



HAL
open science

Diffusion de l'information et prise de décision collective

Hadrien-Matthieu Gascuel

► **To cite this version:**

Hadrien-Matthieu Gascuel. Diffusion de l'information et prise de décision collective. Sciences agricoles. Université Paul Sabatier - Toulouse III, 2021. Français. NNT : 2021TOU30040 . tel-03329573

HAL Id: tel-03329573

<https://theses.hal.science/tel-03329573>

Submitted on 31 Aug 2021

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.



THÈSE

En vue de l'obtention du
DOCTORAT DE L'UNIVERSITÉ DE TOULOUSE

Délivré par l'Université Toulouse 3 - Paul Sabatier

Présentée et soutenue par
Hadrien-Matthieu GASCUEL

Le 25 mars 2021

Diffusion de l'information et prise de décision collective

Ecole doctorale : **SEVAB - Sciences Ecologiques, Vétérinaires, Agronomiques et Bioingenieries**

Spécialité : **Ecologie, biodiversité et évolution**

Unité de recherche :

CRCA - Centre de Recherches sur la Cognition Animale

Thèse dirigée par

Richard BON et Fernando PERUANI

Jury

Mme Claire Detrain, Rapporteur

M. José Halloy, Rapporteur

M. Nicolas DESTAINVILLE, Examineur

M. Stéphane BLANCO, Examineur

M. François GRANER, Examineur

M. Andrea PERNA, Examineur

M. Richard BON, Directeur de thèse

M. Fernando Peruani, Co-directeur de thèse



DIFFUSION DE L'INFORMATION ET PRISE DE DÉCISION COLLECTIVE

MANUSCRIT DE THÈSE POUR L'OBTENTION DU TITRE DE DOCTEUR
DE L'UNIVERSITÉ PAUL SABATIER

RÉDIGÉ PAR

HADRIEN-MATTHIEU GASCUEL

Remerciements :

Nous voici parti pour la dernière phase de l'écriture. Celle qui débute le manuscrit mais clôture ma thèse. Celle que tous mes amis attendent : les remerciements.

Évidemment, je vais commencer par remercier mes deux directeurs de thèse qui ont grandement soutenu et orienté ce projet. Je remercie Richard pour les nombreuses discussions que nous avons eu sur la biologie, me permettant de contextualiser ce projet interdisciplinaire. C'est toujours avec enthousiasme qu'il aborde les nombreuses thématiques dont nous avons pu parler et j'admire en particulier la ténacité dont il a fait preuve lorsque j'aborde des concepts plus physiques ne faisant pas partie de son bagage académique.

Quant à Fernando, j'admire l'implication qu'il met au jour le jour dans son travail. Il est pour moi un modèle du chercheur qui vit sa passion : la science. Ses idées et ses réflexions m'ont toujours permis d'aller de l'avant dans mon sujet. Nous avons toujours très bien réussi à nous comprendre tant sur les idées que sur la méthodologie rendant le travail d'autant plus agréable. D'autre part, sa grande connaissance de la littérature et ses nombreuses collaborations m'ont également beaucoup appris, tant au niveau scientifique que culturel et notamment sur la réalité du monde de la recherche. Enfin, son implication n'a d'égal que son humour et j'ai beaucoup apprécié le cadre de notre collaboration qui s'est déroulé sous les meilleurs auspices.

J'ai eu la chance d'appartenir à deux communautés au travers de mes deux labos. S'il est vrai que j'ai passé moins de temps à Toulouse et donc au CRCA qu'à Nice au LJAD, j'y ai rencontré aux deux endroits, des personnes qui sont pour certaines devenu mes amis, pour d'autres des collègues avec qui j'aimais discuter.

Au CRCA, je pense notamment à Christian, mon référent de cours donnés à l'université. Son accompagnement m'a permis d'aborder cette aventure pédagogique avec une grande sérénité. Vincent, Ramon, Guy et tout le reste des statutaires CAB qui ont toujours su m'éclairer avec bienveillance au travers des différentes présentations que j'ai pu faire. Les doctorants bien évidemment qui malgré ma faible présence m'ont toujours réservé un accueil chaleureux et parmi lesquels se trouve évidemment des gens avec qui le feeling est très bien passé et que je regrette peut-être de n'avoir pas plus côtoyé. Parmi ceux-là, on peut citer Hugo de l'ancienne génération, mais également Louis et Nour de la nouvelle, sans oublier ceux des autres équipes comme Violette, Aurélie, Matthias, Ana,... Et puis finalement au stagiaires CAB puisque j'ai beaucoup squatté leur bureau. Une pensée pour Julie, Amanda et Mélanie dont j'ai grandement apprécié la compagnie.

Au LJAD, la liste est plus longue évidemment. Je réserve une place de choix à mon grand ami Luis Gomez Nava Don Diego Delavega y de las Estrellas Tantas Guapas Durante la Noche. Ce mexicain au grand cœur y est pour beaucoup dans la qualité de mon séjour à Nice. De tous les fronts, il était là pendant les moments de doute ou de difficulté et donc un très grand soutien à cette thèse. En tant que collègue dans l'équipe j'ai beaucoup apprécié travailler en sa compagnie, nos discussions et notre façon de travailler étant proche, ce fut un réel plaisir. Je remercie également Roland et Jean-Marc de l'équipe technique informatique à qui j'ai mené la vie dure. Je remercie donc également math5 et math12 les clusters de calculs, objet même de la souffrance avec mes codes beaucoup trop long et parfois mal optimisés. Ils ont tenu bon et je les en remercie. Mes co-bureau du 817, Kevin dont la passion pour son travail est inversement proportionnelle à son niveau à MarioKart. On n'oubliera évidemment pas ses week-ends qui commencent le mercredi. Une pensée à Leo à qui je dois un grand nombre de stylos (parfois sans qu'il le sache, bon maintenant en lisant ces lignes, il le sait, désoléééé). Biao toujours très sérieux mais amical, notamment connu pour ses petites siestes sur le bureau, je le remercie pour

les cadeaux qu'il m'a fait tout au long de la thèse. Et finalement Mehdi le SBF, sans bureau fixe, assimilé 817 par son temps passé au sein de celui-ci. L'introduction aux soirées Sporz et nombre de soirées à la villa ont grandement participé à ma sociabilisation au labo et à Nice dans son ensemble. Je le remercie donc pour cela. A tous les autres doctorants et post doctorants, Robert et Emiliano, anciens frères canards. A Laurence, Victor, Giulia L., Maxime, Marcella, Giulia Me. de l'ancienne promotion, à Giulia Ma., Zhixin, Cécile, Nadine de la nouvelle. Chacune de ces rencontres a été un réel plaisir pour moi.

A toutes les autres rencontres que j'ai pu faire ces trois dernières années, je pense à Marlène voyageuse bretonne à la gentillesse profonde contrasté par un humour parfois piquant. Je pense à Marjorie, reine des chevrettes qui en compagnie de Violette m'a fait découvrir Rennes durant cette fameuse conférence SFECA. Je pense à Giulia B. rivale de MarioKart qui me battra un jour (c'est en tout cas ce qu'elle pense). Et puis à ceux que je connaissais déjà. . . Mon colloc' et grand ami Florent qui m'a supporté pendant 3 ans et demi, la colloc' se termine désormais mais ça a été très chouette de partager cette aventure niçoise en sa compagnie. Mathilde et Jo, partis trop tôt mais dont les soirées pizzas-jeux ont rythmé nos semaines et continuent désormais en dématérialisé. Et puis Cilou de passage quelque fois! A mes supers amis Julie, alias l'interrogatrice, et Romain, alias le nostalgique, dont nos voyages ont ponctué ces trois années de découvertes et surtout de BOUFFE! A mes indéfectibles amis de la fac, Youlie, Maxime, Clément, Rémi, Rémy, Marie, et bien sûr ma grande amie Charlie, toujours là après toutes ces années et malgré la distance, on en aura vu et on en aura dit des choses! A mon grand ami Benjamin, toujours présent quand je reviens à Toulouse, on ne s'est jamais perdu de vu et ça continuera, cependant j'attends toujours sa reconversion en forain! Charlotte, Camille, Hélène et les autres, nos petites soirées jeu, nos petits escape-games, à refaire dès que possible! A mon amie Laurie, avec qui je continuerai de me régaler, au resto comme chez elle!

A ma professeure de Physique-Chimie, Claire Dibarboure, sans qui je ne serais probablement pas là. Elle a su me réconcilier avec cette noble matière et m'a sûrement aidé à mettre la première pierre sur ce long chemin d'études scientifiques que j'ai arpenté.

Et puis bien sûr à ma famille, qui évidemment n'aura jamais vraiment compris ce que je faisais mais qui fait quand même l'effort. Mention toute particulière à ma mère sans qui le manuscrit aurait 27000 virgules de moins.

Et puis évidemment, je ne peux finir que par ma merveilleuse Melissa, dont le soutien a été un énorme plus tout au long de ma thèse et notamment dans la dernière phase. Un grand bravo et merci profondément notamment pour avoir relu ma thèse et pas qu'une seule fois.

A tous les autres que j'aurai oublié mais qui auront contribué de près ou de loin, je vous remercie chaleureusement.

Résumé :

La grégarité compte parmi les phénomènes les plus communs du vivant et produit à son tour des phénoménologies parmi les plus impressionnantes observables dans le monde. Chez plusieurs espèces animales, des structures complexes émergent, alors qu'elles semblent à priori inaccessibles à l'échelle individuelle comme les formes spectaculaires prises par les bancs de sardines ou les étourneaux. De nombreux travaux sont dédiés à l'étude des déplacements collectifs et cherchent à comprendre comment des interactions locales permettent l'émergence de fonctionnements et structures complexes des groupements. La simple mise en mouvement d'un groupe nécessite coordination et transfert d'information rapide pour répondre aux contraintes environnementales et ainsi conserver l'intégrité du groupe. De nombreux mécanismes sont proposés dans la littérature pour rendre compte des règles d'interactions qui permettent de tels phénomènes. Bien souvent, ce sont des forces sociales qui sont utilisées et les modèles qui les utilisent ont prouvé leur robustesse dans la reproduction de ces phénomènes. Il me semble cependant qu'au niveau conceptuel, assimiler des interactions sociales à des forces présente de nombreuses limites notamment dans la prise en compte de comportements intermittents. J'ai dans ce travail de thèse investigué l'apport d'une hypothèse alternative basée sur des transitions probabilistes entre des états comportementaux. Nous avons dans un premier temps approfondi une étude expérimentale réalisée dans l'équipe permettant de mettre en lumière la constitution du voisinage influent, prérequis nécessaire à la formation d'interactions. Nous avons notamment pu rendre compte de la possibilité que les interactions dépendent de la distance. Dans un deuxième temps, nous avons construit un modèle individu-centré, modélisant la dynamique de transition entre stationnarité et départ collectif, en une puis deux dimensions. Nous avons quantifié la propagation d'une information, le départ d'un individu, dont la nature très particulière lui permet de rétroagir sur sa propre propagation. Nous avons ainsi révélé une phénoménologie très diverse dépendante de la vitesse de déplacement des individus qui est un paramètre du système. Nous avons également pu mettre en lumière des propriétés de criticalité très affectées par les fluctuations liées à la stochasticité des transitions. Par ailleurs, nous avons construit un système d'équations aux dérivées partielles en support des simulations réalisées. Ce système a permis d'une part de démontrer mathématiquement des propriétés et phénoménologies produites par les simulations mais aussi de faire un parallèle conceptuel avec des équations de réaction-diffusion de type Fisher-Kolmogorov-Petrovskii-Piskunov. Enfin nous avons démontré dans une dernière étude que notre modèle était capable de conserver l'intégrité du groupe en dépit de l'absence d'une force explicite d'attraction. Cela nous a permis à la fois de définir ce qu'était la cohésion d'un groupe, et de quantifier une partie de ces caractéristiques. Nous avons finalement réussi à donner un modèle minimal qui permet la conservation de la cohésion du groupe.

Abstract :

Gregarity is one of the most common phenomena of the living and in turn produces some of the most impressive phenomenologies observable in the world. In several animal species, complex structures emerge, whereas they seem a priori inaccessible on an individual scale, such as the spectacular forms taken by schools of sardines or starlings. Numerous researches are dedicated to the study of collective movements and seek to understand how local interactions allow the emergence of complex functioning and structures of group. The simple movement of a group requires coordination and rapid information transfer to meet environmental constraints and thus maintain the integrity of the group. Many mechanisms are proposed in the literature to account for the rules of interactions that allow such phenomena. Very often, social forces are used and the models that use them have proven their robustness in the reproduction of these phenomena. It seems to me, however, that at the conceptual level, assimilating social interactions to forces has many limitations, particularly in taking into account intermittent behaviors. In this thesis, I investigated the contribution of an alternative hypothesis based on probabilistic transitions between behavioral states. We first deepened an experimental study carried out in the team to shed light on the constitution of the influential neighborhood, a necessary prerequisite for the formation of interactions. In particular, we were able to account for the possibility that interactions depend on distance. In a second step, we built an individual-based model, modeling the transition dynamics between a state of rest and collective departure, in one and then two dimensions. We have quantified the propagation of information, the departure of an individual, whose very particular nature allows him to retroact on its own propagation. We have thus revealed a very diverse phenomenology dependent on the speed of movement of individuals, which is a parameter of the system. We have also been able to highlight criticality properties that are highly affected by fluctuations linked to the stochasticity of transitions. In addition, we have built a system of partial differential equations to support the simulations performed. This system has allowed us on one hand to demonstrate mathematical properties and phenomenologies produced by the simulations, but also to draw a conceptual parallel with reaction-diffusion equations of the Fisher-Kolmogorov-Petrovskii-Piskunov type. Finally, we have demonstrated in a last study that our model was capable of preserving the integrity of the group despite the absence of an explicit force of attraction. This allowed us both to define what the cohesion of a group was, and to quantify some of these characteristics. We finally succeeded in giving a minimal model that allows the preservation of group cohesion.



TABLE DES MATIÈRES

1	Introduction	11
1.1	Systèmes vivants	14
1.2	Vivre en groupe	14
1.2.1	Des avantages et désavantages	14
1.2.2	Cohésion et voisinage	17
1.3	Diffusion	19
1.4	L'information	21
1.4.1	Du langage courant aux médias	22
1.4.2	Étymologie	22
1.4.3	Sciences et techniques de l'information	23
1.4.4	L'informatique	23
1.4.5	L'information en éthologie	24
1.5	Prise de décision	29
1.6	Modélisation	30
1.6.1	Éthologie et modélisation	31
1.6.2	Concept d'émergence	32
1.6.3	Outils de modélisation	33
1.6.4	Les modèles de forces	34
1.6.5	Mouvement, interactions et intermittence	35
1.6.6	États internes	36
1.7	Transition de phase et criticalité	37
1.8	Objectifs de la thèse	38
2	Identifier les voisins influents dans les groupes animaux	39
2.1	Avant-propos	39
2.2	Abstract	43
2.3	Introduction	44
2.4	Material and Methods	48
2.4.1	Study area and sheep herd	48
2.4.2	Training of initiators and habituation of naïve sheep	49
2.4.3	Trials of collective movements and control trials	49
2.4.4	Data Collection and analyses	50
2.4.5	Details on the simulations	51

2.5	Results	52
2.5.1	Global Perception – a 0 parameter model	53
2.5.2	Distance and Distance Rank models – 1 parameter models	54
2.5.3	Combining Distance and Distance Rank models – a 2 parameters model	58
2.6	Discussion	59
2.7	Pour aller plus loin	61
3	Vagues d’information, fluctuations et criticalité, dans l’initiation d’un mouve-	
	ment collectif	67
3.1	Avant-propos	67
3.2	Abstract	71
3.3	Introduction	71
3.4	Model	73
3.5	Information speed	75
3.6	Fluctuations	78
3.7	Conclusions	82
3.8	Supplementary information	83
3.8.1	Technical details of the simulations of the individual-based model	83
3.8.2	Technical details on the macroscopic model	84
3.8.3	Technical details on the relation to dynamic percolation	87
3.8.4	Videos	91
3.9	Pour aller plus loin	92
4	Produire de la cohésion sans forces dans un modèle individu-centré	99
4.1	Avant-propos	99
4.2	Abstract	101
4.3	Introduction	101
4.4	The model	105
4.4.1	Individual based model	105
4.4.2	Fokker-Planck equation for a system of $N = 2$ particles	106
4.5	Results	109
4.5.1	Cohesion and cohesiveness	109
4.5.2	Synchrony	112
4.5.3	Transport	115
4.6	Discussion	115
4.7	Supplementary information	118
4.7.1	Estimation of cohesion over range of K_r	118
4.7.2	Extreme values	118
4.8	Pour aller plus loin	120
5	Conclusion	123
5.1	En résumé, le Chapitre 2	123
5.2	En résumé, le Chapitre 3	124
5.3	Une prise de parti dans la modélisation	125
5.4	Originalité des modèles	126
5.4.1	Modèle piéton de Bain et al.	126
5.4.2	Expériences et modèle poisson d’Herbert-Read et al.	128
5.5	En résumé, le Chapitre 4	129

5.6 Perspectives	130
5.7 Le mot de la fin	131
Bibliographie	134

CHAPITRE 1

INTRODUCTION

Cette thèse reflète le travail que j'ai effectué durant ces trois années, dans le cadre d'un projet sur les déplacements collectifs. Le format employé est celui qualifié de « thèse sur dossier de publications ». Cela signifie que les principaux chapitres seront composés des articles publiés, soumis ou en cours de soumission. Cette thèse commencera par une introduction générale et se terminera par une conclusion sur l'ensemble des sujets présents dans ce manuscrit. Chaque chapitre comportera une brève introduction servant à préciser certaines définitions, méthodes et réflexions utilisées dans les articles et qui, pour des raisons de clarté et de concision, n'ont pas pu être mises dans le corps de l'article. Toutes les idées introduites dans cette thèse ont été nourries par mon travail bien sûr, mais aussi par mes discussions, à la fois avec mes directeurs de thèse, mes collègues, ou avec d'autres scientifiques, lors de congrès en particulier. J'ai également pu bénéficier de discussions avec un public moins « spécialisé », comme par exemple les étudiants auxquels j'ai donné cours, ou mon entourage proche, ma famille, mes amis. Ces réflexions ont aussi été cultivées par mes lectures, la bibliographie et la veille scientifique sur le travail d'autres équipes, des formations sur la forme comme sur le fond des sciences, allant de l'éthique à l'apprentissage, de la mécanique quantique à la musique et parfois même la philosophie. Vous trouverez d'ailleurs peut-être dans mon écriture des références diverses qui vont au-delà du contexte même de la science et du sujet sur

lequel j'ai travaillé.

Comme point de départ pour introduire cette thèse, il me semble important de définir et d'explicitier les termes du sujet. Et pour ne pas déroger à ma remarque deux lignes plus haut, j'évoquerai déjà Platon. Dans son livre *Phèdre*, aux travers du personnage de Socrate, celui-ci pose les bases de ce que doit être un débat ou une réflexion de quelque sorte que ce soit. Il y argumente que la principale des bases est de s'accorder avec son interlocuteur sur les différents termes, qui fonderont les concepts mêmes de ce qui sera sujet à débat. Si le thème est la mer, que doit-on définir comme la mer, si le thème est l'amour, il en va de même. Une définition partagée est donc le prérequis de toute construction raisonnée. Ce discours et la définition qui y est donnée, m'ont frappé tant ils semblaient simples et pourtant rarement respectés ; les non-dits, les assomptions et les sous-entendus étant courants. Chacun étant doué d'une perception qui lui est propre, chacun possédant une expérience de la vie qui lui est propre, il me semble impératif de fixer ces définitions lorsque l'on cherche à argumenter.

En science, on pourrait penser que les chercheurs sont tous fidèles à ce principe. D'esprits raisonnés ne pourraient naître que des règles logiques, une classification méthodique et des procédés rigoureux. Or, c'est bien par des êtres humains que sont produites les idées scientifiques, des êtres humains dont la raison est subjective sous certains aspects. D'ailleurs, Marie Curie disait des scientifiques : « Un scientifique dans son laboratoire est non seulement un technicien, il est aussi un enfant placé devant des phénomènes naturels qui l'impressionnent comme des contes de fées. »

[1]

Nous savons qu'il est parfois bien difficile de s'atteler à définir certaines choses, soit parce que ces choses sont complexes, soit parce qu'elles semblent si simples qu'on ne peut les définir sans se référer à elles-mêmes. Je ne peux résister d'ailleurs à ouvrir une parenthèse sur la philosophie des noms propres. Dans cette catégorie d'étude philosophique, je m'arrêterai particulièrement sur deux courants qui m'ont paru pertinents dans ma quête de définition. Le premier courant est appelé des-

criptivisme [2], il vise à placer derrière le nom d'une idée, d'une chose ou d'une personne, un certain nombre d'énoncés — appelés conditions descriptives — qui la décrivent et qui sont propres uniquement au locuteur qui emploie ce nom. Ainsi si je possédais un chat s'appelant Felix, je placerais derrière son nom un certain nombre de descriptions : « un animal à poil », « possède une queue », « ne supporte pas l'orage »... Ce processus doit pouvoir se répéter jusqu'à ce qu'un nombre suffisant d'informations puisse le définir sans équivoque. Cependant, le descriptivisme comporte des limites. Imaginons que je mentionne le nom de Felix dans une conversation avec une autre personne, cette dernière pourra-t-elle à son tour employer ce nom en se référant bien à mon chat, et ce, en dépit du fait de pouvoir trouver un certain nombre d'énoncés satisfaisant la définition donnée par le descriptivisme ? A quoi fait référence ce nom pour cette personne ? Peut-être ne sera-t-elle pas en mesure de me dire plus que « Felix est l'individu auquel tu te réfères lorsque tu emploies ce nom ». Cette personne me déléguerait en quelque sorte l'usage qu'elle-même fait de ce nom. L'autre courant appelé théorie causale de la référence [3] définit précisément cela. L'emploi d'un nom n'est fait que par référence à la ou les personnes qui ont causé mon propre usage du nom. Ainsi je fais reposer la responsabilité des descriptions sur ces personnes, et elles-mêmes sur les personnes qui les leur ont données et ainsi de suite, dans ce qu'on peut appeler une chaîne causale de référence. Finalement, on en arriverait à la première personne ayant baptisé cet individu ou ce concept : pour une personne ses parents par exemple, pour mon chat, ce serait moi. Le concept de référence est fondamental en science, il suffit de voir le nombre de références qui se trouvent à la fin de ce manuscrit. On appuie le savoir et la connaissance sur celles et ceux qui nous ont précédé et ce, que ce soit pour partager leur avis ou les contredire, pour valider ou invalider leurs théories, pour s'appuyer sur certaines hypothèses ou en formuler de nouvelles dans un souci de complétion...

Commençons donc par définir les notions présentes dans cette thèse. Nous débuterons par les concepts généraux et nous nous attellerons notamment à définir

les termes présents dans le titre de cette thèse et qui ont, bien évidemment, une place importante dans le travail fourni.

1.1 Systèmes vivants

En tout premier lieu, je me dois de préciser que dans la suite, nous nous intéresserons à des systèmes vivants, c'est-à-dire des individus ou des ensembles composés d'êtres vivants et ce, indépendamment de l'espèce, d'une échelle spatiale ou de temps donnée. Je ne rentrerai pas en profondeur dans la notion de « vivant » qui encore aujourd'hui possède des limites floues, sujet à débat en biologie comme en philosophie. On peut cependant reconnaître aux êtres vivants un certain nombre de propriétés comme l'assimilation de matière externe afin de produire la sienne, la capacité de se reproduire ou encore l'évolution sous la pression de sélection. La complexité du vivant tient tout particulièrement au fait qu'il se compose d'une myriade de processus biologiques, chimiques et parfois même physiques, selon l'échelle de temps et d'espace que l'on adopte. Dans notre domaine d'étude, nous tentons de résumer cette myriade de processus par des hypothèses souvent stochastiques, c'est-à-dire qui dépendent de l'aléatoire. Cette simplification non triviale fera d'ailleurs l'objet d'un paragraphe plus détaillé dans cette introduction. Dans ce travail, les systèmes vivants que nous étudierons seront composés de plusieurs individus.

1.2 Vivre en groupe

1.2.1 Des avantages et désavantages

Si de nombreuses espèces au cours de milliers d'années d'évolution ont fait le choix de vivre en groupe [4, 5, 6, 7], c'est qu'il existe de nombreux avantages à celui-ci. La grégarité n'est d'ailleurs pas forcément constante dans le temps, à l'échelle de la vie d'un groupe. Sa taille comme sa composition peuvent être amenées à varier. Par exemple chez certains groupes de mammifères, des individus pourront quitter ou rejoindre un groupe. En revanche, chez les insectes sociaux, on constate plutôt



FIGURE 1.1 – Exemples d’espèces vivant en groupe : chez les poissons [Photo n° 1 : © voir page 133], chez les oiseaux [Photo n° 2 : © voir page 133], chez les insectes [Photo n° 3 : © voir page 133], chez les mammifères [Photo n° 4 : © voir page 133]

une composition stable [8, 9, 10, 11]. Cependant la grégarité vient au prix de nombreux inconvénients [12]. En effet, la vie en groupe engendre la compétition [13] pour accéder à divers types de ressources comme la nourriture, l’eau ou même un abri pour se reposer. De même, la compétition en termes de reproduction peut être tout aussi importante. Il semble néanmoins que cette compétition soit contrebalancée par la facilité d’accès à des partenaires. Enfin, la concentration des individus facilite la propagation de maladies et présente donc un risque pour le groupe [14]. Ainsi, il est généralement admis que si de nombreuses espèces ont adopté la vie en groupe, c’est que les bénéfices excèdent les coûts. Divers mécanismes ont été proposés pour rendre compte des bénéfices apportés par la grégarité [15].

Dans le cadre de l’alimentation, la théorie des observateurs multiples (*many-eye theory*) postule que la recherche de nourriture est d’autant plus efficace que le nombre d’individus prospectant est important [16]. Cette théorie peut s’appliquer également à la détection des prédateurs. Ainsi, le groupe bénéficiant d’un plus

grand nombre d'individus en surveillance, pourrait plus aisément réagir à un danger potentiel [17]. Dans le même temps un nombre suffisamment élevé d'individus en état de vigilance, permet de réduire globalement le temps passé dans cet état, et laisse ainsi plus de temps aux autres activités [18, 19, 20].

Pour rendre compte de la grégarité, Hamilton a quant à lui proposé la théorie du troupeau égoïste (*selfish herd*) [21, 22]. Selon cette dernière, les individus peuvent bénéficier d'une réduction du risque de prédation individuel, si le prédateur ne peut capturer qu'une seule proie par attaque [23, 24, 25, 26]. Cependant, rejoindre ses congénères avec comme conséquence un moindre risque, ne serait pas un choix conscient comme le montre une expérience réalisée avec des croûtons de pains et des mouettes. En effet, dans cette étude, les croûtons sans conscience propre, bénéficient tout de même de ce mécanisme de dilution du risque [27]. Selon une autre explication, lorsque de nombreux membres d'un même groupe se mettent à fuir, et ce, en des sens parfois différents, cela crée de la confusion pour le prédateur, qui aura ainsi du mal à cibler précisément une proie [28, 29].

Les théories présentées précédemment, correspondent plus à des espèces de proies qui forment souvent de larges groupes. Il est néanmoins observé des regroupements chez certains prédateurs, qui peuvent alors développer des techniques de chasse plus élaborées et ainsi maximiser le rendement [30, 31].

Plus récemment, on peut trouver dans la littérature le concept d'apaisement social. Celui-ci permet aux individus qui vivent en groupe, de ressentir moins de stress lorsqu'ils sont en présence de congénères. Il permet également une récupération plus rapide pour les individus malades au sein de ce même groupe [32, 33]. On pourrait d'ailleurs voir cet apaisement comme une conséquence des théories précédentes, puisque si le groupe apporte de la protection, il peut sembler logique pour un individu de se sentir plus apaisé.

1.2.2 Cohésion et voisinage

Ainsi, si les individus d'une espèce tirent des bénéfices de la grégarité, cela suppose que des mécanismes permettent la persistance du groupement ou cohésion sociale. Une question se pose alors : par quels mécanismes cette dernière est-elle régit ?

La cohésion impose ainsi de nouvelles contraintes à résoudre pour ces groupes. Plus spécifiquement, dans un cas de déplacement collectif, il doit être possible de prendre une décision acceptée par l'ensemble du groupe de manière à conserver la cohésion. En théorie, toute activité présentant des risques vis à vis de cette cohésion, impliquerait d'être synchronisé avec l'ensemble du groupe [34]. On voit que si certains se déplacent pour trouver une nouvelle source de nourriture tandis que d'autres sont au repos et donc à l'arrêt, cela provoquera une scission. Pour opérer cette synchronisation, il devient alors impératif d'avoir une prise de décision consensuelle [35] reposant sur une information et sa diffusion, de sorte qu'elle soit plus rapide que le temps nécessaire à créer une scission. Cette question du transfert d'information est évidemment centrale dans notre étude et nous nous emploierons à la quantifier dans le régime des différentes hypothèses qui seront faites.

Un premier type d'hypothèses a trait à la perception qu'a chaque individu de son entourage et de ses congénères (« qui ? »), mais aussi à la façon qu'il a de traiter cette information (« comment ? »). Dans la littérature, on trouve de nombreuses hypothèses dont je me propose de présenter les quatre principales. La première est l'hypothèse métrique [36, 37, 38, 39] qui stipule qu'un individu donné, prend en compte tous les individus présents dans un certain rayon d'interaction fixé, peu importe leur nombre. Cette hypothèse est spécifiquement utilisée dans le modèle de Vicsek. La deuxième hypothèse nommée voisinage topologique [40, 41, 42, 43], propose que les individus d'intérêt représentent un nombre fixe des plus proches individus. Cette hypothèse considère ainsi de la même façon, la prise de décision indépendamment de la densité. La troisième hypothèse utilise la tessellation de Voronoï [44, 45, 46, 47] qui est un processus permettant de définir un voisinage

et des zones d'influences. Le résultat donne également un nombre de plus proches individus, qui peut changer au cours du temps (contrairement au topologique) mais ne peut croître infiniment (contrairement au métrique). Enfin la dernière hypothèse appelée hypothèse visuelle [48], se base sur l'angle de vision occupé par les autres individus, sur l'œil de l'individu *focus*. Tous les individus sont considérés comme vus si cet angle dépasse une valeur seuil et sont pris en compte de manière équivalente. Il existe en plus de ces hypothèses, une multitude de variantes de celles-ci, qui sont plus ou moins pertinentes en fonction de l'espèce et de la complexité du modèle envisagé.

