, les conditions limites de formation de

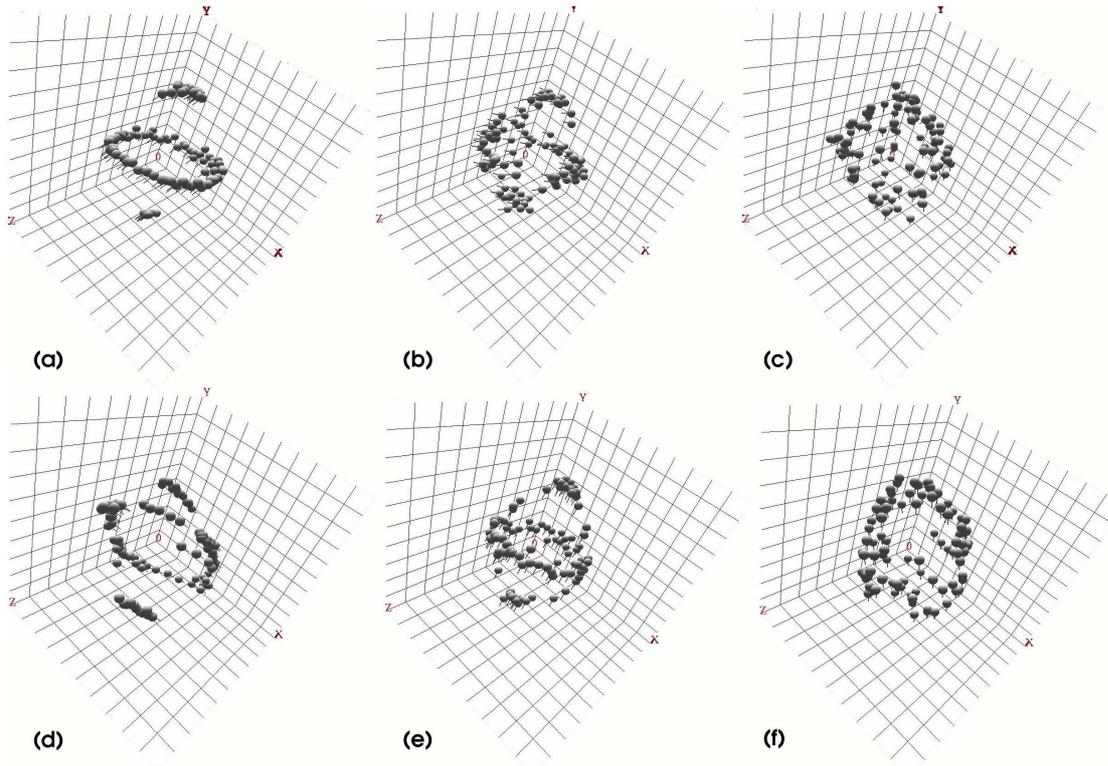


FIG. 5.5 – Structures simulées en présence d'aléatoire, en utilisant la fonction AARa pour des groupes de 100 individus avec 99 voisins influents. L'intensité de l'alignement est de 1. Un facteur aléatoire de (a) -1 à 1° , (b) -50 à 50° , (c) -100 à 100° a été ajouté à la direction de déplacement. Un facteur aléatoire de (d) -1 à 1 unité, (e) -2 à 2 unités, (f) -5 à 5 unités a été ajouté à la vitesse (rappel : en l'absence de ce facteur les individus se déplacent à une vitesse constante de 5 unités par pas de temps).

ces structures n'ayant pas été recherchés, il n'est pas possible avec ces simulations de conclure sur la similitude totale entre les deux formes de modélisations.

5.4 Discussion

La plupart des modèles de groupements animaux publiés dans la littérature sont basés sur trois comportements que sont l'attraction, l'alignement et la répulsion. Dans ces modèles, l'attraction agit à longue distance, la répulsion à courte distance, et l'alignement est généralement actif sur une plus large palette de distances. Il y a une variabilité importante, dans ces modèles, de la façon de mettre en relation la force de ces compor-

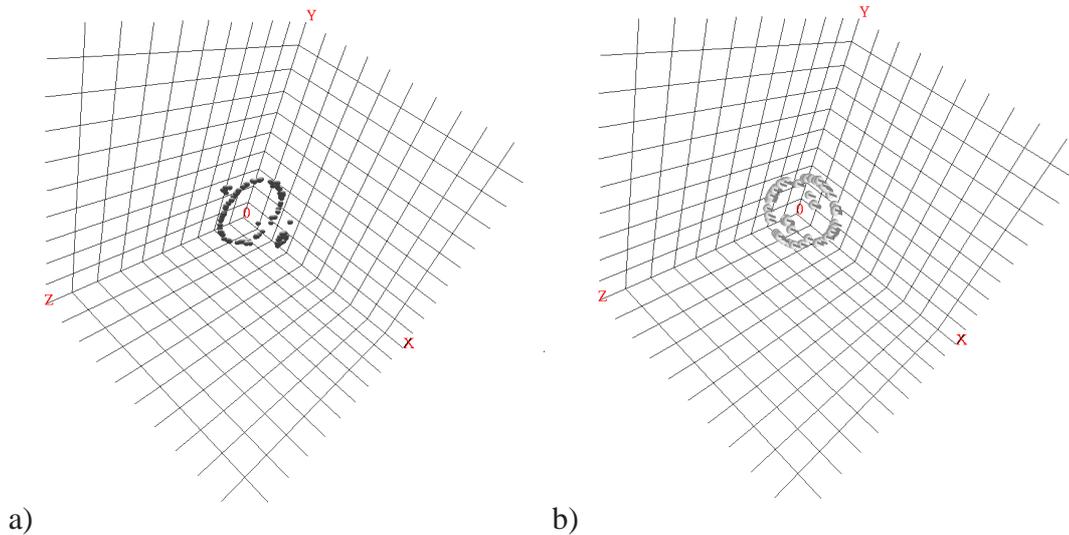


FIG. 5.6 – a) Structure de groupe simulé obtenue avec le modèle avec les fonctions AARa, avec un angle mort total de 90° , et une zone d’alignement de 10 U. b) Structure de groupe simulés obtenue avec un modèle d’accélération linéaire, en utilisant les fonctions AARa et une force de frottement (cf paragraphe page 57). La zone d’alignement à une taille de 5 U.

tements avec la distance entre les individus. Différentes fonctions sont efficaces pour simuler le regroupement des animaux (figure 5.1), pour une large gamme de valeurs des paramètres. En effet, suivant des conditions initiales aléatoires de la position et de la direction des individus, la quasi totalité des simulations conduisent à la formation rapide de groupements polarisés, excepté sous des conditions très spécifiques. Les différentes fonctions, utilisées avec des paramétrages comparables, provoquent la formation de groupes de formes similaires (grossièrement sphériques en 3D) et de volumes similaires. C’est la distribution des individus au sein de ces volumes qui est variable (figure 5.2). Deux paramètres majeurs influencent ces distributions : le nombre maximal de voisins influents (NMV) et la force du comportement d’alignement. La distance maximale de perception dans le cadre de nos expériences permet à tout individu de percevoir le nombre maximal de voisins. Les groupes simulés montrent une hétérogénéité particulièrement importante dans le cas où le nombre de voisins est élevé (figure 5.3) et dans le cas où l’alignement a un impact faible (figure 5.4). Ces hétérogénéités prennent dans

la plupart des cas la forme d'une concentration d'individus en sous-groupes le long de lignes, ou à la périphérie des groupes. Ces concentrations n'ont aucune cohérence avec les observations biologiques de bancs, ou de volées sans leader hiérarchique. Nos simulations nous ont permis de déterminer les conditions dans lesquelles de telles structures artificielles peuvent apparaître. La conclusion de ces résultats est que pour simuler des groupes polarisés et homogènes, il est nécessaire que les modèles soient soumis à trois contraintes principales.

1. Utiliser des fonctions de pondération telles que la transition entre les comportements d'attraction et de répulsion soit douce, comme dans la figure 5.1e.
2. Utiliser une fonction de pondération pour le comportement d'alignement telle que sa force (intensité et/ou étendue) soit importante comparativement aux comportements d'attraction et de répulsion, en particulier dans la zone de transition entre attraction et répulsion.
3. Utiliser un nombre maximal de voisins influents faible.

Les structures les plus nettes des distributions d'individus au sein de nos groupes simulés sont obtenues pour des paramètres dont le réalisme biologique est discutable. Il est par exemple peu cohérent de prétendre qu'un individu est capable d'interagir avec tous les membres d'un banc de taille importante. Il est pourtant connu que la ligne latérale est un organe permettant sans doute à l'individu d'obtenir des informations sur le banc à des échelles plus larges que sa vision. Néanmoins cette influence ne peut être simulée de la même façon que ce que nos modèles suggèrent. Le but de la modélisation est de fournir la possibilité de comprendre les phénomènes qui régissent la nature. Réaliser des simulations comprenant des paramètres non pertinents sur le plan biologique nous a permis de mettre en évidence l'existence de ces structures. La formation de sous-groupes d'individus au sein des groupes, comme vus dans la figure 5.3, ne sont pas aussi clairement visibles dans le cas de simulations où le nombre d'individus est restreint, ou le nombre de voisins influents plus réalistes. Mais dans ces deux cas le

biais de positions au sein des groupes est néanmoins présent. Ce biais est aisément observable sur des structures tridimensionnelles. Cependant, d'autres formes de mesures sont utilisées pour caractériser les groupes et de nombreux indices ont été développés à cet effet (e.g., Parrish et al., 2002). Les phénomènes structuraux présentés ici ont une influence sur ces indices, surtout ceux qui concernent le niveau individuel, comme l'indice NND ("nearest neighbour distance", distance au plus proche voisin). Les structures que nous obtenons dans nos simulations sont caractérisées notamment par une concentration d'individus en petits groupes, plutôt que par une répartition régulière. C'est pourquoi les valeurs de NND devraient décroître quand ces structures apparaissent. La figure 5.7 présente des résultats qui confirment cette tendance pour deux fonctions AAR. La NND a été calculée pour différentes valeurs de la force d'alignement, la taille de la zone d'alignement (AAR_a) ou l'intensité de la règle (AAR_e). Lorsque l'influence du comportement d'alignement diminue, les structures apparaissent dans les groupes simulés (figure 5.4) et la NND diminue (figure 5.7). Diminuer l'intensité de l'alignement, dans le cas de l'utilisation de la fonction AAR_e , semble provoquer une décroissance logarithmique de la valeur de la NND (figure 5.7a). Réduire la taille de la zone d'alignement, dans le cas de la fonction AAR_a , induit une diminution plus progressive de la valeur de la NND (figure 5.7b).

Nous avons considéré à dessein un modèle de groupement simple, afin de se focaliser sur les implications de l'utilisation de telle ou telle règle d'attraction-alignement-répulsion sur les structures de groupe émergent des simulations. Certains processus additionnels pris en compte dans des modèles de la littérature peuvent provoquer une diminution de la netteté de ces structures. Par exemple, il est reconnu qu'introduire de l'aléa dans les mouvements individuels est d'une certaine manière plus pertinent. Dans la nature, aucun individu ne peut réaliser un mouvement parfaitement similaire après la même stimulation, des erreurs peuvent survenir. L'aléa introduite dans le modèle pourrait traduire cette imperfection. Dans ce travail, nous avons montré qu'utiliser un facteur

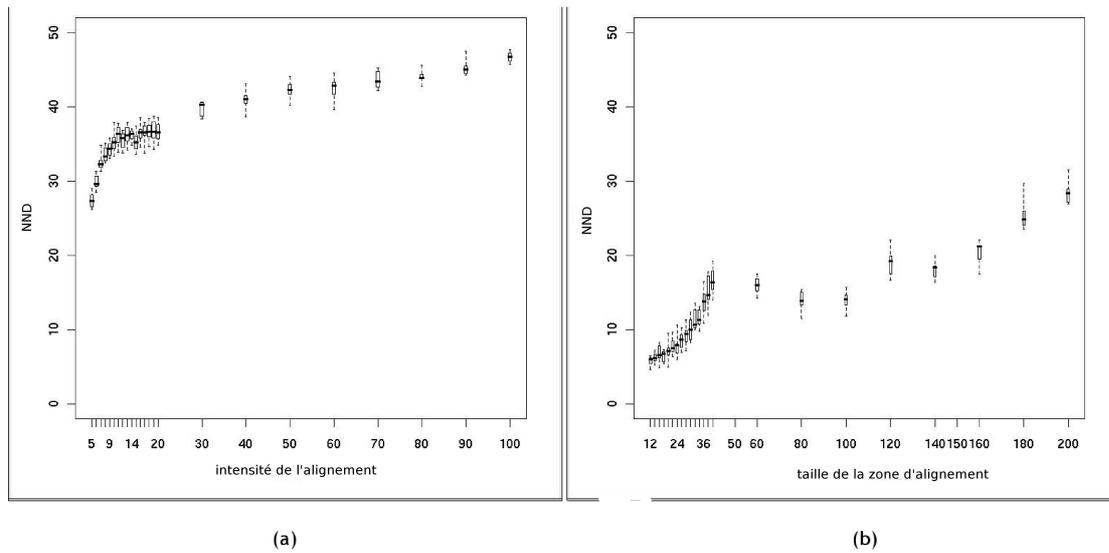


FIG. 5.7 – La distance au plus proche voisin (NND) calculée pour différentes valeurs de la force du comportement d’alignement, (a) son intensité dans un modèle utilisant la fonction AARe et (b) la taille de sa zone d’influence dans un modèle utilisant la fonction AARa.

aléatoire pour réduire la perfection du changement de direction des individus, de façon similaire à des travaux précédents (e.g., Huth et Wissel, 1993; Inada et Kawachi, 2002; Viscido et al., 2004), ne détruit pas les structures spatiales évoquées (figure 5.5), même si elles sont effectivement moins nettes.

Dans nos simulations, nous observons fréquemment des alignements d’individus (e.g. figure 5.3h). Nous pensons que ces lignes sont dues à la façon de définir les règles d’attraction et de répulsion. Quand les individus sont distribués le long de lignes, la répulsion associée aux voisins du côté droit (orientée vers la gauche) est largement compensée par celle des voisins du côté gauche (orientée à droite); le même raisonnement peut être utilisé dans le cas de l’attraction, en changeant l’orientation des forces. La symétrie entre les forces d’attraction et de répulsion, l’une pointant dans une direction opposée à l’autre, joue sans doute aussi un rôle dans les structures observées. Par exemple la structure observée quand l’influence de l’alignement est faible (figure 5.4c et 5.4f) trouve son origine dans cette symétrie. En effet, quand l’attraction et la répulsion

sont les forces dominantes, chaque individu tend à se localiser à une position où attraction et répulsion se compensent. L'observation des membres des sous-groupes compacts de cette structure particulière nous a permis de séparer les autres individus en trois catégories. Ceux du même sous-groupe sont très répulsifs, ceux de l'autre sous-groupe compact sont très attractifs, quant à ceux en cercle, ils se trouvent positionnés tangentiellement à la limite entre l'attraction et la répulsion, et n'ont donc pratiquement aucune influence. Une autre méthode pour briser la symétrie au sein des relations entre les individus est d'implémenter dans le modèle un angle mort qui limite le champ de perception de chaque individu. Ceci est particulièrement pertinent au vu des caractéristiques physiques de la plupart des animaux, qui ont précisément un tel angle mort. Néanmoins, la création d'un tel angle mort, même important (90°), n'a pas permis de briser la structuration observée dans nos expériences (figure 5.6a). Nous observons néanmoins que la mise en place d'un angle mort encore plus fort ($> 120^\circ$) rend la structure moins observable, car à chaque pas de temps de nombreux individus, du fait de leur orientation, ne perçoivent plus le groupe. La structure demeure sous-jacente mais est rendue plus floue. Le fait que tous les individus se déplacent à la même vitesse joue un rôle non négligeable dans la production de structures de type cristallin. Néanmoins, l'utilisation d'un modèle d'accélération linéaire, basé sur des forces newtoniennes, aboutit à une structure similaire (figure 5.6b).

La démarche qui nous a conduit à chercher les conditions pour obtenir des groupes simulés homogènes et très polarisés peut prêter à discussion. Par exemple, Viscido et al. (2004) ont montré que la cohésion et la polarité de petits groupes de poissons dans des bassins expérimentaux est faible et que l'alignement doit être faible dans les simulations cherchant à reproduire les propriétés de ces groupes. De même, au sein des grands bancs de poissons pélagiques, il existe des zones de densité faible (les "vacuoles") ou grande (les "noyaux") (Fréon et al., 1992; Gerlotto et Paramo, 2003; par; Paramo et al., 2007). Nos propres résultats montrent que de telles hétérogénéités peuvent résulter d'interac-

tions locales entre voisins. Mais dans les bancs simulés il est plus probable d'observer de telles structures lorsque le nombre maximal de voisins influents (NMV) est élevé, tandis que dans les bancs réels une hypothèse qui a été proposée est qu'au contraire des interactions locales mettant en jeu très peu de voisins conduiraient à la création de vacuoles (voir Figure 14A in Fréon et al. (1992)). Les espèces démontrent des stratégies de groupement différentes lorsque le nombre d'individus s'accroît. Par exemple, Barange et al. (1999) ont suggéré que les bancs de sardine deviennent plus denses au fur et à mesure que le nombre de poissons s'accroît, alors que les bancs d'anchois deviennent moins denses. Nøttestad et al. (1996) ont également démontré que la taille et la densité des bancs de harengs change grandement en fonctions de leur activité. Fréon et al. (1992) ont étudié à quel point le passage d'un bateau au dessus d'un banc peut modifier sa forme et sa structure interne.

La présente partie est le résultat d'études nécessaires au choix de règles de modélisation qui ne conduisent pas à des structures de bancs artificielles. Le peu de différence entre modèle linéaire et angulaire a conduit au choix d'un modèle angulaire, plus largement utilisé dans la littérature, dans la suite du travail. Les influences de paramètres annexes, comme l'angle mort, n'ayant pas été démontrées, peu seront retenus dans les expériences suivantes, dans un souci de parcimonie. Devant la plus grande robustesse du modèle utilisant des fonctions quadratiques pour la pondération des comportements d'attraction et répulsion (AARe) (figure 5.2), le choix se porte naturellement sur celui-ci pour réaliser les études suivantes présentées dans le travail.

Troisième partie

Étude de cas

Chapitre 6

Influence d'un stimulus attractif sur un groupe

6.1 Introduction

Les groupements animaux de type banc sont des structures fréquemment observées au niveau des populations piscicoles. Ce comportement de banc apparaît tôt dans l'ontogenèse des poissons. La "réponse de suiveur" commence à être observée quand les larves en développement rencontrent des congénères au même stade de développement. Au départ, les rencontres sont immédiatement suivies d'évitements, mais progressivement les larves semblent de plus en plus attirées les unes les autres, et nagent en formant des paires, dont un des membres suit l'autre, derrière ou de côté. La structure de banc se développe quand plusieurs paires se rencontrent et commencent à nager de concert, en groupe (Shaw, 1961; Magurran, 1986). Les bancs montrent des schémas de migration et de recherche de nourriture complexes. Le mécanisme sous-jacent des changements de direction d'un banc demeure peu clair. La question survient naturellement de savoir s'il existe un leader temporaire ou de circonstance, qui est suivi par ses congénères (Levin, 1996), ou si tous les poissons participent de façon équivalente au choix de la direction

prise par le banc (Huth et Wissel, 1993, 1994). La seconde hypothèse est soutenue par le fait que les bancs de poissons ont tendance à être composés d'individus semblables, les individus évitant au maximum les "effets d'étrangeté" (*oddity effect*), c'est à dire toute différence en comparaison à leurs congénères. Il a été montré que la couleur, la taille, et l'appartenance au même groupe historique sont des critères utilisés par les poissons pour choisir le banc dans lequel ils s'intègrent (cf 1.3.2.2, page 14). Néanmoins, les individus au sein d'un banc peuvent tout de même être d'âge différent, peuvent même faire partie d'espèces différentes, ou avoir été confrontés à des histoires de vie différentes.

Saino (1994) a montré l'existence de variabilité dans les comportements individuels au sein d'un groupe. Ces variations concernent la façon de trouver et de consommer des ressources nutritives, ainsi que l'attention. La présence au sein d'un banc d'un ou plusieurs individus possédant une direction ou une position privilégiée a une grande influence sur la direction de l'ensemble du banc (Romey, 1996; Huse et al., 2002; Couzin et al., 2005). Ces observations, basées sur des simulations informatiques, est confirmée par des expériences en bassin, où des bancs sont confrontés à des choix de trajectoires différentes : les poissons ont tendance à nager le long de chemins connus par certains individus (Laland et Williams, 1997; Reader et al., 2003). De plus, des poissons connaissant la position de zones de nourriture peuvent "guider" l'ensemble du banc jusqu'à ces sites (Reebs, 2000). En résumé, les bancs sont à même d'adapter leur réaction à un stimulus, quand une faible proportion des individus y est sensible, alors que la majorité des autres n'y sont pas. Pour finir, des études montrent que certains poissons peuvent induire une réaction de stress de l'ensemble de leur banc s'ils sont exposés à un stimulus qu'ils sont seuls à reconnaître comme dangereux. Soria et al. (1993) ont conditionné des bancs de harengs (*Opisthonema oglinum*) en émettant des stimuli sonores de 500 Hz, auxquels les poissons étaient précédemment habitués pendant l'installation d'un filet situé au fond du bassin. Mélangés avec des individus naïfs, les poissons conditionnés provoquent une réponse de tout le banc lorsqu'ils sont exposés au stimulus sonore,

même sans montage de filet. Ces observations illustrent la notion de leadership diversifié (ou de circonstance). Aucun leader permanent ne peut être défini dans des groupes animaux comme les bancs de poissons ou les volées d'oiseaux, mais certains individus peuvent posséder des comportements adaptés qui font d'eux des leaders temporaires dans les situations ad hoc, où les autres individus sont neutres (Levin, 1996).

Day et al. (2001) ont montré que la taille d'un banc influence l'efficacité de la transmission d'une information entre les individus. Ward et al. (2004) ont montré que les individus entrant dans un nouveau groupe ne se réfèrent qu'aux individus les plus proches pour estimer la composition générale du banc. Les systèmes sensoriels des poissons au sein d'un banc ont très certainement poussé l'évolution vers une estimation des réactions du banc par un référencement local des comportements des voisins. Le but de notre travail est d'utiliser un modèle de groupement animal afin d'étudier comment différents facteurs, comme la taille de groupe ou l'intensité des interactions entre voisins, peuvent influencer la capacité de certains individus à modifier les réactions du groupe. Cette problématique est essentielle à la compréhension de la dynamique spatiale de certaines populations piscicoles dont l'exploitation est principalement basée sur leur attraction envers des appâts (revue dans Fréon et Misund (1999), des objets flottants, des monts sous-marins ou des grands mammifères marins (revue dans Fréon et Dagorn (2000)).

Dans ce travail, nous étudions comment certains individus tendant à se diriger vers la source d'un stimulus peuvent influencer le reste du groupe. La taille du groupe, l'intensité du stimulus, le nombre maximal de voisins influents et la proportion d'individus stimulés seront les paramètres dont nous étudierons l'influence. Dans la première partie du travail, nous explorons un jeu complet de simulations où tous les paramètres précédemment évoqués varient entre des valeurs prédéfinies. Une analyse de sensibilité va nous permettre de définir l'influence relative de ces paramètres, et leurs interactions potentielles. Dans une seconde partie du travail, nous compléterons ces résultats en utilisant un ensemble plus réduit de valeurs de paramètres, choisis pour représenter les

résultats moyens obtenus dans le premier jeu de simulations. Le modèle choisi est issu d'un travail préliminaire publié (Mirabet et al., 2007) et reporté au chapitre 5 (page 81).

6.2 Méthodes

6.2.1 Le modèle

La description du modèle suit le protocole OOD (Overview - Design -Details) défini par Grimm et al. (2006) pour la description des modèles individu-centrés et systèmes multi-agents. Il consiste en la description de sept éléments. Les trois premiers éléments confèrent une vue d'ensemble, le quatrième explique des concepts généraux sous-tendant la conception du modèle, les trois derniers fournissent les détails.

6.2.1.1 Objectif

Nous travaillons sur un modèle de groupement animal basé sur quatre comportements individuels. Trois d'entre eux sont partagés par tous les individus, il s'agit de l'attraction, l'alignement et la répulsion. Le dernier, l'attraction vers la source d'un stimulus, ne concerne qu'une fraction des membres du groupe, les individus stimulés. Le but du modèle est d'étudier l'influence de la taille du groupe, de la proportion d'individus stimulés, du nombre de voisins influents et de l'intensité de l'attraction envers la source du stimulus, sur la proportion du groupe atteignant cette source. Deux variables mesurant cette proportion ont été définies. Les deux sont relatives à l'arrivée des individus au niveau d'une petite zone circulaire située autour du stimulus. La première des variables, P_{all} , correspond au nombre d'individus atteignant la zone en question, divisé par le nombre total d'individus. La seconde variable est P_{stim} . Elle comptabilise le nombre d'individus stimulés arrivant à la zone divisé par le nombre total d'individus stimulés.

Paramètres	Valeurs
Changement de direction maximal (θ)	15°
Vitesse (v)	5 U
Champ de perception	60 U
Proportion d'individus stimulés	0.01, 0.02, 0.05, 0.1
Nombre maximal de voisins influents (N)	1, 4, 8, 16
Intensité du stimulus	10, 100, 1 000, 10 000
Nombre d'individus dans le groupe	100, 400, 900

TAB. 6.1 – Valeurs des paramètres utilisés dans le premier jeu de simulations. Les distances sont mesurées en unités arbitraires (U).

6.2.1.2 Variables d'états et échelles

Le modèle fait usage de trois niveaux hiérarchiques :

- individu
- groupe
- environnement

Chaque individu est caractérisé par les variables d'état suivantes : vitesse v , angle de direction du mouvement θ , champ de perception, nombre de voisins influents N , sensibilité au stimulus (aussi appelée intensité du stimulus) et position dans un espace à deux dimensions. v est une constante. La modification de θ à chaque pas de temps est limitée à une valeur maximale constante. Le champ de perception ne concerne que les relations inter-individuelles. Le stimulus est perçu par tous les individus stimulés, quelle que soit la distance qui les en sépare. Le champ de perception est un disque plein (aucun angle mort n'est pris en compte) d'un diamètre de 60U (unités arbitraires, cf table 6.1). Un individu est un point sans dimension localisé dans l'espace virtuel. La valeur de v a été choisie en référence à des travaux précédents (Huth et Wissel, 1993).

Le groupe est caractérisé par les variables d'état suivantes : nombre d'individus, proportion d'individus stimulés.

L'environnement est caractérisé par les variables d'état suivantes : localisation du stimulus, localisation initiale du groupe.

Les individus se déplacent dans un espace virtuel continu, à deux dimensions. Les simulations s'écoulent en pas de temps discrets. À chaque pas de temps Δt les individus se déplacent d'une distance de $v \cdot \Delta t = 5U$. Cette distance est suffisamment petite pour provoquer un mouvement non saccadé des individus. Une simulation dure 50 000 pas de temps. Cette durée a été choisie pour permettre à tous les individus d'atteindre potentiellement la source du stimulus, même dans les situations les plus défavorables, c'est à dire quand les individus stimulés ont une influence très faible sur le groupe.

6.2.1.3 Vue générale et enchaînement des procédures

A chaque pas de temps, les individus modifient leur direction de déplacement en considérant les positions et directions de leurs voisins. Ce mouvement est synchrone pour tous les individus, et est le résultat des étapes suivantes :

1. Identifier les autres individus avec lesquels il y a interaction. Ces individus sont présents dans un disque qui représente le champ de perception de l'individu. Ce sont les voisins.
2. Identifier les voisins influents. Ce sont les N plus proches voisins.
3. Modifier la direction de déplacement θ en utilisant trois règles : se diriger vers les voisins distants (attraction), ajuster sa direction à celle des voisins (alignement), s'éloigner des voisins proches (répulsion).
4. Se déplacer d'une distance $v\Delta t$ (unité de distance arbitraire, cf 6.1) dans la nouvelle direction θ .

Certains individus virtuels, les individus stimulés, utilisent une règle additionnelle qui les oriente vers un stimulus présent dans le champ de simulations.. Ils sont distribués aléatoirement au sein du groupe au début de la simulation.

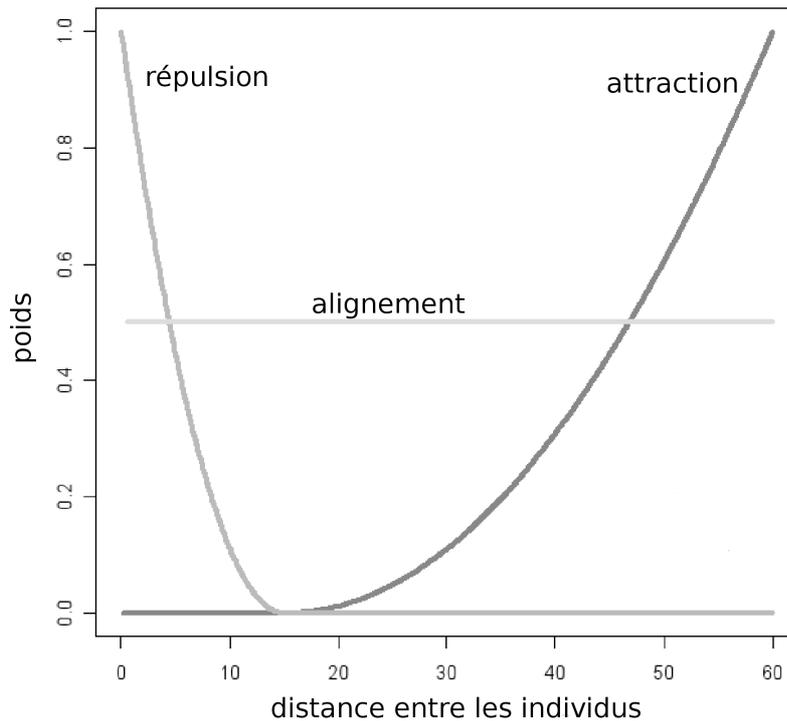


FIG. 6.1 – Le poids associé aux comportements d'attraction, d'alignement et de répulsion, est fonction de la distance entre l'individu et un de ses voisins pris en compte. Les distances sont mesurées en unités arbitraires (U).

6.2.1.4 Concepts du modèle

- Emergence : la proportion du groupe qui atteint la source du stimulus est la propriété émergente du modèle.
- Perception : les individus possèdent un champs de perception au sein duquel ils peuvent évaluer la position et la direction des autres individus. Les individus stimulés connaissent aussi la position de la source du stimulus.
- Interaction : les interactions entre deux individus sont de trois types, attraction, alignement et répulsion. Elles sont pondérées par une fonction de la distance entre les individus. Les individus interagissent avec les plus proches voisins et moyennent les interactions avec eux.

- Stochasticité : la stochasticité n'est présente que dans la phase d'initialisation (voir plus bas).
- Aspect collectif : les règles d'interaction sont choisies pour provoquer avec certitude la formation d'un groupe.
- Observation : deux variables sont mesurées. La première est la proportion d'individus arrivés à la source du stimulus à la fin de la simulation (P_{all}). La seconde est la proportion des individus stimulés arrivés à la source du stimulus (P_{stim}). Toute arrivée à la zone retire l'individu concerné de la simulation et le comptabilise, et ceci indépendamment du moment de l'arrivée.

6.2.1.5 Initialisation

Le groupe est initialement formé en plaçant les individus régulièrement au sein d'un carré. La distance entre les individus est de $15U$, c'est à dire la valeur induisant une compensation entre attraction et répulsion. Toutes les directions initiales sont parallèles à l'abscisse. À chaque nouvelle simulation les individus stimulés sont choisis de façon aléatoire au sein des individus du groupe. Le coin supérieur gauche du groupe est défini comme l'origine de l'espace, et le stimulus placé à $(0, 200U)$. Du pas de temps 1 au pas de temps 200, le stimulus n'est pas actif. Cette durée a été choisie pour permettre aux individus d'ajuster leur positions relatives et de former un "cristal volant", c'est à dire un groupe dans lequel les positions relatives entre les individus n'évoluent plus. À partir du pas de temps 200, le stimulus agit sur les individus stimulés. La combinaison du placement initial et du temps permettant au placement de se faire, crée une forme qui correspond à des observations précédentes de groupes stables obtenus par notre modèle. D'un jeu de paramètres à l'autre la forme des groupes est un peu différente mais cette différence joue peu sur la vitesse et la direction initiale. Ce peu de variabilité initiale justifie des comparaisons entre résultats issus de jeux de paramètres différents.

6.2.1.6 Entrées

Les entrées se composent des valeurs des différents paramètres : taille du groupe, proportion d'individus stimulés, nombre de voisins influents, intensité du stimulus. Le stimulus induit une force attirant les individus stimulés. Une intensité de 10 indique que la force est équivalente à 10 fois celle de l'ensemble des voisins influents.

6.2.1.7 Sous-modèles

Le modèle est écrit de zéro, en langage C, et les simulations sont lancées sur une plate-forme Linux, soutenue par une architecture PC. Les trois règles de comportement définies pour chaque individu se réfèrent aux positions et directions des voisins. Elles provoquent une modification de la direction de l'individu en direction de ses voisins. L'impact relatif d'un voisin par rapport aux autres, sur la modification de direction, est lié à la distance qui le sépare de l'individu considéré. Les fonctions qui définissent cet impact sont nommées fonctions de pondération, et peuvent être décrites par des courbes. (figure 6.1). Ces fonctions induisent la formation de groupes homogènes, dans une large palette de valeurs de paramètres (cf 5, page 81). Le changement de direction est limité à un angle maximal (cf 3.2.2.4 page 53 et Mirabet et al. (2007)).

6.2.2 Les simulations

Nous avons commencé par concevoir un plan expérimental destiné à explorer les influences de différents paramètres, la proportion d'individus stimulés, le nombre de voisins influents, l'intensité du stimulus et le nombre d'individus du groupe, sur les deux variables de mesure P_{all} et P_{stim} (expérience 1). Différentes valeurs de ces quatre paramètres ont été utilisées (cf table 6.1) et toutes les combinaisons de ces valeurs ont été considérées. Pour étudier une influence possible du placement initial des individus

stimulés, 20 répétitions pour chaque jeu de paramètres ont été réalisées. Cela nous a donc conduit à réaliser $4 * 4 * 4 * 3 * 20 = 3840$ simulations.

Nous avons ensuite étendu certains des résultats obtenus pour un nombre limité de jeux de paramètres choisis pour être représentatifs des résultats moyens obtenus dans la première expérience. Nous avons considéré un champ plus large de valeurs de proportions d'individus stimulés (expérience 2), exploré davantage l'influence du nombre de voisins influents (expérience 3), et simulé des groupes de plus grande taille (expérience 4).

Des analyses de sensibilité, considérant P_{all} ou P_{stim} comme variable dépendante, ont été réalisées sur les variables de classes indépendantes, en utilisant une analyse multifactorielle de variance, que nous abrègerons en ANOVA dans le reste du texte. Nous avons utilisé le module 'PROC GLM' du logiciel SAS (SAS Institute Inc. 1988), même si notre modèle ne comprenait pas de variable indépendante continue (les variables quantitatives ont été considérées comme des facteurs, et catégorisées selon les expériences, ce qui permet d'identifier des effets non linéaires). Nous utilisons tout d'abord un modèle croisé comprenant toutes les interactions de premier ordre sauf l'effet répétition. A cause de la grande quantité de données et du schéma expérimental équilibré, une ANOVA optimale (comprenant toutes les variables significatives) serait sur-paramétrée. Certaines des estimations de paramètres seraient biaisées, ou ne seraient pas des estimateurs indépendants. Comme souligné dans Lebreton et al. (1992), plutôt que de chercher un modèle idéal expliquant la plus grande part de la variance, il est préférable de laisser certains facteurs secondaires dans les résidus, et de s'intéresser aux facteurs principaux du modèle. C'est pourquoi une procédure par étape a été utilisée pour sélectionner un modèle sous-optimal mais plus parcimonieux. Deux critères ont été retenus pour ce choix : les valeurs P (les facteurs de $P > 0.01$ sont rejetés) et les contributions relatives des facteurs à la variance expliquée par la modèle (les facteurs ayant une contribution $< 2\%$ ont été rejetés).

Une analyse graphique a permis de vérifier la normalité de la distribution des résidus et de s'assurer de l'homogénéité de leur variance. Pour tester les effets "dôme" détecté graphiquement pour certains facteurs (voir section résultats), des comparaisons par paires ont été réalisées sur chaque paire de moyennes, et des tests d'hypothèses personnelles ont été inclus dans le GLM (CONTRAST dans le logiciel SAS), afin de permettre une comparaison par paires pour un facteur à différents niveaux de significativité.

6.3 Résultats

La p-value de l'effet "répétition" dans l'ANOVA n'est pas significative pour les expériences 1, 3 et 4 ($P=0.97$, $P=0.98$ et $P=0.88$ respectivement), et est à peine significative avec une faible contribution au modèle dans l'expérience 2 ($P=0.03$; contribution au modèle = 0.01%). Cela indique une absence d'effet des positions aléatoires initiales des individus stimulés sur les variables mesurées. C'est pourquoi l'effet de répétition a été enlevé du modèle sub-optimal.

Dans la section suivante, nous présentons les résultats obtenus du premier champ expérimental complet (expérience 1). Ensuite nous montrons les résultats complémentaires (expériences 2 à 4).

6.3.1 Champ expérimental complet

6.3.1.1 Impact des paramètres sur P_{all}

Le résultat de l'ANOVA utilisant un modèle sub-optimal pour la proportion des individus atteignant la source du stimulus (P_{all}), dans l'expérience 1, est présenté dans le tableau 6.2. Aucune interaction n'a été retenue et le modèle est explicatif de plus de 80% de la variance des données simulées ($R^2=0.84$ contre 0.92 dans le modèle optimal; résultats non présentés). La plus grande contribution à la variance expliquée par le

modèle revient à la proportion d'individus stimulés (83%) suivi de la taille du groupe (10%).

Source	DF	Type III SS	% Va- riance	Moyenne SS	F	Pr
Proportion d'individus stimulés	3	156.11	82.60	52.04	5374.36	<.0001
Nombre d'individus dans le groupe	2	19.38	10.25	9.69	1000.7	<.0001
Nombre maximal de voisins influents	3	9.28	4.91	3.09	319.46	<.0001
Intensité du stimulus	3	4.23	2.24	1.41	145.67	<.0001
Modèle total	11	189.00	100.00			

TAB. 6.2 – ANOVA multifactorielle utilisant un modèle sous-optimal, correspondant à l'expérience 1. La variable étudiée est P_{all} , la proportion des individus arrivés à la source du stimulus. La contribution des quatre facteurs à la variance expliquée par le modèle est montrée.

La figure 6.2d montre l'accroissement linéaire de P_{all} (dans la gamme de valeurs testée), en fonction de la proportion d'individus stimulés. La large variabilité dans les résultats est due à l'ensemble des différentes valeurs prises par les autres paramètres (cf tableau 6.1).