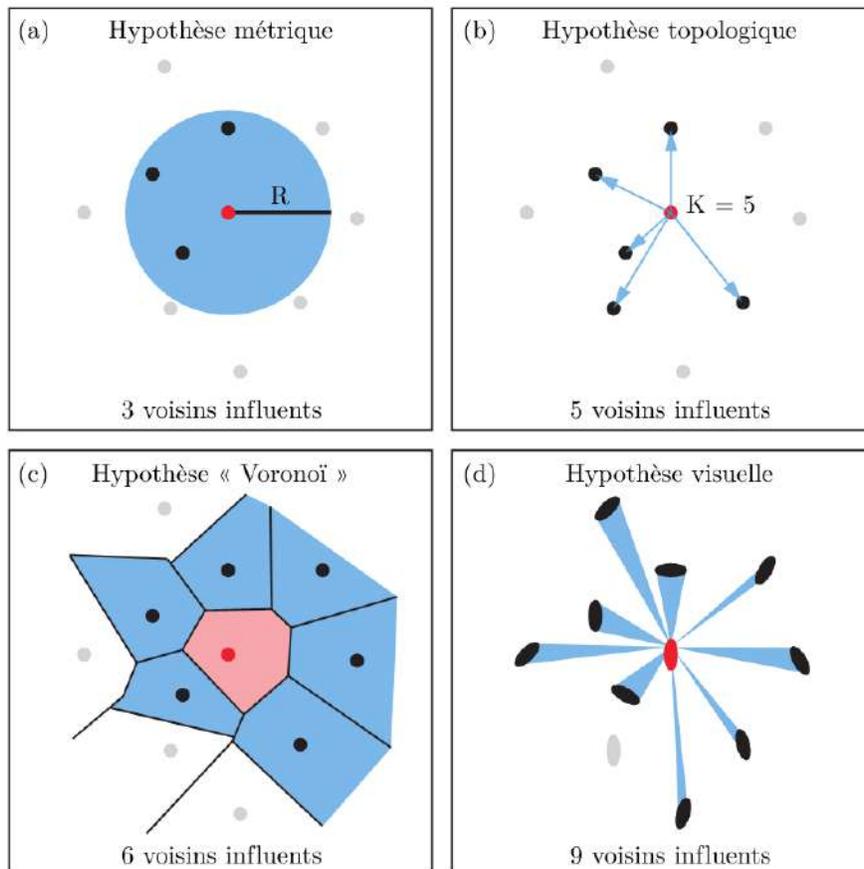


FIGURE 1.2 – Schéma explicatif des hypothèses présentées (réalisé par [49]). *a)* L'hypothèse métrique : sur les 10 individus, 3 sont situés dans le rayon d'interaction. *b)* L'hypothèse topologique : on prend les K plus proches voisins, ici $K = 5$. *c)* La tessellation de Voronoï : selon l'algorithme de Voronoï, on détermine les voisins immédiats. *d)* L'hypothèse visuelle : on tient compte de la capacité d'un individu à voir un autre, ici un seul individu est caché à la vue de l'individu central. On représente les individus non plus comme des points mais en tenant compte cette fois de leurs dimensions réelles (ce sont ces dimensions qui créent l'obstruction).

L'hypothèse principale que nous avons adoptée, se situe entre les hypothèses

métrique et topologique. Nous avons en effet opté pour un potentiel d'interaction dépendant de la distance, sans nombre de congénères fixé. Ainsi, le nombre de voisins peut changer au cours du temps, mais ceux-ci ne sont pas pris en compte avec le même poids, selon leur distance. Cette liste d'hypothèses est encore une fois non exhaustive et de nombreuses autres peuvent être trouvées dans la littérature. Il est néanmoins utile de remarquer que ces hypothèses illustrent les nombreuses possibilités qui s'offrent dans la modélisation d'individus vivant en groupe.

1.3 Diffusion

Le premier terme du titre de ce mémoire est la diffusion. Celle-ci, ici, doit être entendue dans le sens de propagation. S'il est vrai que dans le langage courant ces deux mots sont synonymes, en science et en particulier en physique, le terme de diffusion (macroscopique¹) désigne un comportement bien précis – souvent comparé à un étalement ou à l'homogénéisation d'une quantité dans l'espace – et décrit par l'équation générale suivante :

$$\partial_t A(x, t) = D \Delta_{xx} A(x, t) \quad (1.1)$$

Ici la quantité A diffuse dans l'espace, D représentant le coefficient de diffusion, c'est-à-dire la propension du système à diffuser [50, 51, 52].

Au niveau microscopique², on peut illustrer la diffusion par le mouvement brownien, dont on attribue la mise en évidence au botaniste Robert Brown en 1827, qui observa à travers son microscope le mouvement erratique de particules dans un fluide. Pourtant, une très bonne illustration fut donnée quelques 19 siècles plus tôt par le poète romain Lucrèce dans son ouvrage *De rerum terra*, dont le livre II abordait la notion d'atomes [53].

« Un exemple commun le révèle à nos yeux.

Lorsqu'à travers la nuit d'une chambre fermée

1. L'échelle macroscopique est une échelle où on ne discerne pas les individus, on raisonne alors souvent en terme de densité.

2. A l'inverse de l'échelle macroscopique, on discerne cette fois les individus ou les particules.

*Le soleil entre et darde une flèche enflammée,
Regarde, et tu verras, dans le champ du rayon,
D'innombrables points d'or, mêlés en tourbillon,
Former leurs rangs, les rompre, encor, toujours, sans trêve,
Et livrer un combat qui jamais ne s'achève !
Tu concevras alors quels infinis hasards,
Bercent les éléments dans l'étendue épars,
Tant le petit au grand peut prêter de lumières !
Le moindre fait nous guide aux vérités premières.
Compare à l'univers ce nuage vermeil,
Ce monde que balance un rayon de soleil.
Je veux te faire lire en cette humble poussière
Le travail invisible et sourd de la matière.
Vois ces points, sous des heurts que l'œil ne saisit pas,
Changer de route, aller, revenir sur leurs pas,
Ici, là. Quelque atome en passant les dérange,
Et c'est ce qui reforme ou défait leur phalange :
Par lui-même en effet se meut tout corps premier.
Sur les groupes errants qui n'ont pu se lier
S'il tombe un poids égal, il les réduit en poudre.
L'imperceptible choc n'a-t-il pu les dissoudre ?
Ont-ils pu résister ? Ils tremblent seulement.
Ainsi des corps premiers part tout ce mouvement
Qui par degrés arrive à nos sens et rencontre
Enfin ces frêles grains que le rayon nous montre.
Nous voyons ondoyer leur poussière, et nos yeux
Ne peuvent point saisir la cause de leurs jeux. »³*

Dans le Chapitre 4 de cette thèse, nous reparlerons du mouvement brownien au-

3. S'il est vrai que la diffusion peut être observée dans des fluides comme l'air, il est à noter que de nombreux processus peuvent également jouer un rôle selon les conditions environnementales, comme la turbulence par exemple.

quel on préfère l'appellation de « marche aléatoire » en éthologie, puisqu'il constituera un modèle de référence dans cette partie du travail.

La diffusion telle qu'utilisée dans le titre de cette thèse, représente la propagation d'une quantité mesurable – que nous appellerons pour le moment de manière floue « une information » – et correspond ici à un déplacement effectif de cette même quantité. Ce dernier sera produit, dans le travail abordé par cette thèse, par un processus de contagion, c'est-à-dire qu'à l'instar d'une maladie qui se propagerait dans une population, l'information se propagera d'un individu porteur de l'information à un individu qui ne la possède pas.

Par ailleurs, il semble nécessaire de pouvoir observer l'information pour rendre compte de sa propagation. Or, si dans les simulations que nous avons mises en place, l'information est visible par souci de clarté, sur le terrain, cette même information telle que nous la définirons n'est pas forcément accessible. Nous verrons plus loin dans cette introduction qu'il est possible de la révéler par des méthodes adaptées.

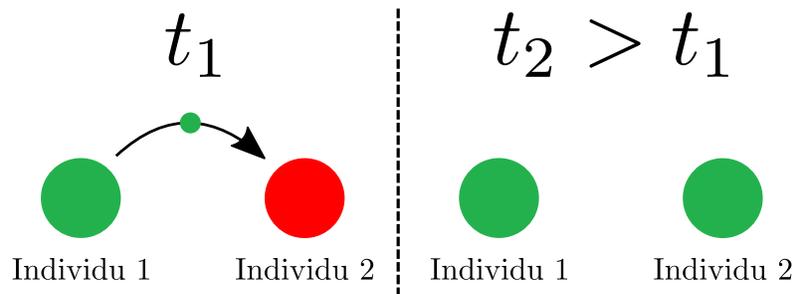


FIGURE 1.3 – Propagation d'une information d'un individu à un autre (contagion). L'information est ici représentée par la couleur verte, mais elle aurait tout aussi bien pu représenter un virus dans le cadre d'une épidémie, ou bien un comportement comme nous le verrons ultérieurement.

1.4 L'information

Dans le langage courant, il est certaines notions, certains concepts qu'on ne peut définir facilement sans avoir recours à d'autres concepts synonymes ou du moins reliés. Il en devient même difficile de les définir sans se retrouver à les utiliser eux-

mêmes, dans une tentative de définition. L'information est un de ces concepts, et je me propose ici d'aborder son emploi et les différentes définitions qui sont utilisées dans certains milieux spécialisés.

1.4.1 Du langage courant aux médias

Considérons d'abord ce qu'énonce un public non spécialisé lorsqu'il est interrogé à propos de la notion d'information. Après avoir questionné certains membres de mon entourage proche, il est apparu très rapidement que cette notion était empreinte d'amalgame et intrinsèquement corrélée à d'autres notions que sont la communication, la connaissance, le savoir, la perception mais aussi, à tort ou à raison, aux médias et à l'actualité. Dans ce dernier cas, il est facile de comprendre pourquoi. Les informations désignent très souvent par abus de langage, les journaux télévisés ou radio, dans lesquels sont présentées les actualités. Aussi vais-je commencer par donner la définition de l'information telle qu'elle est donnée par les médias, car elle est pour moi la plus éloignée de ce que mon sujet de thèse aborde. Pour le journalisme, une information a les propriétés suivantes : c'est quelque chose de nouveau, qui intéresse ou impacte un groupe de personnes et enfin qui est factuelle si tant est que les faits soient avérés [54, 55, 56]. Elle s'oppose donc par définition aux opinions et aux rumeurs. Cette définition journalistique n'est pas celle qui m'intéresse car elle se trouve bien évidemment biaisée par les codes économiques de l'édition, en particulier dans son caractère nouveau et attrayant.

1.4.2 Etymologie

Pour bien définir un terme sémantiquement, il est d'usage de fournir son étymologie qui met en lumière l'histoire de la création, puis de l'utilisation du mot. Le terme information vient donc du latin *informare* qui signifie « donner une forme à » ou encore « se former une idée de ». Elle touche donc directement à la représentation des choses qui nous entourent, comment on les perçoit, mais aussi comment on nous les fait percevoir, ce qui équivaut à dire comment on nous les communique.

1.4.3 Sciences et techniques de l'information

Il semble logique de questionner un domaine de la science dont le nom est tout à fait pertinent : les sciences et techniques de l'information et de la communication. Dans le dictionnaire encyclopédique des sciences de l'information et de la communication [57], l'information est définie comme une donnée pourvue d'un sens, qui est reçue dans un processus de communication. Elle est liée aux notions de messages, d'émetteur et de récepteur. Le mot « donnée » est ici très intéressant car dans le langage courant français, il signifie aussi bien des éléments qui nous sont apportés par un interlocuteur ou dans un énoncé, que les données compilées et produites par les systèmes informatiques, ce que l'on nomme *data* internationalement.

1.4.4 L'informatique

Il est impensable d'ailleurs à notre époque de décorrélérer l'information des systèmes informatiques qui, étymologiquement et par définition sont des systèmes de traitement automatique de l'information [58, 59]. En particulier, des théories de l'information telles que celle de Shannon ou celle de Kolmogorov ont été développées avec, sinon pour le domaine de la télécommunication et de l'informatique. La théorie de l'information de Shannon — nom accepté par l'usage mais qui, par Shannon et Weaver, était appelée Théorie Mathématique **pour la Communication** de l'Information [60] — est une théorie probabiliste de quantification d'un message. Le but pour Shannon et son équipe, était de travailler sur le moyen de transmettre un message compressé, sans perdre en information ni en intégrité après transfert. Dans cette théorie, le contenu cognitif et sémantique du message n'est pas pris en compte. L'information est ici une mesure d'incertitude tirée de la probabilité qu'un événement ait lieu : la célèbre entropie de Shannon. De même dans la théorie de Kolmogorov, Chaitain et Solomonoff [61], la notion d'information est reliée à celle de la complexité d'un objet au sens large. Ainsi, plus un objet est complexe, plus sa description minimale est longue. Les objets étudiés par Kolmogorov et ses pairs étant souvent mathématiques, la description minimale se traduisait par le script

informatique minimal permettant de générer l'objet. Plus le code était long et donc complexe, plus l'objet décrit contenait d'information.

Jusque là, les définitions de l'information données sont plus ou moins pertinentes par rapport au caractère éthologique de notre objet d'étude. Il semble donc intéressant de regarder comment les biologistes et en particulier les éthologues, font pour définir l'information dans leur objet d'étude, et quels aspects elle présente.

1.4.5 L'information en éthologie

Pour ce passage, ma source principale sera le livre de review : *Animal Communication Theory* [62] et en particulier sa préface. De prime abord, on peut observer que de nombreux articles traitant de la notion d'information ne définissent pas ou très vaguement celle-ci. De fait, cela amène à définir des concepts centraux en éthologie (comme la communication, les signaux, etc) très différemment selon que l'on choisit ou non de tenir compte de la notion d'information.

Signaux et communication vraie

Prenons un exemple : pendant la période de reproduction, les lucioles produisent une activité lumineuse intermittente pour communiquer entre individus du sexe opposé, d'abord les mâles, puis en réponse les femelles. Ces événements sont appelés signaux. Un message est alors produit volontairement par un émetteur à l'intention d'un destinataire. En science du comportement, on parle de communication vraie [63] puisque les deux partis tirent des bénéfices de la communication malgré le coût énergétique de production du message. L'information se définit ici comme étant le contenu du signal, autrement dit, ce dont il est question. En l'occurrence, dans le cas des lucioles, il s'agit de la capacité de se reproduire. Il existe évidemment de nombreux autres exemples de messages directs, comme des cris, des grognements, et tous types de vocalisations [64, 65], mais on peut également citer la danse des abeilles [66] dont nous reparlerons un peu plus loin.

Indices et information publique

A contrario, le receveur d'un message pourrait ne pas en être le destinataire, soit parce que l'émetteur envoie ce message malgré lui, soit parce que l'information est en libre accès, également appelée « information publique ». On parle à ce moment d'indices, *cues* en anglais [67, 68, 69]. Un bon exemple de cela est donné par le serpent à sonnette du Pacifique. Celui-ci produit un signal — donc intentionnel — avec sa queue qui prévient les prédateurs — destinataires de ce message — que ce serpent est venimeux — information/contenu de ce message⁴. En revanche, la hauteur de son de ce signal permet aux écureuils californiens de réguler leur vigilance. En effet, cette hauteur est directement corrélée à la taille et à la température du corps des serpents, et donc à leur dangerosité potentielle. La communication de cette information n'est pas intentionnelle. Enfin, un dernier exemple de message non intentionnel avec lequel nous sommes familiers, est l'utilisation du CO₂ que nous dégageons et qui permet alors aux moustiques de nous traquer [71].

L'utilisation d'indices peut aussi être intra-espèce, comme l'utilisation des traces laissées au sol par les congénères dans certaines espèces de crotales [72], qui permettent à ceux-ci d'envisager de nouvelles zones de chasse. Il ne faut néanmoins pas confondre ces indices avec des signaux indirects. C'est notamment le cas des pistes de phéromones chez les insectes sociaux [73, 74] qui sont produits à l'intention de leurs congénères.

L'information dans le moyen de transmission : la méta-information

La forme sous laquelle est présentée une information contient elle-même de l'information. Précédemment, nous avons abordé un exemple concernant la hauteur de son du signal produit par le serpent à sonnette, mais il est encore plus évident quand on aborde la communication à l'échelle humaine. En effet, la manière avec laquelle est délivrée le message n'impactera pas de la même façon l'auditoire. Les

4. On parle d'aposématisme c'est-à-dire la production d'un signal dissuasif ou aversif [70]

notions de connotations⁵ et de rhétorique⁶ sont autant de preuves de la présence de méta-information — l'information contenue dans la forme sous laquelle elle est délivrée — dans les messages entre individus de l'espèce humaine. D'ailleurs, si la forme d'un message ne permet pas la compréhension optimale du destinataire, on aura tendance à reformuler, c'est-à-dire très précisément donner une nouvelle forme à notre message.

La multimodalité

De fait, on a donc potentiellement plusieurs sources d'informations au sein d'un même message, par son contenu d'une part, par sa forme d'autre part. On a alors la possibilité de présenter un message sous diverses formes qui, en se juxtaposant, permettront une compréhension accrue. On appelle ce concept « la multimodalité » [75] et on la retrouve cette fois encore chez les animaux. Chez l'abeille en effet, les éclaireuses ayant trouvé une source de nourriture vont, une fois rentrées à la ruche, entamer une phase de recrutement, exécutant à l'occasion une danse donnant des indications directionnelles quant à la position de la source de nourriture [76, 77]. Des indices olfactifs sont également libérés par l'agitation de l'abeille recruteuse au moment de sa danse. Ces indices seraient à même de donner d'avantage d'indications concernant la position et la qualité de la source. Ici, les abeilles utiliseraient donc à la fois un signal visuel et un indice olfactif.

Information au travers d'un déplacement

La gestuelle, mais plus généralement tout type de comportement visuel, permet elle aussi de transmettre un message. Nous pourrions d'ailleurs citer l'exemple des parades nuptiales qui peuvent être accompagnées d'une gestuelle spécifique, comme c'est le cas chez certaines espèces d'oiseaux de paradis [78]. L'exemple des abeilles est très intéressant. Il montre qu'une information complexe peut aussi être

5. Ensemble de significations secondes provoquées par l'utilisation d'un matériau linguistique particulier et qui viennent s'ajouter au sens conceptuel, fondamental et stable, qui constitue la dénotation. (Ainsi, cheval, destrier, canasson ont la même dénotation, mais ils diffèrent par leurs connotations : destrier a une connotation poétique, canasson une connotation familière.) – Larousse

6. Ensemble de procédés constituant l'art du bien-dire, de l'éloquence. – Larousse

transmise au travers du déplacement de l'ensemble du corps. Les indications seront alors sensiblement différentes en fonction du rythme, de la durée et de la vitesse du déplacement [66]. Nous verrons dans ce manuscrit que cette constatation est d'importance, notamment dans le Chapitre 3 qui aborde la transmission d'un état de déplacement.

Compréhension et sémantique

Un autre aspect important de l'information est la capacité à la comprendre puis à l'interpréter. Lorsque je dis à mon ami « j'ai vu un chien », si mon ami ne sait pas ce qu'est un chien parce qu'il n'en a jamais vu ou entendu parler, on peut dire que le concept même de « chien » lui est inconnu. De la même manière, si mon ami est non-francophone et qu'il ne connaît pas le mot « chien », alors, de son point de vue, la quantité d'information contenue dans mon message sera minimale : pour lui, j'ai vu quelque chose, mais il ne sait pas quoi précisément. Cette information sera en tout cas moins informative que pour une personne connaissant le mot ou le concept de « chien ».

Cette capacité à pouvoir se représenter une information aux travers du processus de communication est donc importante. Il se pourrait même que l'on puisse la retrouver chez les animaux. Par exemple, le singe Vervet (*Chlorocebus pygerythrus*) posséderait un panel des cris distincts pour chaque type de prédateur. Ainsi, lorsqu'un individu repère une menace, l'émission du cri adéquat permettrait à l'ensemble du groupe de répondre au danger par des actions adéquates elles-aussi. De cette façon, sans avoir observé directement le danger, les singes parviendraient à se faire une représentation mentale de celui-ci. De plus, il a été montré qu'une modification des caractéristiques acoustiques du message, comme la hauteur ou la puissance du cri, ne modifieraient pas la réponse. Pour ces raisons, les cris du singe Vervet seraient considérés comme référentiels ou sémantiques [79, 80].

Information : besoin, utilité et contexte

Enfin, à l'image de la définition donnée plus haut par les journalistes, on peut penser qu'un message ne contient une information que si son contenu est utile à son destinataire. Chez le cerf rouge (*Cervus Elaphus*), les brames des mâles portent une information sur la puissance de l'individu [81]. Les concurrents peuvent alors à partir de cette information prendre la décision ou non d'aller défier ce congénère. Ici, l'information, mais aussi la nécessité même d'attendre cette information, sont importantes. En ce qui concerne les autres animaux ou pour un quelconque randonneur passant dans la forêt, le brame d'un cerf dans le lointain n'apporte pas plus d'information que la présence dudit cerf, information qui ne serait dès lors pas significative, si le randonneur connaissait déjà la présence de cerfs dans cette forêt. La question de la pertinence de l'information, de la nécessité qu'a un individu à percevoir celle-ci, semble donc étrangement corrélée à la définition même d'information et de connaissance, mais aussi et finalement à la notion de contexte.

Pour reprendre l'exemple précédent du cri du cerf, le contexte dans lequel ce signal est perçu va grandement influencer sur la quantité d'information acquise par l'individu qui le reçoit. Si entendre un cerf dans une forêt n'est pas plus étonnant que cela, qu'en serait-il si vous entendiez ce même cri, la nuit, dans votre appartement citadin situé au 4^e étage d'un immeuble ? Autre exemple, moins effrayant cette fois-ci, si, invité chez un ami, vous prononcez les mots « j'ai un peu froid », cela pourra très bien avoir la signification que, de manière polie, vous souhaitez que cette personne ferme la fenêtre ouverte derrière lui.

Vers une définition de l'information

Finalement, nous pourrions nous demander : « un message est-il porteur d'information si son destinataire la possède déjà ? » Une réponse peut être apportée si l'on considère par exemple de façon pragmatique, qu'une information est une donnée qui change la distribution statistique d'une observable⁷. Il est néanmoins admis que

7. Le terme d'observable rassemble ici toutes les quantités mesurables qui peuvent être extraites d'un système donné.

le choix de l'observable est crucial, puisqu'un ensemble d'observables composant un système donné, n'ont pas la même sensibilité à tous les paramètres envisageables. On pourrait donc compléter la définition précédente par la suivante : une information est une donnée qui modifie la distribution d'au moins une des observables d'un système donné, parmi la liste exhaustive des observables qui composent ce système. Cette définition très pragmatique a le mérite de faire l'abstraction du système qu'on regarde. Je me dois néanmoins de rajouter cette définition plus « éthologique » formulée par le doctorant qui m'a précédé, et stipulant que l'information est « une connaissance sur un sujet donné, échangé entre une source et un individu récepteur, et qui diminue l'incertitude du récepteur au sujet de la source ou d'une composante de l'environnement » [49, 82, 83]. Le terme d'incertitude est ici cependant, difficile à interpréter.

1.5 Prise de décision

La prise de décision et les processus décisionnels forment à eux seuls un vaste pan de la recherche en éthologie, neurobiologie et cognition au sens large. Selon moi, elle se définit pour un système quelconque, par le choix actif d'un état parmi une multitude d'états accessibles à ce système. Dans le travail de ce manuscrit, le système est représenté par un individu. Nous aurions pu également considérer le groupe dans son intégralité comme une entité prenant des décisions, abordant ainsi la thématique du leadership. S'il existe de nombreux types de leadership [84], nous avons choisi comme hypothèse de travail un leadership distribué [85, 86, 87], c'est-à-dire qu'aucun individu n'occupe une position dominante par rapport aux autres.

Le processus de choix est soumis à de nombreuses contraintes et encore aujourd'hui, il est présomptueux de dire que l'on sait exactement ce qui conditionne le choix d'un individu, d'autant plus lorsque celui-ci change selon l'espèce, d'un individu à un autre, et peut aussi varier dans le temps [88]. On peut désigner deux sources d'influence. La première, externe, regroupe tous les stimuli environnemen-

taux. Elle est donc régie par la perception. La deuxième source est par opposition interne, et se définit par l'état physique et physiologique dans lequel se trouve l'individu. On peut alors distinguer la génétique et l'épigénétique. La génétique [89] et l'expression des gènes dans son ensemble, régissent nombre de processus corporels internes. L'épigénétique, quant à elle, décrit les variations dans l'activité des gènes induites par l'environnement [90]. Il est à noter qu'à la différence de la perception que j'évoque plus haut et dont je reparlerai, l'épigénétique m'apparaît plus comme une empreinte, une mémoire, que laisse l'environnement sur les différents processus internes et aux différentes échelles auxquels ils ont lieu. Ainsi, la prise de décision est un dosage méticuleux de tous ces facteurs et sa relation avec la propagation d'une information est cruciale. En effet, ce sont les décisions, la perception et l'interaction avec l'environnement qui seront à la base de la transmission de celle-ci. Pour notre part, inspiré de la biologie et notamment du modèle biologique du mou-
ton, nous avons basé notre mode de décision sur de l'imitation de comportement aussi appelé allélomimétisme [91].

1.6 Modélisation

L'utilisation de modèle dérive du besoin de représenter quelque chose (un objet, un concept) en le simplifiant, souvent dans le but de le comprendre, et de faire par la suite des prédictions. La simplification passe souvent par un découpage de la représentation en plusieurs sous-concepts ou mécanismes, afin de ne garder que les plus pertinents selon les critères de l'étude. En science, cette méthodologie est particulièrement utilisée puisqu'il est rarement possible de saisir l'ensemble de la complexité d'un système d'un seul coup et dans un seul contexte donné. Une autre propriété du modèle permet en le simplifiant, d'en faire une abstraction. Cela passe souvent par les mathématiques qui excellent dans ce domaine. Par ailleurs, cette abstraction ne peut être considérée comme l'inverse d'un travail concret et comme le dira Langevin : « Le concret est l'abstrait rendu familier par l'usage. » [92]. Ainsi la mise en équation d'un certain concept apporte une nouvelle possibilité

d'approche du système, puisqu'il est alors possible de faire des rapprochements entre plusieurs domaines, qui n'ont a priori rien à voir. Cette propriété que l'on appelle similitude permet l'utilisation du processus d'analogie [93]. Ainsi si un système A est similaire à un système B, et si le système B possède une propriété a priori non observé pour le système A, on peut, par analogie, penser que cette propriété est présente dans le système A. Ce processus est très puissant car on peut ainsi classer, lier et mutualiser des travaux faits par des spécialistes de domaines au départ très différents de par leur objet d'étude. On peut même imaginer bénéficier de méthodes d'analyses développées pour le système B et que l'on appliquerait alors au système A produisant un gain de temps considérable. Cela fait selon moi de la modélisation, un outil particulièrement efficace.

1.6.1 Ethologie et modélisation

Dans l'histoire des sciences, l'éthologie ou l'étude des comportements animaux (incluant l'humain), a plutôt consisté en l'observation des animaux dans leur milieu naturel, puis dans un cadre expérimental contrôlé. Un des premiers exemples de l'utilisation de la modélisation en éthologie revient à Erich Von Holst qui, en 1939, fait paraître un article, dont l'objet était la construction d'un modèle mécanique, représentant la manière dont interagissent les nageoires chez l'infra-classe des teleost [94]. Depuis, et avec le développement du traitement informatique des sciences pendant le XX^e siècle, l'éthologie a gagné de plus en plus d'outils lui permettant de produire des modèles de ses objets d'études. L'étude des comportements collectifs s'est notamment accéléré avec le postulat, que des interactions sociales simples devaient être à l'œuvre, dans le déplacement de certaines populations [95, 96, 97, 36, 98]. On peut également évoquer l'émergence de modèles informatiques très abstraits comme ceux de Vicsek [99] ou Aoki/Couzin [37, 97], dont le succès a reposé sur la simplicité de leur utilisation. Ces modèles sont dits « microscopiques » ou encore « individu-centré » (*individual based*), car ils reposent sur une visualisation directe des individus. On les oppose aux modèles « macro-

scopiques » et « de champs moyens », qui se focalisent sur le groupe dans son ensemble, et qui travaillent sur des moyennes et non plus sur des individus.

Chaque type de modélisation a ses avantages et ses inconvénients et il est même parfois intéressant de concevoir les deux en parallèle. Ces modèles, typiquement utilisés en physique pour des systèmes de particules, ont tardé à s’immiscer en éthologie, mais ont ainsi pu bénéficier de tout le savoir-faire accumulé pendant les décennies précédentes. Cependant, et nous en discuterons ultérieurement, il faut être prudent lorsque l’on introduit des approches physiques à des systèmes biologiques. Les modèles ont en effet un principal défaut de par leur capacité de simplification, car il est alors possible de modéliser un phénomène ou un comportement de plusieurs manières différentes. Un parfait exemple concerne la compréhension que nous avons du système solaire. En effet, depuis le XVI^e siècle, les avancées scientifiques nous ont permis de décrire précisément les règles qui régissent les corps célestes notamment grâce aux travaux de Newton et plus tard d’Einstein. Cependant, il n’en fut pas toujours de même puisque le système géocentrique théorisé par Aristote puis Ptolémée, s’est imposé de nombreux siècles comme le meilleur modèle puisqu’il rendait compte précisément du mouvement des astres. Cela ne veut donc pas dire que toute hypothèse de modélisation est celle qui s’applique réellement pour le système que l’on étudie.

Il est enfin nécessaire également de faire attention au nombre de paramètres qui sont injectés dans un modèle. Plus le nombre de paramètres s’accroît, plus le modèle dépeindra fidèlement le comportement qu’on essaie d’appréhender. Néanmoins, on perd avec cette opération l’objectif qui était de savoir parmi tous les paramètres envisageables, lesquels étaient primordiaux.

1.6.2 Concept d’émergence

Une particularité spécifique aux systèmes d’individus vivant en groupe, a notamment su motiver de nombreux physiciens à s’intéresser à eux. Cette propriété est appelée « émergence » et caractérise la phénoménologie obtenue à l’échelle du

groupe lorsqu’aucun élément ne laisse à penser qu’elle est présente à l’échelle individuelle. Dans un modèle, on dirait des règles du comportement individuel qu’elles n’implémentent pas explicitement cette phénoménologie. Cette dernière émerge donc spontanément des interactions inter-individuelles [100]. On parle aussi d’auto-organisation, notamment lorsque l’on fait référence aux constructions réalisées par des insectes sociaux, dont la complexité dépasse de loin leur échelle de planification [101, 102]. Le mécanisme ici à l’œuvre, appelé « stigmergie », postule que les individus sont capables de modifier leur environnement de sorte que cette modification stimule à son tour, le comportement d’autres congénères [103, 104, 105, 106]. Outre les insectes sociaux, on peut bien évidemment citer les structures aériennes formées par les étourneaux, lorsqu’ils rejoignent leur site de nidification [107].

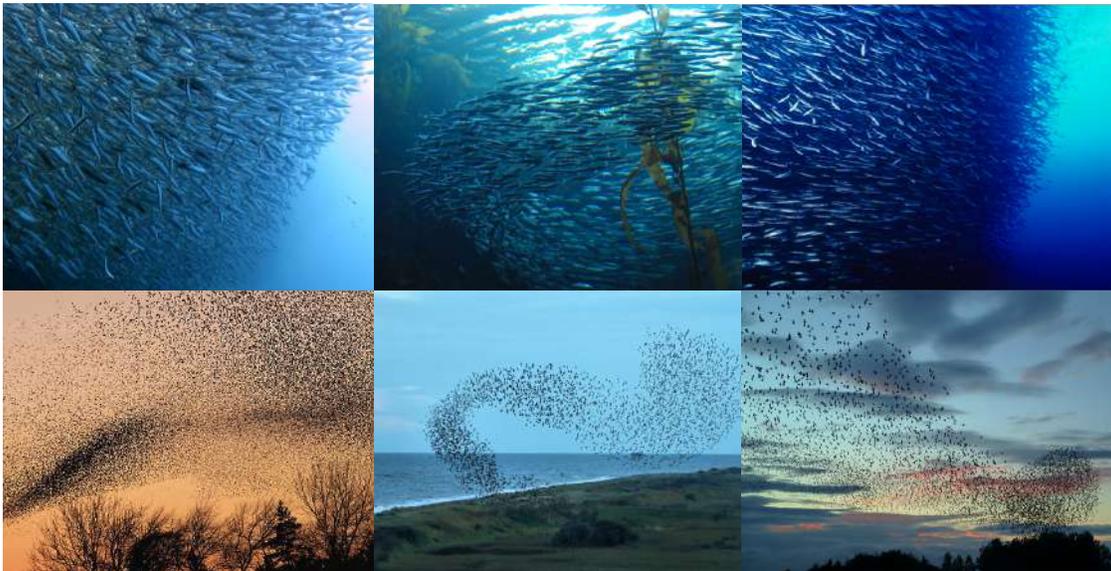


FIGURE 1.4 – Exemples de structures émergentes à l’échelle du groupe : le *milling* [46] dans des bancs de poissons [Photos n° 1 à 3 : © voir page 133], les murmurations [107] chez les étourneaux [Photos n° 4 à 6 : © voir page 133].