La figure 6.2c montre l'influence de la taille du groupe sur P_{all} . Un accroissement de la taille du groupe provoque un accroissement de la proportion de ce groupe qui atteint la source du stimulus.

la figure 6.2b montre la relation entre P_{all} et le nombre maximal de voisins influents. P_{all} atteint un maximum pour 4 voisins. Ce maximum est peu marqué mais statistiquement significatif puisque chaque comparaison par paires de moyenne, et les tests par paires sur les niveaux, indiquent des différences significatives ($P < 0.001$) entre cette valeur et les autres. Le tableau 6.2 indique que la contribution du nombre maximal de voisins influents est faible (5%) mais significative ($p < 0.0001$).

la figure 6.2a montre l'effet de l'intensité du stimulus, qui, comme pour l'effet du nombre de voisins influents, a une forme de dôme. Le maximum de P_{all} est obtenu pour une valeur d'intensité de 100. La table 6.2 indique que la contribution de l'intensité du stimulus au modèle est faible (2%) mais significative, et les comparaisons par paire de

moyennes indiquent des différences significatives ($P < 0.001$) entre le niveau 100 et les autres, sauf la différence entre 100 et 10 000 qui n'est pas significative.

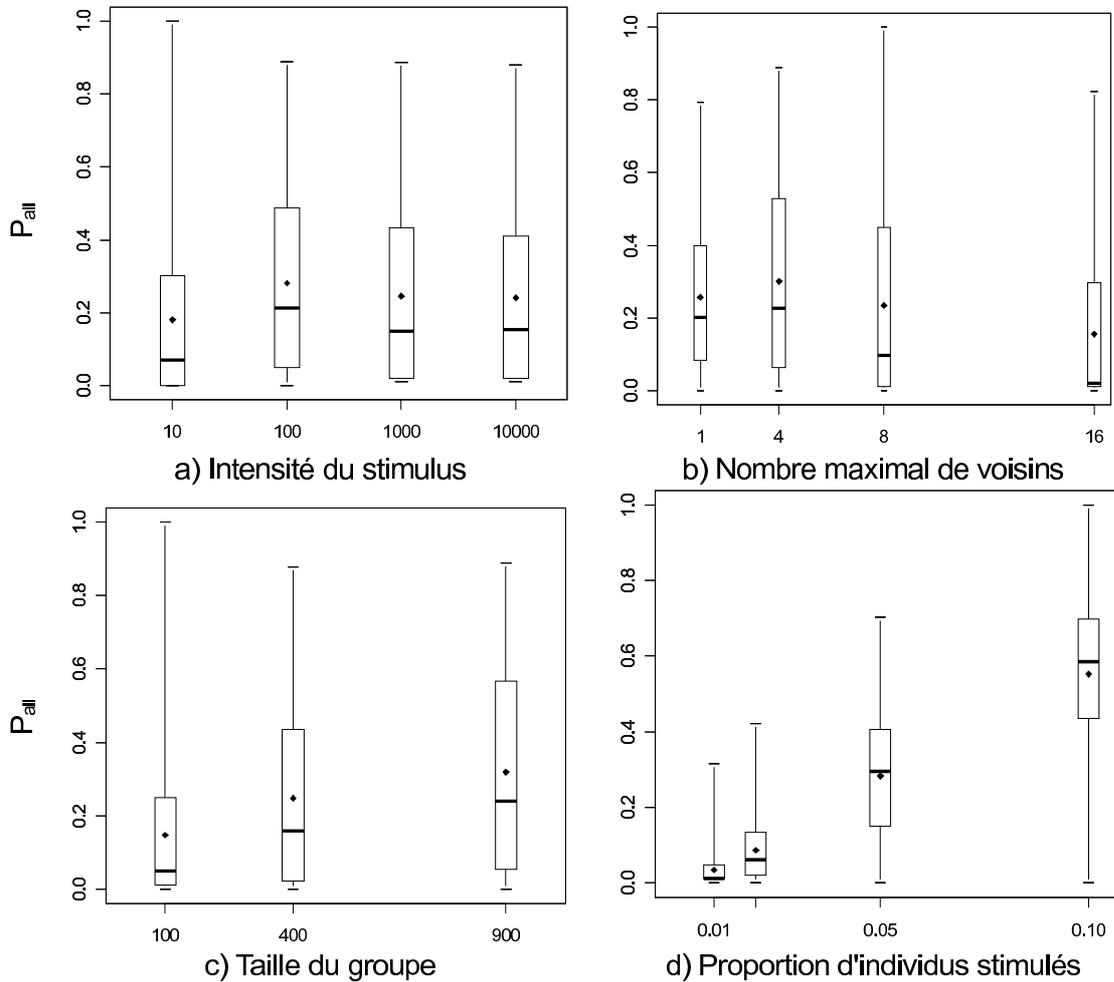


FIG. 6.2 – Influence de différents paramètres sur la proportion d'individus P_{all} qui atteignent la source du stimulus. Dans chaque graphique, la valeur médiane est indiquée par la ligne centrale noire et la moyenne par le losange. Le premier et le troisième quartile sont les bords de la boîte, qui représente l'intervalle interquartile. Les extrémités des lignes qui partent de la boîte indiquent les valeurs maximale et minimale.

6.3.1.2 Impact des paramètres sur P_{stim}

Nous considérons maintenant les individus stimulés séparément des autres, et nous observons les effets des différents paramètres sur la proportion d'individus stimulés atteignant la source du stimulus (P_{stim}). Pour toute situation où l'intensité du stimulus est

grandement supérieure à l'influence des voisins, tous les individus stimulés atteignent la source du stimulus (figure 6.3a. Mais pour des intensités du stimulus plus faibles (10 fois celle de l'influence des voisins), seule une partie des individus stimulés atteint l'origine du stimulus. L'analyse qui suit est restreinte à ces cas où l'intensité du stimulus vaut 10.

Tout d'abord, la figure 6.3b montre que P_{stim} diminue avec l'augmentation du nombre maximal de voisins influents. C'est le principal facteur explicatif de l'ANOVA (70% de la variance expliquée par le modèle, tableau 6.3). De plus, la figure 6.3c montre que P_{stim} est corrélé à la proportion d'individus stimulés dans le groupe. Ce facteur explique 28% de la variance. Pour finir, la figure 6.3d indique qu'une augmentation de la taille du groupe provoque un léger accroissement de P_{stim} , bien que ce facteurs explique seulement une faible part de la variance (2%).

Source	DF	Type III SS	% Variance	Moyenne SS	F	Pr
Nombre maximal de voisins pris en compte.	3	76.65	70.31	25.55	451.17	<.0001
Proportion d'individus stimulés	3	30.08	27.59	10.03	177.06	<.0001
Nombre d'individus dans le groupe	2	2.29	2.10	1.15	20.23	<.0001
Modèle total	8	109.02	100.00			

TAB. 6.3 – ANOVA multifactorielle avec modèle sous-optimal correspondant à l'expérience 1. La variable étudiée est P_{stim} , la proportion d'individus stimulés arrivés au stimulus sur tous les individus stimulés (limité aux simulations pour lesquelles l'intensité du stimulus est de 10).

6.3.2 Résultats complémentaires

Dans cette deuxième partie nous allons présenter les résultats obtenus en n'utilisant qu'un nombre réduit de jeux de paramètres, qui compléteront les résultats de la section précédente.

Dans l'expérience 2 nous explorons l'influence de la proportion d'individus stimulés sur l'ensemble de l'intervalle [0,1]. Les facteurs retenus dans le modèle sous-optimal

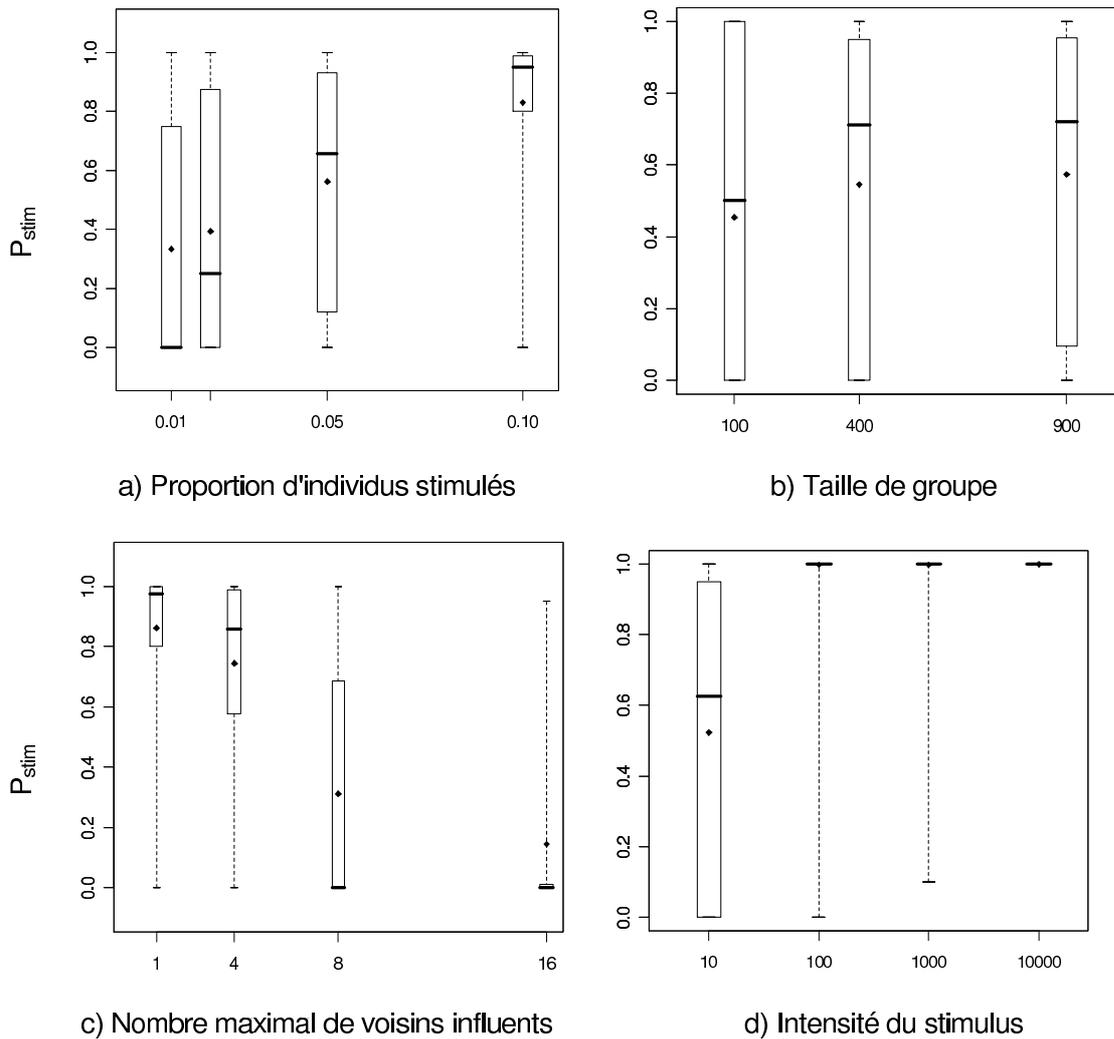


FIG. 6.3 – Influence de différents paramètres sur la proportion d'individus P_{stim} qui atteignent la source du stimulus. Pour (a), (b) et (c) les résultats sont limités aux simulations pour lesquelles l'intensité du stimulus est de 10.

sont la proportion d'individus stimulés et l'interaction de ce facteur avec le nombre d'individus dans le groupe, d'une part, et avec le nombre maximal de voisins influents, d'autre part (table 6.4). Ce modèle explique presque l'ensemble de la variance du jeu de données ($R^2=0.976$ contre 0.978 dans le modèle optimal ; résultats non montrés), la plus haute contribution étant celle de la proportion d'individus stimulés (95% ; table 6.4), comme cela était attendu. La figure 6.4 est complémentaire de la figure 6.3. Elle montre que la proportion des individus atteignant le stimulus (P_{all}) s'accroît asymptotiquement

avec la proportion des individus stimulés. Moins de la moitié du groupe suffit à attirer presque l'ensemble du groupe vers le point d'origine du stimulus.

Source	DF	Type III SS	% Variance	Moyenne SS	F	Pr
Proportion d'individus stimulés	8	542.80	94.63	67.85	17127.3	<.0001
Proportion d'individus stimulés *	18	17.90	3.12	0.99	251.01	<.0001
Nombre d'individus dans le groupe						
Proportion d'individus stimulés *	27	12.91	2.25	0.48	120.74	<.0001
Nombre de voisins influents						
Modèle total	53	573.61	100.00			

TAB. 6.4 – ANOVA multifactorielle avec modèle sous-optimal correspondant à l'expérience 2. La variable étudiée est P_{all} , la proportion des individus arrivant à la localisation de la source du stimulus.

Dans l'expérience 3 la relation en forme de dôme entre P_{all} et le nombre maximal de voisins influents est examinée plus en détail. Les facteurs retenus dans le modèle associé à cette expérience sont la proportion d'individus stimulés et le nombre de voisins influents, ainsi que l'interaction entre ces deux facteurs, ce qui signifie qu'aucun sous-modèle n'a du être défini (tableau 6.5). Ce modèle explique 77% de la variance du jeu de données simulé. La plus forte contribution à la variance expliquée provient de la proportion d'individus stimulés (84%), suivi par l'interaction entre ce facteur et le nombre de voisins influents (12%). La figure 6.5 complète la figure 6.2c en montrant cette interaction : l'augmentation de la proportion d'individus stimulés provoque un élargissement du dôme, et pour une valeur supérieure à 0.2 la forme de dôme de la courbe disparaît et on obtient une croissance asymptotique de P_{all} avec le nombre de voisins influents.

La taille du groupe est le paramètre qui coûte le plus en terme de temps de calcul. L'expérience 4 explore l'influence de tailles de groupe plus grandes que celles utilisées dans l'expérience 1, mais en recourant à un jeu de paramètres unique, choisi pour être représentatif des résultats moyens obtenus dans la figure 6.2. Comme tous les autres facteurs sont considérés comme fixes, nous nous retrouvons dans le cas d'une ANOVA

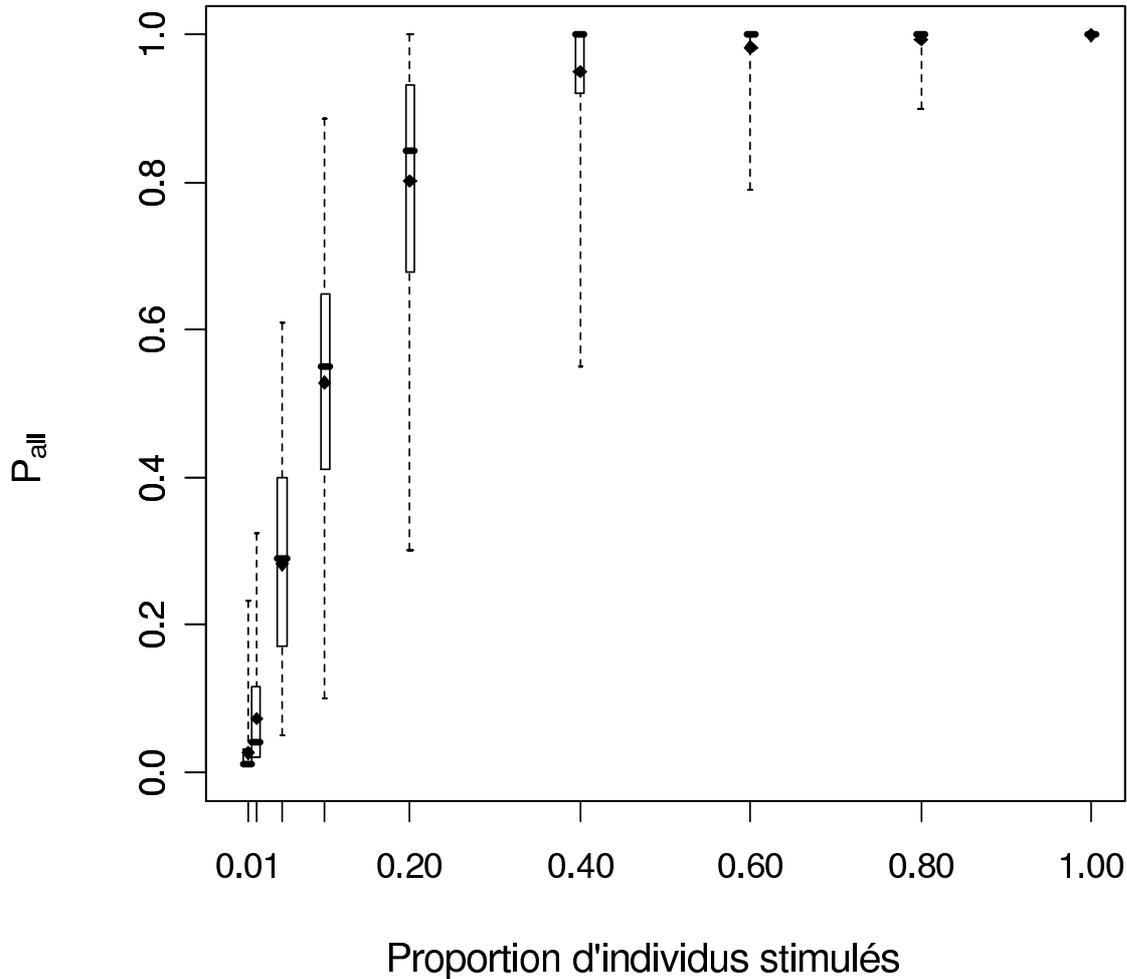


FIG. 6.4 – Influence de la proportion d'individus stimulés sur la proportion d'individus P_{all} qui atteignent la source du stimulus. La proportion des individus stimulés est de 0.01, 0.02, 0.05, 0.1, 0.2, 0.4, 0.6, 0.8 ou 1.0, le nombre de voisins influents est de 1, 4, 8 ou 16, l'intensité du stimulus est de 100, 1 000 ou 10 000, et la taille du groupe est de 100, 400, ou 900. Le nombre de répétitions pour chaque jeu de paramètres est de 20. Les valeurs des paramètres constants sont référencées dans le tableau 6.1.

à un facteur, qui témoigne de l'importance décisive du facteur nombre d'individus qui explique 95% de la variance du jeu de données (résultats non présentés). La figure 6.6 correspondante montre qu'un accroissement de la taille du groupe provoque un accroissement asymptotique de P_{all} . Avec seulement 2% d'individus stimulés, en moyenne plus de 25% de l'ensemble des individus atteignent la source du stimulus dans le cas de groupes de 1600 individus et plus, et plus de 50% des individus l'atteignent dans le cas

Source	DF	Type III SS	% Varian- ce	Moy- enne SS	F	Pr
Proportion d'individus stimulés	5	486.43	83.72	97.29	4565.9	<.0001
Proportion d'individus stimulés * nombre de voisins maximal pris en compte	195	69.88	12.03	0.36	16.82	<.0001
Nombre de voisins pris en compte	39	24.72	4.26	0.63	29.75	<.0001
Modèle total	239	581.03	100.00			

TAB. 6.5 – ANOVA multifactorielle correspondant à l'expérience 3. La variable étudiée est P_{all} , la proportion d'individus arrivées à la localisation de la source du stimulus.