1.6.3 Outils de modélisation

L’approche que j’ai adoptée dans mon travail, repose principalement sur la mise en place d’un modèle d’abord microscopique, dans le but d’obtenir des simulations faciles à interpréter qualitativement. Il est accompagné dans de nombreux cas, d’un modèle macroscopique basé sur des équations aux dérivées partielles, qui

permettent de démontrer certains résultats obtenus par les simulations, et ainsi mettre en lumière des éléments ne relevant pas seulement d’un artéfact numérique⁸. On verra aussi, que dans la plupart des processus étudiés et des hypothèses injectées, l’aléatoire, et plus précisément les fluctuations, tendent à jouer un grand rôle. De fait, s’il est vrai que les résultats émanant du modèle macroscopique sont par construction les plus robustes, il est nécessaire que ce modèle reste un outil périphérique, car le système d’équations présenté est déterministe, c’est-à-dire qu’il ne tient pas compte de la composante aléatoire.

Le script de simulation mis en place, ainsi que toutes ses variations, est accompagné d’un large cortège d’outils d’analyse de données spécialement développés pour l’occasion. Certains de ces outils permettent la visualisation qualitative des simulations, d’autres l’interprétation quantitative au travers des statistiques. Ces derniers sont divisés en autant d’observables qui ont été jugées pertinentes au cours des études et nécessitent de fait, un traitement différent.

1.6.4 Les modèles de forces

Depuis les premiers modèles théoriques que j’ai évoqués plus haut, de nombreuses avancées ont été faites dans la création de modèles microscopiques visant à étudier le comportement grégaire d’animaux. Dans la lignée des modèles d’Aoki et Vicsek, on trouve une myriade de modèles dit « de force » [97, 108, 109, 110]. Ces modèles, tout comme leurs prédécesseurs, proposent un paradigme selon lequel des forces, au sens physique du terme⁹, qualifiées de « sociales », lient les individus entre eux et régissent leur déplacement et par conséquent, la cohésion du groupe. Les deux principales forces utilisées sont des forces de positionnement – les individus s’attirent et se repoussent – et des forces d’alignement – les individus prennent une direction similaire à leurs congénères. Ce genre de modèles a ainsi réussi à reproduire les comportements observés d’une part, et à prédire d’autres comportements,

8. Les outils numériques peuvent de multiples façon introduire des phénoménologies indésirables, notamment car il est impossible de représenter des processus continus. On appelle ces phénoménologies des artéfacts.

9. Force (Physique) : Concept traduisant quantitativement les interactions entre objets et permettant d’expliquer leurs déformations ou les modifications de leurs mouvements. - Larousse

a priori non observés d'autre part [111]. Ces deux éléments fondent généralement la robustesse et l'efficacité d'un modèle théorique. L'utilisation de forces est généralement une solution appropriée lorsque que l'on traite de particules élémentaires, d'objets physiques qui sont soumis à des champs extérieurs (comme la pesanteur), ou bien des forces d'interactions internes au système (comme par exemple deux billes liées par un ressort). Néanmoins, l'utilisation de ces mêmes forces semblent plus complexes dans des systèmes vivants, dotés d'une volonté propre en ce qui concerne leur déplacement. On parle de forces « effectives » lorsque des forces reproduisent le comportement global observé mais ne sont pas produites pas des interactions physiques¹⁰ réelles. Ce sont donc des forces qui reproduisent le comportement mais ne rendent pas forcément compte des mécanismes sous-jacents dont elles sont issues. Il y a donc pour moi une certaine ambiguïté ici puisqu'il est évident que ces forces « sociales » ne sont pas issues des interactions fondamentales. Cependant, on pourrait considérer les interactions « sociales » comme des interactions qui conduisent à des forces. Une question fondamentale de mon étude, qui s'inscrit dans la poursuite de ce que mes directeurs de thèse et mes prédécesseurs doctorants avaient commencé, est de proposer une alternative de modélisation aux comportements individuels sans utiliser de forces, et qui donneraient des résultats tout aussi concluants.

1.6.5 Mouvement, interactions et intermittence

La plupart des modèles de forces s'attachent à décrire le déplacement d'individus en continu lorsqu'ils sont déjà en mouvement. Cependant, cette configuration n'est que peu représentative de l'activité quotidienne des groupes d'animaux. Les espèces aquatiques sont contraintes de par le milieu dans lequel elles évoluent de produire une action pour maintenir une position ou une direction. Au contraire, les espèces terrestres ne sont pas soumises à ce genre de contraintes et peuvent, dès lors, se trouver à l'arrêt pour répondre à un besoin de quelque nature que ce soit. Les

10. On parle ici des interactions physique fondamentales comme l'électromagnétisme ou l'attraction gravitationnelle.

espèces aériennes quant à elles, bénéficient d'un statut mixte puisque lorsqu'elles évoluent dans l'air, elles sont soumises à des contraintes similaires aux espèces aquatiques. Cependant, à la différence de ces dernières, elles peuvent parfaitement décider de se poser sur un support fixe pour des raisons d'alimentation ou de repos.

Les comportements intermittents, c'est-à-dire des comportements qui présentent une discontinuité temporelle, sont donc prépondérants dans la vie des espèces animales, et ce, même lorsque l'on aborde la locomotion. Pourtant cette question de l'intermittence, si elle est souvent abordé en terme de leadership ou de processus de décisions [112, 113, 114], ne l'est que très rarement dans la modélisation de déplacements collectifs. Les forces sociales sont en effet peu adaptées à décrire de tels processus. Ce sont des interactions continues.

Ces modèles considèrent enfin que les individus sont en permanence en interaction avec le voisinage influent. S'il est difficile de démontrer son absence lorsque les individus sont en mouvement, il est très probable que l'interaction ne soit pas constante lorsque les individus sont à l'arrêt pour l'alimentation par exemple.

1.6.6 États internes

Nous allons introduire la notion d'états internes comportementaux. Ces états au niveau biologique, seraient la conjonction de myriades de processus cognitifs et physiologiques, dont la complexité évidente ne saurait être décrite complètement dans un même modèle. Ces états « internes » n'étant pas forcément observables, il est parfois nécessaire de procéder à une analyse fine des données pour en révéler la teneur. Le travail de mon ami et collègue L. Gómez [115], a pu démontrer cette ambiguïté chez des groupes de moutons — modèle animal très présent et inspirant dans tout le travail que j'ai effectué. Ce dernier a révélé que l'on pouvait dissocier deux états comportementaux internes de « repos », dont l'un est réfractaire à la mise en mouvement de l'individu. Cela signifie que dans cet état, l'individu ne serait pas sensible (ou du moins bien plus difficilement) au départ d'un autre individu. Or, cet état réfractaire est difficilement dissociable de l'état non réfractaire, puisque du

point de vue de l'observateur, les deux états se rapportent à un mouton à l'arrêt.

Dans cette thèse, je propose de considérer le comportement des individus comme un ensemble d'états comportementaux, puis de définir des règles permettant la transition de manière stochastique entre ces différents états. Si l'information était ici liée aux états comportementaux et leur synchronisation à l'échelle du groupe, les transitions constitueraient alors l'aspect de prise de décision de l'étude.

1.7 Transition de phase et criticalité

Nous aborderons dans le Chapitre 3 la notion de criticalité qui est une propriété fondamentale émergeant du modèle proposé. Cela nécessite donc que j'introduise brièvement sa définition et ses caractéristiques. Pour ce faire, je citerai Peter Grassberger qui dans son article [116] propose la phrase suivante :

“Quand on change un paramètre de contrôle [e.g. température, vitesse, alignement], un paramètre d'ordre [e.g. magnétisation, propagation, swarming, milling] passe par une singularité qui est soit discontinue (transition de phase de premier ordre) ou continue (Transition de phase de second ordre).”

La figure 1.5 illustre la dynamique du paramètre d'ordre selon que la dynamique de la transition de phase est continue ou discontinue.

La criticalité est l'observation des propriétés du système au voisinage du point critique, uniquement dans le cas d'une transition de phase de second ordre. Pour la caractériser, on va notamment rechercher les exposants critiques. Ces exposants rendent compte de la manière dont la courbe se comporte proche du point critique. De plus, ces exposants permettent de manière univoque, de définir le type de criticalité du système. Ainsi, il existe des groupes de systèmes de même criticalité et donc de mêmes exposants critiques. Ces groupes sont appelés classe d'universalité.

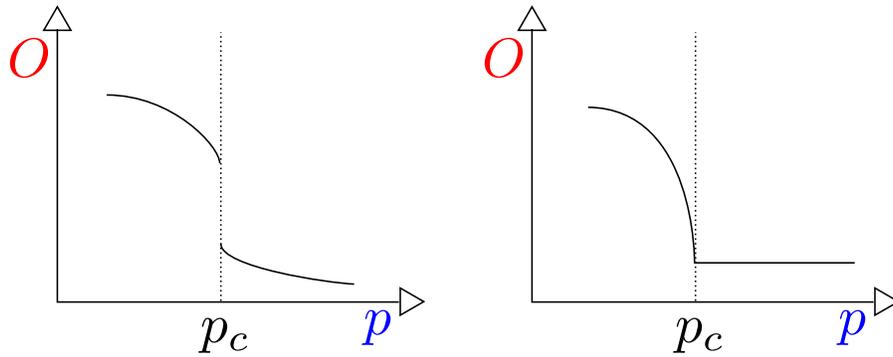


FIGURE 1.5 – Représentation de la transition de phase d’un paramètre d’ordre O en fonction d’un paramètre de contrôle p . Au niveau de la singularité p_c – on parle aussi de point critique – la transition est soit discontinue (gauche), qualifiée alors de transition de phase de premier ordre, soit continue (droite), que l’on qualifie cette fois de transition de phase de second ordre.

1.8 Objectifs de la thèse

Dans le Chapitre 2 de cette thèse, nous aborderons la question du voisinage influent. Dans le cadre d’une expérience sur les moutons, nous évaluerons la pertinence des hypothèses classiques présentées dans cette introduction. Nous traduirons au passage ces hypothèses en terme probabiliste, afin d’amorcer la transition vers l’hypothèse alternative d’un modèle probabiliste de transitions entre des états internes.

Dans le Chapitre 3, nous aborderons le coeur de la thématique sur la diffusion de l’information, en développant la question du couplage entre information et mouvement. Nous détaillerons les mécanismes du modèle probabiliste de transitions entre des états internes et nous investiguerons les propriétés émergeant d’un tel modèle.

Dans le quatrième et dernier chapitre, nous considérerons la question de la cohésion d’un groupe en l’absence d’une force d’attraction. Nous évaluerons en particulier, les mécanismes les plus simples permettant d’obtenir la cohésion toujours dans le cadre d’un modèle probabiliste de transitions entre états internes.

Chacun des chapitres a fait l’objet d’un article restitué dans leur version originale en anglais. Ils seront introduits et suivis d’une discussion propre à chacun en français. Enfin, ce mémoire se terminera par une conclusion générale sur l’ensemble des travaux accomplis.

CHAPITRE 2

IDENTIFIER LES VOISINS INFLUENTS DANS LES GROUPES ANIMAUX

2.1 Avant-propos

Ce premier article constitue la poursuite d'une partie du travail de thèse de Sylvain Toulet [49]. Le travail de ce dernier s'insérait dans la quête d'identification des stimuli sociaux, impliqués dans la prise de décision (se déplacer ou rester sur place) de sujets appartenant à un groupe et soumis au départ d'un congénère, celui-ci étant contrôlé expérimentalement. Ensuite, Toulet et al. souhaitaient quantifier la dynamique de la réponse collective si l'adhésion s'opérait, ce qui a permis de saisir le rôle des différents stimuli sociaux, dans la cascade temporelle des départs. L'article qui compose ce chapitre, reprend l'expérience réalisée dans l'étude de Toulet et al. Partant des données, j'ai axé mon étude sur une vision plus probabiliste du problème, c'est donc par les analyses et les hypothèses que je me différencierai ici de leur travail. L'étude reprend en particulier une expérience réalisée sur des moutons mérinos, dans la ferme expérimentale du Domaine du Merle. Lors de cette expérience, des individus ont été entraînés à répondre à un stimulus combinant la vibration d'un collier et un panneau levé en bord d'arène, au pied duquel est délivrée une récompense. Une fois entraînés, les individus sont placés dans des arènes avec

des congénères naïfs, habitués préalablement à la levée seule du panneau. Ainsi les expérimentateurs ont pu créer une situation où un individu entraîné, placé parmi des individus naïfs, réalisait un départ pour une motivation connue des expérimentateurs, mais inconnue de ses propres congénères, dans un contexte social et un environnement contrôlés.

Dans l'article qui suit, nous avons abordé la question du voisinage influent, question majeure dans le cadre des comportements collectifs. Le voisinage influent est constitué, pour un individu donné, de l'ensemble des individus qui, par **leurs** comportements, peuvent influencer **son** comportement. Le cadre théorique de l'auto-organisation pose le postulat que les phénomènes à grande échelle émergent d'interactions à l'échelle locale, ce que j'ai pu détailler précédemment dans l'introduction générale. Cette règle est souvent utilisée dans des modèles « individus centrés » comme base, pour construire ces derniers. Cela signifie que tous les ingrédients du modèle s'appliqueront à l'unité (un individu) et jamais à tout le système (le groupe) dans sa globalité. Plus particulièrement, la règle d'interaction dite « topologique » présentée par Ballerini et al. [42] comme une alternative à la règle « métrique », s'est révélée très efficace dans l'analyse des corrélations d'alignement, lorsque l'on observe des groupes d'étourneaux. Cependant, si les résultats obtenus sont très séduisants puisqu'ils reposent sur des hypothèses raisonnables et qu'il est possible de reproduire les propriétés collectives, cette hypothèse est inférée puisqu'extraite à partir d'individus en mouvement permanent. Il est donc difficile d'identifier qui prend la décision et quels voisins (nombre, position) influencent la décision. En outre, toutes les espèces animales ne vivent pas dans des groupes en déplacement permanent et ces groupes peuvent d'ailleurs varier en taille comme en densité, de sorte que les propriétés collectives pourraient résulter d'une modulation des règles d'interaction locale. Les espèces d'ovins, incluant les moutons domestiques, présentent des déplacements dits « intermittents » tout comme de nombreuses espèces grégaires évoluant tant dans un milieu aérien qu'aquatique. Nous avons donc travaillé sur la pertinence des hypothèses métrique et topologique concernant le

voisinage, en nous servant d'une expérience réalisée sur des moutons, grâce à laquelle nous connaissons aussi bien la position des animaux avant et au moment du départ, que la date de suivi de chacun des 32 individus de chaque groupe.

Pour le cadre théorique de cette étude, nous avons défini une probabilité d'interaction générale notée $W(A, B)$, que nous avons fait varier dans sa forme pour décrire les différentes hypothèses. Nous avons ensuite simulé une situation expérimentale similaire : un individu actif tente de provoquer l'activation de ses congénères selon cette probabilité. Après de multiples réalisations de simulations, nous avons été en mesure de tracer la courbe de distribution cumulée des distances (DCD) entre l'individu entraîné et le premier suiveur. Si cette courbe nous permet à l'œil, de déterminer qualitativement la proximité des résultats avec la DCD expérimentale, nous avons mis en place un test de Kolmogorov-Smirnov (ks-test), pour évaluer quantitativement la pertinence entre les différentes DCD théoriques (une pour chaque hypothèse) résultant de l'utilisation de la probabilité $W(A, B)$ et de la DCD expérimentale.

Ce cadre théorique nous permet de travailler dans un deuxième temps, sur le concept de prise de décision. En effet, ici nous ne souhaitons pas qualifier ni quantifier la réaction d'un individu à un stimulus (ici le départ d'un congénère), mais plutôt la prise en considération ou non dudit stimulus. Il est important d'insister sur cette notion qui me semble floue dans la littérature. Ainsi, un individu donné, passerait d'abord par une étape de sélection des voisins influents, puis, par une étape de réponse, ce que je vais ludiquement baptiser le « who then how » (« qui puis comment » en français). Dans la littérature, nombre de publications s'intéressent au « comment » sans le dissocier vraiment du « qui », donnant lieu à des modèles de force continus dans le temps. Or, si nous voulons rendre compte d'un choix, d'une possibilité de s'arrêter puis, de reprendre son mouvement, ou même, de ne pas répondre à un congénère qui s'éloigne alors qu'on l'a pourtant effectivement perçu, nous avons besoin d'un mécanisme en deux temps. Dans ce chapitre, mais aussi dans le reste de la thèse, c'est uniquement le « qui » que nous investiguons.

Nous laissons pour le moment la question du « comment » en suspens, de sorte que nous n'excluons pas la potentialité d'un modèle de choix comme proposé ici puis, un modèle de déplacement comme, par exemple, celui de Vicsek.

Par ailleurs, cette étude nous a permis de retravailler la pertinence de l'hypothèse d'une sensibilité des sujets à une stimulation par les voisins, dépendante de la distance. Si dans certains modèles existant dans la littérature, de telles hypothèses ont été utilisées [38, 117, 118], celle proposée par Ballerini et al. est actuellement prédominante. Il nous apparaît pourtant qu'une limitation voire même une modulation métrique de la perception et/ou de la cognition – c'est-à-dire du traitement des informations perçues –, est nécessaire pour rendre compte de nombreuses contraintes dans le traitement de l'environnement. Une information visuelle lointaine possède un diamètre apparent plus petit et sera intégré sur une portion plus petite de la rétine. Une information auditive se dilue avec la distance, puisque la surface du front d'onde augmente. De même, une information olfactive est dépendante des flux d'air. Dans tous les cas, l'obstruction du milieu est une source importante de la dégradation des informations. Enfin, comme on le trouve dans la littérature de l'auto-organisation, les interactions sont souvent locales, ce qui signifie que les individus d'un même groupe traitent – on est cette fois sur le plan cognitif – en priorité une information proche d'eux.

Il est nécessaire de souligner que nous n'aborderons pas la question du nombre d'individus dans le voisinage influent. En effet, l'expérience proposée ne nous permet pas de discerner avec précision à qui répond un individu donné, au-delà du premier suiveur. Il faut néanmoins noter qu'il existe obligatoirement une limite supérieure à ce nombre. Cette limite peut être due à des aspects cognitifs – un individu ne peut traiter, voire ne peut discriminer une infinité de stimuli – ou à des aspects perceptifs, un individu possédant une surface de perception finie : sa rétine ou ses récepteurs olfactifs.

Si je devais résumer en quelques mots cet article et ainsi vous présenter un guide possible de lecture, je dirais que cette étude a pour but de comprendre les inter-

actions locales entre les individus d'un même groupe, au travers d'une expérience unique, présentant le départ contrôlé d'un individu et permettant d'observer la réaction des autres. Ainsi, en comparant des hypothèses classiques théoriques quantitativement, on peut évaluer la prise en compte de l'entourage et donc l'influence entre les individus, mais aussi une dépendance métrique, qui sont des hypothèses fortes utilisées dans l'ensemble de la thèse.

2.2 Abstract

Identifying interaction partners – a particularly challenging task in the absence of an explicit communication system (e.g. vocalization) – is key to understand how information is distributed and processed within animal groups. Moreover, the interaction network (IN) regulates complex collective behaviors such as collective motion and predator detection. Despite the relevance of the IN, there are only few experiments specially designed to decipher it. Moreover, the mechanism by which an individual selects its interaction neighbors remains largely unknown. Here, we investigate the interaction-neighbor selection process, by studying the behavioral response of naive group members confronted to the controlled departure of a trained individual (TI) in herds of merino sheep. By identifying the first individual that follows the TI, we infer the probability for a group member to choose the TI as interaction neighbor, assuming that this probability is modulated by either the relative distance, the relative distance-rank, or a combination of both. The underlying IN is constructed from this probability. The obtained results provide unique, reliable information on the functional form of this probability, and thus on the IN and on how individuals interact within groups. The suggested method to unveil the selection process can be easily implemented in other animal systems and contexts.

2.3 Introduction

Large groups of animals such as fish shoals, bird flocks, and sheep herds are able to produce captivating collective motion patterns, preserving cohesion, while performing complex manoeuvres or escaping predators [119, 120, 121]. The spatio-temporal coordination of large moving groups is assumed to be the result of local interactions [122]. Interactions or mutual stimulations are basic ingredients of social living systems spanning from cells to societies. Social interactions are involved in aggregation [123, 124], known to influence phenotypes [125], and play a central role in the organization of sexual displays [126, 127, 128], choice of reproductive sites [129], search of food sources [130, 131, 132], shelter selection [133], and behaviour synchrony [134]. Besides, animals' propensity to lead varies according to their dominance status [135], energetic requirements [136, 137], while the propensity to follow may depend on friendship [138, 139], or body size [140]. Leader and follower behavior can also result from motion characteristics such as speed and straightness of displacement [141, 97, 142]. Finally, environmental heterogeneity is known to modulate the density of animals and influences the global structure and motion of groups [143, 144].

Studying collective phenomena through the scope of self-organization implies that complex, global patterns emerge, in large group sizes that exceed the perceptual and/or cognitive capacity of individuals, from local interactions. Thus, the existence of an “interaction neighborhood” for each group member is assumed. For a given focal individual (FI), the group members it can receive information from and to which it can respond to (*e.g.* approach, avoid, follow) are the interaction neighbors. Identifying the interaction neighbors of a FI is fundamental to understand how information is processed and distributed through the group [145, 146, 147]. The importance of identifying the interaction neighbors outstrips the study of animal behavior as it is of interest in other scientific fields as in the study of social networks, social sciences, management and economics [148].

There is evidence that in animal groups the interaction neighbors of a FI – in

the absence of a strong hierarchical social structure – are those group members located at close proximity of the FI [149, 117, 150, 151, 152]. The degree of influence of an interaction neighbor is often assumed to be decreasing function of the relative distance between the two individuals [153, 154, 155, 152]. There exist several options on how the degree of influence varies with the distance. One option is to assume that given two individuals, the influence depends on the Euclidean distance between them. Another option is to assume that the closest individual is the most influential, the second closest individual, the second most influential, and so on, in such a way that the influence is based on a distance rank rather than directly on the Euclidean distance. If a distance rank is used, the influence of the closest individual results the same if this individual is located at a distance of e.g. 5m or 10m, while for a degree of influence based on the Euclidean distance, these two situations lead to different values.

Several mathematical interaction neighbor models (INMs), based on both Euclidean distance and distance rank, have been proposed [156, 150, 157, 147, 149, 151, 152]. The simplest Euclidean INM, extensively used in agent-based, social-force models [158, 159], assumes the existence of a threshold R , such that all individuals located at a distance smaller or equal to R from the FI are interaction neighbors and exhibit the same degree of influence, while those at a distance larger than R are not interaction neighbors. More realistic extensions of this simple model assume that perception is limited by a blind zone, which requires the use of an interaction cone [156, 160]. Finally, using also social-force models, it was explored in [149] an influence, between two individuals, that goes as the inverse of their relative distance, while [117, 150] tested a series of mathematical functions to assess the effect of the distance-dependent influence. The idea that an INM has to be necessarily based on the relative Euclidean distance between individuals was challenged by Ballerini et al. [151]. Based on empirical evidence, Ballerini et al. [151] showed that starlings flying in a flock interact with a (roughly) fixed number of nearest (in the Euclidean sense) neighbors and independently of the local density. As pointed out by Ballerini

et al., this is in sharp contrast with what is expected for metric interactions [157] and refer to this set of neighbors, *i.e.* this fixed number of nearest neighbors, as “topological” neighbors. Topological neighbors can be identified by performing a Voronoi Tessellation or by performing a distance ranking for each individual. The use of topological neighbors ensures flock cohesion, even if the flock experiences large density fluctuations, and facilitates information spreading, which takes the form, for the analyzed birds, of an undamped, linearly propagating wave [161].

Here, we investigate the process by which individuals select interaction neighbors. We characterize this process by the probability $W(A, B)$ that B chooses A as interaction neighbor. Specifically, we look at a generic activation process, where initially all individuals are inactive (sharing the same behavioral state), except for one individual (the initiator) that is activated (undergoes a behavioral change). Our goal is to determine $W(A, B)$ from experimental data by studying the relative position of the first individual, after the initiator, to get activated, and for whom, we know with certainty, the initiator is an interaction neighbor (Fig. 2.1a and 2.1b). By focusing on the first activation, we avoid the ambiguity that results from having multiple activators as well as possible nonlinear effects that may lead, for instance, to an acceleration of the process as the number of active individuals increases over time [162]. We assume that $W(A, B)$ can depend on the Euclidean distance d_{MAB} , distance rank d_{TAB} , or a combination of both. In the following we make a distinction between $W(A, B)$ the probability and the weight $w(A, B)$ such as $W(A, B) = \frac{w(A, B)}{Z}$ where Z is a normalization factor. Note that $d_{MAB} = d_{MBA}$, while in general $d_{TAB} \neq d_{TBA}$, since d_{TAB} is a rank and not a distance, as illustrated in Fig. 2.1c, 2.1d, 2.1e and 2.1f. As a direct consequence of this, if $W(A, B)$ is based on Euclidean distance, then $w(A, B) = w(B, A)$, while when based on a distance rank we have to consider that in general $w(A, B) \neq w(B, A)$. Furthermore, because the renormalization factor is computed in the neighborhood of individuals i for $W(i, j)$, $W(A, B)$ and $W(B, A)$ might differ when $w(A, B) = w(B, A)$. Thus, the resulting interaction network tend to exhibit undirected links when using Eu-

clidean distance, and directed ones for distance rank (Fig. 2.1g and 2.1h). This strongly affects how information, here an activation, propagates over the system. To illustrate these ideas, we investigate $W(A, B)$ in sheep herds. More specifically, we study the behavioral response of naive group members, initially static, confronted with the experimentally controlled departure of a trained individual (the initiator). In this context, an activation occurs when a naive individual starts following the trained individual. By identifying the first individual that follows the initiator, we determine $W(A, B)$. The procedure outlined here might prove of use in other animal systems as well as in contexts different from a collective departure.

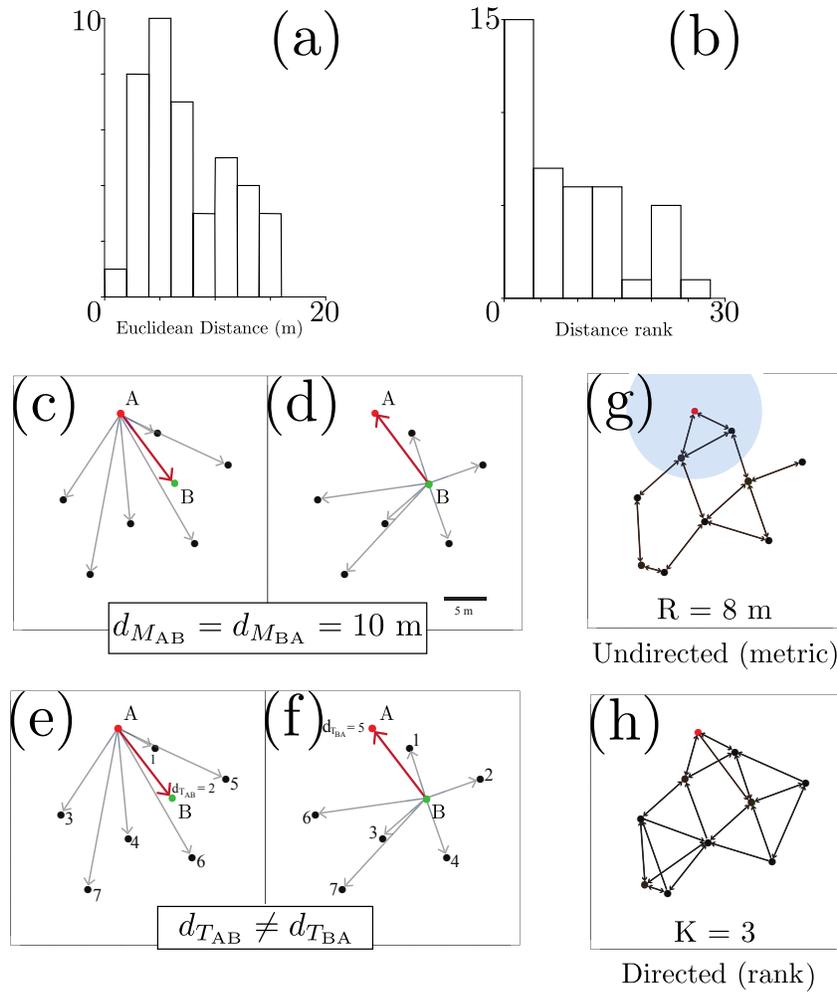


FIGURE 2.1 – The interaction-neighbor selection probability $W(A, B)$. Histogram of the Euclidean distance (a) and distance rank (b) between the trained individual (initiator) and the first group member to respond to the initiator departure. The first follower tend to be near the initiator in both, Euclidian distance and distance rank. Panels (c) and (d) illustrate the symmetry of the selection weight $w(A, B)$ when based on Euclidean distance. On the other hand, when $w(A, B)$ is based on a distance rank, tends to be asymmetric. Resulting interaction networks strongly depends on whether $w(A, B)$ was based on a metric distance or distance rank, as illustrated in panels (g) and (h).

2.4 Material and Methods

2.4.1 Study area and sheep herd

Experiments were conducted at the Domaine du Merle, an experimental farm in the south of France. This field station covers 400 ha within a native steppe in the old delta of the Durance river. This area is particularly flat. A system of irrigation permits to obtain homogeneous pastures. The herd of merino sheep raised in the

station graze these pastures in autumn and winter. Later they forage in the native steppe and hills around the field station before being transported in the Alps for the summer period. To conduct our experiments, we randomly choose from the available herd of 1400 ewes, 30 sheep at random to be trained and 200 sheep used as naive individuals during the experiments. All animals were 3 to 6 years old. The aim was to provoke departures of one individual in groups of 32 grazing sheep. This was possible by previously training some sheep to move toward a coloured panel raised at distance when stimulated by vibrating collar.

2.4.2 Training of initiators and habituation of naïve sheep

Training of future initiators was performed using 6 stable groups of 5 individuals each, following following the protocol described in [163, 164, 162]. Sheep were trained to associate a vibration delivered by a neck collar and a food reward (handful of corn) delivered by a panel raised at the same time at the periphery of one 50×50 m arena. After the training phase we selected the 3 sheep that exhibited the best learning scores (100 % of departures towards the panel rising following a stimulation) to proceed with the experiments. Meanwhile, the set of naive sheep ($N = 200$) to be used was habituated to panel rising (without corn delivery) at the periphery of experimental arenas, at one-min interval during two sessions of 90 min. At the end of this habituation session, none of the 200 naïve raised the head when the panel was lifted up.

2.4.3 Trials of collective movements and control trials

The trials of collective movements consisted in introducing 32 sheep groups (1 trained sheep and 31 naives) within one of the two arenas delimited with sheep fences. All experiments were carried out from 10 AM to 6 PM and all sheep were penned up in the same sheepfold and fed hay in the morning and the evening. Each trial lasted 30 min. Once introduced within one arena, sheep were freely grazing during 20 min. Then the trained sheep was stimulated (2 s) through a vibrating

neck collar (activated remotely) while at the same time one of two coloured panels located at the external periphery of the arena was raised. The stimulation was delivered when all sheep were grazing head down. The trained individual did not show preferences in term of positions as it has been observed, relatively to panel raised, either in front, in the middle or in the back of the group. Past 10 min (end of test), a new panel was raised (one of the two farthest from the tower) to reinforce the conditioning of trained ewes and avoid restricting their space use to the vicinity of panels closest to the tower. The group was led back to the sheepfold shortly afterward. We performed 30 experimental trials. The naive sheep that were not tested during one experimental day were introduced in distant pasture.