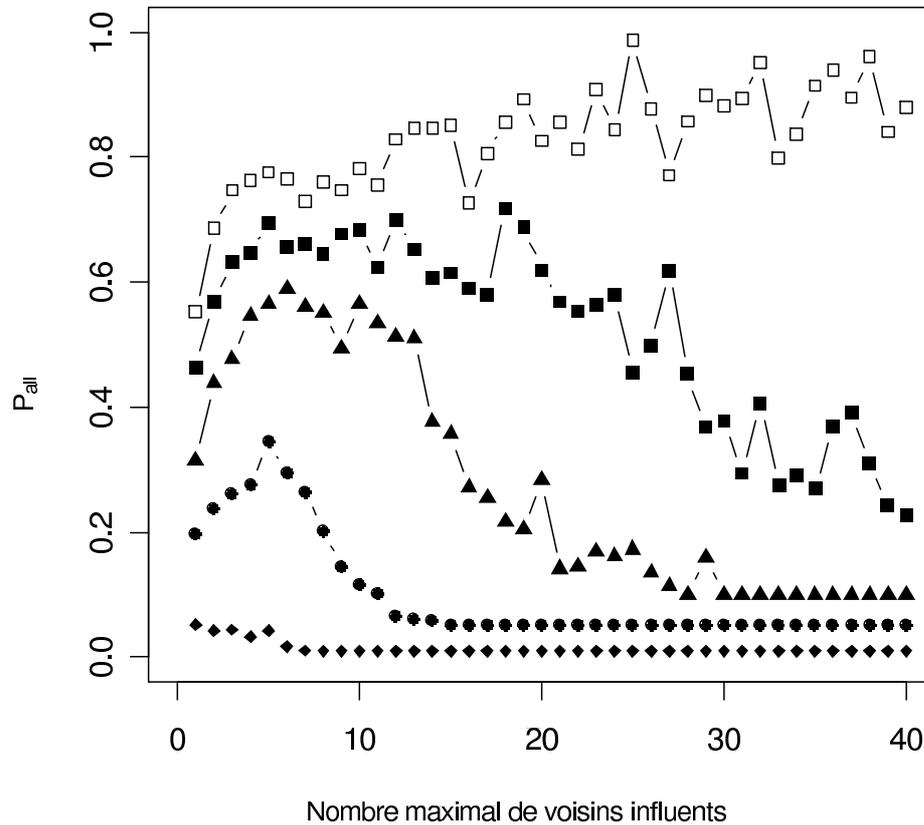


FIG. 6.5 – Effet du nombre maximal de voisins influents sur la proportion d'individus P_{all} qui atteignent la source du stimulus, pour différentes valeurs de la proportion d'individus stimulés (0.01, 0.05, 0.1, 0.15 ou 0.2, de la courbe la plus basse à la courbe la plus haute). L'intensité du stimulus est de 1 000, la taille du groupe est de 100 individus, et 20 répétitions pour chaque jeu de paramètres ont été effectuées.

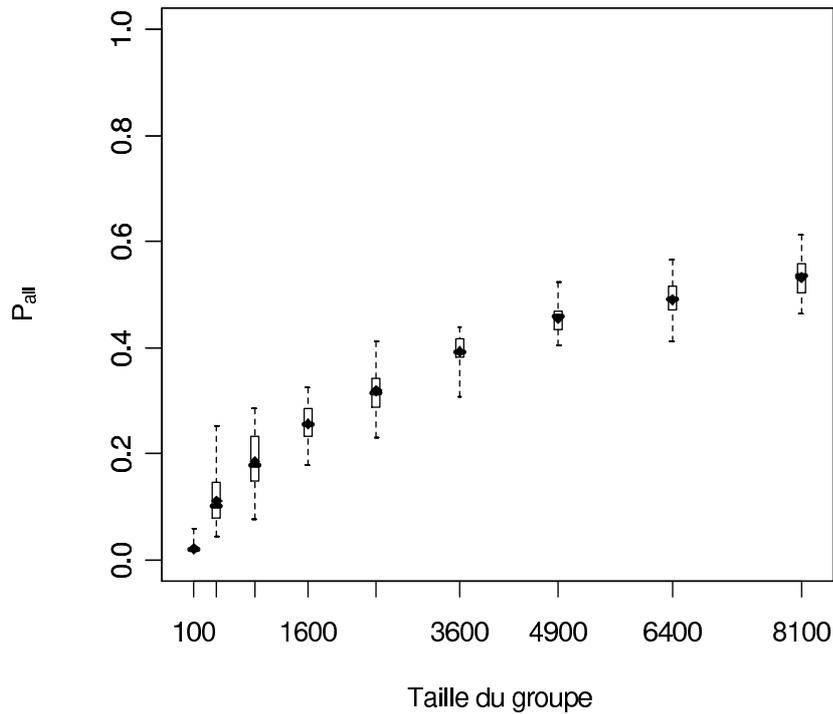


FIG. 6.6 – Influence du nombre d’individus dans le groupe sur la proportion d’individus atteignant la source du stimulus (P_{all}). La proportion d’individus stimulés est de 0.02, le nombre de voisins influents est de 4, l’intensité du stimulus est de 1 000, et le nombre de répétitions est de 20. Il est à noter que la variabilité n’est ici due qu’aux répétitions.

de groupes de 6400 individus et plus.

6.4 Discussion

Nous avons observé que pour un large panel de valeurs de paramètres, la proportion des individus du groupe qui atteignent la source du stimulus (P_{all}) est plus grande que celle composée des individus stimulés seulement. Cela signifie que malgré l’absence de structure hiérarchique au sein du groupe, des individus stimulés sont capables d’influencer le comportement du groupe. Cette influence peut être expliquée par les simples interactions inter-individuelles, qui permettent aux individus de bénéficier de la connaissance d’autres individus (Laland et Williams, 1997; Reeb, 2000). Cela implique qu’il n’est pas nécessaire, au sein d’un groupe, que l’information soit possédée

par l'ensemble des membres, car cette information peut être transmise par des interactions locales entre individus. Dans notre modèle le comportement du groupe est un comportement émergent résultant de ces interactions inter-individuelles locales. Ce type de comportement global de groupe, induit par des interactions simples, est retrouvé pour de nombreux groupes d'animaux (Parrish et Hammer, 1997).

La proportion d'individus stimulés est identifiée comme le principal facteur expliquant la variance de P_{all} (tableau 6.2). Ce facteur explique aussi une grande partie de la variance de la proportion d'individus stimulés atteignant la source du stimulus (P_{stim}) (tableau 6.3). La figure 6.2a indique que peu d'individus stimulés sont nécessaires pour qu'une large proportion du groupe atteignent la source du stimulus, ce qui confirme les résultats de Huse et al. (2002) et Couzin et al. (2005). De plus grandes proportions d'individus stimulés au sein du groupe conduisent à une relation asymptotique (fig 6.4), ce qui confirme aussi les résultats de Couzin et al. (2005). Les valeurs précises de P_{all} dépendent de l'ensemble des paramètres, mais dans nos simulations, moins de la moitié du groupe était en général suffisant pour emmener presque l'ensemble du groupe vers la source du stimulus, dans les groupes de 100 individus à plus (cf figure 6.4). Quand la proportion d'individus stimulés est plus petite, le groupe se scinde en général en deux ou plus (résultats non présentés). Ce comportement est compatible avec les observations de terrain. Svensson et al. (2000) montrent la coexistence de deux types de bancs de gobies tachetés. De grands bancs stationnaires et de petits bancs, plus mobiles et à la cohésion plus grande. Ce comportement peut être expliqué par la présence, dans la population, d'individus possédant des motivations importantes (pour de la nourriture par exemple), qui pourraient se séparer des groupes principaux en entraînant avec eux des individus neutres vis-à-vis du stimulus. La figure 6.3c montre qu'une plus grande proportion d'individus stimulés conduit à de plus grandes valeurs de P_{stim} . Ce phénomène est causé par le fait que les individus stimulés se dirigent tous vers le même côté du groupe, et vont donc quitter le groupe ensemble. Lorsque la proportion d'individus stimulés diminue,

des individus stimulés isolés peuvent rester piégés dans le groupe (résultats non présentés).

Le nombre d'individus dans le groupe est le deuxième principal facteur explicatif de la variance de P_{all} (tableau 6.2). La figure 6.2b montre qu'une augmentation de la taille du groupe conduit à un accroissement de P_{all} . Un effet similaire est mentionné dans l'article de Couzin et al. (2005). Les études précédentes portaient sur des groupes de tailles modérées, de l'ordre de quelques centaines d'individus. Nos résultats suggèrent que cet effet d'accroissement persiste pour des groupes de plus grandes tailles, et que les différences entre des groupes de quelques centaines d'individus et des groupes de quelques milliers d'individus sont conséquentes. Un accroissement de la taille du groupe accroît largement l'efficacité du transfert de l'information. Pour le cas des poissons migrateurs, ces groupes peuvent atteindre des centaines de milliers d'individus, et il est probable que dans ce cas bien moins de la moitié des individus seraient nécessaires. D'un point de vue évolutif, ce résultat confirme l'intérêt pour un individu de se trouver dans un grand groupe plutôt qu'un petit. Être dans un grand groupe accroît la probabilité d'être influencé par l'information possédée par d'autres individus. Du point de vue du groupe, cela signifie que l'information est mieux transmise à l'ensemble quand le groupe est de taille importante. Ce résultat peut être expliqué au moyen d'observations des interactions spatiales entre les individus, dans des groupes de tailles différentes. Au cours de la simulation les individus stimulés traversent le groupe en se dirigeant vers la localisation de la source du stimulus. Ils influencent au passage les individus neutres, jusqu'à ce qu'un sous-groupe se sépare finalement du groupe initial. Dans le cas de groupes de grande taille, les individus stimulés ont besoin de plus de temps pour quitter le groupe principal. La figure 6.3d montre que pour les groupes de grande taille les valeurs de P_{stim} sont plus grandes aussi. Ceci implique que la taille du groupe facilite le regroupement des individus stimulés ; ils attirent alors statistiquement plus d'individus sur leur passage, étant plus nombreux et plus longtemps au contact des individus neutres. La

figure 6.6 témoigne d'une relation asymptotique entre la taille du groupe et la proportion des individus arrivés. En se basant sur ces observations on en déduit spontanément l'absence de taille optimale de groupe. La taille optimale de groupe est une notion qui fait couler de l'encre, et on trouve de nombreux articles à ce sujet (e.g., Williams et al., 2003; Pride, 2005). Être dans un grand groupe conduit à un accroissement des bénéfices pour les individus en terme de défense contre les prédateurs, par exemple, mais porte aussi des désavantages, comme l'augmentation de la compétition pour les ressources avec les autres membres du groupe. Ce compromis "beaucoup d'yeux - beaucoup de bouches" suggère qu'il y aurait une taille optimale de groupe (Pitcher, 1983; Giraldeau, 1988; Ritz, 1997; Avilés, 1999). Un tel compromis n'est pas présent dans notre travail, qui s'intéresse à un stimulus aux conséquences supposées positives, sans contrepartie. Un autre aspect bénéfique de la taille de groupe n'a pas été pris en compte dans notre approche. Plus la taille du groupe s'accroît, plus le nombre de sous-groupes possédant des connaissances différentes peut être important. Nous avons montré que l'information est mieux transmise dans les grands groupes que dans les petits, ce qui est confirmé par des observations expérimentales (Brown et Warburton, 1999). Mais nous pouvons ajouter également que la taille croissante du groupe permet une diversification de l'information disponible. Brown et Laland (2003); Reader et al. (2003) ont montré que les individus peuvent apprendre des comportements de leurs congénères. Être membre d'un grand groupe offrirait à ce titre à un individu la possibilité d'être confronté à plus de comportements différents, et donc lui donnerait un avantage par rapport aux individus membres de petits groupes.

La figure 6.2d montre que l'intensité du stimulus doit être importante pour que les individus stimulés aient une influence suffisante sur le groupe. Dans des études antérieures, ce paramètre avait été exploré pour des valeurs comparativement plus grandes (infinie pour Huse et al. (2002) puisque dans leur modèle les individus stimulés ne sont plus influencés par les individus naïfs) ou plus petites (l'équivalent de notre valeur 1

dans le cas du travail de Couzin et al. (2005)). Or il s'avère que des valeurs intermédiaires ont une influence sur la dynamique du groupe, et nos résultats montrent que c'est en particulier pour des valeurs intermédiaires que l'effet de la stimulation est le plus grand. Pour de faibles valeurs de l'intensité du stimulus, il a été observé que les individus stimulés pouvaient être piégés dans le groupe. Cet effet n'a pas été observé dans le modèle d'Huse et al. (2002), car les individus stimulés n'étaient plus influencés par les autres membres du groupe. La figure 6.3a suggère que pour une intensité du stimulus de 10, environ 40% des individus stimulés n'atteignent pas la source du stimulus, parce qu'ils sont piégés. Des observations complémentaires indiquent que certains de ces individus stimulés se sont séparés du groupe principal et se dirigent de façon biaisée vers cette source, mais ils sont accompagnés de trop d'individus neutres pour l'atteindre. Pour de plus grandes valeurs d'intensité très peu d'individus sont piégés. Néanmoins des valeurs trop grandes conduisent à une diminution de P_{all} (figure 6.2d, parce que les individus stimulés quittent le groupe trop tôt pour influencer efficacement le comportement de leurs congénères naïfs. L'influence du stimulus ne doit donc pas totalement supplanter l'influence des autres voisins sous peine d'obtenir une diminution de la transmission de l'information aux individus naïfs.

La figure 6.2c suggère une relation en forme de dôme entre P_{all} et le nombre maximal de voisins influents. Ce nombre peut être considéré comme une mesure de la cohésion du groupe ; en effet plus un individu considère d'influences des voisins dans sa sphère de perception, plus il est lié au groupe de façon importante. L'impact du nombre de voisins sur des propriétés émergentes du groupe ont déjà été étudiées (Inada et Kawachi, 2002; Viscido et Grünbaum, 2005) mais pas comme facteur majeur du transfert d'information. Nous démontrons ici l'existence d'un compromis entre cohésion du groupe et efficacité du transfert d'information au sein de ce même groupe. Si au sein d'un groupe les interactions sont telles que trop ou trop peu de voisins influencent un individu, cette efficacité de transfert est faible. La cohésion de groupe est fonction du

risque de prédation et de la recherche de nourriture (Sogard et Olla, 1997; Côté et Jelnikar, 1999). Nous soulignons ici un autre rôle de la cohésion entre individus sur le comportement de groupe, celui de facteur empêchant (si la cohésion est trop forte ou trop faible) ou facilitant (dans le cas d'un niveau de cohésion intermédiaire) le transfert d'information. Nous avons réalisé des simulations complémentaires afin d'explorer plus avant cette relation en forme de dôme. Nous avons observé que l'interaction entre la proportion d'individus stimulés et le nombre maximal de voisins influents expliquait une part significative de la variance de la proportion du groupe atteignant le stimulus (P_{all}) (tableau 6.5). Les résultats présentés dans la figure 6.5 montrent que le dôme s'élargit quand la proportion des individus stimulés s'accroît, ce qui indique que P_{all} devient de moins en moins sensible à l'effet cohésion du groupe. Au-delà de 20% d'individus stimulés P_{all} croît avec le nombre de voisins influents. D'après ces résultats une cohésion forte ne devient intéressante en terme d'efficacité de transfert d'information que pour des groupes comprenant une grande proportion d'individus stimulés. Dans le cas où le nombre de voisins influents est grand, les interactions entre les individus peuvent être considérées comme globales, c'est à dire que chaque individu influence plus ou moins tous les autres. Dans ces conditions nous observons une réponse binaire, où soit presque tous les individus atteignent la source du stimulus, soit presque aucun. Cette réponse dépend de la proportion des individus stimulés (figure 6.5), et dans le cas de l'expérience 4 le changement de réponse du groupe est obtenu pour une proportion d'individus stimulés entre 0,15 et 0,2. En-deça de cette valeur, c'est le comportement des individus non stimulés qui est prépondérant sur celui des individus stimulés, tandis qu'au-delà c'est le contraire. S'intéresser à la partie des courbes correspondant aux faibles valeurs du nombre maximal de voisins influents (1 à 10 sur la figure 6.5), c'est observer des comportements issus d'interactions où les effets locaux sont importants. Dans ces conditions le comportement dual n'est plus vrai. Pour des proportions d'individus stimulés entre 0,05 et 0,15, nous observons une courbe en forme de dôme semblable à celle de la figure

6.2c : P_{all} s'accroît entre 1 et 5 voisins, puis décroît. Pour des nombres maximaux de voisins influents vraiment faibles, l'information concernant la localisation de la source du stimulus est perdue, car elle ne peut être transmise assez efficacement dès individus stimulés vers les naïfs. Pour des nombres de voisins de plus de 5, la grande cohésion du groupe va amoindrir, pour les individus stimulés, l'importance de l'information de réaction face au stimulus, par rapport à celle de non réaction des individus naïfs. Dans cette optique, il semble plus intéressant pour un individu de prendre en compte un nombre limité de voisins dans son estimation de sa prochaine direction (mais pas trop peu), afin d'optimiser ses chances d'utiliser les informations présentes ailleurs dans le groupe, comme confirmé par la figure 6.3c. Les deux jeux d'observations présentées sur les figures 6.2c et 6.5 indiquent donc qu'un niveau intermédiaire de cohésion de groupe est optimal pour une transmission d'information, matérialisée ici par l'arrivée du plus grand nombre d'individus du groupe à la source du stimulus. Ces résultats complètent ceux d'études précédentes montrant qu'un nombre moyen de voisins est nécessaire au maintien d'une structure de groupe cohésive (Viscido et Grünbaum, 2005) et d'une bonne capacité à échapper aux prédateurs (Inada et Kawachi, 2002).

Nous mettons ici en relief la différence entre un comportement issu d'interactions essentiellement locales et un comportement issu d'interactions plus globales. Prendre en compte des interactions locales semble plus pertinent d'un point de vue biologique, du fait des contraintes de perception des individus, qui ne peuvent acquérir des informations précises sur l'ensemble du groupe dont ils font partie, en particulier pour les bancs pélagiques composés de centaines de milliers d'individus. La figure 6.3b montre un lien fort entre le nombre de voisins influents et la proportion d'individus stimulés atteignant le stimulus (P_{stim}). Ce facteur explique en effet la plus grande part de variance de P_{stim} (tableau 6.3). Il semble clair qu'un accroissement de la cohésion du groupe (plus de voisins influents) provoque une augmentation du phénomène de piégeage des individus stimulés dans le groupe, et donc une diminution de P_{stim} .

D'un point de vue évolutif, nous confirmons ici que des différences individuelles simples en terme de comportement peuvent suffire à produire des propriétés émergentes du groupe. En effet une différence de motivation de certains individus conduit à un changement global du comportement du groupe. Nous montrons que les relations entre les individus sont des paramètres critiques, dans la mesure où trop ou trop peu d'interactions avec les congénères peuvent amener moins de bénéfices. Une conclusion similaire est obtenue pour l'intensité de l'attraction du stimulus. Ce paramètre peut être considéré comme une mesure du degré de motivation des individus stimulés, et nos résultats montrent qu'une motivation individuelle trop grande ou trop faible est au détriment des bénéfices du groupe. Les modèles individu-centrés sont des outils utiles pour informer de l'impact d'un comportement individuel sur les réactions d'un groupe, puis en retour sur les profits de cette réaction pour les individus. Nos résultats concernant l'effet de la proportion des individus stimulés sur le groupe sont en accord avec ceux d'autres modèles de la littérature, qui sont basés sur des descriptions différentes du mouvement des individus et des paramètres différents (Huse et al., 2002; Couzin et al., 2005). Ceci suggère que la nature précise des équations utilisées pour représenter les interactions ne modifie pas qualitativement les résultats concernant la réaction du groupe. Ces modèles sont donc de bons outils d'évaluation, au moins qualitative, des phénomènes émergents dans les groupes.

La présente partie illustre l'utilité d'un modèle de ce type dans l'étude des interactions intra-groupes, très difficiles voire impossibles à acquérir par l'expérience ou l'observation de terrain. En séparant et détaillant des comportements simples mais suffisants pour réaliser un comportement émergent complexe, il est possible de mesurer le lien entre les comportements individuels et les phénomènes émergents qui en découlent. Le type de réponse du groupe au stimulus suit très clairement des principes émergents. Ce sont les interactions entre individus aux comportements simples qui induisent une réponse très

souple du groupe, pris dans son ensemble. L'étude statistique des interactions entre les paramètres du modèle permet une étude des conditions optimales pour l'émergence de comportements de groupe, au regard du transfert d'information. En retour elle permet de proposer que ces conditions ont pu déterminer les stratégies apparues au cours du temps dans les groupes, au niveau individuel.

L'étude détaillée dans ce chapitre a porté sur le cas d'un stimulus positif, attractif pour le groupe considéré. Le chapitre suivant du travail va traiter d'un autre cas trouvé dans les situations naturelles, celui de la stimulation par un signal interprété comme négatif par le groupe.

Chapitre 7

Propagation des vagues d'agitation dans les groupes

7.1 Introduction

L'observation acoustique de bancs d'anchois (Gerlotto et al., 2006) dévoile au sein même de la structure du banc des hétérogénéités de densité, ainsi que des phénomènes de réflexion anormale du faisceau sonar. Un large banc peut être dissocié en différentes zones, dont la densité varie. Les zones de très faible densité sont nommées des vacuoles. Les zones de haute densité sont nommées des noyaux. Ces deux structures de banc sont relativement stables dans le temps. Un autre phénomène peut apparaître ponctuellement dans un banc. Il se matérialise par un "flash" de signal sonar, prenant la forme d'une vague s'écartant d'un point unique, souvent situé au centre d'une future vacuole. Dans la plupart des cas ceci se produit lorsqu'un prédateur s'approche du banc.

D'autres groupements animaux présentent de tels flashes, En effet, des volées d'oiseaux soumises à des ensoleillements importants peuvent montrer, lors d'un brutal changement de direction, de tels flash se propageant extrêmement vite le long de la volée (Potts, 1984; Couzin et Krause, 2003). Tout comme dans le cas de ces vagues dans les

volées d'oiseaux, les vagues de changement d'écho sonar dans les bancs se déplacent à plusieurs dizaines de mètres par seconde. Cette vitesse est de 10 à 100 fois supérieure à celle des vitesses de pointe atteintes par les poissons en question. Il est donc impossible que de telles vagues soient dues aux simples déplacements des individus. Les observations sur les volées d'oiseaux utilisent l'angle formé par l'animal et des systèmes de caméra, pour étudier la façon dont se propagent ces changements d'orientation au sein de la volée (Pomeroy et Heppner, 1992). Il m'est donc possible de poser l'hypothèse que les vagues observées au sein des bancs correspondraient aussi à des changements d'orientation des poissons. Des études ont en effet montré l'impact de l'orientation des poissons sur l'enregistrement sonar (Chu et al., 2003) et ont conduit à l'élaboration de modèles dont le but est de déterminer l'orientation des animaux en fonction de leur l'écho sonar commencent à émerger. D'autres s'intéressent à l'étude de la vitesse des individus précise des individus (Demer et al., 2000), qui peut alors être comparée à celle de ces phénomènes de vague.

Les vagues d'agitation observées sur les échos sonars sont souvent suivies d'une phase plus lente durant laquelle la partie du banc dans laquelle les vagues se sont propagées devient très homogène et relativement dense. Ces deux caractères, sont les témoins d'une situation de stress (cf section 1.2.1 page 5. Cette vague de propagation d'un signal, qui se traduit au niveau du sonar par la modification de l'intensité du signal, pourrait donc être due à une modification du niveau de stress des individus, qui se traduirait par un changement de leur orientation vis-à-vis du faisceau sonar.

Afin de tester cette hypothèse, il convient de revenir à un niveau d'observation qui permette de mieux comprendre les mécanismes internes mis en jeu dans les bancs lors d'une situation de stress. Je me suis donc intéressé à des expériences réalisées par Radakov (1973) en bassin. De ces expériences il me sera possible de développer un modèle individu-centré, qui, à l'instar des travaux présentés précédemment, inclura les comportements individuels fondamentaux intervenant dans les situations de stress.

La forme des poissons et leur répartition au sein du banc font que celui-ci constitue un très bon atténuateur de son. Le son se propage donc très mal d'une extrémité à l'autre du banc. La lumière est encore plus absorbée, du fait de l'encombrement occasionné par les individus. La propagation d'un signal quelconque au sein d'une structure telle qu'un banc ne peut donc s'envisager que par des sauts locaux du signal d'un individu à un autre. Il est donc logique d'étudier un tel phénomène au moyen de modèles individu-centrés, qui comme je l'ai montré, s'adaptent parfaitement à ces problématiques.

7.2 Méthodes

7.2.1 Observations expérimentales

7.2.1.1 Observations expérimentales des vagues

Les vagues de signal, encore appelées vagues d'agitation, ont été observées lors de nombreuses expériences, comme celles réalisées par Breder (1959). Il observe que lorsque seuls les quelques membres périphériques d'un banc réagissent à l'émission d'un son, et que leur réaction déclenche une vague de mouvement se propageant au sein du groupe. La vitesse de cette vague est clairement plus lente que celle du son (dans l'eau, mais aussi dans l'air). Les mouvements de cette vague se caractérisent par le fait que le "départ précipité" des individus en périphérie du groupe engendre un accroissement de l'activité de tous les membres du banc, qui se propage en quelques secondes à tout le banc. La dynamique précise de la propagation dépend de la taille et la structure du banc. Au sein du banc, la réaction de chaque individu est due à la fois à sa perception du son en lui-même, quand le stimulus d'excitation est un son, et à la perception de l'excitation de ses voisins. L'importance relative de ces deux causes varie de 0 à 100% suivant la position de l'individu du banc par rapport à la source du stimulus.

Des expériences sur les vagues ont été conduites pour l'espèce *Atherinomorus* (Radakov, 1973) sur des bancs situés dans leur milieu naturel, dans de larges enclos de filets, et en aquarium. Différentes sources de stress ont été employées :

- un propulseur à deux pales tournant au-dessus de la surface.
- un émetteur acoustique, reproduisant des sons correspondant à ce que les individus au repos perçoivent normalement, ou bien des pulsations, reproduisant des situations de stress.
- des bulles d'air comprimé.

Ces stimuli sont donc visuel pour le premier, acoustique pour le deuxième, visuel et acoustique pour le troisième. Les observations ont été tirées d'images issues de films enregistrant la réaction des bancs.

La stimulation n'est réalisée que sur une partie du banc, afin d'étudier le phénomène de propagation de la partie stimulée vers la partie non stimulée. Par exemple l'action des pales est effective sur un rayon de 0,6 à 0,8 m. La réaction des individus au sein de cette zone est simultanée ou quasi-simultanée (dans la limite de la précision de la caméra).

L'action du propulseur ne crée pas immédiatement de réaction auprès des individus stimulés. Un temps de latence de 0,25 à 0,5 seconde est observé, durant lequel les individus ne modifient pas leur comportement. Ensuite la vague d'agitation se propage le long du banc. C'est une zone se translatant rapidement dans laquelle les individus réagissent aux actions de leurs voisins en changeant leur orientation. Des mouvements de déplacement ne sont pas observés à cette échelle, car la vague se déplace très vite..

La vitesse mesurée de la vague d'agitation est de 11,8 à 15,1 $m.s^{-1}$, ce qui est bien plus rapide que la vitesse maximale des spécimens de *Atherinomorus*, qui est d'environ 1 $m.s^{-1}$. La distance de propagation de cette vague dépend de nombreuses conditions, comme l'habituation des poissons ou encore leur état lors de l'émission du stimulus. Il peut également arriver qu'une vague ne soit pas du tout émise.

Des observations à plus grande échelle ont été réalisées sur des bancs d'anchois

(Gerlotto et al., 2006). Dans ce cas, le stimulus répulsif était un prédateur (lion de mer). A l'approche de celui-ci, une vague d'agitation est perceptible dans le banc qui se propage à des vitesses de l'ordre de $7,5 \text{ m.s}^{-1}$ (cf figure 7.1, ce qui est proche de la vitesse observée par Radakov (1973). Dans ces observations sur les bancs d'anchois, il semble que le signal porté par la vague d'agitation ne s'affaiblisse pas, ou peu, au cours du temps, permettant de porter l'information à des distances supérieures à 100 mètres.

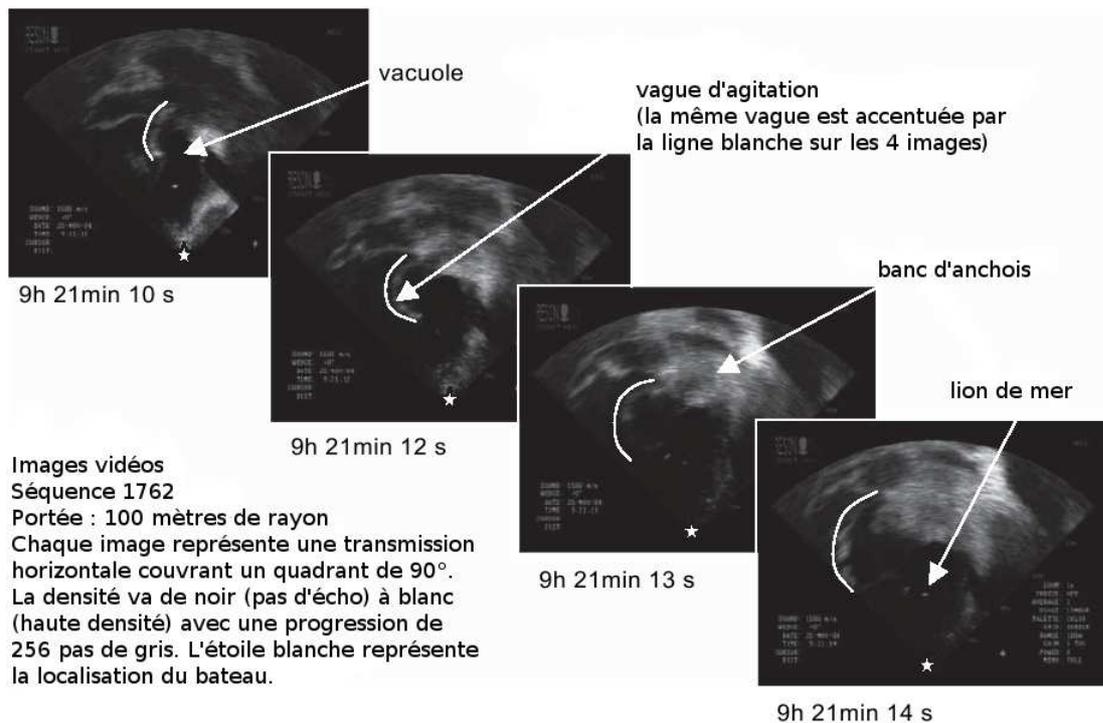


FIG. 7.1 – Images vidéo de la distribution de poissons sur un plan horizontal au bord d'un bateau, par utilisation d'un sonar à rayons multiples. La séquence est de 4 secondes. Les bancs d'anchois, les lions de mer, et le déplacement de la vague d'agitation sont visibles. (Gerlotto et al., 2006)

7.2.1.2 Études des réactions d'un groupe à un prédateur

La perception des prédateurs peut se faire par plusieurs mécanismes : la vision, la perception mécano-acoustique, et les perceptions chimiques (Domenici, 2002). Le système mécano-acoustique a une liaison directe avec les cellules Mauthner, responsables de la réponse de fuite, ce qui provoque une latence de réaction d'environ 10 à 20 ms. Le

système visuel quant à lui est relié à ces cellules par un réseau plus long, ce qui cause des temps de latence plus longs (40 ms).

La proie doit réaliser une réaction optimale, dans le temps et dans l'espace, vis-à-vis de la présence du prédateur. Si les études expérimentales témoignent de la latence entre stimulus et réaction, elles ne traduisent pas la réelle approche d'un prédateur. Celle-ci constitue un stimulus progressif, qui ne provoque pas forcément le départ des individus dès qu'il est perçu, dans la mesure où ce départ est une activité énergétiquement coûteuse notamment. De plus, un départ tardif peut correspondre à la stratégie du *matador*, c'est à dire un évitement du prédateur au dernier moment (Domenici, 2002). Les trajectoires de départ observées ou prévues par des modèles ne s'accordent pas rigoureusement (figure 7.2).

La vitesse de pivotement des individus témoigne souvent de l'existence de deux types de réactions au prédateur, la réaction lente (434 à 593 $deg \cdot s^{-1}$) et la réaction rapide (766 à 1023 $deg \cdot s^{-1}$) (chez *Squalus acanthias*, Domenici et al., 1997). La vision et l'ouïe transitent par des voies de transduction neurales différentes. La vision est plus lente que l'ouïe (Domenici, 2002). Néanmoins, il n'y a pas pour le moment à ma connaissance de certitude quant au lien entre ces différences et l'existence de deux types de réponses.

7.2.1.3 Vitesse de transmission du signal de fuite

Certaines études ont visé à mesurer le temps entre le premier signe de fuite à une extrémité du banc et le dernier signe à l'autre bout du banc. Ce temps est rapporté à la distance entre les deux individus concernés et donne une vitesse moyenne de propagation. La vitesse de transmission ne semble pas dépendre de la taille du banc. Dans le cas de l'étude de Godin et Morgan (1985), la vitesse de transmission est deux fois plus grande que la vitesse d'approche du prédateur, ce qui permet donc aux individus de ne le percevant pas d'initier une réponse avant que celui-ci ne les atteigne.

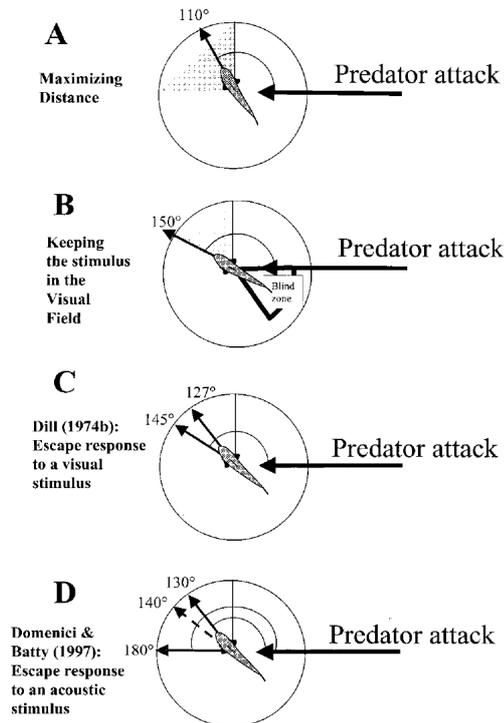


FIG. 7.2 – Types de trajectoires de fuite d'une proie à l'approche d'un prédateur, théoriques et expérimentales. Les angles sont notés en considérant l'arrivée du prédateur à 0° . (A) Réponse théorique d'évitement d'un hareng, le grisé correspondant à différentes vitesses relatives entre proie et prédateur. (B) Trajectoire de fuite théorique permettant de conserver le prédateur dans son champ de vision. (C) Données issues de Dill (1974) sur l'angle moyen d'échappement obtenu à partir d'un modèle (127°) ou d'observations expérimentales (145°). (D) Données issues de Domenici et al. (1997) sur les trajectoires les plus pratiquées par les harengs en bancs (140°) suite à un stimulus acoustique.

7.2.2 Conception du modèle

Le système de la vague d'agitation revêt des caractéristiques particulières, qui m'ont incité à choisir un modèle un peu différent de celui utilisé dans le cas du stimulus attractif. En effet, la caractéristique du type de réaction liée aux vagues d'agitation est de concerner surtout la direction dans laquelle les individus se positionnent. Les constantes de temps liées à ces réactions sont telles que le déplacement peut presque être négligé. Deux choix s'offrent donc pour décider de la forme de modèle que je vais employer.

7.2.2.1 Un modèle basé sur la répulsion par le prédateur

Ce type de modèle est basé sur celui décrit dans le chapitre 3 (page 37). Les trois comportements individuels de base, attraction, alignement et répulsion, sont conservés, et un quatrième comportement est ajouté, celui de répulsion par le prédateur. Ce type de modèle est le plus parcimonieux, car il n'ajoute pas de comportement différent pour les poissons virtuels, par exemple par rapport au modèle utilisé pour l'étude de l'influence d'un stimulus positif sur le banc, et ce contrairement à celui présenté dans le paragraphe suivant. Dans cette mesure, les résultats obtenus peuvent être mis en rapport, et comparés de façon plus sereine, à ceux obtenus dans les simulations utilisées au chapitre 6 (page 101).

Dans ce type de modèle, l'observation de la vague ne pourra se faire qu'en observant le changement de direction de déplacement réalisé par les individus.

7.2.2.2 Un modèle basé sur un état de stress et la répulsion par le prédateur

Ce type de modèle, quant à lui, ajoute un état à certains individus, le *stress*. Cet état les fait réagir différemment par rapport aux autres, de la même façon que les individus stimulés réagissent différemment dans l'expérience du chapitre 6 (page 101). Dans ce cas néanmoins, cette différence de réaction touche également les interactions entre les individus, c'est-à-dire que le *stress* modifie l'intensité des forces d'interaction entre individus. Dans les observations expérimentales, il s'avère que certains individus s'orientent différemment vis-à-vis du sonar. Le stress sera considéré comme une variable provoquant chez l'individu un changement d'orientation aboutissant à cette différence d'écho sonar. Il a été montré que les individus soumis à des signaux chimiques, ou placés dans des conditions de stress, réalisent des réponses différentes à la présence d'un prédateur (Hartman et Abrahams, 2000; Wisenden et al., 2004), et cette variable traduit ce phénomène.

Dans ce type de modèle, la vague correspond à un changement d'état des individus entre l'état normal et l'état de stress.

7.2.2.3 Lequel choisir ?

J'ai réalisé des simulations préliminaires permettant d'observer le comportement des deux modèles. Néanmoins, d'un point de vue théorique, l'utilisation d'un modèle individu centré ne se justifie pas dans un des deux cas. En effet, l'intérêt d'un modèle individu centré est de pouvoir réaliser l'étude des influences locales des individus entre eux. Dans le cas du deuxième modèle, finalement, le problème peut être résolu par l'application de principes liés à la diffusion d'un signal dans un milieu hétérogène. Dans ce cas, l'utilisation d'équations aux dérivées partielles semble plus adaptée (van Rossum, 1999). Dans la mesure où un autre outil permet une analyse plus précise du phénomène, quand il est conceptualisé de la sorte, je ne m'attarderai pas sur son étude au moyen d'un modèle individu centré.

Il y a également entre les deux types de modèles une différence de parcimonie. Dans un cas on modifie le modèle de départ en ajoutant une nouvelle variable à chaque individu, le stress. Dans l'autre cas le modèle n'est pas modifié. Par soucis de parcimonie, et parce que je désirais rester dans des problématiques individu centrées, c'est la première conception qui a été retenue.

7.2.3 Description du modèle

Comme dans le chapitre précédent, la description du modèle suit le protocole OOD (Overview - Design -Details) défini par Grimm et al. (2006) pour la description des modèles individu-centrés et systèmes mutli-agents.

7.2.3.1 But

Le but de ce modèle est d'étudier la propagation d'une vague d'agitation au sein d'un groupe animal. Cette vague est provoquée par la perception d'un danger par une partie du banc et a donc un effet répulsif.

7.2.3.2 Variables d'état et échelles

Le modèle a trois échelles hiérarchiques : le groupe, l'individu et l'environnement. Les individus sont caractérisés par les variables d'état suivantes : position, direction, taille du champ de perception, nombre de voisins influents, vitesse, distance au stimulus. Un individu est un point sans dimension localisé dans l'espace virtuel. Le groupe est caractérisé par la variable d'état suivante : parcours par une vague (booléen). Les individus se déplacent dans un espace virtuel continu, à trois dimensions. Les simulations s'écoulent en pas de temps discrets. À chaque pas de temps Δt les individus se déplacent d'une distance fixe. Une simulation dure 200 à 400 pas de temps. Cette durée a été choisie pour permettre à la vague d'agitation de terminer sa course, même dans les situations les moins favorables, c'est à dire quand la vague est lente et amortie. L'environnement est constitué du prédateur, qui possède une localisation définie, et est immobile.