We also carried out control experiments different from the habituation sessions to be sure that naive ewes did not associate the panel rise and the food reward. Thereby, 6 trials before and 6 after the experimental trials have been conducted with groups of 32 naive ewes, using the same protocol as described before. We found no movement of naïve individuals during these 12 control trials.

2.4.4 Data Collection and analyses

A 7 m high tower was located near the two arenas. Two digital cameras (Canon EOS D50) were anchored on the top of the tower, each one focusing on one arena. Fifteen minutes after the introduction of the 32-sheep groups, each containing 1 trained and 31 naïve individuals, the digital camera was turned on, taking a picture of the entire arena every second and turned off five minutes after the stimulation of the trained sheep. For each trial, about 600 pictures were collected. Using a custom software, we track on each picture the position of animals by dragging a vector on their back, and identify the behaviour of each individual, *i.e.* grazing, standing head-up, moving and others. Due to the oblique viewing angle, we use an algorithm detailed in [121] to compute the real positions.

We defined the departure of the trained sheep (initiator), as an uninterrupted walk towards the raised panel immediately following the experimental stimulation

(neck collar vibration). The first follower was identified as the first naive sheep that moved after the trained sheep departure, without stopping until joining the trained ewe near the panel. The identification of the first followers was possible because the followings were successive, even if followers departed almost simultaneously at many occasions. Twelve replications were discarded, one because the initiator did not depart, five because the behaviour of the initiator was atypical and not comparable to other trials and six because no naive sheep followed the initiator’s departure. The analyses were thus performed on 18 trials. From the 18 trials selected to perform the analyses, we extracted the configuration of the group at the moment the initiator departed from the group *i.e.* the position of all individuals in the arena. In each trial with collective following, we were able to identify the first follower. The location of each sheep allowed calculating the inter-distance between all sheep and so ranking all sheep by their metric distance and rank of distance to each individual in a group. These distances were calculated using the location of sheep the second before the departure of the trained sheep.

2.4.5 Details on the simulations

Simulations were created in order to assess which INM performed better in comparison to experimental data. Obtaining all relative distances and distance ranks from the experiments, we simulated the first activation that follows the departure of the trained individual by applying a Monte Carlo algorithm using the test function $W(A, B)$. For each (field) experiment, 500 simulations were performed to compute the probability for each naïve individual to act as first follower, and the cumulative distribution of distances between the initiator and the simulated first follower. Parameter estimation was performed by maximum likelihood over the 18 experiments. The statistical relevance of each tested function $W(A, B)$ was assessed by performing the 2-sample Kolmogorov-Smirnov test [165]. This statistical test compares the maximum “distance” between two cumulative distributions with a critical tolerable distance given by the expression : $D_{critical}(n, m, \alpha) = \frac{1}{\sqrt{n}} \sqrt{-\ln(\alpha/2) \frac{1+\frac{n}{m}}{2}}$,

where n and m are the size of each sample, and α is the significant level. Along the study, we used a standard significant level of $\alpha = 0.05$.

Ethics statement

All the animals were maintained under routine husbandry conditions at a Montpellier Supagro research station (Domaine du merle, Salon-de-Provence, France) with full approval of its director Pierre-Marie Bouquet. Animal welfare requirements were fully respected in accordance with the European Directive 2010/63/EU, with the rules of the European Convention for the Protection of Vertebrate Animals used for Experimental and Other Scientific Purposes and with the Convention of the French Comité national de réflexion éthique sur l'expérimentation animale. No special authorization from the French Ethical Committee for animal experimentation (Commission nationale de l'expérimentation animale) was required as no protected or endangered species was involved, as the experiments did not imply any invasive manipulation (the experimental protocol consists in the observation of groups and the acquired data are only pictures of the animals) and as sheep were conducted to the test arenas, as they are herded on a daily basis to the pastures. All personnel involved had technical support from the employees of the research station as required by the French Ministry of Research. The experimental protocols included short test periods (35 minutes) where sheep did not experience painful, stressful or unfamiliar situations. The experimental procedures had no detrimental effect on the sheep and at the end of the experiment all the animals reintegrated the sheep herd of the breeding research station.

2.5 Results

As explained in the introduction, we characterized the interaction-neighbor selection process via the probability $W(A, B)$ that B chooses A as interaction neighbor. Our strategy is to determine $W(A, B)$ using a simplified scenario where all

group members are initially in the same behavioral state, and then force a behavioral change in one individual to identify the first individual that responds to the initiator. Note that in this scenario there is no ambiguity to whom this first individual is responding to. Our experimental system consist of a group of $N - 1$ naive sheep and one trained individual (here, $N = 32$). When all individuals are in a motionless phase, the trained individual is stimulated to move to a given location in the field by activating, remotely, a vibrating collar. We assume naive sheep do not perceive the activation of the collar. We identify the first individual that responds to the activation of the trained individual, *i.e.* the first individual that starts moving toward the trained individual. The experiment is repeated using different sets of 31 individuals, and performed only once with each naive group; for more details see Material and Methods. To determine $W(A, B)$, we test a series of functional forms for the probability $W(A, B)$, in increasing order of complexity or number of parameters. Our goal is to determine which hypotheses are consistent with the experimental data. For that purpose, we perform a large number of *in silico* experiments, in which the location of each individual is taken from the experiments and using the proposed functional form of $W(A, B)$, we simulate which individual is the first to select trained individual (initiator) and imitates its behavior (*i.e.* moves in the same direction). We compute from the simulated data the cumulative distribution (CDD) of the inter-distance between the first followers and the initiator. This distribution indicates the probability that the first follower is found at a distance smaller than a given distance from the initiator. Finally, we compare the experimental and simulated CDD.

2.5.1 Global Perception – a 0 parameter model

We start out by testing the simplest hypothesis – we call it “global perception” – by which we assume that all individuals exhibit the same probability to choose as interaction neighbor the initiator :

$$W(A, B) = \frac{1}{N - 1}. \quad (2.1)$$

This model assumes that each individual perceives all conspecifics and can select, with the same probability, any individual in the system as interaction neighbor, irrespective of its location.

This model is reasonable, when dealing with small group sizes, where it can be ensured that the cognitive and perception capacity of individuals allow them to interact with any group member. In this limit, no spatial effects are observable. For group sizes that exceed the perception and/or cognitive capacity of the individuals, the global perception model is inadequate. Using $N = 32$ sheep, deviations between the global perception model and the experiments, though weak, are statistically significant. The Kolmogorov-Smirnov test indicates that this model is not consistent with the experimental data [D-statistics, $D = 0.34 > D_{\text{critical},0.05} = 0.33$]; as illustrated by the corresponding CDD (Fig. 2.2a). This implies, as suggested by the experimental data (Fig. 2.1a and 2.1b), that $W(A, B)$ depends on the relative position between individual A and B . This possibility is investigated below.

2.5.2 Distance and Distance Rank models – 1 parameter models

Now, we study models that depend on only one parameter. We assume that $W(A, B)$ depends on either the Euclidean distance or the distance rank between A and B . We start out by exploring interaction-neighbor selection models inspired on the most common metric (Euclidean distance) and topological (distance rank) neighborhood models used in the literature. We express the probability, inspired on the standard metric model, as :

$$W(A, B) = \begin{cases} \frac{1}{n} & \text{if } d_{M_{BA}} \leq R_0 \\ 0 & \text{if } d_{M_{BA}} > R_0 \end{cases} \quad (2.2)$$

where d_{MAB} is the Euclidean distance between B and A , R_0 is a constant that defines the interaction radius, and the only parameter of the model, and n is the number of individuals for which A is at a distance less than or equal to R_0 . Thus, the number n depends on the group density. Note that all individuals within the interactions radius exhibit the same probability of choosing A as interaction neighbor. It is important to note that according to this definition of $W(A, B)$ for small values of R_0 , even if all interaction neighbors are included, the resulting interaction network is not percolated, while for large values, the network is percolated. Since we consider experiments in which the departure of the trained individual lead to a collective departure, the topology of the interaction network should be such that a global activation can be ensured. This means that the interaction network permits that each individual is connected to at least one group member as illustrated in Fig. 2.1g. In practice, this implies that R_0 has to be $R_0 > R_*$, where R_* is the critical value of R_0 (see Fig. 2.2b). Provided percolation is ensured, we estimate by maximum likelihood estimation (MLE), the value of R_0 that best describes the experimental data. The obtained CDD, using this value of R_0 , is shown in Fig. 2.2d. A KS-test indicates this model is consistent with the experimental data [D-statistics, $D = 0.31 < D_{\text{critical},0.05} = 0.33$].

Now, we focus on a probability inspired on the standard topological model as :

$$W(A, B) = \begin{cases} \frac{1}{K_0} & \text{if } A \text{ within } K_0 \text{ nearest neighbors of } B \\ 0 & \text{otherwise} \end{cases} \quad (2.3)$$

where K_0 is an integer constant and the only parameter of the model.

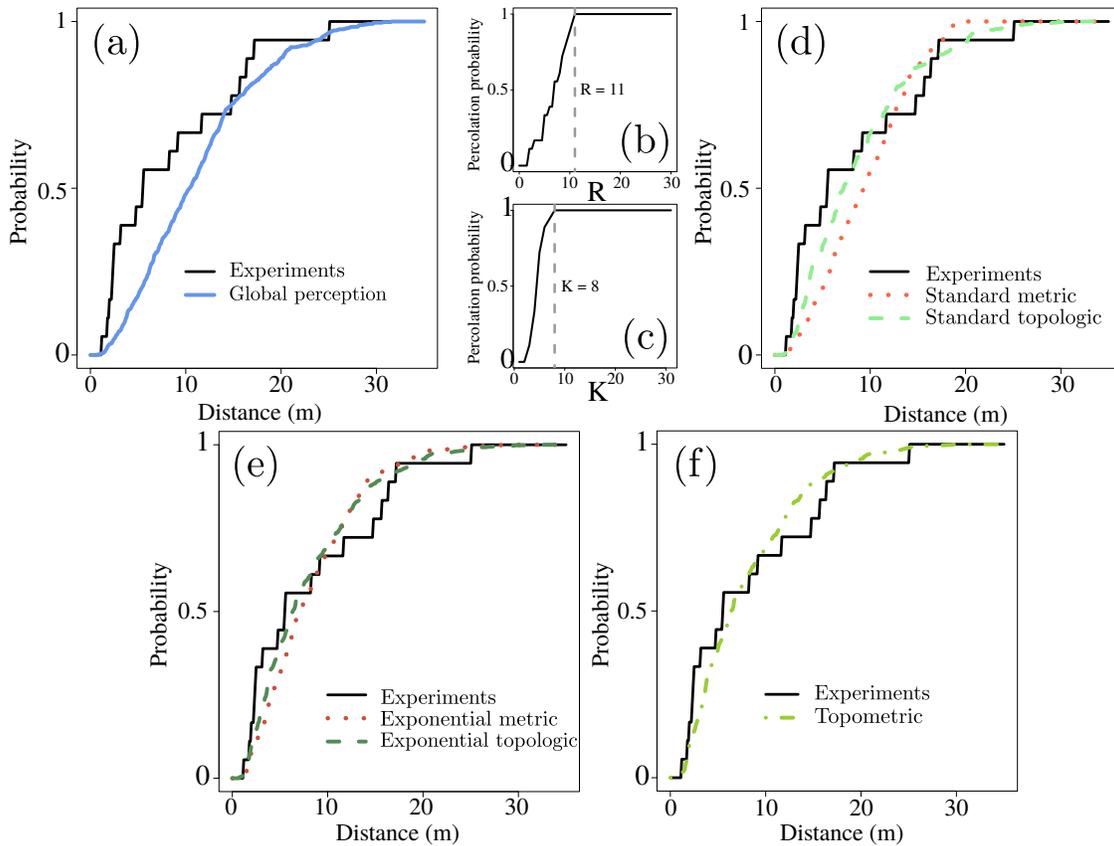


FIGURE 2.2 – Comparison of different interaction-neighbor selection models with experimental sheep-herd data. The experimental cumulative distributions of first follower distances (plain black curves) and the theoretical models : (a) the global perception model, (d) the model inspired on the standard metric neighborhood model (for short, standard metric), eq. 2.2, the one inspired on the standard distance rank neighborhood model (for short, standard topologic) , eq. 2.3, (e) the metric model defined by eq. 2.4 (Exponential metric) and the topological one given by eq. 2.5 (Exponential topologic), and (f) the model combining both, distance and distance rank, eq. 2.6. Probability that networks are percolated as a function of the values of the model parameter for (b) the standard metric model, eq. 2.2 ($R = 11$), and (c) distance rank model, eq. 2.5 ($K = 8$).

As in the previous analyzed model, here the model parameter K_0 has to be such that percolation is ensured; note this time the percolated network is directed as shown in Fig. 2.1h. This means that K_0 has to be $K_0 > K_*$ as shown in Fig. 2.2c. As before, the value of K_0 that best describes the experimental data is obtained by MLE. This model, as indicated by the KS-test [D-statistics, $D = 0.23 < D_{\text{critical},0.05} = 0.33$] is also consistent with the experimental data; the resulting simulated CDD is shown in Fig. 2.2d.

The idea that there is a hard threshold that regulates the probability that B selects A as interaction-neighbor, as suggested by eqs. 2.2 and 2.3, seems, from

a biological point of view, unrealistic. In the following, we explore the possibility, arguably more realistic, that $W(A, B)$ is given by a smooth, continuous decreasing function of either the Euclidean distance or distance rank between A and B characterized, again, by only one parameter. Using a smooth, continuous function for $W(A, B)$ has an important conceptual consequence. Under this assumption, any individual can potentially become an interaction neighbor of another group member, though this may occur with a very small probability if the two individuals are located far away in the group. A priori, any decreasing functional form, characterized by a single parameter, could be tested. For simplicity, we limit the discussion to an exponential distribution, which is widespread in statistics, easy to interpret, and is characterized by one parameter, the so-called rate parameter. Assuming that $W(A, B)$ depends on Euclidean distance $d_{M_{BA}}$ from B to A , we define the probability as :

$$W(A, B) = \frac{e^{-\frac{d_{M_{BA}}}{R_c}}}{Z} \quad (2.4)$$

where R_c is a constant, and only parameter of the model, and Z defined by $Z = \sum_{B \neq A} e^{-\frac{d_{M_{BA}}}{R_c}}$ ensures that $W(A, B)$ is properly normalized. We used MLE to obtain the value of R_c that best describes the data. This model, as indicated by the KS-test [D-statistics, $D = 0.24 < D_{\text{critical}, 0.05} = 0.33$] is also consistent with the experimental data; the resulting simulated CDD is shown in Fig. 2.2e. If instead we assume that $W(A, B)$ depends on the distance rank between A and B , the same concept leads to a probability of the form :

$$W(A, B) = \frac{e^{-\frac{d_{T_{BA}}}{K_c}}}{Z} \quad (2.5)$$

where $d_{T_{BA}}$ is the distance rank of A with respect to B (*i.e.* whether A is the first, second, third, etc, nearest neighbor from B), K_c is a constant, and the only parameter of the model, and Z defined as $Z = \sum_{B \neq A} e^{-\frac{d_{T_{BA}}}{K_c}}$ ensures that $W(A, B)$ is properly normalized. The KS-test [D-statistics, $D = 0.18 < D_{\text{critical}, 0.05} = 0.33$]

applied to this model using the value of K_c that best describes the data (obtained by MLE) indicates that eq. 2.5 is also consistent with the data.

Since the selection models inspired in the standard metric and topological neighbor models (eqs. 2.2 and 2.3) are consistent with the experimental data, as well as the models that assume that $W(A, B)$ is given by a smooth, continuous decreasing function of either the distance or distance rank between A and B (eqs. 2.4 and 2.5), we use the negative log-likelihood – defined as $l = -\log(L)$, where L is the likelihood – to identify the model that best describes the data. Note that since we are comparing models with the same number of parameters, this is equivalent to using the Akaike model selection criterion. The obtained negative log-likelihood values are : i) for the selection model inspired on the standard metric model, 60.72, ii) for the one inspired on the standard topological model, 61.15, iii) for the exponential metric model, 57.99, and iv) for the exponential topologic model, 54.67. This means that the models defined by eqs. 2.4 and 2.5 perform better than the one given by eqs. 2.2 and 2.3. It is worth indicating that even though it is tempting to use the negative log-likelihood to select the model given by eq. 2.5 over the model defined by Eq. 2.4, a KS-test over simulated data from these two models indicate they are statistically indistinguishable [D-statistics, $D = 0.1016 < D_{\text{critical},0.05} = 0.1025$] when using the optimal values R_c and K_c obtained by MLE. In short, we cannot distinguish between the model given by eq. 2.4 and the one by eq. 2.5.

2.5.3 Combining Distance and Distance Rank models – a 2 parameters model

Since we cannot distinguish between the models defined eqs. 2.4 and 2.5, we combine both models in an attempt to measure the relative importance in $W(A, B)$ of Euclidean distance vs. distance rank. The combined model reads :

$$W(A, B) = \frac{e^{-\frac{d_{MBA}}{R_c}} \times e^{-\frac{d_{TBA}}{K_c}}}{Z} \quad (2.6)$$

where $Z = \sum_{B \neq A} e^{-\frac{d_{MBA}}{R_c}} \times e^{-\frac{d_{TBA}}{K_c}}$ and the two parameters of the model are

R_c and K_c . These parameters are again obtained by MLE. Not surprisingly, this model, with two parameters, is also consistent with the data [D-statistics, $D = 0.18 < D_{\text{critical},0.05} = 0.33$]. We insist that this model with 2 parameters is not introduced as an alternative to the one-parameter models, but as a tool to assess the relative weight in $W(A, B)$ of Euclidean distance vs. distance rank. Here, we are interested in the values of R_c and K_c , namely, $R_c = 83$ m and $K_c = 14$. Considering that $N = 32$ and the diagonal of the squared arena is 70.7m, this suggests that $W(A, B)$ is more sensitive to difference in distance rank than in Euclidean distance. Nevertheless, the observation that a model that combines both, distance and distance rank, is consistent with the empirical data points towards more complex processes being involved in the interaction-neighbor selection, where both, the distance rank and the distance between two individuals play a role.

2.6 Discussion

Information spreading and processing within animal groups – that plays a key role in complex processes such as collective motion and predator detection – strongly depends on the properties of the underlying interaction network. In the absence of a communication system (e.g. vocalization), information spreading takes the form of a propagation of behavioral change. Despite the relevance of identifying how interaction partners are selected to understand the dynamics of animal groups, there are only few examples of experiments specially designed to decipher the underlying interaction network [147, 166, 167]. In most experimental conditions, behavioral changes are difficult to identify, and the presence of multiple sources (individuals) participating in the behavioral-change propagation makes it difficult to determine with certainty to whom an individual is reacting to. There exist, however, few notable experimental studies of animal groups on the move, where influential neighbors were identified [151, 152, 147, 166, 167], but only indirectly, after a data analysis treatment allowed establishing correlations in velocity changes among group members.

Here, we investigated how interaction neighbors are selected, and focused on the early stage of a collective displacement, when the interaction network is first established. The experiments were specifically designed to identify the selection process of interaction neighbors. In these experiments, all group members share, initially, the same behavioral state, except for a single individual. This experimental scenario was achieved by introducing a trained individual that we were able to activate remotely, within a group of naive individuals. This allowed us to initiate experiments only once all individuals were in the desired initial behavioral state (a non-motion state). After setting in motion the trained individual, we monitored the behavioral state of all group members, and identified the first individual that followed (and thus that chose as interaction neighbor) the trained individual. Finally, by focusing on the first follower, we avoided the ambiguity that emerges by the presence of multiple activation sources in the system (the who-activates-whom problem) that takes place as the behavioral change propagates through the group. This allowed us to collect reliable experimental data to investigate the interaction-neighbor selection process, which we characterized with $W(A, B)$: the probability that B chooses A as interaction neighbor.

In models that aim at explaining collective displacements, as in [153, 154, 155, 168, 152, 142], it has been proposed the use of neighborhood rules – i.e. rules that allow to determine the neighbors of any given individual at a given time – that include, in the equation of motion of the individuals, a continuous, distant-dependent weight associate to each neighbor. It is worth stressing that here we are not computing these weights nor modeling collective displacements. The difference is that the present study focuses on the cognitive selection process used by the individuals to choose interaction neighbors, and not on the weights assigned to neighbors during a collective displacement. This implies the assumption that the individual behavior can be dissected in a series of simple cognitive tasks : first, select your interaction neighbors – the focus on the current study – then execute an action (e.g. choose a direction of motion), in which the selected interaction neighbors may be weighted

differently. Assuming the existence of a cognitive selection process of interaction neighbors has a strong impact on the concept of neighborhood. For instance, the interaction neighbors of an individual are not necessarily determined by the instantaneous position of the individuals, as assumed in most collective displacement models, but are likely to depend on the recent “history” of the individual and the system. For a situation where all individuals are initially at fixed position, as analyzed in this study, it is reasonable to assume that the selection process is fundamentally dependent on the relative position of the individuals. And indeed we found that $W(A, B)$ is modulated by the relative distance between the individuals, observing that the best estimations are obtained using exponential decaying functions of either the distance or distance rank. And while $W(A, B)$ seems to be more sensitive to the distance rank than to the (Euclidean) distance, it is important to stress that the distance dependency is always present and not negligible.

In summary, these results, obtained by following a protocol that allows assessing $W(A, B)$ in a direct and reliable manner, provide unique, valuable information on how individuals select interaction neighbors within groups. Knowledge on the functional form of $W(A, B)$ is key to understand the spreading of behavioral changes, and thus information, in animal groups. It is likely that other animal systems operate using a similar $W(A, B)$, while the outlined protocol should be applicable to assess the structure of $W(A, B)$ in other biological contexts.

2.7 Pour aller plus loin

Au travers de cette étude, nous avons construit un cadre théorique s’appuyant sur la probabilité $W(A, B)$ de réponse d’un individu A, au comportement d’un individu B. Ce cadre nous a permis de reformuler d’une manière probabiliste, des hypothèses de voisinage classique de la littérature que sont l’hypothèse métrique et l’hypothèse topologique puis, de comparer ces hypothèses à l’expérience réalisée sur des moutons Mérinos. Nous montrons dans ce travail que ces hypothèses sont consistantes toutes deux, avec les données. Nous montrons de la même façon, qu’en

adoptant une structure qui décroît avec la distance, nous obtenons également des résultats consistants avec les données expérimentales.

En parallèle, nous avons montré en considérant l'interdistance d'une part, et le rang du premier suiveur d'autre part, que plus proche était l'individu concerné tant en distance qu'en rang, plus grande était sa chance d'être le premier suiveur. Il nous apparaît donc conceptuellement pertinent de considérer la distance absolue ou relative, comme critère de prise de décision, dans les interactions locales. La différence entre les cadres théoriques classiques et ceux dépendant de la distance est légère mais penche favorablement dans le sens du second. Ce cadre nous semble plus confortable pour rendre compte d'une phénoménologie qui elle-même est rarement dichotomique, lorsque l'on aborde les comportements animaux dans des groupes.

En regard de l'indiscernabilité du caractère topologique ou métrique, et dans une tentative de mesurer la prépondérance d'un aspect par rapport à l'autre, nous avons construit une probabilité combinant les deux et avons cherché à optimiser les paramètres. Le résultat révèle que la limite donnée par un tel outil ($R = 83$) est supérieure à la taille maximale que peut adopter un tel groupe, ce qui indiquerait une importance moindre de la composante métrique. La composante topologique ($K = 14$), elle, semble plus cohérente. Il est néanmoins nécessaire de noter que j'ai recalculé les paramètres optimum K et R grâce à la méthode de calcul de la fonction de vraisemblance. Celui-ci s'effectue en évaluant la probabilité qu'un point de mesure soit tiré de la distribution théorique, c'est-à-dire ici, en évaluant la probabilité que notre point expérimental provienne de la distribution calculée grâce à $W(A, B)$. En raison du grand nombre de répétitions, cette dernière est assimilable à une courbe théorique. Par ailleurs, nous avons dans les points expérimentaux, un individu de rang $K = 31$. Or, par calcul de la vraisemblance dans les hypothèses classiques, pour tous les $K < N - 1 = 31$, la vraisemblance et donc la probabilité d'obtenir ce point, est forcément égale à 0. Ce qui signifie qu'il est impossible de trouver ce point expérimentalement pour cette valeur de paramètre. Si l'on s'en tient strictement à cela, nous avons deux choix : accepter un modèle classique

avec un nombre d'individus très grand et donc très difficilement justifiable cognitivement, ou bien, rejeter le modèle, cette limite technique étant résolue dans un modèle à décroissance par rapport à la distance, puisque la probabilité est toujours définie non nulle. Or, c'est très précisément la définition ou non de cette probabilité comme non nulle, qui affecte le calcul de vraisemblance. Ainsi, il peut donc sembler que le problème vienne de la méthode, certes précise, mais très exigeante. Nous avons préféré exclure cette réflexion de l'article car difficile à démontrer.

Concernant l'hypothèse topologique et sa construction, il est aisé de se rendre compte qu'elle comporte intrinsèquement une hypothèse de proximité. En effet, les K individus de l'entourage sont obligatoirement les K plus proches. En outre, elle ne dit rien sur la limite supérieure quant à l'éloignement des K plus proches voisins. Une approche possible aurait pu d'ailleurs être de mesurer à quel point l'hypothèse topologique contient du métrique, dans une philosophie proche d'une simulation Monte-Carlo, en tirant aléatoirement des combinaisons de K individus et en évaluant la probabilité de trouver un pourcentage de ces individus dans un rayon métrique de taille R . Cette approche nécessitant plus de réflexion pour aboutir, et par manque de temps, a été laissée provisoirement de côté, mais semble assez prometteuse pour être considérée comme une analyse future pouvant être faite en complément.

Cette étude comporte globalement plusieurs limitations et perspectives que je souhaite aborder ici. En tout premier lieu, le protocole expérimental utilisé m'apparaît extrêmement puissant vis-à-vis de la clarté des observations qui peuvent être faites. Nous avons dû effectivement nous limiter au premier suiveur, car nous ne pouvions ensuite plus discerner qui réagissait à qui et à combien. Néanmoins, ce seul point nous a permis sans équivoque, de mesurer la réaction d'un individu à son entourage. C'est sans nul doute un très gros point fort de cette étude.

Plusieurs points ont, en revanche, grandement limité l'étude, à commencer par le nombre de répliques de l'expérience. En excluant les groupes en deçà de 32 individus et en limitant l'étude aux seules réalisations produisant un suivi de tout

le groupe, il ne restait que 18 points de données. Les tests statistiques mis en place lors de l'analyse sont évidemment affectés par de telles limitations, notamment explicitement dans le calcul de la distance critique du test de Kolmogorov-Smirnov. Même si les résultats de ces analyses sont significativement concluants au regard du critère de la *p-value* largement utilisée dans la littérature, il me paraît insatisfaisant de trouver des valeurs qui à peu de choses près, pourraient être acceptées ou refusées.

Le deuxième point qu'il est nécessaire d'aborder, concerne les tailles de groupes. Celles-ci sont selon moi trop faibles, ou plutôt juste assez suffisantes pour commencer un travail d'analyse du genre que l'on a entrepris. Lors du calcul de MLE effectué notamment pour ajuster les paramètres des différents modèles, on a plusieurs fois atteint des tailles de K ou R les plus satisfaisantes, lorsque les valeurs étaient supérieures (parfois bien supérieures) aux tailles du groupe ou de l'arène. De tels paramètres, rendent difficile l'exclusion du modèle de perception globale. Ici, la taille était suffisante pour le faire, mais loin d'être satisfaisante.

Enfin la réflexion apportée sur le mécanisme que j'ai baptisé « who then how » me paraît être une importante nouveauté de l'article. Principalement, la littérature des comportements collectifs s'intéresse aux individus en mouvement. Il n'est donc pas insensé d'entremêler le « qui » et le « comment » lorsque la dynamique est continue et ne laisse donc que très peu de chance de bien discerner l'un de l'autre. Les individus doivent à chaque instant prendre de l'information et constituer leur voisinage, puis ajuster leur position et leur déplacement. Dans les cas des déplacements intermittents, tout est beaucoup plus simple. Les individus ne sont en effet par constamment en train de répondre à leur environnement. Un point qui pour moi représente complètement ce mécanisme et qui n'a pas été abordé dans l'étude, est la présence de cas de non suivi collectif. Dans ces situations, l'individu entraîné semble effectuer un départ sans exhiber une différence notable dans son comportement, cependant on n'aboutit pas cette fois-ci à un suivi, et l'individu finit par réintégrer le groupe de lui-même. On pourrait ainsi prétendre que les indi-

vidus ne sont pas conscient du départ. Or, il est observé le contraire : les individus non partis ont bien pris conscience du départ du congénère entraîné, ceux-ci levant la tête en direction de ce dernier. Pillot et al. [169] ont proposé un mécanisme de prise de décision, tenant compte des individus non partis. Ainsi, les individus parviendraient à un consensus basé sur le fait qu'un seul individu partant n'est pas suffisant pour motiver l'ensemble à partir. C'est néanmoins un mécanisme de prise de décision qui tient compte de tout individu de manière équivalente. Il est pour moi évident que ce n'est pas le cas, en raison des limitations de perception des individus. Dans la suite des travaux de thèse nous avons d'ailleurs employé cette règle de prise de décision en y instillant des limitations, notamment l'utilisation d'une fonction décroissante avec la distance.

CHAPITRE 3

VAGUES D'INFORMATION, FLUCTUATIONS ET CRITICALITÉ, DANS L'INITIATION D'UN MOUVEMENT COLLECTIF

3.1 Avant-propos

Dans cet article, nous allons aborder le coeur de la thématique principale de cette thèse : la diffusion de l'information. L'étude se traduit par la construction d'un modèle théorique et d'outils d'analyse sur mesure, afin de mieux comprendre les propriétés du transfert d'information dans un modèle probabiliste. Ce modèle est basé sur des transitions entre des états représentés eux-mêmes par des comportements distincts. Cette idée est un prolongement de ce qui a pu être fait dans le travail de thèse de Sylvain Toulet [49] d'une part, mais également du travail issu du Chapitre 1. Nous ne parlons d'ailleurs pas explicitement de transition entre des états mais d'une probabilité de suivre un individu. Nous retrouvons cela ici puisque nous emploierons deux états représentant deux comportements distincts : d'une part un état d'arrêt où les individus auront une vitesse de déplacement nulle, d'autre part un état de déplacement où un individu adoptera une vitesse fixée. De la même manière qu'au Chapitre 1, nous nous intéresserons ici uniquement au cas d'un départ collectif, ainsi nous définirons une probabilité de transition entre l'état

statique et l'état de déplacement, mais aucune transition inverse de sorte qu'un individu en mouvement le restera jusqu'à la fin de la simulation. La probabilité de transition entre l'état d'arrêt et l'état de mouvement sera construite à partir de deux aspects importants. D'une part, celle-ci aura une forme fonctionnelle décroissante avec la distance, idée que nous avons validée dans le Chapitre 1. D'autre part, elle adoptera une règle de mimétisme social simplifié comme développé dans le travail de Pillot et al. [169]. La résultante nous donne donc une probabilité dépendante de la somme des contributions des degrés d'influences de l'entourage d'un individu focus, l'intensité de ce degré d'influence diminuant avec l'interdistance.

Cette dernière hypothèse, ainsi que la définition d'états internes statiques et de mouvement, nous place dans une situation très particulière. Ici, l'information peut être assimilée à l'état d'un individu (statique ou en mouvement). Or, tout individu possédant l'état de mouvement, va alors accroître son interdistance avec des individus statiques. Par ce biais, la propagation de l'information, c'est-à-dire l'adoption de l'état de mouvement par ces derniers, s'en trouve d'autant réduite de par l'hypothèse de décroissance de l'influence. Cela signifie que l'information rétroagit sur sa propre propagation. Or, comme nous le verrons, la phénoménologie du système dépend fortement de la propagation de l'information. De plus, cette même propagation dépend de la vitesse de déplacement des individus qui, dans un système réel, est contrôlé par les individus eux-mêmes et varie selon la situation à laquelle ils font face. Cela signifie donc que des phénoménologies très différentes à l'échelle du groupe pourraient émerger des mécanismes individuels simples et de la variation de la vitesse. L'idée que le contrôle de la vitesse suffise à produire des phénoménologies différentes, est notamment développée dans plusieurs études sur les poissons [46, 97, 170].

Le modèle de simulations que nous avons produit est un modèle en une dimension et peut être motivé de plusieurs manières. Tout d'abord, il a été montré que dans la nature certaines espèces pouvaient se déplacer en formant des files [171], apportant une réalité biologique à ce choix. Par ailleurs, il est évident que

mathématiquement le traitement du travail en une dimension seulement simplifie grandement les considérations analytiques qui peuvent être faites. Cependant, nous verrons aussi que d'autres aspects ne peuvent être abordés de manière exhaustive par le choix de cette dimension. Nous en reparlerons lorsque nous évoquerons la criticalité. Le dernier critère qui peut motiver ce choix est conceptuel. En effet, nous pouvons toujours considérer un problème en deux dimensions comme un problème à une seule dimension, en projetant sur un axe les positions des individus. Il faut néanmoins faire attention car les distances projetées ne correspondent pas aux distances réelles, de sorte que si le système que l'on observe est réellement éclaté, ce critère ne peut être employé seul. En parallèle, on peut considérer de manière similaire que le système 1D est une tranche d'un système 2D, et choisir de regarder en premier lieu la propagation longitudinale de l'information.

Dans notre système en particulier, nous ne considérerons pas de gêne stérique, autrement dit de répulsion lorsque deux individus sont proches sur la ligne, ils peuvent alors librement se dépasser. Ce choix est avant tout un choix de simplicité, une interaction supplémentaire apportant au moins un paramètre supplémentaire. De plus et en regard des considérations du paragraphe précédent, il est aisé de se représenter la situation comme l'idéalisation d'une expérience faite dans un couloir. Dans ce cas, il est toujours possible de dépasser un individu devant soi par la droite ou par la gauche si sa largeur le permet. Par la suite, nous avons été contraint de considérer le problème en deux dimensions pour des aspects précis de l'étude. Cela nous a permis au passage, de produire des visuels en deux dimensions à but didactique, car plus proches d'une situation réelle.

Nous avons choisi d'approcher le problème du transfert d'information dans un groupe en étudiant sa vitesse de propagation. Ici, l'information sera représentée par le mouvement, toujours dans l'idée que, si le groupe ne doit pas perdre sa cohésion, chaque individu doit adopter l'état et le transmettre. Dans le cadre d'un départ collectif, nous allons définir la vitesse de propagation de l'information de deux manières. D'une part, nous considérons la dérivée du nombre d'individus actifs

par rapport au temps. D'autre part, nous pouvons mesurer la distance de l'individu porteur de l'information le plus éloigné de la position de départ. Un aspect très fort de cette étude résulte dans la rétroaction de l'information sur elle-même. En effet, si l'on considère que l'information est l'état de mouvement et que la transition vers ce dernier est dépendante de la distance, il est aisé de constater que le déplacement va influencer sur l'interdistance et donc sur la transmission de l'état.

Dans la lecture de cet article, je vous propose d'apprécier la richesse de la phénoménologie produite par un modèle probabiliste aux règles simples. Quantitativement, nous sommes arrivés à évaluer la dépendance de la vitesse de propagation vis à vis de la vitesse de déplacement. Nous avons analytiquement réussi à démontrer la tendance de cette dépendance. Nous avons au passage pu montrer un pont conceptuel entre le domaine des équations de réaction-diffusion et nos propres équations. Par ailleurs, le système a révélé l'existence de criticalité, observable et quantifiable principalement en deux dimensions. L'étude quantitative qui a été menée pour comprendre de quel type de criticalité il s'agissait, n'a pas permis de trancher mais a pu fournir des arguments allant dans deux directions. La première, soutenue par la large gamme de paramètres présentant des cascades de grandes tailles (quantitativement se traduisant par des lois de puissance) indiquerait de la criticalité auto-organisée (*self-organized criticality*). La seconde s'appuie quant à elle, sur la capacité de faire le parallèle analytique en une dimension, entre notre modèle et la classe d'universalité de la percolation dynamique (*dynamical percolation*). C'est dans cette classe que l'on peut trouver le modèle épidémiologique Susceptible-Infecté-Resistant (SIR) par exemple. Et finalement, nous avons pu apprécier une phénoménologie particulière dans les gammes de hautes vitesses de déplacement dans la direction pénétrante, direction qui conduit au rapprochement des individus inactifs.

3.2 Abstract

Collective motion is generally not a continuous process, and collectives display repeated transitions from static to moving phases. The initiation of collective motion – of an initially static group – is a crucial process to ensure group cohesion and behavioral synchrony that remains largely unexplored. Here, we investigate the statistical properties of the initiation of collective motion. We find that the information propagates as an activation wave, whose speed is modulated by the velocity of the active agents, where both, the magnitude and direction of the agents' velocity play a crucial role. The analysis reveals a series of distinct dynamic regimes, including a selfish regimes that allow the first informed individuals to avoid predation by swapping position with uninformed individuals. Furthermore, we unravel the existence of a generic and intimate connection between the initiation of collective motion and critical phenomena in systems with an absorbing phase, showing that in a range of agents' velocities the initiation process displays criticality. The obtained results provide an insight in the way collectives distribute, process, and respond to the local environmental cues.

3.3 Introduction

Collective motion is observed in a large variety of biological systems : fish schools [111], bird flocks [42], and ungulate herds [121], are few of the countless existing examples [172, 173]. Despite the fact that collective motion is in general not a continuous process [174, 175], and collectives display repeated transitions from static to moving phases – with the former associated to e.g. resting or feeding phases – most experimental and theoretical studies have focused on the characterization and modeling of groups on the move [111, 42, 173], and the initiation of collective motion remains largely unexplored.

The transition to collective motion, from an initially static group, is in general triggered by the behavioral shift of one individual [169, 162, 121, 176]. This initial

behavioral shift can be the result of, for instance, the decision of an individual to search for a new feeding area, or the reaction of this individual to a predator attack [175]. Then, we can imagine that this behavioral shift involved a slow displacement in the former scenario and a fast one in the latter. And in general, it is expected that certain features of this initial behavioral shift – e.g. the velocity of the individual – encode information on the nature of the individual transition and regulate the collective response of the group. In summary, the statistical properties of the initiation to collective motion are likely to reveal important information on how collectives sense and distribute local environmental information.

On the other hand, it has been argued that biological systems – and including group-living animals – in order to exhibit an efficient response (robust, high sensitivity) to an external perturbation, such as, for instance, a predator attack, have to operate at criticality, i.e. in the vicinity of a critical point [177, 178]. In the context of animal collective motion, evidence of critical behavior was suggested in studies of bird flocks on the move, that revealed long-range scale invariant correlations and fast, non-decaying propagating turning waves [42, 179, 180], and in sheep herds, where it was observed intermittent collective behavior characterized by density fluctuations at all accessible scales [121]. Furthermore, at a theoretical level it was initially assumed that the transition of an ensemble of disordered moving active particles to a coherent moving phase, given the involved breakup of a continuum symmetry and the parallel to XY spins, was a critical phenomenon [99]. However, it was found that this transition is associated to a phase separation process, with the emergence of traveling polar band, precluding the critical character of the transition [181]. Observing criticality in the context of collective motion (of persistent, non-reversing active particles) has proven remarkably elusive, and examples seem to be limited to polar fluids in heterogeneous media [182] and incompressible ones [183].

3.4 Model

Here, we investigate the initiation of collective motion of an initially static group, where behavioral shifts result from imitation among group members. In particular, we consider a system in which the state of each agent i is given by its position x_i and its behavioral state q_i that adopts one of two possible values : I (inactive) or A (active). The spatial dynamics of the i -th individual obeys the simple equation :

$$\dot{x}_i = V[q_i] = \begin{cases} v & \text{if } q_i = \text{A} \\ 0 & \text{if } q_i = \text{I} \end{cases}, \quad (3.1)$$

where the dot denotes temporal derivative. This implies that only active agents move, and they do it with the same velocity v . As initial condition, we suppose, except if indicated otherwise, all individuals, but one, are in state I. The only behavioral transition that can undergo individual i is :

$$\text{I} \xrightarrow{\Gamma_i} \text{A}, \quad (3.2)$$

where $\Gamma_i = \sum_{j \in \Omega_i} \alpha K(|x_j - x_i|/d) \delta_{[q_j, \text{A}]}$ is a transition rate with α and d positive constants given in units of inverse of time and distance, respectively, Ω_i the set of neighbors of the individual i (that could include all other agent in the system or a subset of topological neighbors [42]), and $\delta_{[q_j, \text{A}]}$ a Kronecker delta. The influence of individual j on i is given by $\alpha K(|x_i - x_j|/d)$, where $K(\cdot)$ is function defined either for topological or metric neighbors. It is important to stress that the results discussed below are independent of the specific functional form of $K(\cdot)$, in the sense that there exists a large number of functions, such as exponentials, gaussians, among many others, that we can use for $K(\cdot)$ that lead to the same qualitative results.

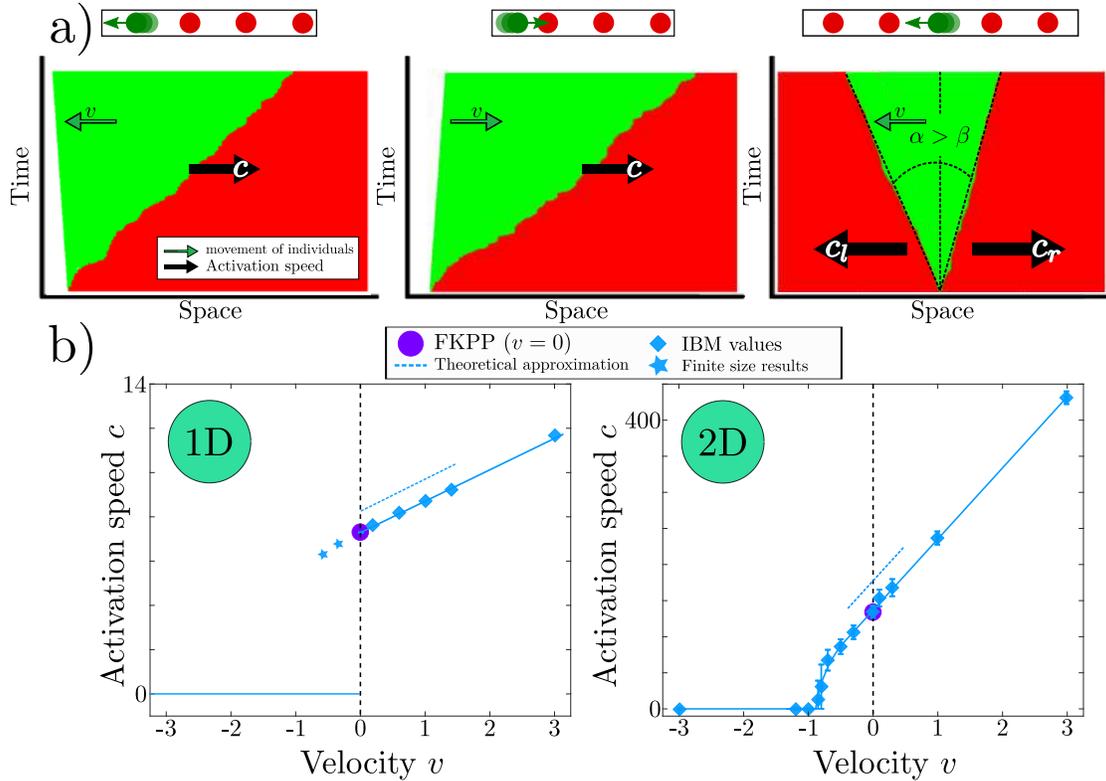


FIGURE 3.1 – Information propagation. a) Kymographs showing the evolution – in individual-based simulations (IBM) – of the activation wave in a 1-dimensional system corresponding to three different scenarios : the initiator is on the left border of the group and moves away from it ($v < 0$), it moves toward the group ($v > 0$), or is placed in the middle of the group. Active agents are displayed in green and inactive ones in red. b) Information propagation speed c as function of the agents' velocity v in one and two dimensions. Blue symbols correspond to IBM simulation, dashed line is the scaling predicted by Eq. (3.4), and the violet circle represents the FKPP limit. Stars in the first panel correspond to finite size simulations : in the thermodynamic limit there is no asymptotic propagation in one-dimensions for $v < 0$.

3.5 Information speed

Let us imagine first a simple one-dimensional scenario in which the initial active individual is located at the left boundary of the group. i) For $v > 0$, active agents move towards the inside of the group, as in Hamilton's selfish herd model [21]. As group members switch from I to A, it emerges a flow of agents to the right. The propagation of information (or activation) advances in the same direction at speed c (i.e. $\text{Sgn}(v) = \text{Sgn}(c)$). ii) For $v < 0$ active agents move away from the group, and thus the emergent agent flow is to the left, while the information wave still propagates to the right [cf. first two panels in Fig. 3.1a]. Importantly, the speed at which information travels is modulated by the speed of the individuals, $|v|$, as well as by the direction of motion [as shown in Fig. 3.1b]. In particular, for the same motion speed $|v|$, it turns out that $c(|v|) \neq c(-|v|)$. Note that by combining the scenarios i) and ii), it is possible to understand a generic situation in which the first active individual is located at random position within the group [third panel in Fig. 3.1a].

These findings, obtained in agent-based simulations [Fig. 3.1a and symbols in Fig. 3.1b], can be understood using a macroscopic description of the system in terms of a density field $\eta_A(x, t)$ [$\eta_I(x, t)$] of active [inactive] individuals at time t in position x , whose temporal dynamics is given by :

$$\partial_t \eta_A(x, t) = \Gamma(x, t) \eta_I(x, t) - v \partial_x \eta_A(x, t) \quad (3.3a)$$

$$\partial_t \eta_I(x, t) = -\Gamma(x, t) \eta_I(x, t), \quad (3.3b)$$

where $\Gamma(x, t) = \alpha \left[\int_{-\infty}^{\infty} \eta_A(x', t) K(|x - x'|/d) dx' \right]$. Note that the density of individuals, $\rho = \eta_A + \eta_I$, is such that $\partial_t \rho = -\partial_x J$, with $J = v \eta_A$ the agent mass flux. The system of Eqs. (3.3) exhibits well-defined propagation fronts that move at speed $c(v)$ that can be approximated, in the limit $|v| \ll 1$, by :

$$c(v) = \alpha \rho_0 \sqrt{2ab} + m v \quad (3.4)$$

where $a = \int_{-\infty}^{\infty} K(|w|)dw$, $b = \int_{-\infty}^{\infty} w^2 K(|w|)dw$, and ρ_0 is initial density of inactive individuals. Note that expression (3.4) predicts a linear dependency with v of $c(v)$, as observed in agent-based simulations, including that both, $|v|$ and $\text{sgn}(v)$ play a role. For $v = 0$, and after properly approximating the integral in $\Gamma(x, t)$, it is possible to show that the behavior Eq. (3.3) reduces to that of the FKPP equation [184]. On the other hand, for $v \neq 0$ the behavior Eq. (3.3), due to the absence of a convection term in Eq.(3.3b), is fundamentally different from, and not reducible to, the one of the FKPP equation. The symmetry breaking introduced by $v \neq 0$ leads, for an initial semi-infinite population of inactive agents, with initial activation at the boundary, to the emergence of a growing active population whose expansion occurs not with only one, as in the FKPP equation, but two propagating fronts that moves at speed $|v|$ and $c(v)$ [Fig. 3.2]. In summary, for $0 < \left[u = \frac{v}{c(v)} \right] \ll 1$, the density profiles of the expanding active population is a plateau with two sharp edges advancing at different speeds. As the speed at which individuals move (v) approaches the information propagation speed c , i.e. as $u \rightarrow 1$, the system exhibits what we refer to as a “quasi supersonic” regime, in which an initial activation perturbation travels through the population of inactive individuals as it grows in size [Fig. 3.2b), bottom panel]. The dynamics of this regime is easier to understand in agent-based simulations : an initial active agent moves so fast that goes by inactive agents, which do not have the time to transition to the active state, and are left behind. Eventually, the fast moving active agent recruits a second agent that starts running near by the initial active agent, which contributes to recruit faster a third active agent. The dynamics is such that the recruiting process accelerates and the spatially concentrated populations of active agents increases its density as it moves through the populations of inactive agents. Asymptotically, the density growth saturates as the density profile of active agents becomes wider [Fig. 3.2]. To interpret these results, let us consider an hypothetical scenario where the activation of the first individual results from a reaction to a predator attack. If the initial active individual moves at a speed $v \ll c(v)$, as well

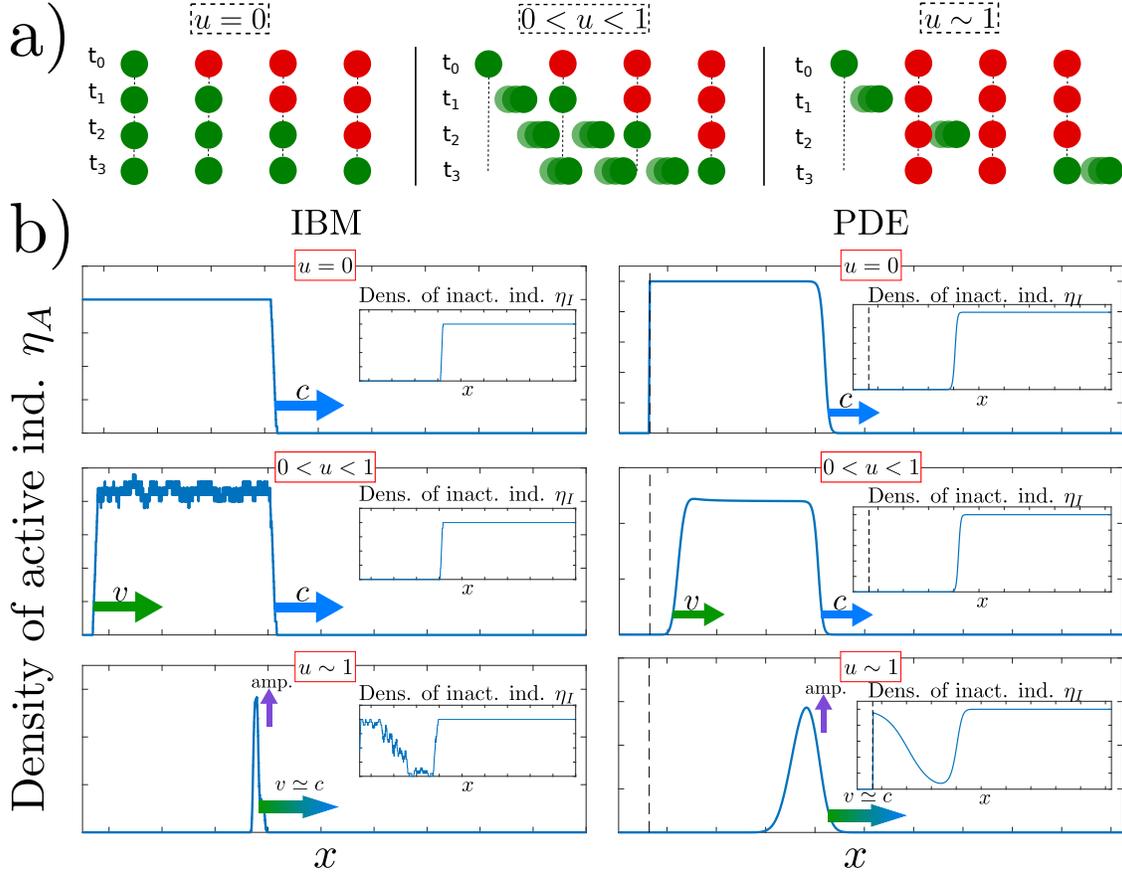


FIGURE 3.2 – Dynamic regimes. a) The sketches illustrate the three regimes : the FKPP limit ($u = 0$), slow velocity regime ($0 < u < 1$), and the selfish regime ($u \sim 1$). Active agents are displayed in green and inactive ones in red. b) Density profile of active agents $\eta_A(x, t)$ at a fixed time t in IBM simulations and in the numerical integration of Eq. (3.3) (PDE). The insets display the density of inactive agents $\eta_I(x, t)$.

as all active individual, then it can be ensured that the information propagates over all inactive agents, triggering a collective displacement of the group away from the predator. Note that the individual exhibiting the highest probability of being the closest of the predator is at all times the first active agent. On the other hand, if the first active individual moves at a speed $v \sim c$, then the information will not be passed on to the first inactive individuals, and the initial active agent will manage to penetrate inside the group leaving a layer of inactive agents between its position and the predator. A collective response still occurs, though not involving all group members, and in the form of an avalanche-like event, in the sense that as the mass of active agents grows it starts collecting all inactive agents in its way.

3.6 Fluctuations

Fluctuations – which cannot be analyzed by the deterministic approach given by Eq.(3.3) – play a fundamental role in the dynamics of the system [Eqs. (3.1) and (3.2)]. To understand this, we start out by considering a system composed of only two individuals, one active and one inactive located at position x_A and x_I , respectively. We are interested in knowing the probability $p_I(t \rightarrow \infty)$ that the initial inactive individuals remains inactive at $t \rightarrow \infty$, meaning its activation never occurs. To compute $p_I(t)$, let us assume that $x_I(t) = 0$ and $x_A(t) = vt + x_A(0)$, so that $\partial_t p_I = -\alpha K(|x_A(t)|/d)p_I$. The solution of this equation can be expressed as : $p_I(t) = \exp \left[-\int_0^t \alpha K(|x_A(t')|/d) dt' \right]$. For $v = 0$, it is evident that $p_I(t \rightarrow \infty) \rightarrow 0$, meaning that with certainty the activation of the initially inactive agent has occurred. For $v \neq 0$, on the other hand, given that $|x_A(t \rightarrow \infty)| \rightarrow \infty$, $p_I(t \rightarrow \infty) > 0$ for any function $K(\cdot)$ such that $\int_0^\infty K(w)dw < \infty$. This implies that with probability $p_T = 1 - p_I(t \rightarrow \infty)$ the activation of the initial inactive agent has occurred. Furthermore, note that the activation of the inactive agent is ensured for any spatial dynamics such that for all t , $|x_I(t) - x_A(t)| < \Delta$, where Δ is a constant. Let us make use of this result to study the activation propagation of a one-dimensional semi-infinite chain of agents, where the first initial active agent is located at the left boundary of the chain, as shown in Fig. 3.2. For simplicity, but without loss of generality, we imagine that each inactive individual i can only be activated by its nearest neighbor to the left or to the right. For $v > 0$, the right-most active agent (likely to be the latest activated one) as it moves towards the inside of the group, has necessarily, at all times, an inactive individual at a distance less than or equal to Δ , with Δ the initial inter-distance between inactive agents. This ensures that right-most active agent with certainty activates an inactive agents, and by iterating the process the asymptotic propagation of the activation occurs, even in the quasi-supersonic regime. All this implies that – except for a finite number of inactive agents, as shown on the bottom row of Fig. 3.2(b) – for $t \rightarrow \infty$ the population of active agents tends to be the system size. This can be expressed

as $\phi = \lim_{t \rightarrow \infty} n_A(t)/n_I(0) \rightarrow 1$, where $n_A(t)$ and $n_I(t)$ are the number of active and inactive individuals, respectively, at time t . On the other hand, for $v < 0$, if the latest activated agent fails to transmit the activation to its nearest neighbor to the right, the propagation will cease. Let us compute the probability $P_c(n)$ of observing only $n + 1$ active agents for $t \rightarrow \infty$. This requires n successive activation transmissions, followed by a transmission failure, and thus $P_c(n) = [p_T]^n p_I(t \rightarrow \infty) \simeq e^{-np_I(t \rightarrow \infty)} p_I(t \rightarrow \infty)$. It is evident that an activation avalanche of infinite size cannot occur since $P_c(n \rightarrow \infty) \rightarrow 0$. In summary, for $v < 0$ the propagation of the activations gets necessarily extinguished and moreover, $\phi \rightarrow 0$ as consequence of $\langle n_A(t \rightarrow \infty) \rangle \sim 1/p_I(t \rightarrow \infty)$. This is somehow reminiscent of what happens in phase transitions with an absorbing phase, in particular in dynamic percolation models such as the susceptible-infected-recovered (SIR) epidemic model [185, 186]. Moreover, in one dimension it is possible to show that our system for $v < 0$ with two state (A and I) and spatial displacement of active agents, can be mapped onto a SIR model on a one-dimensional static lattice. Choosing $K(w) = e^{-w}$ such a mapping is exact; see Supplementary Information 3.8.3 for details. This implies that we can interpret the observation that $p_I(t \rightarrow \infty) > 0$ for a pair active-inactive agents as an effective transition of the active agent to a third state in which the agent is unable to transmit the activation (state R in the SIR model). All this highlights the existence of an absorbing phase and suggests that critical behavior should be present in two dimensions. It is important to stress that exact mapping is not possible in two dimensions, and moreover there exist qualitative differences with the two-dimensional SIR model, but this does not preclude observing criticality, as we explain below.

The two dimensional extension of the model is straightforward. Active agents still move along the \hat{x} -axis with velocity v and transition rates from state I to A are given by Eq. (3.2), where x_i now refers to the two-dimensional position of agent i . Initially, agents are arranged, equally spaced, on a half-plan that extends to the right. We start with either one active agent or activating the entire left boundary

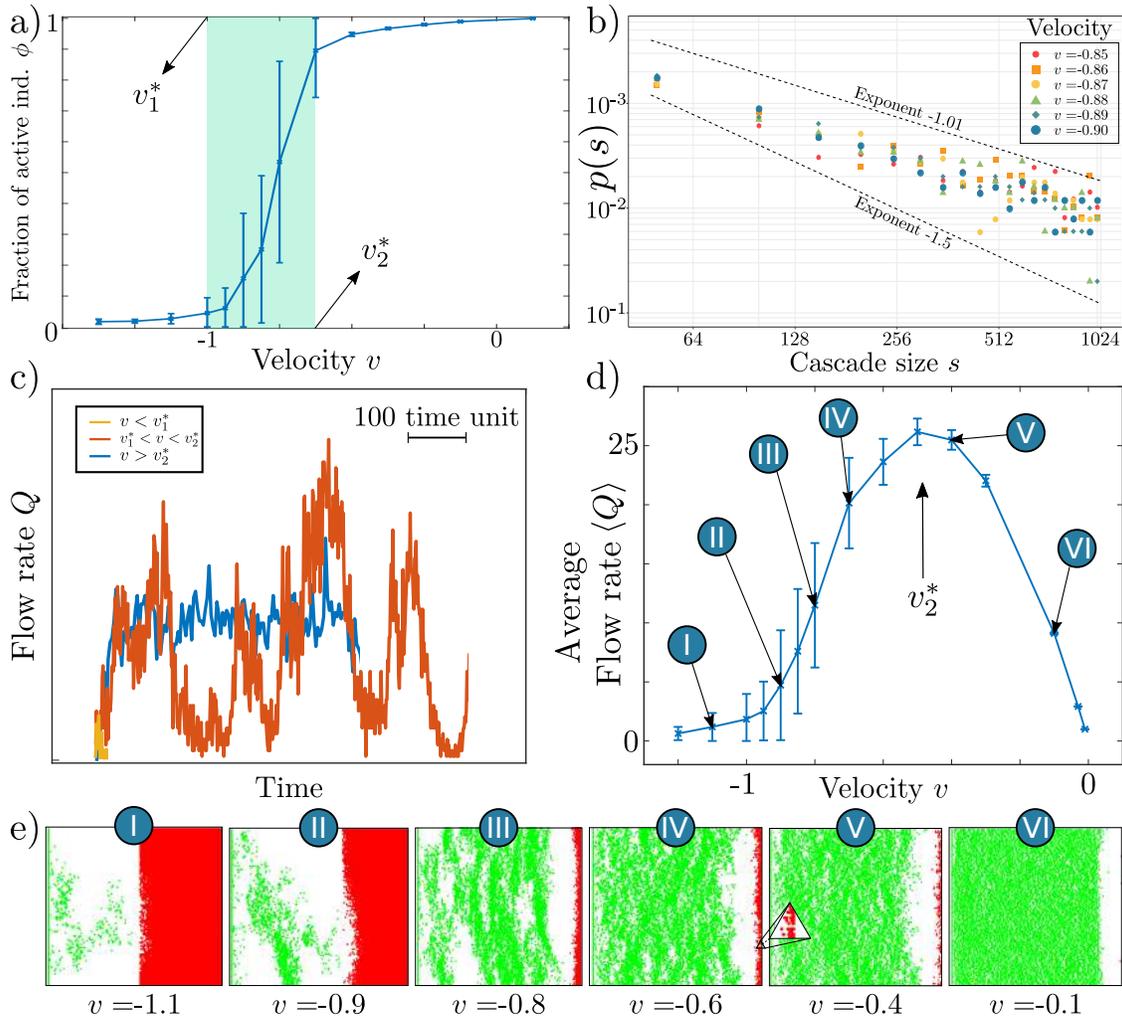


FIGURE 3.3 – Criticality. a) The order parameter $\phi = n_A(t \rightarrow \infty)/n_I(0)$, with $n_A(t \rightarrow \infty)$ and $n_I(0)$ the final and initial number of, respectively, active and inactive individuals, as function of the agent velocity v . b) Probability $p(s)$ of observing a cascade of size $s = n_A(t \rightarrow \infty)$ for various velocities. Insets show two examples in lin-lin scale of $p(s)$. c) Flow rate Q of individuals, crossing $x = 0$, as function of time t for three representative velocity values. d) Average flow rate $\langle Q \rangle$ as function of the velocity v . Simulation snapshots at selected velocity values illustrate the system dynamics. Active agents are displayed in green and inactive ones in red. Note that as v approaches v_1 , fluctuations become increasingly important as we can see by the presence of large white islands.

(first column) of the system. The order parameter ϕ indicates that, as expected, for $v > 0$ activity propagates to the entire system; Fig. 3.3(a). For $v < 0$, system-spanning avalanches of activity can occur for not too negative velocities. This is a remarkable observation, but not totally surprising : the two-dimensional SIR model exhibits a dynamical percolation transition above a non-trivial transition rate [116]. By moving v to more negative values, we observe a clear drop in ϕ . For very negative v values, the initial active agents fail to transmit activity and no propagation occurs. For $v_1^* < v < v_2^*$, the initial active agents can propagate the activity to a reduced number of initially inactive agents, but they can also trigger giant activity avalanches; Fig 3.3(b). In short, there exist a remarkably large variability of possible (asymptotic) outcomes for the same initial condition. In particular, the distribution of avalanche sizes $p(s)$ seems to be, for $v_1^* < v < v_2^*$, a power-law distributed with exponents in the interval $[-\frac{3}{2}, -1)$; Fig 3.3(c). But, what is the meaning of these fluctuations in the context of a system of moving agents? In order to characterize the spatio-temporal dynamics of the system, we compute the flow rate $Q(t)$, defined as the number of agents crossing to the left half-plane (i.e. $x = 0$) per time unit. For $v > v_2^*$, $Q(t)$ fluctuates around a well-defined mean, while for $v_1^* < v < v_2^*$, $Q(t)$ displays large temporal fluctuations before the system falls into the absorbing phase; Fig 3.3(d). The average $\langle Q \rangle$ – performed over time, while the system is in the active state, and realizations – as function of v exhibits a maximum at v_2^* ; Fig 3.3(e). Thus, $\langle Q \rangle$ decreases for $v < v_2^*$ due to the temporal fluctuations displayed by $Q(t)$. Given that for $v = 0$ and $v < v_2^*$, the flow rate is zero, a maximum was expected at intermediate values : at v_2^* the increase in flow due a larger $|v|$ value is compensated by the presence of larger density fluctuations. This becomes evident by looking at snapshots of the system, where “empty bubbles” emerge; see insets in Fig 3.3(e). It is the formation of a thick, percolating (in y) empty bubble that interrupts the activity propagation and pushes the system to the absorbing phase.