7.2.3.3 Vue générale du processus

Le processus liant le temps et les mouvements des individus suit la même loi qu'en section 6.2.1.3 (page 106).

Tous les individus sous une distance seuil, perçoivent le stimulus. Cette distance définit donc en moyenne la proportion d'individus touchés par le stimulus au départ de la simulation. Lorsqu'un individu perçoit le stimulus, et tant qu'il demeure à distance inférieure au seuil, il utilise la règle de répulsion prioritairement à toute autre. La force du stimulus est ici importante (sensiblement celle des plus hautes valeurs vues dans le chapitre 6 (page 101)).

7.2.3.4 Concepts du modèle

- Emergence : la vague d'agitation est le phénomène émergent étudié.
- Perception : les individus possèdent un champ de perception au sein duquel ils peuvent évaluer la position et la vitesse des autres individus. Ils possèdent également un champ de perception leur permettant d'évaluer la distance au stimulus de danger.
- Interaction : les interactions entre deux individus sont de trois types, attraction, alignement et répulsion. Elles sont pondérées par une fonction de la distance entre les individus. Les individus interagissent avec leurs voisins et moyennent les interactions avec eux (cf section 3.2.2.2 page 48).
- Aspect collectif : les règles d'interaction sont choisies pour provoquer avec certitude la formation d'un groupe.
- Observation : on mesure la présence de la vague d'agitation. Celle-ci est considérée comme une modification concertée de l'orientation des individus, se déplaçant dans le sens opposé à la présence du prédateur. Les observations sont aisées lorsqu'une représentation graphique dynamique est employée. Mais pour automatiser le processus, la méthode suivante a été retenue : Le groupe est scindé en 10 tranches égales, dans le sens de l'éloignement par rapport au stimulus. Les directions moyennes des individus de chaque tranche sont mesurées au cours du temps. Une vague est considérée comme présente si le changement de direction se propage jusqu'au bout du groupe progressivement.

7.2.3.5 Entrées et sous-modèle

Ces deux aspects de la description du modèle sont les mêmes qu'à la sous-section 6.2.1.6 (page 109).

7.2.3.6 Initialisation

Un groupe de 500 individus est initialement placé dans un cube de $800 \times 400 \times 400U$. Dans ce cube les individus ont initialement une position et une direction de déplacement aléatoires. Le stimulus de danger est positionné à une distance variable du groupe, définissant ainsi la proportion d'individus qui le percevront dès le début de la simulation. Afin de s'affranchir d'éventuels biais dus au positionnement initial des individus, 10 tirages aléatoires des positions et directions sont réalisées pour chaque jeu de paramètre.

7.3 Résultats

Je teste l'influence de différents paramètres sur la variable mesurée, en réalisant 10 tirages aléatoires des positions et directions initiales. Cette méthode permet de s'affranchir d'éventuels biais liés aux orientations initiales des individus, qui pourraient accroître ou diminuer les chances d'apparition de vagues. C'est donc bien le nombre de vagues apparues sur 10 tirages qui est mesuré.

- Influence de la proportion d'individus touchés par le stimulus au départ de la simulation (30%, 50%, 70%),
- Influence de la distance maximale de perception des individus : 100, 200 et 500 U,
- Influence du nombre de voisins influents : 1, 5 et 20 voisins,
- Influence de la vitesse des individus : 0.1, 0.5 et 1 U/pas de temps.

Puisque je réalise 10 répétitions par jeu de paramètres cela m'a conduit à faire $10 * 3 * 3 * 3 * 3 = 810$ simulations.

7.3.1 influence des paramètres seuls à seuls

Influence de la proportion d'individus touchés par le stimulus au départ de la simulation Une analyse de variance a été effectuée sur les données, afin de déterminer si la différence entre les valeurs est bien significative. Elle l'est avec une probabilité de 0.0014. Lorsque le prédateur a une grande zone d'interaction, le nombre d'individus repoussés dès le début de la simulation est plus grand (cf figure 7.3a). Ce nombre est très corrélé à la présence des vagues.

Influence de la distance maximale de perception Une analyse de variance a été effectuée sur les données, afin de déterminer si la différence entre les valeurs est bien significative. Elle l'est particulièrement avec une probabilité de 0.0002. Le nombre moyen de vagues d'agitation s'accroît avec la distance de perception des individus (cf figure 7.3b).

Influence du nombre de voisins maximal Une analyse de variance a été effectuée sur les données, afin de déterminer si la différence entre les valeurs est bien significative. Elle l'est avec une probabilité de 0.0022. De la même manière que dans le chapitre 5 (page 81), il semble qu'un nombre de voisin faible ou élevé soit défavorable à la création et la propagation d'une vague d'agitation et qu'un nombre intermédiaire (5 sur la figure 7.3c) soit favorable.

Influence de la vitesse des individus La figure 7.3d semble indiquer une différence de probabilité d'apparition de vague en fonction de la vitesse. Néanmoins, une analyse de variance sur les résultats indique que la vitesse n'est pas un facteur déterminant de l'apparition des vagues.

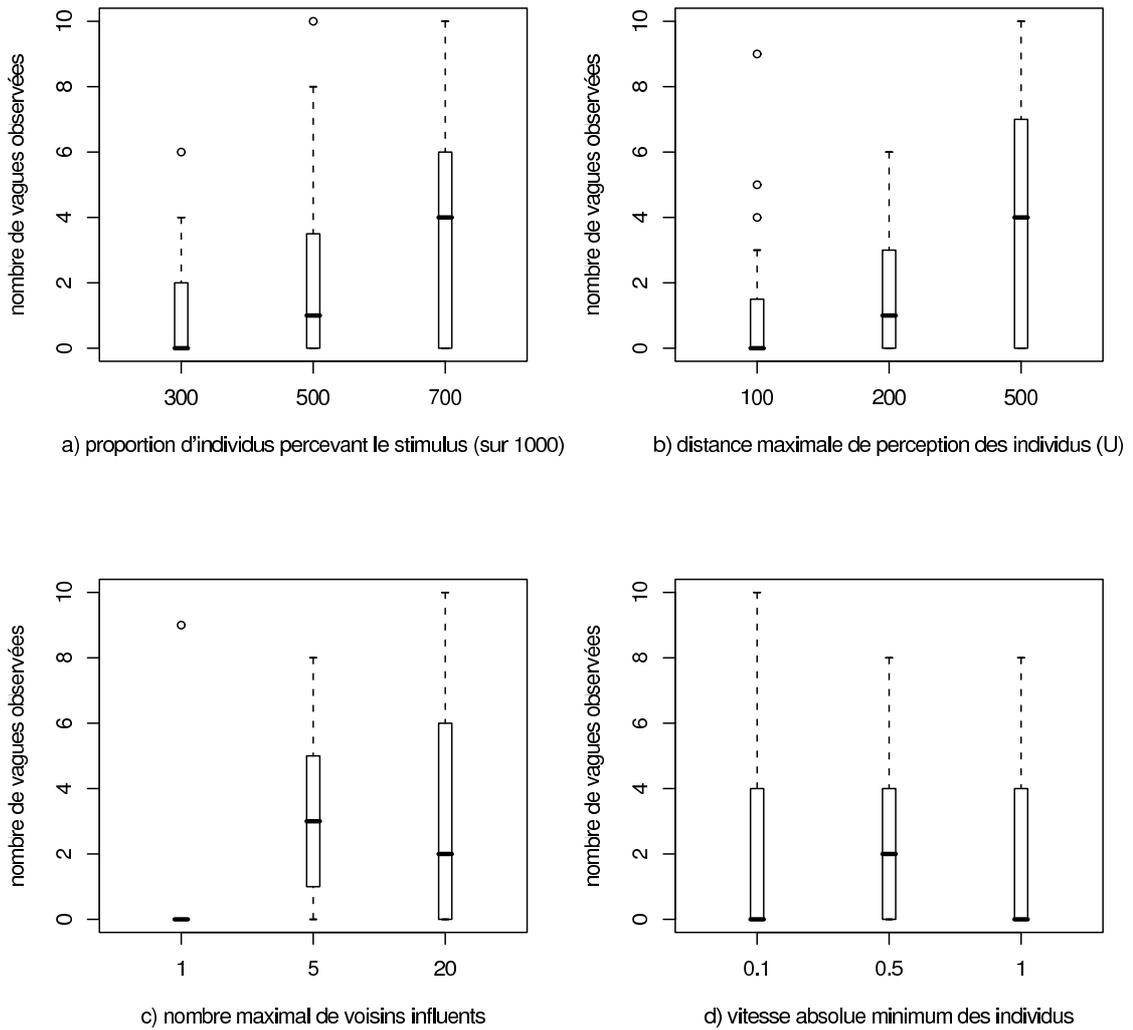


FIG. 7.3 – influence des paramètres sur le nombre moyen de simulations où une vague d'agitation s'est propagée.

7.3.2 interactions

Une anova a été réalisée avec le logiciel R, prenant en compte les interactions entre les différents paramètres. Les résultats sont portés sur le tableau 7.1. Il y a une interaction forte entre les variables 'distance maximale de perception' et 'nombre maximal de voisins influents'. Afin de détailler quelques peu cette interaction, j'ai décomposé sur la figure 7.4 le nombre de vagues en fonction des deux paramètres. Ce faisant, il est possible d'observer que pour une distance maximale de perception faible, un optimum du nombre de voisins existe. Pour de grandes distances de perception, cet optimum est

	Df	Sum Sq	Mean Sq	F value	Pr(>F)
(1)nombre maximal de voisins	1	79.024	79.024	18.9544	4.291e-05
(2)distance maximale de perception	1	114.008	114.008	27.3455	1.561e-06
(3)proportion d'individus percevant le stimulus	1	85.630	85.630	20.5388	2.236e-05
(1) : (2)	1	104.859	104.859	25.1510	3.599e-06
(1) : (3)	1	5.021	5.021	1.2043	0.2761
(2) : (3)	1	2.738	2.738	0.6567	0.4204
Residuals	73	304.348	4.169		

TAB. 7.1 – analyse multivariée des résultats de simulation, prenant en compte les interactions entre les variables.

modifié et un grand nombre de voisins pris en compte accroît le nombre de vagues.

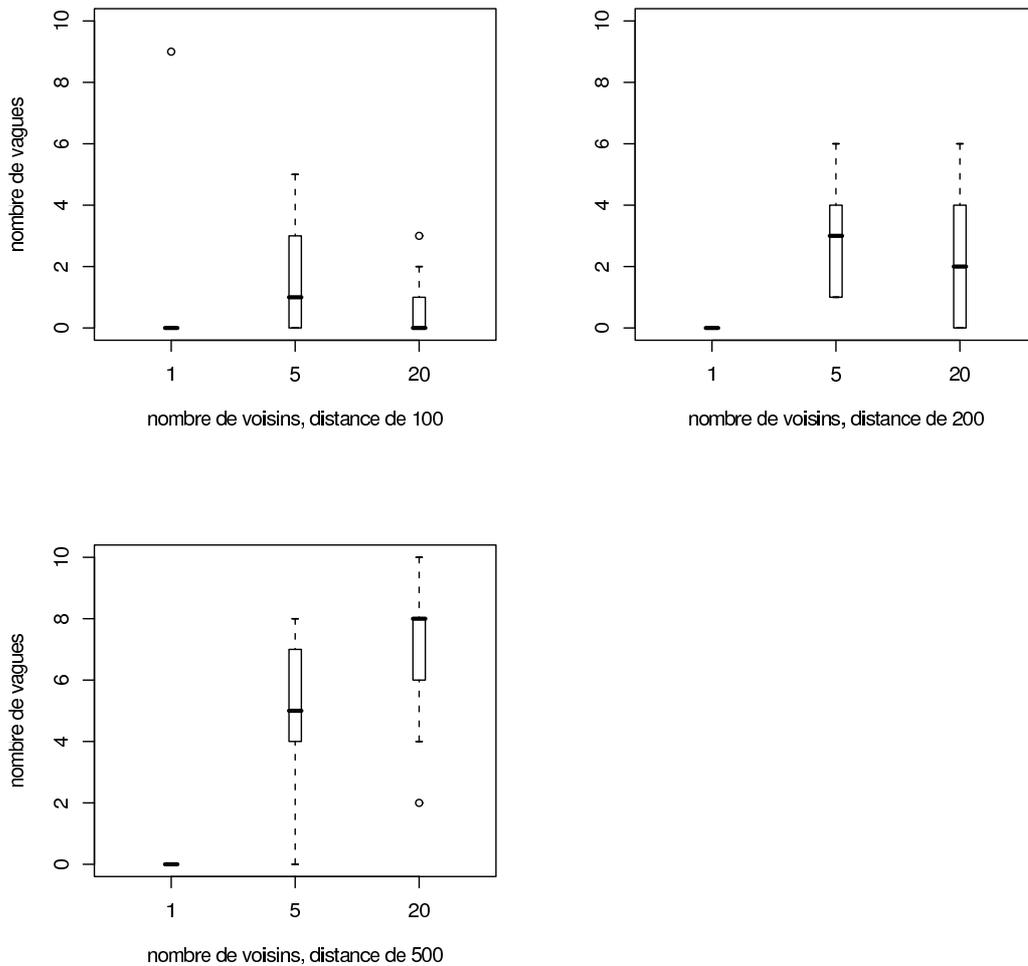


FIG. 7.4 – Interactions entre les variables 'distance maximale de perception' et 'nombre maximal de voisins influents'

7.4 Discussion

Les vagues d'agitation observées dans les bancs de poissons (Radakov, 1973; Gerlotto et al., 2006) et les volées d'oiseaux citeppomero1992 sont nettement plus rapides que les individus eux-mêmes. Elles sont matérialisées par la modification coordonnée des directions des individus, légèrement décalées dans le temps car réalisées par des interactions de proche en proche entre les individus. J'ai étudié différents paramètres ayant une influence sur les interactions entre les individus, afin de déterminer si ces vagues peuvent avoir lieu dans toutes les conditions ou seulement dans des cas particuliers. J'ai réalisé à cette fin une observation d'un banc théorique, placé dans des conditions géométriques similaires à celles réalisées par Radakov (1973). Ce banc est soumis à la présence d'un prédateur virtuel, correspondant au signal sonore des expériences de bassin. Le banc est constitué d'individus identiques, dont seuls les plus proches du prédateur sont sensibles à sa présence et y réagissent par un comportement de répulsion. La vague d'agitation est mesurée en observant la proportion d'individus se déplaçant dans une direction opposée à celle du signal du prédateur. C'est l'accroissement de cette proportion de façon progressive au sein du banc en direction de la partie distale au prédateur, qui est considéré comme une vague..

J'ai observé tout d'abord que le nombre de vagues émises au sein du groupe est directement corrélée à la proportion d'individus soumis à la présence du prédateur (cf figure 7.3a). Cet effet est probablement dû à un phénomène d'entraînement de masse. Les individus stimulés et repoussés influencent d'autant plus les autres qu'ils sont nombreux, alors qu'un petit nombre aura tendance à être plus influencé par le mouvement des autres, non stimulés, et perdront très vite leur orientation initiale en éloignement du prédateur. Dans les expériences de Radakov (1973) le nombre d'individus percevant le stimulus est probablement relativement grand, dans la mesure où le bassin est de petite taille comparativement à l'intensité du signal.

J'ai mis en exergue l'impact positif d'une augmentation du champ de perception sur

la propagation de la vague (cf figure 7.3b). La structure des fonctions qui déterminent l'intensité de l'attraction et de la répulsion en fonction de la distance, est telle qu'un grand champ de perception diminue dans les moyennes distances l'impact de l'attraction et de l'alignement, dont les valeurs croissent lentement jusqu'à un maximum (cf fonction illustrée sur la figure 6.1 page 107). Un large champ de perception ne permet pas en général une perception d'individus plus distants qu'un petit champ, dans la mesure où le nombre de voisins pris en compte est limité. Par contre, il provoque une diminution de l'impact des comportements d'attraction et de répulsion par rapport à l'alignement. Dans la mesure où le phénomène de propagation de vague est déterminé par la modification concomitante des directions de nombreux individus, donc leur alignement, je suggère que c'est l'effet de renforcement du comportement d'alignement qui explique l'augmentation du nombre de vagues avec l'accroissement de la zone de perception. Cette hypothèse pourrait être testée en comparant ces résultats avec des simulations se basant sur des fonctions à seuils, par exemple la fonction AARa (figure 5.1 page 84). .

Dans le même ordre d'idée que dans le chapitre 6 (page 101), j'ai étudié ici l'impact du nombre de voisins influents sur la propension du groupe à présenter un phénomène de propagation de vague. Il s'avère qu'un nombre de voisin optimum apparaît ici aussi favoriser le phénomène de propagation. L'information matérialisée par la vague a besoin pour une propagation optimale d'un lien ni trop fort ni trop faible entre les individus. Ce paramètre interagit avec la distance maximale de perception des individus (cf figure 7.4 et table (7.1). Lorsque la distance maximale de perception est grande, on ne perçoit plus cet optimum. Lorsque la distance de perception est faible, il est probable que les individus ne puissent percevoir toujours tous les plus proches voisins qui leurs sont autorisés pour leur déplacement. Il y a une interaction positive entre distance maximale de perception et nombre maximal de voisins influents, ce qui induit l'hypothèse qu'une vague de propagation a plus de chances d'apparaître dans un groupe où les individus

possèdent des interactions importantes.

J'ai observé l'influence de la vitesse des individus sur la présence de la vague (Figure 7.3d). Cette vitesse n'a que peu d'impact sur la probabilité d'apparition d'une vague de propagation de signal. Dans ce modèle, la vitesse nette des individus est relativement faible, ce qui traduit une capacité à changer d'orientation rapidement. Manifestement, tant que la vitesse de rotation est rapide comparativement à celle de déplacement nette, celle-ci n'a que peu d'impact sur les chances d'apparition d'une vague.

Discussion générale

Modéliser par l'informatique les groupes dynamiques

Des systèmes complexes

Un système complexe est composé d'un grand nombre d'entités en interactions locales et simultanées. Il a la majorité des propriétés suivantes :

- tout le monde n'interagit pas avec tout le monde, certains liens sont privilégiés.
- les interactions sont locales, de même que la plupart des informations. Cela traduit également l'absence d'organisation centrale.
- il y a présence de boucles de rétroaction, qui font que l'état d'une entité a une influence sur son état futur via celle des autres entités.
- les entités constituant le système peuvent elles-mêmes être des systèmes complexes.
- le système est ouvert et soumis à l'extérieur, par des flux d'énergie et d'information.

De plus un système complexe possède certaines propriétés remarquables, dont les suivantes :

- auto-organisation et émergence. Cette dernière pourra se définir comme le fait que l'ensemble est plus que la somme des parties. On ne peut ainsi pas comprendre l'ensemble à partir de l'unique étude des parties. L'ensemble adopte de plus un comportement caractérisable issu des interactions entre ces parties.

- émergence de propriétés et de motifs au sein de la structure.
- robustesse locale et fragilité. Les petites perturbations locales ont peut d'effet, et des perturbations peu importantes mais bien ciblées peuvent modifier globalement le système.
- La connaissance d'une partie du système ne permet pas de connaître l'état moyen.
- plusieurs échelles temporelles et spatiales apparaissent.

Les groupements animaux, dont les bancs de poissons, pris en compte dans ce travail, entrent adéquatement dans cette définition.