From the collected numerical data, it is unclear whether the system exhibits a

transition from an active to an absorbing phase, with critical behavior at the critical point, or whether it is self-organized criticality (SOC). We note that the connection between SOC and systems with absorbing states is a very active research area in non-equilibrium statistical physics [187]. The analogy with the two-dimensional SIR model points in the direction of the former hypothesis. However, the finding of heavy-tailed distributions of avalanche sizes for an interval of v values seems to tip the scale in favor of SOC. And there is a compelling argument : in dynamical percolation, specifically in the two-dimensional SIR model at the critical point, we observe that as the infection propagation advances island of susceptible agents are left behind. These islands are protected by a layer of recovered agents and will never be infected. In contrast to this picture, in the studied two-state system, due to the displacement of active agents, islands of inactive agents are activated as agents pass by. Nevertheless, a detailed numerical investigation, exceeding our current computational capacity, and/or a renormalization group approach, beyond the scope of the current study, would be required to settle this very interesting issue.

3.7 Conclusions

The study proves that the analyzed set of simple, generic behavioral rules – based on imitation – lead to fundamentally different information propagation processes by modulating the velocity at which agents move. The obtained results are of key importance to understand how collectives distribute, process, and respond to the environmental information that is sensed by group members. Let us assume that individual behavior is context-depending : for instance, from an initial static group, an individual performs a slow displacement to a new feeding area, or on the contrary, displays a fast reaction to a threat. If the individual moves at a slow speed $|v|$, information propagates to the group at speed $c > |v|$. Let us recall that we establish that c is a linear function of v . If the individual reacts to a threat, it can seek cover by getting into the inside of the collective, as suggested in Ha-

milton’s selfish herd hypothesis [21]. However, we have shown that, if individuals perceive and react to the motion of conspecifics – a crucial element not considered in [21] – such a selfish behavior is only possible if the individuals move at a speed comparable to the one information travels. Finally, we revealed an intimate connection between the initiation of collective motion and critical phenomena in systems with an absorbing phase. Furthermore, we provided evidence that suggests that heavy-tailed distribution of avalanche sizes and critical behavior emerge for a range of velocity, without requiring fine tuning it.

These predictions can be tested in experiments of large groups of gregarious animals using either robots or trained individuals to elicit group responses as in [162], or by characterizing the response to predator attacks [188], considering that criticality can be achieved as well by modulating individual responsiveness (α) and the spatial positioning of the individuals (ρ).

3.8 Supplementary information

3.8.1 Technical details of the simulations of the individual-based model

Eq. (1) was integrated using an Euler scheme. At each integration step Δt , transition rates of each particle i , Γ_i , were computed, and using a Monte Carlo scheme transitions were executed. We performed simulations using three different kernels $K(\cdot)$ for the definition of Γ_i : an exponential $K(u) = \exp(-|u|)$, where $u = (x_j - x_i)/d$, a Gaussian $K(u) = \exp(-u^2)$, and piecewise linear function of triangular shape $K(u) = -|u| + b$ for $-|u| + b > 0$, with b a constant, and 0 otherwise. The obtained results are qualitatively identical for these three kernels. Simulations shown in the main text, correspond to the exponential kernel. Note that the Gillespie algorithm cannot be (directly) implemented due to the displacement of active agents that results in time varying-transition rates Γ_i . The integration step Δt was adaptive: it was modified at every integration step ensuring that i) $\Gamma_i \Delta t \ll 1/10$ and ii) that $v \Delta t \ll \Delta$, where Δ is the initial inter-distance between

inactive agents. The smallest Δt between condition i) and ii) was chosen. Simulations were run until no transition could occur in the system, either because all possible transitions took place or because the highest transition rate in the system was such that $\Gamma_i \Delta t < 10^{-5}$.

For each simulation, we record the temporal evolution of the number $n_A(t)$ of active agents, as well as the left-most $[x_{Left}(t)]$ and right most $[x_{Right}(t)]$ active agent. Derivatives of these quantities are used to estimate the propagation speed of fronts. Note that in e.g. numerical experiments where the first initial active agent is located to the left edge of the group, $\dot{n}_A(t)$ provides an estimate of c , using $c \simeq \dot{n}_A/\rho_0$, with ρ_0 the initial density of inactive agents, while from $\dot{x}_{Right}(t)$ it is obtained another independent estimate of it. Measurements of c are performed while the system is in the “active phase”, meaning during the time that transition between $I \rightarrow A$ are still possible. Finally, for the computation of cascade size distribution $s = n_A(t \rightarrow \infty)$ and order parameter $\phi = s/N$, with $N = n_A(t = 0)$, a large number of numerical experiments using the same initial condition and parameters are realized.

3.8.2 Technical details on the macroscopic model

Numerical integration.— The numerical integration of Eq. (3) was performed using a finite-difference method, where the discretization of space and time was performed in such a way that the CFL condition was satisfied : $\frac{|v|\delta t}{\delta x} \ll 1$. Furthermore, for the advection term we used an upwind numerical scheme, e.g. for $v > 0$, $[\eta_A(x, t) - \eta_A(x - \delta x, t)]/\delta x$. Away from the critical point, i.e. when fluctuations can be neglected, the integration of Eq. (3) provides a good qualitative description of the system dynamics; Fig. 2. Furthermore, the numerical integration of Eq. (3) indicates that the front moving at speed c takes the form $y_F(x) = A_F[1 - \tanh(x - x_F(t))/\ell_F]$, while the one that moves at speed $v > 0$ is given by $y_T(x) = A_T[1 + \tanh(x - x_T(t))/\ell_T]$, where A_F , A_T , ℓ_F , and ℓ_T are constant, and $x_F(t)$ and $x_T(t)$ are linear functions whose slopes are c and v , respectively. We

note that $\ell_F \neq \ell_T$ and that the travelling and expanding density of agents, $\eta_A(x, t)$, is such that in between $x_F(t) < x < x_T(t)$ is not constant, but presents a weak slope from $x_T(t)$ to $x_F(t)$; Fig. 3.4(b).

Finally, the estimates of the speed fronts obtained from the integration of Eq. (3) – performed by tracking iso-values of $\eta_A = \rho_0/2$, with ρ_0 the initial density of inactive agents – indicate that the speed c of the leading edge goes as $c(v) = c_* + mv$, with $m \simeq \frac{1}{3}$, are in line with measurements obtained from simulations of individual-based model; see Fig. 3.4(c).

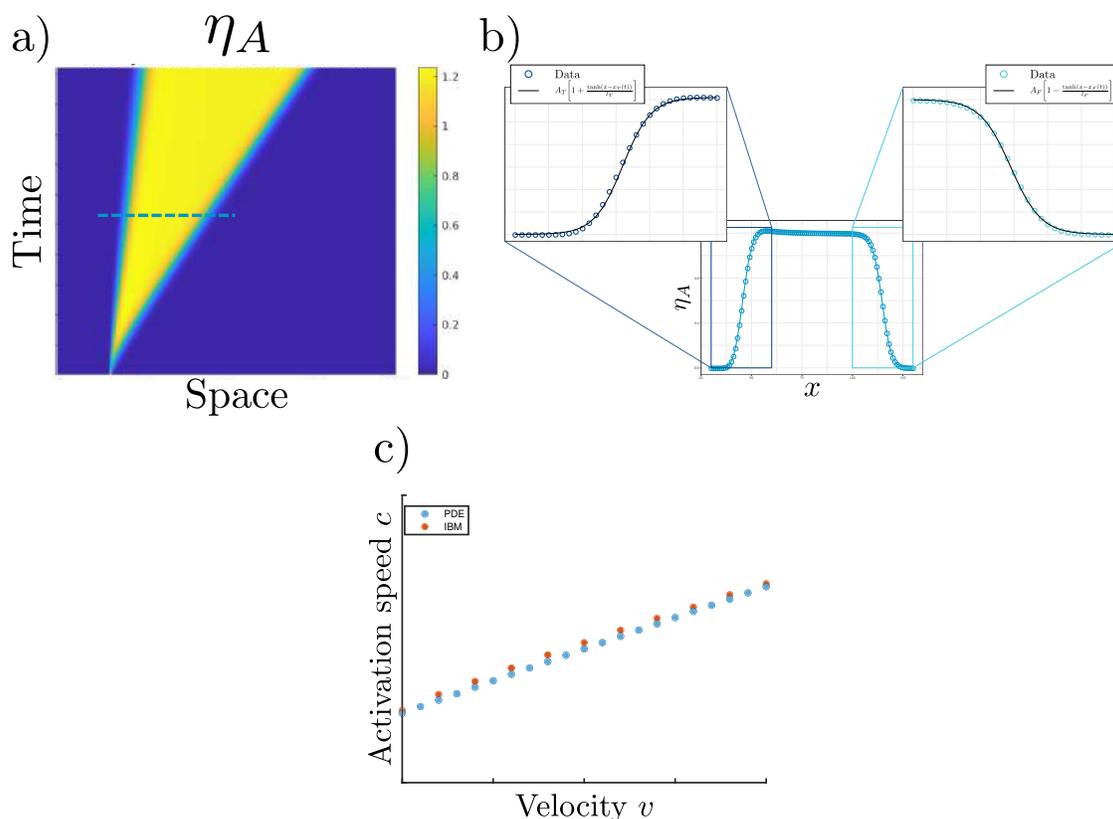


FIGURE 3.4 – *a)* Example of the numerical resolution of quantity $\eta_A(x, t)$ along time. The color bar gives the density. Dashed line represent a slice that can be seen in *b)* The two edges of the η_A distribution can be fitted using the two displayed functional form. It has to be noted that they are not symmetrical as expected for real FKPP propagating fronts. *c)* Comparison between results found with the IBM and the macroscopic one. Evaluating the speed of activation for several value of v , we find a linear function with same slope but different origin value (IBM : $y = 1.3102x + 7.3636$; PDE : $y = 1.3197x + 4.3791$). Graphic representations are collapsed in order to compare the slope.

Further insight into the macroscopic model. – It is possible to perform a series of approximations to recast Eq. (3) into a systems of equations, where it is possible to prove the existence of propagation fronts and compute their speed. The first step

is to approximate the integral $\Gamma(x, t)$ as :

$$\Gamma(x, t) = \int_{-\infty}^{\infty} \eta_A(x', t) K[(x' - x)/d] dx = \sum_n \partial_x^{(n)} \eta_A \left[\int_{-\infty}^{\infty} \frac{w^n}{n!} K(w/d) dw \right] \sim d \left[a \eta_A + \frac{d^2 b}{2} \partial_x^2 \eta_A \right], \quad (3.5)$$

where $a = \int_{-\infty}^{\infty} K(w) dw$ and $b = \int_{-\infty}^{\infty} w^2 K(w) dw$. Defining $\rho(x, t) = \eta_A(x, t) + \eta_I(x, t)$, and using the approximation given by Eq. (3.5), we recast Eq. (3) into :

$$\partial_t \rho = -v \partial_x \eta_A \quad (3.6)$$

$$\partial_t \eta_A = A \eta_A (\rho - \eta_A) + B (\rho - \eta_A) \partial_x^2 \eta_A - v \partial_x \eta_A \quad (3.7)$$

where $A = \alpha d a$ and $B = \frac{\alpha d^3 b}{2}$. For $v = 0$, $\rho(x, t) = \rho_0$, with ρ_0 a constant, and Eq. (3.7) reduces to a equation very similar, but not identical, to the standard FKPP equation : due to the term $f(\eta_A) = A \eta_A (\rho_0 - \eta_A)$, it is evident that there is a linearly unstable fixed point, $\eta_A = 0$, and an stable one, $\eta_A = \rho_0$, while there is also, as in FKPP, a diffusive term, though it is multiplied by a linear function of the field. To put in evidence that in general Eqs. (3.6) and Eqs. (3.6) exhibit a front that moves at speed c , with c satisfying a relation with v , we performed a further approximation. We linearize Eq. 3.7 assuming $\eta_A = \delta_A$ and $\eta_I = \rho_0 - \delta_I$, with $\delta_A \ll 1$ and $\delta_I \ll 1$, which yields :

$$\partial_t \rho_A = A \rho_0 \delta_A + B \rho_0 \partial_x^2 \delta_A - v \partial_x \delta_A \quad (3.8)$$

At this level of approximation, we can estimate c by first Fourier transforming Eq. (3.8) to obtain $\hat{\delta}_A(k, t) = a \exp[(A \rho_0 - B \rho_0 k^2 - ikv)t]$, with a a constant, and transforming back to real space :

$$\delta_A(x, t) = \frac{1}{2\pi} \int_{-\infty}^{\infty} \hat{\delta}_A(k, t) e^{ikx} dk = \frac{a}{\sqrt{4\pi \rho_0 B t}} e^{A \rho_0 t - \frac{(x-vt)^2}{4B \rho_0 t}}.$$

For a propagating front, we can identify at a given time t , a point x_* that neither grow nor decay exponentially, which leads to $c \propto 2\sqrt{AB} \rho_0 + v$. Note that we

have performed a series of approximations to arrive to this result. From the direct numerical integration of Eq. (3), as mentioned above, $c(v) \simeq c_* + \frac{4}{3}v$. Nevertheless, the argument put forward here proves that for $|v| \ll 1$, Eq. (3) exhibits travelling solution, and furthermore that c and v obey a linear relation.

3.8.3 Technical details on the relation to dynamic percolation

A well-known dynamic percolation model is the SIR epidemic model. In this model, there are three possible states for an agent : \mathcal{S} , \mathcal{I} , or \mathcal{R} ; do not confuse symbols \mathcal{I} and I : we use \mathcal{I} to denote infected agent in the SIR model, while the symbol I is reserved for inactive agents in the active model. The SIR model is defined in static lattices. The transition $\mathcal{S} \rightarrow \mathcal{I}$ requires the agent in state \mathcal{S} to have at least a nearest neighbor in state \mathcal{I} and is characterized by a rate σ , while the transition $\mathcal{I} \rightarrow \mathcal{R}$ occurs spontaneously at a rate ρ . Thus, the possible transitions are :



A fundamental feature of this model is the existence of three states, the absence of reverse transitions, and the impossibility of transition from state \mathcal{R} : i.e. a node that reached state \mathcal{R} cannot experience any future transition. This means that the system is dynamically active as long as there are agents in state \mathcal{I} (active phase). When there is no agent in the system in state \mathcal{I} , the system is frozen (absorbing phase).

To understand the relation between the SIR and the two-state moving agent model, we focus on a system consisting of only two neighboring agents that are initially in state \mathcal{S} and \mathcal{I} , respectively. We are interested in computing the probability of finding the agent initially in state \mathcal{S} remains in the same state at time t . We call this probability $p_{\mathcal{S}}(t)$, while use $p_{\mathcal{I}}(t)$ to denote the probability of finding

the second agent is in state \mathcal{I} at time t . These probabilities obey :

$$\partial_t p_{\mathcal{S}} = -\sigma p_{\mathcal{S}} p_{\mathcal{I}} \quad (3.11)$$

$$\partial_t p_{\mathcal{I}} = \sigma p_{\mathcal{S}} p_{\mathcal{I}} - \rho p_{\mathcal{I}} \quad (3.12)$$

The solution of Eq. (3.11) reads :

$$p_{\mathcal{S}}(t) = \exp \left[-\frac{\sigma}{\rho} (1 - e^{-\rho t}) \right]. \quad (3.13)$$

There two limits worth discussing of Eq. (3.13). For $\rho \rightarrow \infty$, implying that the agent initially in state \mathcal{I} turns immediately into \mathcal{R} , $p_{\mathcal{S}}(t)=1$, i.e. the agent in state \mathcal{S} never transition to state \mathcal{I} . On the other hand, if the agent initially in state I never transitions to \mathcal{R} – a situation that corresponds to $\rho \rightarrow 0$ – $p_{\mathcal{S}}(t) = e^{-\sigma t}$, since $\lim_{\beta \rightarrow 0} \frac{1-e^{\beta t}}{\beta} = t$. And thus, in this limit, $p_{\mathcal{S}}(t \rightarrow \infty) \rightarrow 0$ and in consequence the transition of the agent initially in \mathcal{S} to \mathcal{I} is ensured. On the other hand, for a finite values $\rho > 0$, in the limit $t \rightarrow \infty$, we obtain $p_{\mathcal{S}}(t \rightarrow \infty) = e^{-\frac{\sigma}{\rho}}$, which corresponds to the probability that the transition of the agent initially in state \mathcal{S} to \mathcal{I} never occurs.

This discussion is of relevance to understand the behavior of the SIR model in a one-dimensional lattice, where agents are initially arranged as :

$$\mathcal{I} - \mathcal{S} - \mathcal{S} - \mathcal{S} - \dots - \mathcal{S} - \mathcal{S} - \mathcal{S} - \dots$$

In this one-dimensional, semi-infinite chain, agents interact with their nearest neighbors to the left and right. Initially, there is only one agent in state I . This agent can induce a transition $\mathcal{S} \rightarrow \mathcal{I}$ to its nearest neighbor to the right, which in turn can cause the same type of transition to its right neighbor, and so on. We are interested in computing how many agent will end up in state \mathcal{R} at $t \rightarrow \infty$. In order to do that, we focus on the leading edge of the propagation that consists of a pair of agents $\mathcal{I} - \mathcal{S}$. The spreading process stops when the leading pair of agents transition to $\mathcal{R} - \mathcal{S}$: the agent in state \mathcal{R} constitutes a barrier that prevents any further propagation to the

right. All this means that if we observe at $t \rightarrow \infty$, n agents in state \mathcal{R} , then $n - 1$ transition $\mathcal{S} \rightarrow \mathcal{I}$ have occurred. The probability for a pair of agent, with an initial configuration $\mathcal{I} - \mathcal{S}$, to infect the agent in state \mathcal{S} at some point in time is, according to the above discussion, $[1 - p_{\mathcal{S}}(t \rightarrow \infty)] = [1 - e^{-\frac{\sigma}{\rho}}]$. And thus, the probability of observing exactly $n - 1$ transitions at $t \rightarrow \infty$ is $\mathcal{P}_n = [1 - p_{\mathcal{S}}(t \rightarrow \infty)]^{n-1} p_{\mathcal{S}}(t \rightarrow \infty)$.

On the other hand, in the active model analyzed, we have discussed that given two individuals, one active and the other one inactive, located at initial positions $x_A(t = 0) = \Delta_0$ and $x_I(t = 0) = 0$, respectively, the probability of finding the initially inactive agent in the same state was given by :

$$p_I(t) = \exp \left[- \int_0^t \alpha K(|x_A(t')|/d) dt' \right] = \exp \left[- \frac{\alpha d e^{-\Delta_0/d}}{|v|} \left(1 - e^{-\frac{|v|}{d} t} \right) \right]. \quad (3.14)$$

where we have used the exponential kernel, i.e. $K(z) = \exp(-z)$. From Eq. (3.14) it is evident that if we identify $\rho = |v|/d$ and $\sigma = \alpha e^{-\Delta_0/d}$ we recover Eq. (3.13). Similarly, the probability that the initially inactive agent remains inactive for $t \rightarrow \infty$ is $p_I(t \rightarrow \infty) = \exp \left[- \frac{\alpha d e^{-\Delta_0/d}}{v} \right] = e^{-\sigma/\rho}$. And finally, the probability of observing an activation of n agent in the active model, for $v < 0$, is $P_c(n) = [1 - p_I(t \rightarrow \infty)]^{n-1} p_I(t \rightarrow \infty)$ (restricting interactions to two topological neighbors), and thus the probability $P_c(n)$ is identical to \mathcal{P}_n using the above given definition for ρ and σ . This implies that in the one-dimensional version of both, the active model for $v < 0$ and SIR model, the propagation (of either activation or infection) is always finite and the size of the propagation exponentially distributed. In summary, the one-dimensional active model for $v < 0$ – defined with only two states – can be mapped into the one-dimensional SIR model, involving three states. It is worth stressing that if we consider only two states, and assume that the only transition possible is $\mathcal{S} \rightarrow \mathcal{I}$ (which corresponds to the limit $\rho \rightarrow 0$), then the propagation is always infinite, and there is no phase transition.

The existence of three states in the SIR model plays a fundamental role in the dynamics of the system. Three states are necessary for the system to exhibit excitable behavior – defining an excitable medium with infinite refractory period –

and to belong to the dynamic percolation class. Importantly, the SIR model in two dimensions exhibits a non-trivial critical point (i.e. a finite $\sigma_c > 0$) above which it is possible to observe, in the thermodynamic limit, infinite propagation, implying that it is possible to observe a non-vanishing ratio $\lim_{N \rightarrow \infty} \frac{n_{\mathcal{R}}(t \rightarrow \infty)}{N}$, with N the total number of agents in the system and $n_{\mathcal{R}}(t \rightarrow \infty)$ the number of agents in state \mathcal{R} at time $t \rightarrow \infty$. At $\sigma = \sigma_c$, the probability of observing a given value of $n_{\mathcal{R}}(t \rightarrow \infty)$ is $p(n_{\mathcal{R}}) \propto n_{\mathcal{R}}^{-\chi}$, with χ a constant, for $n_{\mathcal{R}} \gg 1$ [116, 178]. Note that while for $\sigma > \sigma_c$ (and significantly away from σ_c) the infection propagates with a well-defined front, at $\sigma = \sigma_c$ there is no evident front and islands of susceptible agents, surrounded by agents in state R – with a large distribution of sizes – are formed ; see Fig. 3.5.

It is important to stress that in two-dimension it is not possible to establish a direct correspondence between standard SIR model and the two-state active model we analyze here. While it is still possible to justify the effective existence of three states focusing on pairs of agents, there is an important difference : long-lived islands of inactive agents surrounded by a wall of effective “ \mathcal{R} ” agents cannot emerge. Though islands of inactive agents can briefly formed, these can be reached and activated by active agents at a later time. And summary, it is not possible to map the two-state active model into the SIR model in two dimensions, and thus there is no a priori reason to expect the same macroscopic behavior, particularly in the vicinity of the critical point.

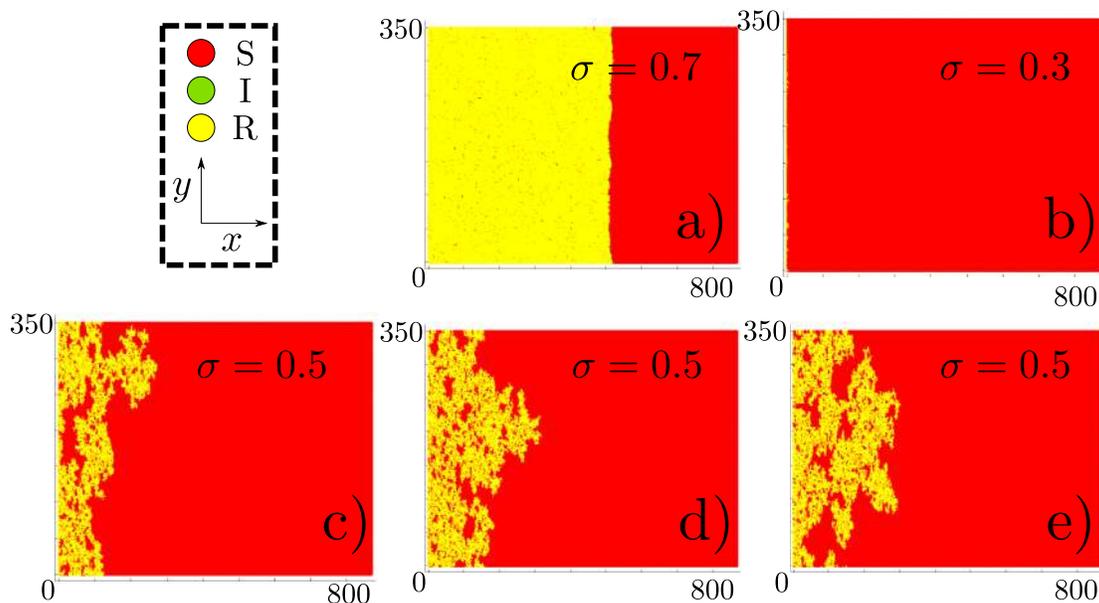


FIGURE 3.5 – Examples of snapshots taken from SIR simulations under 3 well-chosen conditions, (b) at $\sigma = 0.3$ (absorbing phase), (a) $\sigma = 0.7$ (active phase), and (c, d, e) $\sigma = 0.5$ (critical point).

3.8.4 Videos

Visualization of simulations

VIDEO 3.1 – Visualization of a simulation when $v < 0$.

VIDEO 3.2 – Visualization of a simulation when $v > 0$.

VIDEO 3.3 – Visualization of a simulation when $v < 0$ in a case of splitting. Given an infinite system, we have proved that a splitting is sure to occur.

VIDEO 3.4 – Visualization of a simulation when $v \gg 0$. We made here a video of the so-called shockwave effect. The active individual overtake several inactive ind. before converting one.

VIDEO 3.5 – Dynamic of the density for active ind. (upper part) and inactive ind. (lower part) when the speed of movement is 0. A Fischer-like propagation is observed with a front growing on the right part as inactive ind. are converted to active ones.

VIDEO 3.6 – Dynamic of the density for active ind. (upper part) and inactive ind. (lower part) when the speed of movement is low but not equal to 0. A propagation different from before is observed with a front growing on the right part as inactive ind. are converted to active ones but now also moving with speed v with its left edge.

VIDEO 3.7 – Dynamic of the density for active ind. (upper part) and inactive ind. (lower

part) when the speed of movement is much greater than 1. A propagation different from before is observed with a front growing on the right part as inactive ind. are converted to active ones but now also moving with speed v with its left edge.

3.9 Pour aller plus loin

Cet article reprend l'ensemble des résultats obtenus à la suite de la construction d'un modèle individu-centré avec transitions d'états comportementaux probabilistes.

La question de la dépendance de la vitesse de propagation de l'information en fonction de la vitesse de déplacement n'est que peu abordée dans la littérature. Quand elle l'est [161], c'est souvent dans un contexte de groupe déjà en déplacement. Comme nous l'avons dit précédemment dans l'introduction générale et le Chapitre 2, il est difficile de bien définir ce qu'est l'information et où elle se trouve à un instant donné. Dans ces études, les calculs sont alors faits par des mesures de corrélation. Cependant, pour des groupes en déplacement, je pense qu'il est nécessaire de considérer la vitesse relative des individus pour comprendre clairement la dépendance. À des niveaux de coordination tels que peuvent l'être les étourneaux, il m'apparaît difficile qu'un individu ait une vitesse relative bien différente de ses voisins. Ainsi même si dans l'absolu les individus peuvent adopter une large gamme de vitesses, la vitesse relative elle, peut potentiellement rester constante rendant difficile une conclusion appropriée. Il convient donc pour des études de terrains de prendre en compte de tels éléments dans la mise en place des protocoles de mesure, et ainsi trancher quand à la dépendance ou non de la vitesse d'information en fonction de la vitesse des individus et ce, pour des systèmes vivants réels.

Dans le régime des vitesses positives (individu pénétrant le groupe), la vitesse d'information suit une tendance affine dont le coefficient directeur est supérieur à 1 que ce soit au sein des simulations IBM ou de la résolution numérique de l'équation aux dérivées partielles. L'ordonnée à l'origine est quant à elle non-nulle. Cela signifie donc que pour toute vitesse de déplacement dans ce régime, la vitesse

de propagation de l'information sera supérieure à la vitesse de déplacement des individus. Cela fait échos à la théorie de l'effet Trafalgar [189], postulant que la vitesse de propagation de l'information est supérieure à la vitesse de déplacement de la source de cette information. Ici, on ne considère pas la vitesse d'un prédateur qui est souvent la source première d'une information entraînant la fuite. Par ailleurs, cette vitesse variera selon l'espèce de prédateur considéré. Cependant, cela permet d'envisager qu'il existe une vitesse telle que cet effet est bien vérifié, et qu'il émerge spontanément de notre modèle.

L'étude s'appuie également sur un système d'équation aux dérivées partielles. Celui-ci permet, outre le fait de consolider le résultat du paragraphe précédent, d'effectuer un parallèle avec les équations de réaction-diffusion de type Fisher-Kolmogorov-Petrovsky-Piskounov (FKPP) [184], dans le cas où la vitesse est nulle. Cette équation est très bien étudiée et il serait intéressant d'investiguer nombre d'aspects donnés par cette théorie pour l'appliquer à notre système. Cependant la nécessité d'avoir une vitesse nulle nous est apparue marginale dans l'investigation des résultats. Notamment puisque ce cas précis nous oblige à repenser les comportements tels qu'interprétés pour nos individus. Une vitesse nulle veut en effet dire qu'on ne peut plus parler d'état de mouvement et d'état statique. Les deux états comportementaux étant désormais statiques, on peut réfléchir à d'autres types de comportements entraînant la propagation d'une information. Il est notamment observé chez plusieurs espèces d'oiseaux et de mammifères [190] des comportements de vigilance et plus particulièrement la transmission – on pourrait aussi parler de contamination – de cet état de vigilance. Ce dernier peut tout à fait se traduire par la levée de la tête pour observer les alentours alors que le sujet est statique. Ce comportement serait facilement discernable pour des expérimentateurs et pourrait ainsi faire l'objet d'une étude afin d'expérimenter un modèle de type FKPP.

Une des configurations présentées dans cet article nous permet d'étudier le cas où un individu effectuerait un départ vers l'intérieur du groupe. Ce cas pourrait notamment être observé en cas d'attaque d'un prédateur. Un individu en périphérie

chercherait alors à se protéger en pénétrant à l'intérieur du groupe, pour profiter ainsi d'un effet de dilution, mais aussi d'un effet d'écrantage de ses congénères. Ce comportement bien observé a notamment permis à Hamilton de produire la théorie du troupeau égoïste (*selfish herd*), discutée précédemment dans l'introduction générale de cette thèse. Ainsi, il serait bénéfique à un individu qui repérerait le danger, de chercher la protection de ses congénères. Cependant, nous démontrons dans cette étude que ce mécanisme n'est possible que dans une certaine gamme de vitesse, au-delà d'un certain seuil. En effet, pour des vitesses faibles, la mise en mouvement de l'individu en bordure du groupe déclenche une vague de départ qui entraîne l'ensemble avant que cet individu n'ait le temps d'y pénétrer réellement. Ainsi, nous aurions en quelque sorte une vitesse d'Hamilton nécessaire pour que la théorie du troupeau égoïste puisse se mettre en place. Notons que la mise en mouvement dépend évidemment de la densité du groupe. Dans le cas où des effets de blocage stérique empêchent l'ensemble de fuir correctement, un individu en périphérie rattrapera aisément ses congénères, même si ceux-ci sont conscients du danger. Ainsi Hamilton décrit des cas dans des troupeaux de moutons, où ceux-ci, pressés par le danger, n'hésitent pas à sauter par dessus leurs congénères afin de gagner en couverture.

La prise en considération d'un système à 2 particules, nous a permis de considérer une approche analytique plus probabiliste. Nous avons été dès lors capables de calculer précisément la probabilité que le système conserve sa configuration initiale en terme d'états – le système est composé d'une particule en mouvement et d'une particule à l'arrêt – au cours du temps. De ce formalisme, découlent des résultats asymptotiques nous permettant de conclure deux choses. Dans un premier temps, lorsque la vitesse est nulle, on constate que la probabilité asymptotique est nulle. Cela traduit l'idée que la particule active finira de toute façon par contaminer sa voisine. En revanche, lorsque la vitesse est non nulle, la probabilité que la particule active ne contamine pas sa voisine existe. Ainsi, par le jeu des fluctuations, un système de ce type peut toujours, en une dimension, être amené à se scinder.

Si l'on souhaite poursuivre l'investigation analytique probabiliste, deux choix s'offrent alors. On peut tout d'abord tenter de calculer exactement la probabilité d'obtenir un système à N particules. Cependant, pour cela, il est non seulement nécessaire de considérer toutes les combinaisons d'activations possibles, mais surtout de connaître, de par la forme fonctionnelle d'interaction, toutes les combinaisons de temps possibles de chaque nouvelle activation. Cela est évidemment impossible puisqu'en temps continu, il en existe une infinité. La deuxième possibilité qui est donc celle que nous avons cherchée à implémenter, est de considérer une chaîne de $N-1$ sous-systèmes à 2 particules. Cette approximation suppose donc qu'un individu ne voit que ses voisins de gauche et de droite et que la propagation ne pourra sauter de maillons.

Le dernier résultat accessible analytiquement en une dimension est l'analogie qu'il est possible de faire avec un autre modèle, appartenant à la classe d'universalité de la percolation dynamique (*dynamic percolation*) : le modèle épidémiologique **Susceptible-Infecté-Resistant (SIR)**. Ce modèle considère pourtant trois états, tous étant dépourvus de mouvement. Si l'état **Susceptible** est pour sa part transparent avec notre état d'inactivité, ce n'est pas le cas pour les états **Infecté** et **Résistant** qui vont quant à eux se fondre en un seul état actif dans notre modèle. C'est grâce au mouvement et au choix de la forme fonctionnelle décroissante avec la distance que nous avons pu réaliser cela. En effet, lorsque nos particules actives sont proches de particules inactives, ces dernières sont susceptibles d'effectuer une transition. Cependant, au fur et à mesure qu'une particule active commence à s'éloigner du groupe, sa capacité à activer les inactives va décroître. Dans le premier cas, on peut considérer que notre particule active proche se comporte comme si elle était dans un état **I**. Dans le second cas, elle sera considérée comme étant dans un état **R** lorsqu'elle ne sera pratiquement plus perçue par aucune autre particule inactive.

Les propriétés de transitions de phases et l'apparition d'un point critique en deux dimensions sont bien connues dans les systèmes appartenant à la classe d'universalité de la percolation dynamique. Nous avons cherché à savoir s'il en allait de même

pour notre système. Nous avons adapté notre modèle de sorte qu'il fonctionne en deux dimensions grâce à deux changements notables. Nous avons tout d'abord superposé N systèmes à 1 dimension. Dans un deuxième temps, nous avons considéré pour une transition, toutes les particules présentes dans le voisinage qu'elles soient sur la même ligne ou sur une parallèle. Ainsi les particules se voient désormais affectées deux coordonnées x et y , le déplacement se faisant toujours selon l'axe x uniquement. Finalement, on définit la condition initiale en activant toutes les premières particules en tête de ligne.

Les mesures faites sur ce système ont permis effectivement de mettre en lumière un phénomène de transition de phase, lorsque le module de vitesse était négatif. Cependant, les ressources computationnelles dont nous disposions, n'ont pas permis de trancher sur le type de criticalité dont il s'agissait. Certains éléments tels que le calcul des exposants critiques, nous laissent à penser que le système se trouve effectivement dans la classe d'universalité de la percolation dynamique. Cependant, nous avons expliqué précédemment que les états dans un modèle tels que le SIR, ne sont pas explicitement transposables. Or les exposants dynamiques sont souvent calculés en utilisant l'état R [116]. Il a donc été nécessaire de produire nous-mêmes un modèle de simulation SIR, afin de mesurer l'exposant critique d'un tel système pour la variable que nous souhaitions (à savoir les inactifs dans notre modèle et donc les susceptibles pour le SIR). Par ailleurs, nous avons cherché à savoir où se trouvait notre point critique. Pour cela, nous avons mesuré la taille des cascades, c'est-à-dire le nombre d'individus activés à la fin d'une répétition. Nous avons alors voulu savoir si leurs tailles décrivaient une loi de puissance, indicatrice du point critique. Cependant, nous avons trouvé à l'issue de cette recherche, non pas un seul point mais une gamme de valeurs présentant une telle tendance. Si une telle propriété n'est pas présente dans le modèle SIR, il est cependant l'indicateur d'un potentiel phénomène de criticalité auto-organisé (*self-organized criticality*). Il est à noter qu'un débat existe concernant l'appartenance des phénomènes de criticalité auto-organisé à la classe d'universalité de la percolation dynamique [187] et si

nos capacités de calcul et de temps ne nous ont pas permis d'investiguer plus en profondeur ce sujet, il est possible que ce résultat puisse apporter un cas d'étude approprié au débat.

Si le type exact de criticalité reste flou, nous n'avons cependant aucun doute sur le fait que les fluctuations jouent un grand rôle dans ce système. Les visuels en 2D présents dans cet article, nous montrent la richesse des observations qu'elles peuvent produire. Cela affecte en particulier le transport du groupe dans son ensemble. De par la géométrie et l'unidirectionnalité de notre système, il est aisé de concevoir une mesure de débit. Celui-ci se définit comme le nombre d'individus traversant une ligne verticale multiplié par la vitesse de déplacement qui est un paramètre du système. Lorsque la vitesse est nulle, le débit l'est lui aussi. Cependant, si la vitesse est trop élevée, le transfert d'information sera tel que les fluctuations seront prépondérantes. A partir d'une certaine valeur, il est même impossible de trouver une quelconque propagation de sorte que le nombre d'individus activés et donc le débit, soit nuls, et ce en dépit du fait que la vitesse continue d'augmenter en module. Le débit entre ces deux valeurs extrêmes de vitesse passe par un maximum, cette valeur faisant le compromis entre vitesse et transfert d'information.

Nous avons choisi de modéliser ici un départ collectif. Cependant, nous pouvons très simplement montrer que le modèle est complètement transposable dans le cas d'un arrêt collectif. En effet, nous pouvons opérer un changement de référentiel et nous placer cette fois dans un référentiel en déplacement à vitesse v . Les individus qui étaient en déplacement apparaissent donc à l'arrêt, tandis que les individus à l'arrêt apparaissent cette fois en déplacement à vitesse $-v$. Tout individu qui opère un départ collectif au sens du premier référentiel, réalise dans le nouveau un arrêt collectif. Nous récupérons de la sorte toute la phénoménologie et l'ensemble des résultats quantitatifs proposés pour un départ collectif.

Dans sa globalité, le modèle que nous avons proposé se compose de règles relativement simples. Pourtant, il dépeint un grand nombre de phénoménologies et semble traduire la richesse des comportements émergents observés dans la réa-

lité. Il est à noter qu'un tel modèle ne propose ici, par soucis de simplicité, que deux états comportementaux. Il a été montré cependant que pour des groupes de moutons réels [115], il est nécessaire d'implémenter au moins trois états comportementaux pour rendre compte du déplacement. De même, un groupe d'individus n'est pas amené à résoudre uniquement des opérations de déplacements. Il est alors tout à fait possible de concevoir un modèle plus complet, à plusieurs niveaux, composés d'états comportementaux interagissant les uns avec les autres.

Il est enfin vrai qu'un tel modèle, bien qu'il s'inspire de travaux biologiques, n'a pas été comparé à des situations expérimentales réelles. De manière générale, toute étude présentant une situation de départ collectif pourrait être analysée, cette fois en terme de transfert d'information et non plus en terme de prise de décision. Nos résultats sont plus facilement comparables pour des espèces terrestres mais aussi des espèces aquatiques dans des environnements peu profonds de sorte qu'on puisse négliger la troisième dimension. Enfin une possibilité très proche de notre modèle pourrait être d'imaginer une expérience de départ collectif chez les moutons tel que réalisée dans le Chapitre 1, tout en contraignant les animaux à évoluer dans un couloir.

CHAPITRE 4

PRODUIRE DE LA COHÉSION SANS FORCES DANS UN MODÈLE INDIVIDU-CENTRÉ

4.1 Avant-propos

Dans le chapitre précédent, nous avons mis en place une alternative à la modélisation classique proposée dans la littérature et qui met en jeu des forces sociales. Si nous avons plusieurs fois dans ce manuscrit abordé les limites de ce type de modélisation, un des principaux aspects qui fait la force de tels modèles, est sa capacité à produire facilement de la cohésion. Une force d'attraction bilatérale tendra toujours à rapprocher les individus comme s'ils étaient liés par un ressort. Les voisinages proposés dans ces travaux viennent contrebalancer cet aspect prépondérant d'agrégation et peuvent alors rendre compte de scission comme il est observé dans certains cas expérimentaux (cf Chapitre 2).

En l'absence de forces sociales, il est donc crucial de savoir si notre modélisation est capable de produire de la cohésion, quels mécanismes peuvent être utilisés et sous quelles conditions. Le chapitre qui suit se propose justement d'aborder cette question.

Au chapitre précédent, notre modèle rendait compte uniquement du départ collectif d'un groupe d'individus. Nous avons alors abordé la question de la cohésion

et de la scission dans ce cadre et exhibé des propriétés de criticalité intéressantes. Cependant, il nous a semblé plus intéressant de considérer un modèle plus complet de déplacements collectifs intermittents partant des mécanismes proposés. Ainsi, dans le chapitre qui suit, nous ne considérons plus seulement le départ collectif, mais aussi l'arrêt collectif. Au niveau des transitions, cela signifie que les individus qui accèdent à l'état de mouvement, se voient désormais proposer, de la même manière que pour le départ, une transition vers l'état d'arrêt.

La forme fonctionnelle utilisée dans le chapitre précédent était une exponentielle. Nous avons cependant démontré que toute forme fonctionnelle dont l'intégrale est finie, convenait et produisait l'ensemble de la phénoménologie décrite. Dans ce chapitre, nous souhaitons investiguer les mécanismes les plus simples parvenant à produire de la cohésion pour un modèle d'états internes probabilistes. Ainsi, plusieurs formes fonctionnelles sont utilisées, dont certaines ne satisfont pas la propriété d'intégrabilité énoncée ci-avant, l'objectif étant d'obtenir la cohésion sans ajouter de contraintes liées à d'autres propriétés.

Finalement, nous avons investigué la propriété dite de synchronicité. Comme dit précédemment dans le chapitre introductif, cette propriété est jugée nécessaire à la mise en place de la cohésion dans un groupe [35] lorsque des activités viennent à mettre en péril son intégrité. Cette proposition raisonnable peut être comprise dans le cas simple où un individu effectue un départ, et où tous les autres restent statiques. Si l'individu parti ne se ravise pas, le groupe se scinde alors. Nous souhaitons dans ce chapitre, comprendre dans quelle mesure la synchronicité affecte la cohésion sur une échelle plus quantitative. Nous nous sommes aussi demandé si la synchronicité était suffisante pour induire la cohésion. Dans ce dernier cas, nous avons produit un modèle un peu différent du cas classique, simulant une synchronicité quasi-parfaite et examiné si elle menait à la cohésion.

En résumé, ce chapitre décrit les mécanismes les plus simples permettant d'accéder à la cohésion dans le cas d'un déplacement collectif sans forces sociales. Ce déplacement collectif est basé sur le modèle individu-centré présentant des transi-

tions d'états internes probabilistes ici, à la fois pour les départs mais aussi pour les arrêts. Finalement, on investigate au travers du modèle, le rôle de la synchronicité vis à vis de la cohésion.

4.2 Abstract

Living in groups has for a long time been accepted as a beneficial feature in many species of animals. For that purpose, these animals have developed a number of mechanisms ensuring cohesion among group members. In the literature, many models have described these mechanisms in terms of attraction and alignment ruled by forces which are explicitly provoking cohesion. In a previous work, we proposed a different kind of modelling to represent groups of individuals, based on probabilistic transition rates between a number of internal states. In the following article, we investigate how we can define quantitatively cohesion and which ingredients are required in order to achieve such property without explicit attraction forces. Furthermore, this work unveils that synchrony is not a required feature to elicit cohesion.

4.3 Introduction

Across thousand of years of evolution, numerous species made the choice to live in groups [4, 5, 6, 7]. Even if individuals may incur several drawbacks such as competition [13] to exploit resources (food, water, shelter), increased risk of disease propagation [14], it is admitted that the benefits they derive from group living exceed those costs [15]. Among many, detection and exploitation of resources, predator avoidance, and social buffering are benefits commonly cited [12, 172, 21, 29, 30, 32].

If the ultimate levels of group living have received considerable attention, group living itself encompasses a large array of modalities in social organization [191, 192, 193, 194] and across species [7, 193]. The question of defining a group is not less

complex. Formally, a group can be defined as “a number of animals that remains together in or separate from a larger unit and interacts mostly with each others” [195]. According to Boinski [196], a cohesive group is “an aggregation of individuals that in most circumstances remain in visual or vocal contact with most other group members and travel together as a concerted unit.” Groups are composed in most cases of individuals belonging to the same species, but mixed-species groups also occur [197]. Whether composed of individuals belonging to one or to several species, groups are considered to differ from ephemeral aggregation and from congregation of individuals attracted by a common environmental resource or area.

Gregarious animals would compose social groups when driven by social inter-attraction and/or tolerance [198, 199, 192]. Attraction would rely on the capacity of individuals to be sensitive to cues or signals emitted by conspecifics and to move toward them using the cues or gradient to navigate [200, 201]. In species that live in closed societies, whether societies are anonymous in rodents or insects, or individualized as in mammals species (wolves, lions) [202], individuals may remain in the same society or group lifelong and thus the composition of the group remains stable. On the other hand, groups may vary in size and composition, depending on the species and/or environmental condition [203, 172, 204]. In open societies such as fish shoals, insect swarms and bird flocks, adult individuals may be tolerant to conspecifics and may be free to leave or join individuals or groups allowing such variation in group size and composition. Whatever the degree of stability of groups, group living requires a non-random distribution of individuals in space and time. Indeed group membership may be submitted to two opposite trends, one centripetal and one centrifugal within the groups or to fusion and fission between groups. Focardi & Pecchioli [205] argued that animals are subject to attractive and repulsive forces (pioneered by Okubo [206]), or undergo social and individualistic states as generalized by Gueron and Levin [207], and applied to ungulates [208]. Social group existence requires mechanisms of cohesion, i.e. behavioural rules allowing individuals to remain close in space or at least able to communicate. Empirically,

group membership is commonly assessed by the distance between individuals within the groups, which may vary according to the season, density of population or group size [209, 210].

Most of the time in theoretical modelling of collective displacements, studies take into account only one type of individuals [37, 99, 46], and do not consider variation of the population in a general sense (e.g. individuals leaving group). A group can be therefore defined with a thresholded closeness ; above a certain interdistance, an individual is no more considered as part of the group. Furthermore, cohesiveness is often used as an order parameter such as the mean interdistance to the barycentre of the group [46, 211]. In this type of paradigm, cohesiveness is an absolute value that can be associated with density. However in a more descriptive sense, group cohesion can be defined as “the continuous association of a number of adult animals, often with their offspring, over a period of time” [202]. Temporality is therefore an important aspect of cohesion and taking into consideration temporal variation of cohesion may be an important component to understand sociality [212, 199]. Modelling of the cohesiveness in terms of an absolute order parameter, gives no information whether the group will keep its integrity over time, i.e. the dynamics of association, which is an important parameter as stated in the definition of group cohesion. This is again not of much concern as such studies design interactions in order to be ruled by social forces among which an attraction force can be found [97, 108, 109, 110]. Subsequently, an explicit attraction will always result in the group integrity.

Those models succeeded to reproduce experimental data on one side, but also to predict *a priori* non observed behaviours [111] on the other side. Apart from modelling individuals already in movement, those models fail to reproduce intermittent behaviours without addition of state based elements. In a previous study [213], we started to evaluate the relevance of a probabilistic state based models. In the following paper we will address the question of achieving cohesion in the absence of any force term and therefore without explicit attraction.

Furthermore, many animals species and thus groups alternate motionless and moving phases. The transition between these phases is critical for group cohesion as it supposedly requires behavioural synchrony implied in these two states [35]. Duranton & Gaunet reviewed and defined in [214] behavioural synchrony along three main aspects. The temporal aspect is the capacity to act at the same time even if actions are different. The behavioural aspect also called allelomimicry (or allelomimetism), is an extension of the first aspect where individuals exhibit the same behaviour as a conspecific in the same time frame. And finally the spatial aspect also called local synchrony, is the fact to be at the same place at the same time.

In order to synthetize, we will use the following terminology :

- Cohesiveness is defined as a degree of cohesion. Therefore, it will be associated with any kind of measurement quantitatively describing how close individuals are from each other.
- Cohesion is the crucial defining property of a group to keep its integrity over time. It can only be expressed by a yes or no answer to the question : “Is it a group ?”.
- Synchronization are all mechanisms that are set to achieve synchrony.
- Meanwhile, synchrony is the group property to perform the same behaviour at the same time and the same place.

4.4 The model

4.4.1 Individual based model

We model a system of N active particles that move in a one dimensional space. The dynamic of the particles is intermittent. Each particle can either move with constant speed (active state) or be motionless (inactive state). This intermittency is computed using an internal variable $q_i(t)$, that can adopt two different values : $q_i(t) = 0$ if the particle is inactive at time t , and $q_i(t) = 1$ if the particle is active. The motion of the particles is considered to be only in the positive direction (no change of direction allowed). This is motivated by phenomenologies observed in [171]. The equation of motion of the particles is :

$$\dot{x}_i(t) = \begin{cases} 0 & \text{if } q_i(t) = 0, \\ v_0 + \sqrt{2D} \xi(t) & \text{if } q_i(t) = 1, \end{cases} \quad (4.1)$$

where v_0 is a constant speed and D a constant diffusion coefficient ruling the noise term. In this model, each particle might interact with the neighbors that are in front of them. The number of interacting neighbors N_{int} is a parameter of the system. For simplicity, we study the case $N_{int} = 1$, which means that the particles are influenced only by the immediate neighbor in front. This is motivated by observations made in small groups of gregarious animals that form files [171]. Afterwards, we make numerical simulations to explore the case $N_{int} > 1$.

In our model, the change of the internal variable $q_i(t)$ is computed by transition rates. The transition rate of a particle i from state 0 to state 1 is called R_M^i , and the rate to do the inverse transition (from 1 to 0) is called R_S^i . These rates are, in general, functions of the distance with the neighbor $d_{ij} = |x_j - x_i|$ and the neighbor's internal state q_j . The cohesiveness of the group of individuals can be quantified using the distance between the most distant pair of individuals, which will be called the span of the group :

$$\Delta(t) = x_+ - x_-, \quad (4.2)$$

where $x_{+/-}$ is the position of the individual to the right/left end of the group. Notice that $\Delta(t)$ never adopts negative values and that the composition of this pair may vary across time.

In the following, we perform a bottom-up analysis of the functional form of the transition rates R_M and R_S . We identify the minimal requirements to have cohesive groups, we highlight the degree of synchrony of the group and also the transport properties. We explore the cases where cohesion and synchrony can be disentangled. We start our analysis with a system of $N = 2$ particles. In this particular case, we can derive the corresponding Fokker-Planck equation for the probability distribution $P(\Delta, t)$ of observing the group with a span Δ at time t . We implement individual based model (IBM) simulations and compute the dynamic of $\Delta(t)$ as well. By making an ensemble average, we can numerically compute the distribution $P(\Delta, t)$ and compare it with the solution of the derived Fokker-Planck equation.

4.4.2 Fokker-Planck equation for a system of $N = 2$ particles

For a system of $N = 2$ particles, we can derive the corresponding Fokker-Planck equation for $P(\Delta, t)$. Things get simpler because $\Delta(t)$ is directly the distance between the particles. Given that the particles can be in two different states, then we have only four possible configurations, depicted in Fig.4.1. The transition rates of the particle in the back, labeled as x_1 in Fig. 4.1, are :

$$R_M^1 = \mu(\Delta, s_2) \quad R_S^1 = \rho(\Delta, s_2). \quad (4.3)$$

These transition rates depend, in general, on the distance with the particle in front and the value of its internal state. The transition rates of the particle in the front,

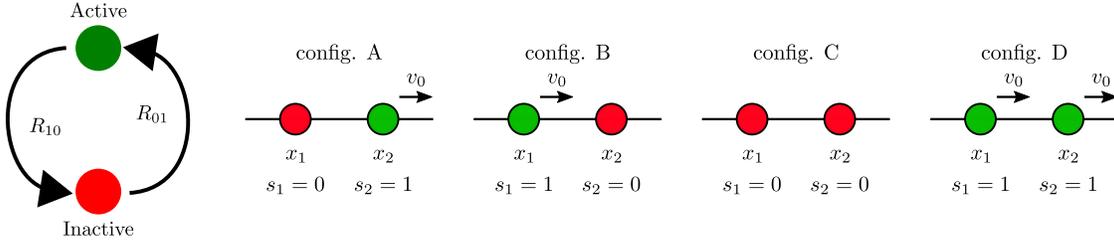


FIGURE 4.1 – Scheme of transitions from active to inactive and reverse. Four possible configurations in a system of $N = 2$ particles. The red particles are stationary (ie. $q_i = 0$), whereas the green particles are moving with constant speed v_0 .

labeled as x_2 in Fig. 4.1, are :

$$R_M^2 = \omega_M \quad R_S^2 = \omega_S. \quad (4.4)$$

These transition rates correspond to spontaneous transitions as individuals are only influenced by neighbours ahead. We can then write the system of equations for the probability of finding a given configuration I with a given span Δ at time t , that we call $P_I(\Delta, t)$. The system of equations is :

$$\partial_t \mathbf{P}(\Delta, t) = -v_0 \hat{M}_1 \partial_\Delta \mathbf{P}(\Delta, t) + D \hat{M}_2 \partial_\Delta^2 \mathbf{P}(\Delta, t) + \hat{M}_3 \mathbf{P}(\Delta, t), \quad (4.5)$$

where the matrices in (4.5) are $\hat{M}_1 = \begin{pmatrix} 1 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & -1 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 \end{pmatrix}$, $\hat{M}_2 = \begin{pmatrix} 1 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 1 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 2 \end{pmatrix}$ and

$$\hat{M}_3 = \begin{pmatrix} -\mu(\Delta, 1) - \omega_S & 0 & \omega_M & \rho(\Delta, 1) \\ 0 & -\rho(\Delta, 0) - \omega_M & \mu(\Delta, 0) & \omega_S \\ \omega_S & \rho(\Delta, 0) & -\mu(\Delta, 0) - \omega_M & 0 \\ \mu(\Delta, 1) & \omega_M & 0 & -\rho(\Delta, 1) - \omega_S \end{pmatrix}. \quad (4.6)$$

The solution to the partial differential equation in (4.5) gives us the complete spatio-temporal dynamic of the probability distribution $\mathbf{P}(\Delta, t)$.

Although it is very complicated to find an analytical solution for $\mathbf{P}(\Delta, t)$, we can always implement a numerical integration of (4.5) to get the numerical solution. For this, we need to use particular boundary conditions for the correct solution of

(4.5). In the limit $\Delta \rightarrow 0$ we can see that the only configuration in Fig. 4.1 that is concerned is config. B, where particle labeled as 1 is in motion and particle 2 is not. If we keep the labels as they are (label 1 \leftrightarrow particle in the back, label 2 \leftrightarrow particle in the front), then we can see that we change from config. B to config. A when $\Delta \rightarrow 0$. This is expressed as a border condition as follows :

$$\partial_{\Delta} P_A(0, t) = -\partial_{\Delta} P_B(0, t). \quad (4.7)$$

Something similar happens as well with the second derivatives :

$$\partial_{\Delta^2} P_A(0, t) = \partial_{\Delta^2} P_B(0, t). \quad (4.8)$$

In the upper limit of Δ (i.e : $\Delta \rightarrow \infty$), the conditions should be rather absorbing. The only configuration that contributes to the limit $\Delta \rightarrow \infty$ is config. A. Nonetheless, the condition should be valid for all components of $\mathbf{P}(\Delta, t)$:

$$\partial_{\Delta} P_I(L, t) = 0 \quad \forall I \in \{A, B, C, D\}, \quad (4.9)$$

where L is the observation window in Δ . We can compare the result with individual based simulations, where we obtain $\mathbf{P}(\Delta, t)$ by averaging over many realizations. We compare qualitatively and quantitatively both results for different kernels (functional forms of $\mu(\Delta, s_2)$ and $\rho(\Delta, s_2)$) by plotting the variance of Δ :

$$\langle (\Delta - \langle \Delta \rangle)^2 \rangle = \langle \Delta^2 \rangle - \langle \Delta \rangle^2, \quad (4.10)$$

where

$$\langle \Delta^2 \rangle = \int_{-\infty}^{\infty} \Delta^2 P(\Delta, t) d\Delta \quad \text{and} \quad \langle \Delta \rangle = \int_{-\infty}^{\infty} \Delta P(\Delta, t) d\Delta \quad (4.11)$$

All the different cases that we study here are detailed in Table 4.1.

	Case 1	Case 2	Case 3	Case 4
$\mu(\Delta, s_2)$	ω_M	$\tilde{\omega}_M = K_M + \omega_M$	$e^{\Delta/d_M} + \omega_M$	$\delta_{s_2,1} e^{\Delta/d_M} + \omega_M$
$\rho(\Delta, s_2)$	ω_S	$\tilde{\omega}_S = K_S + \omega_S$	$e^{\Delta/d_S} + \omega_S$	$\delta_{s_2,0} e^{\Delta/d_S} + \omega_S$

TABLE 4.1 – All studied kernels. Case 1 : the probability for the rear particle are the two exact same spontaneous rate as the front particle. Case 2 : two rates constituted of the same spontaneous rate ω_M (resp. ω_S) and a constant K_M (resp. K_S) which are tuned asymmetrical in order to achieve cohesion. Case 3 : satisfies same properties as case 2 with rates which are exponentially dependant with distance instead of constants. Case 4 : the rear particle benefits of case 3 properties only when front particle is in a different internal state (otherwise solely spontaneous rates are left as in case 1).

4.5 Results

4.5.1 Cohesion and cohesiveness

Consider two particles performing random walk, and assume these two cannot be in interaction – they don't have any kind of affinity to stay close – therefore, over time, those two particles will slowly drift apart. We believe this is as close as we can get towards a null hypothesis.

Consider then, particles that do have an affinity to stay together. One could choose any mechanisms that causes attraction, such as an explicit attraction force. In the extreme case, say an infinite attraction force, variance would therefore decrease from Δ_0 to 0 and keep that value at infinity. In fact what truly matters is that the derivative of the variance stays null. In a sense the two particles are not able to drift apart above a certain threshold value of interdistance and therefore could be labelled as cohesive. We present an illustration of cohesive and decohesive cases in Fig. 4.2, as well as a kymograph of one simulation exhibiting such qualitative behaviour. Note that if one is looking only at kymographs, it is not possible to assess if there is a difference in cohesiveness. Particles seem a bit more loose in their interaction but could potentially have a greater threshold of cohesiveness. Therefore, it is mandatory to show variance profile in order to give a true response in terms of cohesion.

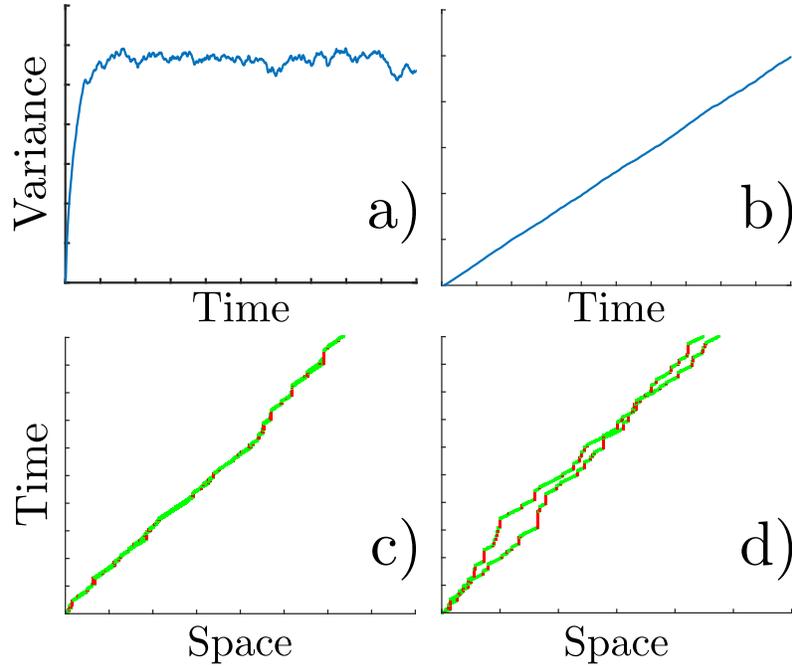


FIGURE 4.2 – Illustration of two configurations, the first one is having specifically designed interactions to achieve cohesion (a and c) whereas the other corresponds to two independent particles achieving random stop and go movement (b and d). (a) and (b) shows variance in function of time for 500 simulations. In (a), variance reach a plateau corresponding to the thresholding cohesiveness. In (b), variance follows a linear increase. (c) and (d) show kymographs¹ illustrating the dynamic of a simulation, while colors are showing states in which particles are. In the decohesive case, we clearly see that the two particles have a looser cohesiveness than in (c) however we cannot conclude that we see decohesion just from that as it could also feature a greater threshold of cohesiveness.

Note that this resulting behavior of the variance can be recovered quantitatively and therefore qualitatively with the Fokker-Plank equation in cases compatible with its formalism as shown in Fig. 4.3.

Going onward with our mathematical definitions of cohesion and cohesiveness, we tested cases 1 to 4 (see Table 4.1) in order to see which would trigger cohesion.

A constant symmetrical rate of interaction

In this configuration, rates from eq. 4.3 are constants of same magnitude and do not depend on the state of the other individual. Under such circumstances, variance profile is linearly growing and showing a decohesive configuration (Fig. 4.1).

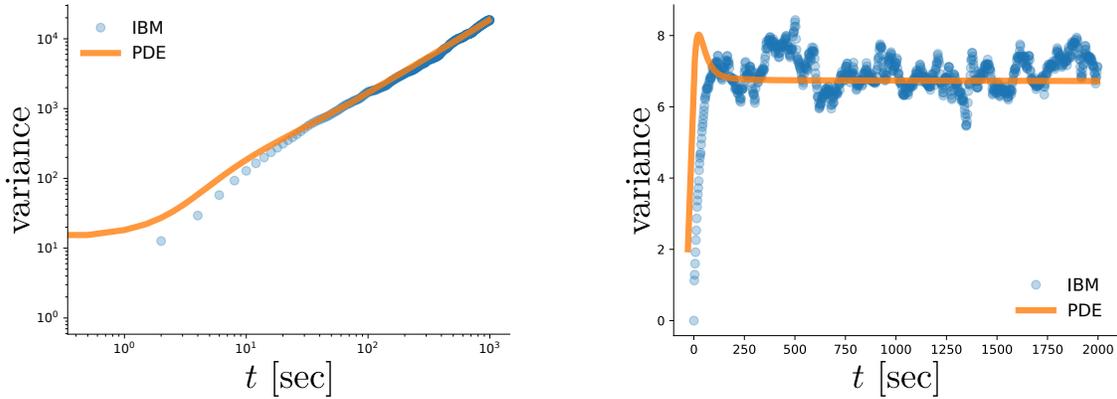


FIGURE 4.3 – Comparison between individual based model simulations and the numerical integration of equation (4.5). Left : Case 1 described in Table 4.1 using parameters $\omega_M = 0.2$, $\omega_S = 0.1$, and a speed of $v = 1$ m/sec. Right : Case 2 in Table 4.1 using parameters $\omega_M = 0.1$, $\omega_S = 0.1$, $\tilde{\omega}_M = 0.7$, $\tilde{\omega}_S = 0.1$, and a speed of $v = 1$ m/sec.