Ce type de système ne peut simplement être mis en équations, du fait de l'accumulation de variables interconnectées. En effet l'hétérogénéité au sein du groupe, mais aussi la présence d'interactions essentiellement locales apporte une complexité non gérable par des techniques purement mathématiques. Pour étudier ces systèmes, la simulation informatique est la stratégie la plus efficace à l'heure actuelle.

La simulation informatique réalise une sorte de double théorique du système. Chaque individu virtuel possède des qualités communes à sa catégorie, mais aussi spécifiques. Chaque individu virtuel est géré séparément et interagit virtuellement avec les autres. Ainsi, le système possède une complexité de même ordre que le réel. Le défaut inhérent à cette méthode est qu'elle ne peut apporter que des conclusions statistiques aux problèmes donnés, dans la mesure où les études ne sauraient être qu'une accumulation de simulations successives. En ceci, les études informatiques de ces systèmes sont les plus proches des expériences réelles, par exemple en bassin. Les études informatiques apportent néanmoins deux avantages certains :

Premièrement elles permettent de réaliser un nombre d'expériences bien plus grand, ce qui leur confère un poids statistique plus fort. Deuxièmement, le nombre d'individus simulable est plus grand, et proche des maximums trouvés dans la nature, ce qui permet de modéliser directement les grands groupes, là où les expériences par exemple en bassin doivent être extrapolées aux grands groupes.

Stratégies de réalisation

Implémentation procédurale

Les groupes étudiés sont composés, comme dit plus haut, d'individus en interactions. Dans ce cadre, il est plus aisé de concevoir un codage informatique dit "objet". Dans ce types d'implémentation des objets, petits morceaux de programme possédant leurs propres méthodes et leurs propres variables, sont créés et mis en relation lors du déroulement du programme. Dans ce point de vue, les objets sont les individus virtuels, ils possèdent la même structure de base, mais leurs variables peuvent être différentes. Ainsi par exemple si tous les individus sont dotés d'une vitesse constante, sa norme en revanche peut varier d'un individu à l'autre. Néanmoins, dans le cadre de cette étude, dans la mesure où le nombre de variation entre individus était faible, il a été décidé qu'une implémentation plus procédurale serait employée. Cette implémentation et les optimisations de code qu'elle a induite ont permis un gain important de temps de calcul. Ce travail s'est porté sur des systèmes à grands nombres d'interactions. Dans ce cadre, il s'avère souvent plus performant de faire appel à une stratégie procédurale qu'à une stratégie purement objet.

Dans des études plus restreintes en complexité, il sera recommandé de retourner aux systèmes objets, plus simples d'utilisation et plus portables dans le cadre d'un travail d'équipe.

Optimisation

Les études sur la dynamique des groupes réalisées dans ce travail ont mis en exergue l'impact de la taille du groupe sur son comportement émergent. Il semble que ce paramètre joue un rôle dans la façon dont les informations possédées par certains individus pourront être transmises aux autres. Pour modéliser un système à interactions locales, il est nécessaire de définir régulièrement le voisinage de chaque individu. Or cette étape

du calcul est un problème dit en N^2 , car le temps de calcul est élevé au carré à chaque doublement du nombre d'individus. A cause de cette contrainte, une implémentation classique ne permet pas de réaliser des simulations sur des groupes de tailles correspondantes à celles trouvées sur le terrain.

Afin d'augmenter la taille maximale simulable en un temps acceptable, cette étude s'est penchée sur la possibilité d'utiliser les tables de hachage. Elle consiste à utiliser un stockage des variables de position des individus dans un tableau de données particulier. Un individu sera positionné dans ce tableau en fonction de sa position dans l'espace de simulation. Cette correspondance entre position dans l'espace virtuel et stockage dans la mémoire permet de diminuer drastiquement le nombre de calculs nécessaire pour définir le voisinage de chaque individu. Ce faisant, le calcul suit alors une loi en N . Cette méthode porte ses fruits et permet d'appréhender des groupes de plusieurs centaines de milliers d'individus.

Modèle à accélération angulaire contre modèle à accélération linéaire

Il est possible de modéliser le mouvement des individus de deux manières différentes. Une des méthodes se base sur les lois de la physique, considérant les individus comme des particules soumises à des forces dues aux autres individus et au frottement du milieu. L'autre méthode définit un déplacement en deux temps, tout d'abord une définition de l'angle de déplacement, lié à la position des autres individus, puis un mouvement à vitesse constante.

Malgré une différence nette de conception, ces deux types de modèles ont démontré des comportements similaires en ce qui concerne l'architecture tridimensionnelle du groupe. Dans les deux cas ce travail démontre que les formes mathématiques des forces d'interaction ont bien plus d'impact sur la structure du groupe que la façon dont le mouvement est considéré. Ce résultat est important, il indique que des implémentations différentes des modèles individu-centrés peuvent avoir le même résultat en ce

qui concerne la structure du groupe. Ce qui importe dans ce cas, ce sont les formes mathématiques des interactions. Les travaux utilisant les modèles individu-centrés sont quelques fois critiqués du fait du peu de renseignements que les auteurs apportent sur leur programme. Il semblerait que pour les problématiques tridimensionnelles, seules les formes des fonctions d'interactions soient majoritairement nécessaires pour pouvoir comparer les modèles entre eux.

Les paramètres qui définissent le comportement du banc

Ce travail met en exergue l'existence de paramètres plus importants que d'autres pour le fonctionnement du groupe virtuel, et plus précisément pour la transmission de l'information au sein du groupe.

La structure des groupes virtuels

Les modèles individu-centrés fonctionnent par la simulation d'individus aux comportements simples. Ce travail montre que des paramètres généraux des modèles, et ce quel que soit le type d'implémentation, sont déterminants dans la mise en place d'une structure bi et tridimensionnelle cohérente avec les observations biologiques. Ne pas les prendre en compte expose à la mise en place d'une structure des groupes qui ne permet plus de tirer des conclusions satisfaisantes d'un point de vue biologique. Les structures qui apparaissent ont une géométrie forte et identique d'une implémentation du modèle à l'autre. Briser ces structures peut être réalisé par l'introduction de règles supplémentaires à celles qui, de base, commandent le comportement des individus, c'est à dire l'attraction, la répulsion et l'alignement. Ces lois supplémentaires sont l'angle mort, la stochasticité, ou encore la modification des contraintes de perception, traduites par le nombre de voisins pris en compte pour le changement de direction des individus.

L'utilisation de ces règles ne permet néanmoins qu'une sorte de camouflage d'un problème qui concerne les lois comportementales en elles-mêmes. La façon dont l'attraction, la répulsion et l'alignement partagent leurs effets en fonction de la distance entre les individus concernés, est cruciale en ce qui concerne l'apparition des structures non biologiques. Une transition douce entre attraction et répulsion, ainsi qu'un rapport alignement / (répulsion, attraction) élevé dans la zone de transition, sont les deux conditions principales qui permettent de s'affranchir de la contrainte géométrique. Cette diminution de contrainte permet notamment un balayage plus grand des autres paramètres sans que cela pèse dans la possibilité d'utiliser la géométrie des groupes virtuels résultant.

La transmission de l'information

Les individus appartenant à un groupe de grande taille ne peuvent pas matériellement percevoir le comportement des individus les plus distants. De la même manière, ils ne peuvent pas percevoir l'ensemble de l'environnement, leur propre groupe devenant un obstacle à la perception. Enfin, les individus d'un très grand groupe ne sont jamais dans le même état les uns et les autres, en ce qui concerne le court terme (état prandial, sexuel...), mais également en ce qui concerne les traits d'histoire de vie (lieux favorisés de nutrition, connaissance de la géographie...). Cette différence provoque naturellement dans le banc, chez les individus différents, des tendances comportementales différentes. Ce travail constitue une continuation d'études portant sur la transmission d'une tendance comportementale depuis les individus qui la possèdent vers ceux qui ne la possèdent pas. Cette transmission ne nécessite pas de lien social, mais une simple utilisation de règles d'interactions simples entre les individus. Le groupe devient alors le siège de la transmission, par les liens géométriques locaux, d'informations possédées par certains individus, vers d'autres.

Le travail présent démontre qu'il existe un certain nombre de paramètres clés qui accentuent l'efficacité de la transmission de l'information dans le groupe. La force des relations entre les individus, la taille totale du groupe, ou encore la proportion d'individus qui possèdent l'information, sont cruciaux pour améliorer l'efficacité de la transmission de l'information au sein du groupe.

Par cette transmission, le groupe acquiert une somme de comportements correspondants aux comportements trouvables dans les sous-catégories d'individus qui le constituent. Dans cette dynamique, le groupe est à chaque moment influencé dans son déplacement par les individus qui possèdent une motivation forte. Les autres deviennent alors des suiveurs du mouvement global. Ce comportement de suivi, est un des facteurs qui rend le banc utile pour les individus. En effet, ils peuvent disposer par simple contact avec leurs congénères, d'informations utiles à leur survie, et ce sans mémorisation ou effort cognitif particulier.

L'hétérogénéité de très court terme des groupes

Les observations de terrain montrent que les grands groupes d'animaux orientés, que ce soit des bancs ou des volées, sont sujets à la présence de vagues de propagation de changements de direction. Ces vagues sont très vives, plusieurs fois plus rapides que les pointes de vitesse des membres des groupes en question. Ce travail montre que les vagues ne peuvent apparaître que sous certaines conditions dans le modèle. Les travaux de simulation destinés à élaborer dans les groupes virtuels des comportements complexes proches des comportements naturels, permettent de définir les gammes de paramètres réalistes en comparaison au fonctionnement naturel. Ce faisant, ils permettent de s'assurer que les modèles seront à l'avenir bien paramétrés pour assurer la possibilité de travaux plus prospectifs, tant du point de vue qualitatif, que du point de vue quantitatif.

Les problématiques évolutives

Historiquement, la biologie a été soumise à des courants de pensée variés en ce qui concerne la façon dont les espèces sont soumises aux lois naturelles et s'y adaptent. Durant l'élaboration des théories néodarwiniennes actuellement majoritairement acceptées, des conceptions liées aux sélections de groupe ont émergé. Les groupes en tant qu'entités offrent à l'observateur des ensembles bien définis et dont l'observation est plus aisée que celle des individus. La notion de sélection de groupe se basait sur l'idée que les forces de la sélection naturelle pouvaient s'adresser directement à l'entité groupe plutôt qu'aux seuls individus. Ce problème a également fait couler beaucoup d'encre, quand il s'est agi de déterminer si la sélection agissait sur les individus ou sur les gènes. La théorie du gène égoïste est issue des discussions portant sur ces sujets (Dawkins, 1976). En fait le principal problème est la difficulté à relier conceptuellement des échelles de complexité différentes. Dans les groupes animaux, le problème est plus délicat. Quelles que soient les contraintes portant sur ces groupes, ce sont les comportements individuels seuls qui pourront être sélectionnés. De ce fait, tout comportement d'un groupe adapté à l'environnement ne peut se comprendre, ne doit se comprendre, d'un point de vue théorique, qu'à partir de celui des individus qui le composent.

C'est là que les modèles individu-centrés sont un outil clef pour la compréhension ce genre de problème. Leur structure même les porte à créer ce pont conceptuel entre comportement de l'ensemble, qui est observé, et facteur individuel explicatif, plus caché. Ainsi, l'outil est particulièrement adapté aux problèmes évolutifs associés aux groupes. Ce type d'outil est récent, et doit être affiné. Mais il peut permettre plus que d'autres de comprendre les phénomènes complexes qui animent ces groupes, à la lumière des phénomènes très simples qui animent les individus membres.

Bibliographie

- I. Aoki. A simulation study on the schooling mechanism in fish. *Bulletin of the Japanese Society of Scientific Fisheries*, 48 :1081–1088, 1982.
- I. Aoki. Internal dynamics of fish schools in relation to interfish distance. *Bulletin of the Japanese Society of Scientific Fisheries*, 50 :751–758, 1984.
- L. Avilés. Cooperation and non-linear dynamics : an ecological perspective on the evolution of sociality. *Evolutionary Ecology Research*, 1 :459–477, 1999.
- A. Bakun. ‘school-mix feedback’ : a different way to think about low frequency variability in large mobile fish populations. *Progress in Oceanography*, 49 :485–511, 2001.
- A. Bakun et P. Cury. The "school trap" : a mechanism promoting large-amplitude out-of-phase populations oscillations of small pelagic species. *Ecology Letters*, 2 :349–351, 1999.
- M. Barange, I. Hampton, et B. Roel. Trends in the abundance and distribution of anchovy and sardine on the south african continental shelf in the 1990s, deduced from acoustic surveys. *South African Journal of Marine Science*, 21 :367–391, 1999.
- I. Barber et G. Ruxton. The importance of stable schooling : do familiar stickelbacks stick together ? *Proceedings : Biological Sciences*, 267 :151–155, 2000.
- I. Barber et H. Wright. How strong are familiarity preference in shoaling fish ? *Animal Behaviour*, 61 :975–979, 2001.
- I. Barber, L. Downey, et V. Braithwaite. Parasitism, oddity and the mechanism of shoal choice. *Journal of Fish Biology*, 53 :1365–1368, 1998.
- C. Becco, N. Vandewall, J. Delcourt, et P. Poncin. Experimental evidences of a structural and dynamical transition in fish school. *Physica A*, 367 :487–493, 2006.
- P. Bednekoff et S. Lima. Re-examining safety in numbers : interactions between risk dilution and collective detection depend upon predator targeting behaviour. *Proceedings of the Royal Society B : Biological Sciences*, 265 :2021–2026, 1998.

- J. Beecham et K. Farnsworth. Animal Group Forces Resulting from Predator Avoidance and Competition Minimization. *Journal of Theoretical Biology*, 198 :533–548, 1999.
- L. Bian. The representation of the environment in the context of individual-based modeling. *Ecological Modelling*, 159 :279–296, 2003.
- J. Bradner et S. McRobert. The effect of shoal size on patterns of body colour segregation in mollies. *Journal of Fish Biology*, 59 :960–967, 2001.
- C. Breder. Equations descriptive of fish schools and other animal aggregations. *Ecology*, 35(3) :361–370, 1954.
- C. Breder. *The stable group and the determinants of foraging group size*. 1959.
- C. Brown et K. N. Laland. Social learning in fishes : a review. 2003.
- C. Brown et K. Warburton. *Environmental Biology of Fishes*, 56 :455–459, 1999.
- G. E. Brown, D. P. Chivers, et R. J. F. Smith. Differential learning rates of chemical versus visual cues of a northern pike by fathead minnows in a natural habitat. *Environmental Biology of Fishes*, 49 :89–96, 1997.
- J. Buhl, D. Sumpter, I. Couzin, J. Hale, E. Despland, E. Miller, et S. Simpson. From disorder to order in marching locusts. *Science*, 312 :1402–1406, 2006.
- D. Chivers, G. Brown, et R. Smith. Familiarity and shoal cohesion in fathead minnows (pimephales promelas) : Implications for antipredator behaviour. *Canadian Journal of Zoology*, 73(5) :955–960, 1995.
- D. Chu, J. M. Jech, et A. Lavery. Inference of geometrical and behavioural parameters of individual fish from echo-trace-analysis. *Deep-Sea Research*, 50 :515–527, 2003.
- I. Couzin et J. Krause. Self-organization and collective behavior of vertebrates. *Advances in the Study of Behavior*, 32 :1–75, 2003.
- I. D. Couzin, J. Krause, R. James, G. D. Ruxton, et N. R. Franks. Collective Memory and Spatial Sorting in Animal Groups. *Journal of Theoretical Biology*, 218 :1–11, 2002.
- I. D. Couzin, J. Krause, N. R. Franks, et S. A. Levin. Effective leadership and decision-making in animal groups on the move. *Nature*, 433 :513–516, 2005.
- W. Cresswell. Flocking is an effective anti-predation strategy in redshanks, *Tringa totanus*. *Animal Behaviour*, 47 :433–442, 1994.
- C. Cutts et J. Speakman. Energy savings in formation flight of pink-footed geese. *Journal of experimental Biology*, 189 :251–261, 1994.
- A. Czirók et T. Vicsek. Collective behavior of interacting self-propelled particles. *Physica A*, 281 :17–29, 2000.

- A. Czirók, H. Stanley, et T. Vicsek. Spontaneously ordered motion of self-propelled particles. *Journal of Physics A : Mathematical and General*, 30 :1375–1385, 1997.
- A. Czirók, M. Vicsek, et T. Vicsek. Collective motion of organisms in three dimensions. *Physica A*, 264 :299–304, 1999.
- I. Côté et E. Jelnikar. Predator-induced clumping behavior in mussels (*Mytilus edulis* linnaeus). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 235 :201–211, 1999.
- L. Dagorn. Association of yellowfin tuna (*Thunnus albacares*) with tracking vessels during ultrasonic telemetry experiments. *Fishery Bulletin*, 99 :40–48.
- L. Dagorn, M. Petit, et J.-M. Stretta. 1997. *Biosystems*, 44 :167–180.
- L. Dagorn, E. Josse, P. Bach, et A. Bertrand. Modeling tuna behaviour near floating objects : from individuals to aggregations. *Aquatic Living Resources*, 13 :203–211, 2000.
- R. Dawkins. *The Selfish Gene*. 1976.
- R. Day, T. Macdonald, C. Brown, K. Laland, et S. Reader. Interactions between shoal size and conformity in guppy social foraging. *Animal Behaviour*, 62 :917–925, 2001.
- D. A. Demer, M. Barange, et A. J. Boyd. Measurements of three-dimensional school velocities with an acoustic doppler current profiler. *Fisheries Research*, 47 :201–214, 2000.
- L. Dill. The escape response of the zebra danio (*brachydanio rerio*). i. the stimulus for escape. *Animal Behaviour*, 22, 1974.
- P. Domenici. The visually mediated escape response in fish : predicting prey responsiveness and the locomotor behaviour of predators and prey. *Marine and Freshwater Behaviour and Physiology*, 35 :87–110, 2002.
- P. Domenici, E. Standen, et R. Levine. Escape manoeuvres in the spiny dogfish (*Squalus acanthias*). 1997.
- M. Dreyfus-Leon et P. Kleiber. A spatial individual behaviour-based model approach of the yellowfin tuna fishery in the eastern pacific ocean. *Ecological Modelling*, 146 :47–56, 2001.
- R. E. Engeszer, M. J. Ryan, et D. M. Parichy. Learned social preference in zebrafish. *Current Biology*, 14 :881–884, 2004.
- J. Ferber. *Les systèmes multi-agents, vers une intelligence collective*. 1995.
- G. Flierl, D. Grünbaum, S. Levin, et D. Olson. From individuals to aggregations : the interplay between behavior and physics. *Journal of Theoretical Biology*, 196 :397–454, 1999.

- C. Folt et C. Burns. Biological drivers of zooplankton patchiness. *Trends in ecology and evolution*, 14 :300–305, 1999.
- E. Foster, D. Ritz, J. Osborn, et K. Swadling. Schooling affects the feeding success of australian salmon (*arripis trutta*) when preying on mysid swarms (*paramesopodopsis rufa*). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 261 :93–106, 2001.
- P. Fréon et L. Dagorn. Review of fish associative behaviour : toward a generalisation of the meeting point hypothesis. *Review in Fish Biology and Fisheries*, 10 :183–207, 2000.
- P. Fréon et O. Misund. *Dynamics of pelagic fish distribution and behaviour : effects on fisheries and stock assessment*. 1999.
- P. Fréon, F. Gerlotto, , et M. Soria. Changes in school structure according to external stimuli : description and influence on acoustic assessment. *Fisheries Research*, 15 : 45–66, 1992.
- B. Galef, J. Giraldeau, et L. Giraldeau. Social influences on foraging in vertebrates : causal mechanisms and adaptive functions. *Animal Behaviour*, 61 :3–15, 2001.
- F. Gerlotto et J. Paramo. The three-dimensional morphology and internal structure of clupeid schools as observed using vertical scanning multibeam sonar. *Aquatic Living Resources*, 16 :113–122, 2003.
- F. Gerlotto, S. Bertrand, N. Bez, et M. Gutierrez. Waves of agitation inside anchovy schools observed with multibeam sonar : a way to transmit information in response to predation. *ICES Journal of Marine Science*, 63 :1405–1417, 2006.
- L. Giraldeau et G. Beauchamp. Food exploitation : searching for the optimal joining policy. *Trends in ecology and evolution*, 14 :102–106, 1999.
- L.-A. Giraldeau. *The stable group and the determinants of foraging group size*. 1988.
- J. Giske, G. Huse, et Ø. Fiksen. Modelling spatial dynamics of fish. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 8 :57–91, 1998.
- J.-G. J. Godin et M. Morgan. Predator avoidance and school soze in a cyprinodontid fish, the banded killifish (*Fundulus diaphanus*) lesueur. *Behavioural Ecological Sociobiology*, 16 :105–110, 1985.
- R. A. Goodwin, J. M. Nestler, J. J. Anderson, L. J. Weber, et D. P. Loucks. Forecasting 3-d fish movement behavior using a eulerian-lagrangian-agent method (elam). *Ecological Modelling*, 192 :197–223, 2006.
- V. Grimm. Ten years of individual-based modelling in ecology : what have we learned and what could we learn in the future ? *Ecological Modelling*, 115 :129–148, 1999.

- V. Grimm, U. Berger, F. Bastiansen, S. Eliassen, V. Ginot, et ... A standard protocol for describing individual-based and agent-based models. *Ecological Modelling*, 198 : 115–126, 2006.
- G. Grégoire, H. Chaté, et Y. Tu. Moving and staying together without a leader. *Physica D*, 181 :157–170, 2003.
- D. Grünbaum. Translating stochastic density-dependent individual behavior with sensory constraints to an eulerian model of animal swarming. *Journal of Mathematical Biology*, 33 :139–161, 1994.
- W. Gueron, S. Levin, et D. Rubenstein. The dynamics of herds : from individuals to aggregations. *Journal of Theoretical Biology*, 182 :85 – 98, 1996.
- Y.-P. Gunji, Y. Kusuniki, N. Kitabayashi, T. Mochizuki, M. Ishikawa, et T. Watanabe. Dual interaction producing both territorial and schooling behavior in fish. *BioSystems*, 50 :27–47, 1999.
- W. Hamilton. Geometry for the selfish herd. *Journal of Theoretical Biology*, 31 :295–311, 1971.
- E. Hartman et M. Abrahams. Sensory compensation and the detection of predators : the interaction between chemical and visual information. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences.*, 267 :571–575, 2000.
- D. Helbing, I. Farkas, et T. Viscsek. Simulating dynamical features of escape panic. *Nature*, 407 :487–490, 2000.
- C. Hemelrijk et H. Kunz. Density distribution and size sorting in fish schools : an individual based model. *Behavioral Ecology*, 16 :178–187, 2005.
- D. Hoare, J. Krause, N. Peuhkuri, et J.-G. Godin. Body size and shoaling in fish. *Journal of Fish Biology*, 57 :1351–1366, 2000.
- D. Hoare, A. Ward, I. Couzin, C. D.P., et J. Krause. A grid-net technique for the analysis of fish positions within free-ranging shoals. *Journal of Fish Biology*, 59 :1667–1672, 2001.
- D. Hoare, I. Couzin, J.-G. J. Godin, et J. Krause. Context-dependent group size choice in fish. *Animal Behaviour*, 67 :155–164, 2004.
- S. Hubbard, P. Babak, S. T. Sigurdson, et K. Magnússon. A model of the formation of fish schools and migrations of fish. *Ecological Modelling*, 174 :359–374, 2004.
- G. Huse, S. Railsback, et A. Ferno. Modelling changes in migration pattern of herring : collective behaviour and numerical domination. *Journal of Fish Biology*, 60 :571–582, 2002.
- A. Huth et C. Wissel. the simulation of the movement of fish schools. *Journal of Theoretical Biology*, 156 :365–385, 1992.

- A. Huth et C. Wissel. Analysis of the behavior and the structure of fish schools by means of computer simulations. *Communication on Theoretical Biology*, 43 :169–201, 1993.
- A. Huth et C. Wissel. The simulation of fish schools in comparison with experimental data. *Ecological Modelling*, 75 :135–146, 1994.
- Y. Inada. Steering mechanism of fish school. *Complexity International*, 8 :1–9, 2001. URL <http://www.csu.edu.au/ci/>.
- Y. Inada et K. Kawachi. Order and flexibility in the motion of fish schools. *Journal of Theoretical Biology*, 214 :371–387, 2002.
- J. Johnsson. Individual recognition affects aggression and dominance relations in rainbow trout, *oncorhynchus mykiss*. *Ethology*, 103(4) :267–282, 1997.
- J. L. Kelley, J. P. Evans, I. W. Ramnarine, et M. A. E. Back to school : can antipredator behaviour in guppies be enhanced through social learning ? *Animal Behaviour*, 65 : 655–662, 2003.
- J. Krause. Positioning behaviour in fish shoals : a cost-benefit analysis. *Journal of Fish Biology*, 43 :309–314, 1993a.
- J. Krause. the effect of schreckstoff on the schooling behaviour of the minnows : a test of hamilton's selfish herd theory. *Animal Behaviour*, 45 :1019–1024, 1993b.
- J. Krause et J.-G. J. Godin. Predator preferences for attacking particular prey group sizes : consequences for predator hunting success and prey predation risk. *Animal Behaviour*, 50 :465–473, 1995.
- J. Krause, R. Butlin, N. Peuhkuri, et V. Pritchard. The social organisation of fish shoals : a test of the predictive power of laboratory experiments for the field. *Biological Reviews*, 75 :477–501, 2000a.
- J. Krause, D. J. Hoare, D. Croft, J. Lawrence, A. Ward, R. G. D., G. J. guy J., et R. James. Fish shoal composition : mechanisms and constraints. *Proceedings of the Royal Society B : Biological Sciences*, 267 :2011–2017, 2000b.
- H. Kunz et C. Hemelrijk. Artificial fish schools : Collective effects of school size, body size, and body form. *Artificial Life*, 9 :237–253, 2003.
- K. Laland et K. Williams. Shoaling generates social learning of foraging information in guppies. *Animal Behaviour*, 53 :1161–1169, 1997.
- J. Lazarus. the early warning function of flocking in birds : an experimental study with captive quelea. *Animal Behaviour*, 27 :855–865, 1979.
- J.-D. Lebreton, K. Burnham, J. Clobert, et D. Andersson. Modelling survival and testing biological hypotheses using marked animals : a unified approach with case studies. *Ecological Monographs*, 62 :67–118, 1992.

- S.-H. Lee, H. Pak, et T.-S. Chon. Dynamics of prey-flock escaping behavior in response to predator's attack. *Journal of Theoretical Biology*, 240 :250–259, 2006.
- L. Levin. Passage order through different pathways in groups of schooling fish, and the diversified leadership hypothesis. *Behavioural Processes*, 37 :1–8, 1996.
- M. Lozada, S. Ortubaya, et V. Cussaca. Fright reaction in *Gymnocharacinus bergi* (pisces, characidae), a relic fish from patagonia. *Environmental Biology of Fishes*, 58 :227–232, 2000.
- S. Mackinson. An adaptive fuzzy expert system for predicting structure, dynamics and distribution of herring shoals. *Ecological Modelling*, 126 :155–178, 2000.
- J. Maes et F. Ollevier. Size structure and feeding dynamics in estuarine clupeoid fish schools : field evidence for the school trap hypothesis. *Aquatic Living Resources*, 15 : 211–216, 2002.
- A. Magurran. The development of shoaling behaviour in the european minnow, phoxinus phoxinus. *Journal of Fish Biology*, 29A :159–170, 1986.
- S. McRobert et J. Bradner. The influence of body coloration on shoaling preferences in fish. *Animal Behaviour*, 56 :611–615, 1998.
- V. Mirabet, P. Auger, et C. Lett. Spatial structures in simulations of animal grouping. *Ecological Modelling*, 201(3-4) :468–476, 2007.
- R. Modarressie, I. P. Rick, et T. C. Bakker. Uv matters in shoaling decision. *Proceedings of the Royal Society B : Biological Sciences*, 273 :849–854, 2006.
- A. Mogilner, L. Edelstein-Keshet, L. Bent, et A. Spiros. Mutual interactions, potentials, and individual distance in a social aggregation. *Journal of Mathematical Biology*, 47 :353–389, 2003.
- S. I. Nishimura et T. Ikegami. Emergence of collective strategies in a prey-predator game model. *Artificial Life*, 3 :243–260, 1997.
- L. Nøttestad, M. Aksland, A. Beltestad, A. Fernø, A. Johannessen, , et O. Misund. Schooling dynamics of norwegian spring spawning herring (*clupea harengus* l.) in a coastal spawning area. *Sarsia*, 80 :277–284, 1996.
- T. Oboshi, A. Kato, S. ans Mutoh, et H. Itoh. *Collective or Scattering : Evolving Schooling Behaviors to Escape from Predator*. Standish, Abbas, Bedau (eds) MIT press, 2002.
- A. Okubo. *Diffusion and ecological problems : mathematical models*. 1980.
- J. Paramo, S. Bertrand, H. Villalobos, et F. Gerlotto. A three-dimensional approach to school typology using vertical scanning multibeam sonar. *Fisheries Research*, 84 : 171–179, 2007.

- J. Parrish et W. Hammer. *Is the sum of the parts equal to the whole : the conflict between individuality and group membership*. 1997.
- J. K. Parrish, S. V. Viscido, et D. Grünbaum. Self-organized fish schools : An examination of emergent properties. *The Biological Bulletin*, 202 :296–305, 2002.
- B. Partridge et T. Pitcher. Evidence against a hydrodynamic function for fish schools. *Nature*, 279 :418, 1979.
- B. Partridge et T. Pitcher. The sensory basis of fish schools : Relative roles of lateral line and vision. *Journal of Comparative Physiology. Part A. Sensory, Neural, and Behavioral Physiology*, 135 :315–325, 1980.
- T. Pitcher. Heuristic definitions of shoaling behaviour. *Animal Behaviour*, 31 :611–613, 1983.
- T. Pitcher, B. Partridge, et C. Wardle. A blind fish can school. *Science*, 194 :963–965, 1976.
- H. Pomeroy et F. Heppner. Structure of turning in airborne rock dove. *The Auk*, 109(2) : 256–267, 1992.
- K. Potts. The chorus-line hypothesis of manoeuvre coordination in avian flocks. *Nature*, 309 :344–345, 1984.
- E. Pride. Optimal group size and seasonal stress in ring-tailed lemurs (lemur catta). *Behavioral Ecology*, 16 :550–560, 2005.
- V. Pritchard, J. Lawrence, R. Butlin, et J. Krause. Shoal choice in zebrafish, danio rerio : the influence of shoal size and activity. *Animal Behaviour*, 62 :1085–1088, 2001.
- H. Pulliam. On the advantages of flocking. *Journal of Theoretical Biology*, 38 :419–422, 1973.
- D. Radakov. *characteristics and biological importance of schools*. 1973.
- E. Rauch, M. Millonas, et D. Chialvod. Pattern formation and functionality in swarm models. *Physics Letters A*, 207 :185–193, 1995.
- S. Reader et K. Laland. Diffusion of foraging innovations in the guppy. *Animal Behaviour*, 60 :175–180, 2000.
- S. M. Reader, J. R. Kendal, et L. K. N. Social learning of foraging sites and escape routes in wild trinidadian guppies. *Animal Behaviour*, 66 :729–739, 2003.
- S. Reeb. can a minority of informed leaders determine the foraging movements of a fish shoal ? *Animal Behaviour*, 49 :403–409, 2000.
- H. Reuter et B. Breckling. Self-organization of fish schools : an object-oriented model. *Ecological Modelling*, 75/76 :147–159, 1994.

- C. W. Reynolds. Flocks, Herds, and Schools : A Distributed Behavioral Model. 1987.
- D. Ritz. *Costs and benefits as a function of group size : experiments on a warming mysid, Paramesopodopsis rufa Fenton.* 1997.
- W. L. Romey. Individual differences make a difference in the trajectories of simulated schools of fish. *Ecological Modelling*, 92 :65–77, 1996.
- A. Røstad, S. Kaartvedt, T. Klevjer, et W. Melle. Fish are attracted to vessels. *Journal of Marine Science*, 63 :1431–1437, 2006.
- F. Saffre et J. Deneubourg. Swarming strategies for cooperative species. *Journal of Theoretical Biology*, 214 :441–451, 2002.
- . Saino. Time budget variation in relation to flock size in carrion crows, *Corvus corone corone.* *Animal Behaviour*, 47 :1189–1196, 1994.
- M. Scheffer, J. Baveco, D. DeAngelis, K. Rose, et E. van Nes. Super-individuals a simple solution for modelling large populations on an individual basis. *Ecological Modelling*, 80 :161–170, 1995.
- B. Schönfish. Simple individual based models of movement, alignment and schooling behaviour. *Future Generation Computer Systems*, 17 :873–882, 2001.
- L. A. Shaefer et P. M. Wolfe. Issues in java-based continuous time step physical modelling. *Proceedings of the 2000 Winter Simulation Conference*, pages 1882–1887, 2000.
- E. Shaw. The development of schooling behaviour in fishes ii. *Physiological Zoology*, 34 :263–272, 1961.
- S. Simpson, E. Despland, B. Hägele, et T. Dogson. Gregarious behavior in desert locusts is evoked by touching their back legs. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 98 :3895–3897, 2001.
- S. Sogard et B. Olla. The influence of hunger and predation risk on group cohesion in a pelagic fish, walleye pollock *theragra chalcogramma.* *Environmental Biology of Fishes*, 50 :405–413, 1997.
- M. Soria, F. Gerlotto, et P. Fréon. Study of learning capability of tropical clupeoids using an artificial stimulus. *ICES Marine Science Symposia*, 196 :17–20, 1993.
- M. Soria, P. Fréon, et F. Gerlotto. Analysis of vessel influence on spatial behaviour of fish schools using a multi-beam sonar and consequences for biomass estimates by echo-sounder. *ICES Journal of Marine Science*, 53 :453–458, 1996.
- A. Stevens. *A model of gliding and aggregation of myxobacteria. Nonlinear wave processes in excitable media.* 1991.

- S. Stöcker. Models for tuna school formation. *Mathematical Biosciences*, 156 :167–190, 1999.
- K. Suzuki, T. Takagi, et T. Hiraishi. Video analysis of fish schooling behavior in finite space using a mathematical model. *Fisheries Research*, 60 :3–10, 2003.
- P. Svensson, I. Barber, et E. Forgsen. Shoaling behaviour of the two-spotted goby. *Journal of Fish Biology*, 56 :1477–1487, 2000.
- W. Swaney, H. Capon, C. Brown, et K. Laland. Familiarity facilitates social learning of foraging behaviour in the guppy. *Animal Behaviour*, 62 :591–598, 2001.
- P. Turchin. Population consequences of aggregative movement. *Journal of Animal Ecology*, 58 :75–100, 1989.
- R. Vabø et L. Nøttestad. An individual based model of fish school reactions : predicting antipredator behaviour as observed in nature. *Fisheries Oceanography*, 6(3) :155–171, 1997.
- M. van Rossum. multiple scattering of classical waves : microscopy, mesoscopy, and diffusion. *Reviews of Modern Physics*, 71 :313–371, 1999.
- T. Vicsek, A. Czirók, E. Ben-Jacob, I. Cohen, et O. Shochet. Novel type of phase transitions in a system of self-driven particles. *Phys. Rev. Lett.*, 75(6) :1226–1229, 1995.
- I. Vine. Risk of visual detection and pursuit by a predator and the selective advantage of flocking behaviour. *Journal of Theoretical Biology*, 30 :405–422, 1971.
- P. J. Viscido, S.V. et D. Grünbaum. The effect of population size and number of influential neighbors on the emergent properties of fish schools. *Ecological Modelling*, 183 :347–363, 2005.
- S. Viscido, J. Parrish, , et D. Grünbaum. Individual behavior and emergent properties of fish schools : a comparison of observation and theory. *Marine Ecology Progress Series*, 273 :239–249, 2004.
- K. Warburton. *Social forces in animal congregations : interactive, motivational, and sensory aspects*. Cambridge University Press, 1997.
- K. Warburton et J. Lazarus. Tendency-distance models of social cohesion in animal groups. *Journal of Theoretical Biology*, 150 :473–488, 1991.
- A. W. Ward, P. B. Hart, et J. Krause. Assessment and assortment : how fishes use local and global cues to choose which school to go to. *Proceedings of the Royal Society B : Biological Sciences*, 2004.
- J. Watts. Animats : Computer-simulated animals in behavioral research. *Journal of Animal science*, 76 :2596–2604, 1998.

- D. Weihs. Hydrodynamics of fish schooling. *Nature*, 241 :290, 1973.
- C. Williams, R. Lutz, et R. Applegate. Optimal group size and northern bobwhite coveys. *Animal Behaviour*, 66 :377–387, 2003.
- B. Wisenden, K. Vollbrecht, et J. Brown. Is there a fish alarm cue ? affirming evidence from a wild study. *Animal Behaviour*, 67 :59–67, 2004.

Modélisation Individu - Centrée de la Dynamique des Groupes d'Animaux et Applications aux Bancs de Poissons

Certains groupes d'animaux, comme les bancs de poissons, peuvent présenter des comportements complexes, sans pour autant qu'une hiérarchie sociale soit présente, ou que les individus aient conscience du comportement de l'ensemble du groupe. Les modèles, en particulier les modèles individu-centrés, permettent d'étudier cette complexité, en simulant des individus virtuels ayant entre eux des règles d'interactions locales simples. Ces règles sont généralement de trois types, attraction, alignement et répulsion, qui opèrent principalement à longue, moyenne et courte distance, respectivement. Le travail accompli dans le cadre de cette thèse vise d'abord à déterminer les conditions d'utilisation des modèles adaptées à l'étude de la structure tridimensionnelle des groupes. Des solutions de programmation permettant de s'affranchir au maximum des limites de taille de groupe simulable sont présentées. Ensuite, les conditions dans lesquelles un groupe peut bénéficier au mieux des connaissances de certains de ses membres sont étudiées. A cette fin, un modèle est employé à l'étude du comportement d'un groupe dont une sous-partie des individus possède une propriété différente d'attraction vers la source d'un stimulus. Enfin, le modèle est adapté pour étudier la propagation de vagues d'agitation observées au sein de certains bancs de poissons en présence d'un prédateur.

mots-clefs : modélisation, ibm, groupe, structure, intelligence collective

Individual Based Model of animal groups dynamics : applications to fish schools

Some animal groups, like fish schools, may present complex behaviours, without any need for a hierarchical group structure nor any ability of individuals to perceive the behaviour of the whole group. Models, especially individual based models, enable the study of this complexity, by simulating virtual individuals sharing simple local interaction rules. These rules are generally of three types, attraction, alignment and repulsion, operating mainly at long, medium and short distance, respectively. The work presented in this thesis aims first at specifying the conditions under which models are adapted to the study of the tridimensional structure of groups. Programming solutions are given to deal with the limitations concerning the group size that can be simulated. Then, the study focuses on the conditions necessary for a group to optimally benefit from the knowledge of some of its members. For this purpose, a model is used to study the behaviour of a group where a fraction of individuals share a special property of attraction toward the source of a stimulus. Finally, the model is adapted for studying the propagation of waves of agitation observed in some fish schools in the presence of a predator.

keywords : model, ibm, group, structure, collective intelligence