A constant asymmetrical rate of interaction (case 2)

In this configuration, rates from eq. 4.3 are constants (K_M and K_S) of different magnitude and do not depend on the state of the other individual. We therefore proceeded to increase the ratio $K_r = \frac{K_M}{K_S}$. Under such circumstances, at lower K_r , variance profile is linearly growing showing a decohesive configuration as expected from case 1 where $K_r = 1$. However, as we increased this ratio, the linear tendency was fluctuating until it fell under second regime where variance reached a plateau (see SI). We conducted an extreme value statistics evaluation on cohesive configuration of K_r in order to know if such cohesive behaviour was merely an artifact based on the observation time and we found that this was not the case. Therefore we can say that a configuration with asymmetrical rate of interaction can produce a cohesive behaviour under the condition of having a large K_r , typically above 20.

A linear decreasing function of distance symmetrical and asymmetrical rate of interaction (cases 3 and 4)

In this configuration, rates from 4.3 are two decreasing exponential with distance whose rate parameter (d_M and d_S) ratio ($D_r = \frac{d_M}{d_S}$) are evaluated with two different magnitude 1 and 20 corresponding to the values tested in the previous configuration. The rates do not depend on the state of the other individual. Such

simulations exhibited similar results compared to previous configuration, $D_r = 1$ corresponding to a decohesive case whereas $D_r = 20$ would bring the cohesive feature back.

Dependency on the state of others

This dependency whether it is motivated by biology and by former work on imitation processes in groups of sheep [169, 49] would not change the cohesion in previous cases.

4.5.2 Synchrony

As said in introduction, behavioural synchrony is achieved when individuals perform actions in the same spatio-temporal frame as the other group members. Only two actions are available in our simulations, either an individual move or it does not. Therefore, we can define the synchrony Z as the fraction of individuals being in the same state. Note that because there is only two states we can easily extract the fraction remaining in the other state. If this definition is quite useful to see the dynamic of synchrony across time for large groups, when using this definition with small groups, fluctuations yield reading of graphs very difficult. We therefore expand on that definition of synchrony by considering the time spent by a system of N particles altogether in the same state q . If there are two particles, it is the time spent in configurations C and D of Fig. 4.1 divided by total time of simulation.

$$Z = \frac{T_C + T_D}{T_{tot}} \quad (4.12)$$

This definition cannot give us information on the dynamic but rather yield, for a given configuration, a score of synchrony proving useful in order to compare several configurations.

Under the null hypothesis of two individuals that are independent, one can easily calculate Z because it is directly related to the probability of having a set where

all individuals have the same state. For $N = 2$, there are only 4 sets as previously mentioned among which two are “synchronized”. This gives a probability of $2/4$ and therefore will correspond to $Z = 0.5$. For a group of N individuals, we have $Z = \frac{1}{2^{N-1}}$.

We give in the following table the synchrony measured for several configurations and variations of configurations based on what has been tested in previous section on cohesion.

Config.	N=2	N=10
Rand. walk	0.50	0.002
Case 2	0.74	0.51
Case 3	0.50	0.05
Case 4	0.49	0.18

TABLE 4.2 – Summary of synchrony scores for several configurations and several conditions

First, we find in the case of random walk what was previously expected analytically.

There is also an effect of group size, as we see that the more numerous a group is, the less it is synchronous. In a probabilistic model, it seems reasonable that the more coins you have to flip the less probable it is to find all coins on the same side.

Furthermore, we see that the dependency to the state of other individuals when one is making a transition is enhancing the synchrony in groups of 10, whereas it doesn’t make much difference for groups of 2. This is also consistent because this feature, made to reproduce social imitation, is meant to provoke synchrony.

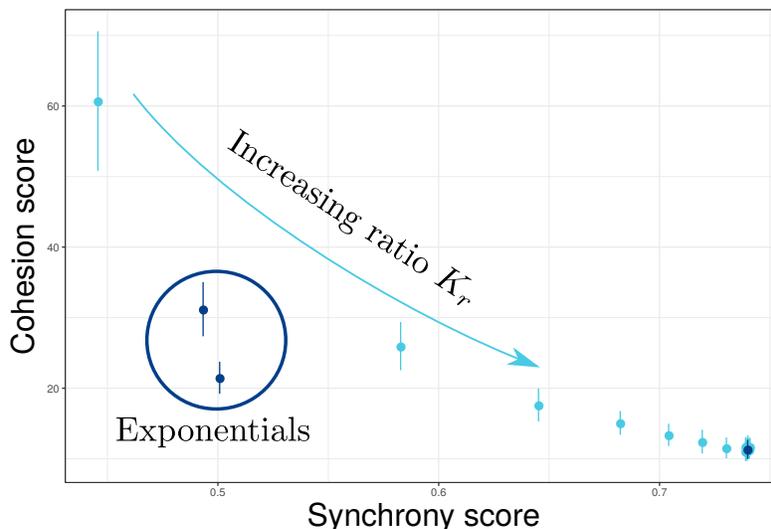


FIGURE 4.4 – Mean cohesiveness plateau value plotted against synchrony score. In cyan, case 1 for several increasing values of K_r . In dark blue, typical values for cases 2, 3 and 4 given in Table 4.2. A circle shows values with exponential kernels enhancing the fact that kernels have an influence independent from synchrony. Overall, the greater the synchrony is, the lesser is the maximum span value of cohesiveness.

Overall, the synchrony seems to be present in all cases displaying cohesion. However, we see that depending on the configuration used, synchrony is quantitatively different. For example, for $N = 10$, if the case 3 has a score ten times higher than in the random case, it is ten times lower than the case 2. In order to answer the question : “ Do we need synchrony to achieve cohesion ? ”, we need more elements. In this regard, we built a model following several rules. All individuals are set as inactive and placed periodically along the axis as done before. Each step of time, we have a probability of 0.5 to trigger a transition to the opposite state. The transition is applied on a random individual among the group. At the next step of time, all the other individuals will forcibly adopt the opposite state. We therefore measure synchrony and cohesiveness at the end of the simulation. Unsurprisingly, the synchrony score given is 0.97, traducing an almost perfectly synchronized system. However, the cohesiveness criterion state that such system is decohesive.

Furthermore, we attempted to plot the synchrony score in function of the mean cohesiveness plateau given in cohesive cases for $N = 2$. Results are presented in Fig. 4.4 and reveal a correlation between both scores.

4.5.3 Transport

The last aspect that we investigated is transport. In our case we would define it as the capacity for a group to move when achieving at the same time cohesion. In order to assess this variable, we propose to look at the barycentre of the group and more precisely its mean speed V . As the individual have a constant speed when moving, the perfect transport configuration would be a group where all individuals are moving. Therefore, as each individual perform a uniform movement, the speed of barycentre would be equal to the speed of displacement of each individual ($V = v$).

We compare in the following table the speed of barycentre v for several cases. Note that the value have to be compared to the speed of displacement which is usually $v = 1$.

Config.	N=2	N=10
Rand. walk	0.50	0.50
Case 2	0.86	0.94
Case 3	0.70	0.74
Case 4	0.61	0.75

TABLE 4.3 – Summary of barycentre speed for several configurations and several conditions

The previous table yields several results. The first one is that there are some functional forms more efficient than others. Here constants give better results being closer to 1 than exponentials. The number of individuals in the group have also a significant influence, as $N = 10$ have always a better score than $N = 2$.

The q -dependency is harder to understand here. However, we can see in the table that it decreases the speed for groups of 2 individuals whereas it increases slightly the speed for groups of 10. Therefore, a more complex phenomenology might be at play, powered by both the number and the q -dependency.

4.6 Discussion

In this study, we built a one-dimensional individual based model of intermittent collective displacement. For two particles, we manage to produce its Fokker-Plank equations and build a numerical integration of such system.

The goal was to understand better what cohesion and cohesiveness are when dealing with models not implementing explicitly a force of attraction. Cohesiveness can be found as an order parameter in several studies [211] giving a quantitative idea of how packed individuals are. However, those studies always assume that their modeled system achieve cohesion without defining it properly. Cohesion here has been defined as a crucial group property to conserve its closeness along time in absence of any external disturbing event. Therefore we wanted to know what basic properties had to be set in order to achieve it. Our model is well suited to do so, as it is based on probabilistic transitions between internal states and does not implement an explicit force of attraction.

In this study, we found that a simple system composed of two constant transitions is sufficient as long as its rates are asymmetrical, and more precisely as its rate of departure has greater order of magnitude than its rate of stop. In this scenario any rear individual would only have to know that it has an individual in front without any necessary knowledge of its behavioural state nor its distance. However, it would need to have a far greater propension to make departures in its direction than it would have to make stops.

Furthermore, we investigated the synchrony of those groups and unveiled that it is not sufficient to have synchrony in order to achieve cohesion. This result may seem contradictory as it has been stated many times in studies on collective displacement that individuals have to synchronize activity in order to keep cohesion. We believe that this is a question of definition. Synchrony, in the strictest sense, is the ability to behave in the exact same way at the exact same time. However, being able to perceive and process instantaneously a switch in behaviour from a conspecific is impossible. Therefore, each departure made by an individual would slowly bring the group to drift apart as it has been shown by the model of almost perfect synchrony. In fact, what is really needed is a compensation of such behaviour. We believe that is indeed the case, an animal initiating a departure would compensate either by waiting to see if it is followed and if not, come back to reintegrate the group. An

other possibility is for other group members to compensate by accelerating their displacement, doing so, not adopting the exact behaviour of the initiator. In the end, synchrony is not a good term when dealing with such phenomenon.

Synchrony, if it does not bring cohesion in a general sense, seems however to be correlated with cohesiveness. As stated before, the more synchronous, the more tight the group is. We previously explained that synchrony is not sufficient without behaviours compensating for the lag in reaction time. However, it can reduce its duration, helping the group to remain compact.

Regarding transport, the functional form seems to play a role as it varies greatly between cases 2 and 3. We showed also that the number of individuals have a significant enhancing effect. This may be the consequence of some kind of behavioural inertia, as a group have more members. We saw indeed that individuals were most of the time not synchronized, therefore it is more probable that at least one individual will be active. As a consequence the barycentre will move accordingly on one hand, but the mere fact that one individual is moving is also a sufficient motive for others to imitate and therefore could trigger an activation cascade.

Finally, the q -dependency, ingredient that has been introduced to enhance imitation and therefore synchrony, is playing its role as required. In terms of transport however, results are more ambiguous and may unveil a more complex phenomenon.

In conclusion, we believe that such work will provide better insight on mechanisms ensuring group cohesion. We have given in this study, tools to define and quantify cohesion as well as cohesiveness. Therefore, we hope it will bring further discoveries in modelling of collective displacement as well as in field experiments. Moreover, we believe to have resolved a conceptual misunderstanding on the widely spread idea that synchrony brings cohesion. Finally, we believe that these results give novel credit to the probabilistic IBM model as a possible alternative model to explore collective behaviours.

4.7 Supplementary information

4.7.1 Estimation of cohesion over range of K_r

The ratio K_r and D_r have been thoroughly investigated across a large range of parameters. As we can see in Fig. 4.5, we go from a linear regime of variance displaying decohesion to a plateau which displays the cohesion of the group.

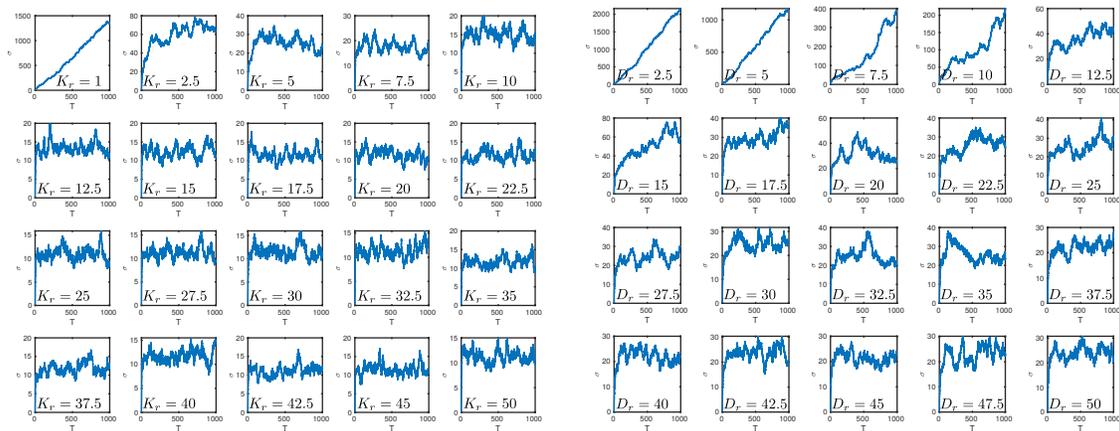


FIGURE 4.5 – (a) Case 2 : Variance in function of time over a range of K_r from 5 to 50, each subplot has been taken from 500 repetitions on 2 particles over $T=1000$. (b) Case 4 : Variance in function of time over a range of D_r from 2.5 to 50, each subplot has been taken from 500 repetitions on 2 particles over $T=1000$.

4.7.2 Extreme values

We conducted more precise simulations using different length of time to compute a rough extreme value statistics. Basically we checked if the maximum over several span of time was growing in linear cases and keeping constant in plateau cases showing that both phenomenon were distinct.

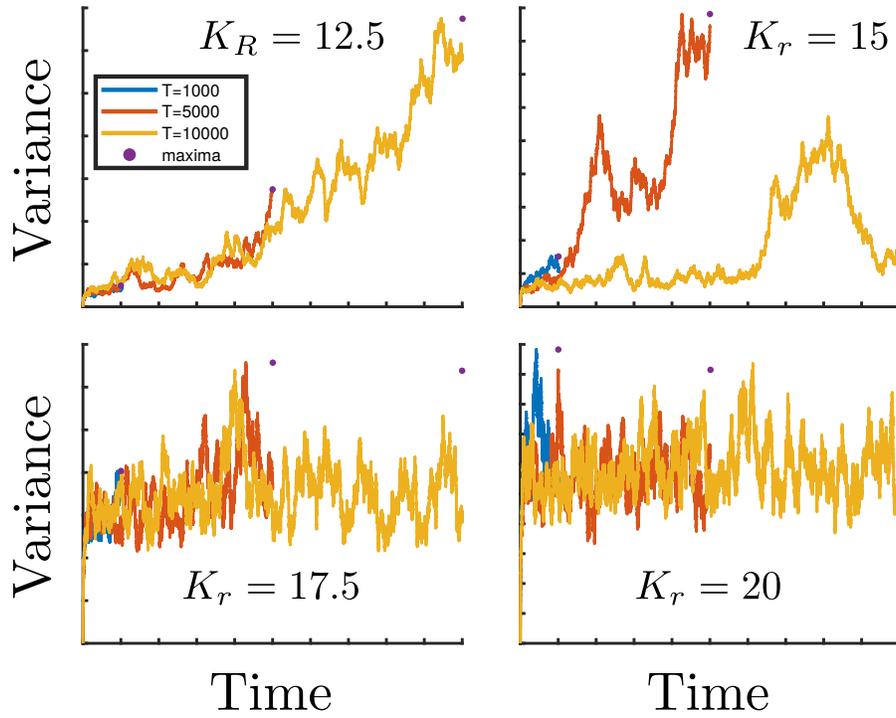


FIGURE 4.6 – Variance in function of time over a range of D_r from 12.5 to 20, each subplot has been taken from 500 repetitions on 2 particles over $T=1000$, $T=5000$ and $T=10000$. Maximal values for each span are represented by a blue dot with abscissa being the associated span.

4.8 Pour aller plus loin

Dans ce chapitre, nous avons pu démontrer quels étaient les mécanismes indispensables à la mise en place de la cohésion, en l'absence de forces d'attractions explicites. Ces mécanismes résident principalement dans la nécessité d'une asymétrie à deux niveaux. La première asymétrie concerne l'interaction des individus avec leur entourage en fonction de la position. L'individu en tête sera en effet considéré comme un leader effectif². Il n'interagit avec personne et peut uniquement opérer des transitions d'états spontanées. Les individus qui se trouvent derrière le premier individu sont tous des suiveurs effectifs. Leurs transitions que ce soit de l'arrêt au déplacement ou du déplacement à l'arrêt, sont motivés par la présence d'un individu devant, avec ou sans prise en considération du comportement de ce dernier. Il est à noter que parce que le choix de modélisation n'autorise que l'interaction avec l'individu immédiatement devant, chaque individu est le leader effectif d'un autre, à l'exception du dernier individu de la file. De plus, un individu pourra tout à fait dépasser l'individu de tête et devenir à son tour le leader effectif de la colonne. Cette phénoménologie est concordante avec une étude menée par Gomez et al. [171] qui montre la rotation du rôle de leader.

Cette première asymétrie n'est cependant pas suffisant pour produire de la cohésion. La deuxième asymétrie se trouve dans le ratio entre le taux de départ et le taux d'arrêt de tout individu qui est suiveur effectif. Ce taux doit être tel qu'il favorise les départs par rapport aux arrêts. Dans un tel contexte, l'individu suiveur va avoir souvent tendance à se mettre en mouvement et réduire ainsi la distance avec son vis-à-vis. On pourrait alors penser que cet individu, poursuivant dans sa lancée, dépasserait l'individu devant lui et par sa propension à faire plus de départs, s'éloignerait. Or, c'est là qu'intervient le premier mécanisme, puisqu'à partir du moment où l'individu passe en première position, ses taux de transitions reprennent une valeur faible correspondant au taux spontané uniquement. C'est alors au tour de l'individu qui vient de passer suiveur, de produire plus de départs

² L'occupation du rôle de leader est ici transitoire et non spécifique à un individu en particulier, chaque individu peut ainsi l'occuper. Il en va de même pour le rôle de suiveur.

que d'arrêts. Par ces deux asymétries, nous sommes donc en mesure de produire de la cohésion sans aucune force sociale d'attraction explicite.

Il est à noter que le rôle d'une asymétrie dans la cohésion d'un modèle sans force a déjà été mis en lumière dans une autre étude basée sur des groupes de moutons [215]. Dans cette étude, l'asymétrie provient également d'une perception unidirectionnelle de la même manière que dans notre étude à laquelle a été ajoutée la règle complète d'allélomimétisme développée dans [169]. Il est tenu ainsi compte d'un effet inhibiteur des autres individus toujours dans l'état d'origine (non-partis dans le cas d'un départ, toujours en mouvement dans le cas d'un arrêt) sur les transitions, absent dans notre étude.

Dans l'article qui constitue le Chapitre 4 de cette thèse, nous avons investigué le rôle de la synchronicité sur la cohésion. La mesure du coefficient de synchronicité se faisant sur les états, elle traduit l'aspect comportemental (et donc temporel) de la définition de synchronicité comme donnée par Duranton & Gaunet [214], par exemple.

Comme plusieurs fois mentionnée, l'hypothèse selon laquelle il est obligatoire d'avoir de la synchronicité pour produire de la cohésion est à nuancer. En effet, au sens strict, la synchronicité n'est pas possible dans un système vivant dans le cas d'un allélomimétisme social³. Il existera ainsi toujours un décalage plus ou moins important entre l'individu initiateur et ses congénères. Il est à noter que la teneur de ce décalage pour 2 sujets dépend du taux de transition. La motivation, l'attention ou la perception module donc la latence de la transition d'état pour le sujet qui imite (suiveur). Et finalement, nous avons montré que ce décalage aussi minime soit-il, inhibe complètement la cohésion du groupe pour un modèle de transitions probabilistes. D'autre part, par nos mesures de synchronicité, nous avons établi que des individus pouvaient tout à fait produire de la cohésion avec une synchronisation faible. Ainsi au sens strict, les individus d'un groupe ne peuvent être considérés comme synchronisés.

3. Si une synchronisation par un facteur externe est théoriquement envisageable, les capacités cognitives individuelles rendent difficilement possible une réaction immédiatement et parfaitement synchronisée

On peut pousser la démonstration et examiner un système tout à fait asynchrone. Deux individus ne pourraient alors jamais adopter le même état en même temps. Plus précisément, dès qu'un individu change d'état, l'autre fait de même, et adopte l'état opposé. Il est à noter que dans ce cas, il y a synchronicité temporelle parfaite des transitions mais pas des comportements. On peut alors implémenter un petit modèle numérique qui montre qu'un tel système amène à de la cohésion. Si elle était possible, la synchronicité temporelle serait suffisante pour produire de la cohésion. La synchronicité comportementale elle, n'est pas nécessaire.

Il est possible de parler de synchronicité dans un sens faible. Je la définirai alors comme le partage d'un état comportemental pendant une période de temps donnée, sous réserve d'une interaction et donc, d'une synchronicité spatiale locale au sens de Duranton & Gaunet. La mesure que nous avons choisi d'adopter dans ce Chapitre pour la synchronicité, traduit parfaitement cette définition. Il est en ce sens difficile de dire que dans les cas de cohésion, nos systèmes sont ou ne sont pas synchronisés. Dans notre étude, nous prenons comme modèle nul, la marche aléatoire. On peut alors uniquement conclure sur l'aspect synchrone en comparant les valeurs obtenues par rapport à ce cas standard. Il est utile de mentionner que l'on peut trouver une paramétrisation ou des mécanismes qui diminuent la synchronicité par rapport à la valeur du cas aléatoire. La taille des groupes par exemple, tend à diminuer la synchronicité et peut potentiellement l'abaisser à 0.

CHAPITRE 5

CONCLUSION

5.1 En résumé, le Chapitre 2

L'objectif principal de cette thèse nous a amené à concevoir un modèle alternatif pour décrire les déplacements collectifs animaux.

La construction d'un tel modèle nous a tout d'abord plongé dans l'examen des voisinages et des hypothèses classiques qui sont proposés dans la littérature. Dans le Chapitre 2 de cette thèse, on repense le concept de voisinage en indiquant un choix, c'est-à-dire un processus cognitif, qui s'opère avant tout déplacement de l'individu. Ce choix est traduit par la probabilité de sélectionner un individu comme voisin avec lequel interagir : $W(A, B)$. Pour mieux comprendre ce qu'elles impliquaient, nous avons proposé de comparer les hypothèses à des données prises lors d'une expérience réalisée sur des moutons Mérinos. Cette expérience présente la particularité de proposer un protocole de départ collectif contrôlé, grâce à l'entraînement d'un individu précis. Nous avons ainsi pu extraire de ces expérimentations, la position et le rang du premier suiveur. Cela a pu confirmer des résultats présents dans la littérature comme l'inadéquation du modèle de perception globale pour des tailles de 32 individus. Nous avons également pu valider l'hypothèse d'une sensibilité décroissante avec la distance qui nous paraissait biologiquement plus pertinent que son absence. J'ai également introduit dans ce chapitre un point de détail conceptuel

vis-à-vis de la succession des processus impliquée dans un cas de départ collectif. Ce que j'ai alors baptisé l'hypothèse du « qui puis comment », propose de considérer d'abord le choix du voisinage et de l'interaction puis, d'envisager la réponse à adopter. Il est ainsi conceptuellement plus facile de rendre compte d'une absence de consensus. Cette hypothèse s'intègre de plus très bien dans un modèle de transitions d'états probabilistes.

5.2 En résumé, le Chapitre 3

Le Chapitre 3 contient la majeure partie de la mise en place du modèle de transitions d'états probabilistes. Ce modèle cherche à rendre compte, tout comme dans le Chapitre 2, d'une situation de départ collectif en une puis deux dimensions. Le modèle est principalement caractérisé par la rétroaction de l'information sur sa propre propagation et donc du contrôle de la vitesse de déplacement. Cela permet, en conjonction avec la probabilité de choisir un voisin avec lequel interagir, introduit dans le Chapitre 2, de rendre compte d'une grande diversité phénoménologique qui résulte prioritairement d'une volonté de l'individu. Cette émergence phénoménologique rend d'ailleurs le modèle très versatile pour décrire des processus biologiques divers. Le choix d'une vitesse de déplacement par un individu va modifier la propagation de l'information et par conséquent, peut amener le système dans une configuration critique. Cela permet ainsi de changer de comportement lorsque les conditions environnementales l'exigent, et ainsi répondre en adéquation avec ces dernières. En outre, nous avons quantifié en profondeur le comportement des variables et des paramètres d'ordre du modèle tout en les confrontant à un système d'équation déterministe permettant d'asseoir la robustesse de nos résultats.

Le choix de produire deux modèles : l'un individu-centré et l'autre résultant en un système d'équations déterministes, et constitue une prise de partie importante du travail de cette thèse. Nous aurions pu classiquement nous attarder sur l'un ou l'autre plus en profondeur.

5.3 Une prise de parti dans la modélisation

En effet, dans le Chapitre 3, nous abordons la modélisation de l'initiation d'un départ collectif et pour en décrire les propriétés nous avons eu recours à deux types de modélisation. D'une part, nous avons initié l'étude par la construction d'un modèle individu-centré qui permet d'indiquer des règles de comportement à chaque agent. D'autre part, nous avons construit un modèle d'équations aux dérivées partielles qui analyse le comportement à une échelle macroscopique. On ne voit ainsi plus l'action individuelle mais la résultante locale d'une combinaison d'un certain nombre d'effets. La deuxième approche permet lorsque c'est possible, de développer un système d'équations et d'obtenir des résultats analytiques, c'est-à-dire qui, mathématiquement, sont robustes et découlent de méthodes développées et bien connues depuis des centaines d'années. Dans notre étude, cela a notamment permis de démontrer la linéarité de la dépendance entre vitesse de propagation et vitesse de déplacement mais aussi de produire un pont conceptuel avec le domaine des équations de type FKPP, très bien étudié pour les systèmes de réactions diffusions.

Nous aurions pu alors, si nous l'avions souhaité, poursuivre l'étude intégralement sous cet aspect mathématique souvent jugé plus robuste et s'appuyant sur une large littérature des équations de réaction-diffusion. Nous avons pourtant choisi de mettre l'accent sur le modèle individu-centré et ce pour plusieurs raisons.

Tout d'abord, le pont conceptuel avec les équations de type FKPP n'est valable que pour une petite gamme de valeurs aux alentours du point $v = 0$. Ce point découle de la continuité mathématique entre les valeurs de vitesse positive et négative, traduisant l'orientation du déplacement. Biologiquement, la validité de cette continuité est difficile à motiver mais peut être utilisée dans un contexte annexe : celui prenant en compte deux états comportementaux statiques. Cependant, nous aurions pu aborder l'étude en ajoutant un terme convectif comme cela peut-être fait dans les études sur les équations FKPP avec couplage hydrodynamique [216]. Dans ces études, on considère classiquement une situation de réaction-diffusion entre deux espèces chimiques. Il est donc tout naturel de se demander ce qu'il se

passé lorsque la réaction-diffusion se produit au sein d'un fluide en mouvement, situation courante en chimie. Pour prendre en considération cet aspect, on doit donc rajouter à chacune des équations régissant la dynamique des deux espèces un terme convectif traduisant l'action du fluide dans lequel évolue l'espèce chimique. Or c'est précisément l'application du terme convectif à une seule des deux espèces qui fondent l'originalité de notre modèle. Cette différence de considération entre les deux types d'agents nous place donc dans une situation très éloignée de ce qui peut être considéré pour du FKPP hydrodynamique.

D'autre part, l'approche EDP et son point de vue macroscopique est une approche qui élude la question de l'impact des fluctuations. Or, ce sont ces mêmes fluctuations qui produisent des phénoménologies très intéressantes dans le modèle IBM. Notre étude de la criticalité démontre bien cette importance. Il existe dans la littérature des travaux qui incorporent un terme de bruit dans l'équation FKPP [217], cependant, l'efficacité d'un tel traitement mathématique est pour le moment toujours sujet à débat.

C'est pour ces deux principales raisons que nous avons choisi de concentrer nos efforts sur l'approche individu-centré tout en nous servant du modèle EDP en tant qu'outil annexe à l'étude.

5.4 Originalité des modèles

Dans la littérature, il existe quelques références dont les tenants et les aboutissants semblent très similaires à notre modèle probabiliste d'états comportementaux développé dans le Chapitre 3. Je choisis ici de les discuter en détail afin d'explicitier les points de divergence de notre modèle par rapport à ceux-ci et donc l'originalité de notre travail.

5.4.1 Modèle piéton de Bain et al.

Dans le modèle piéton de Bain et al. [218], les auteurs se proposent de modéliser la foule de coureurs d'un marathon avant le départ de la course lorsque le staff les

emmène à la ligne de départ. Le déplacement est unidirectionnel puisque le départ se fait généralement dans une grande avenue droite. Les piétons vont se déplacer par vague, lorsque cela leur est possible et on voit alors la propagation d'une information, ici un état de mouvement. J'utilise à dessein tout le vocabulaire que l'on a utilisé jusque là et on pourrait penser que les processus qui régissent ce système sont les mêmes. Or plusieurs points différencient ce système du nôtre. Les piétons ont, dans ce cadre, très précisément un cadre, c'est-à-dire qu'ils évoluent dans un environnement dense d'une part, mais aussi dont les limites sont fixés par l'organisation de l'événement. Ainsi de grosses contraintes émergent de l'obstruction, il n'est ici pas question de dépassement d'aucune sorte. On pourrait alors penser qu'un modèle de trafic serait plus approprié, proposition que les auteurs écartent explicitement : "The density and velocity waves we observed are the result of the linear response of the crowd and therefore intrinsically different from the non linear stop-and-go waves that have been extensively studied in pedestrian and car-traffic models"

Une autre phénoménologie observée chez les piétons est l'absence de réponse transverse. Si l'on simplifiait le groupe par une succession de colonnes (un peu à la manière de notre 2D simplifié), les individus ne répondraient pas à un déplacement des voisins latéraux ni pour un mouvement latéral ni longitudinal. Cela est très différent de ce qu'on a mis en place dans le 2D simplifié puisque l'on permet explicitement aux individus de propager l'information entre les colonnes.

Enfin un effet d'atténuation de la propagation de la vague est observé, élément qui n'est pas retrouvé dans notre modèle. Cependant nous n'avons pas investigué cet aspect dû principalement aux variations de la vitesse. Il est donc possible que ce phénomène existe pour des groupes d'animaux d'une part, mais également que dans la phase de production d'un mouvement collectif complet nous soyons amenés à rendre compte d'un tel phénomène.

5.4.2 Expériences et modèle poisson d’Herbert-Read et al.

Dans l’étude proposé par Herbert-Read et al. [219], les auteurs traitent la propagation d’une vague d’information au sein d’un groupe de poissons. Plus précisément, ils provoquent un virage à 180° de la part du groupe en produisant une perturbation en aval. Au cours d’une répétition de l’expérience, la succession des virages individuels se traduit par le retournement complet de l’ensemble.

Le modèle proposé est un modèle inspiré du modèle classique de Vicsek [99] dans lequel chaque individu adopte la direction moyenne de la majorité dans un certain rayon d’interaction. Ici le modèle propose de tenir compte non seulement de l’orientation mais aussi du module de la vitesse. Finalement, on « informe » les 10% des individus les plus en avant du groupe de la perturbation. Ce modèle est capable de reproduire la situation expérimentale dans des régimes de densité intermédiaires mais pas dans des régimes très denses. Dans ce dernier cas en effet, l’information est diluée/écrasée par le comportement des non informés majoritaires.

Le mécanisme proposé et observé dans les expériences pour la vague d’information est basé justement sur la densité. C’est par une augmentation locale de la densité, qui place les informés en surnombre, que l’on aboutit à une propagation d’information. L’utilisation de la philosophie des modèles de Vicsek et métrique est propice à ce genre de modélisation puisque la fonction utilisée permet de créer cette surcharge temporaire. Il suffit pour cela de proposer une interaction de l’ordre de la longueur interindividuelle, la compression soudaine produite par le demi-tour des congénères de tête va ensuite en pratique provoquer le surnombre. Pourtant, l’utilisation du modèle Vicsek [99] et notamment de la perception métrique pose de nombreux problèmes comme nous l’avons vu en introduction et dans le Chapitre 2. Un type de modélisation de perception décroissant avec la distance aurait probablement réussi à rendre compte du même phénomène. Les auteurs ont d’autre part souhaité mettre l’accent sur la facilité de perception de la vitesse et particulièrement sur l’intégration de cette mesure. Cela me semble quelque peu hâtif, puisque s’il est raisonnable de penser qu’il est simple de capter un déplacement, il

est probablement plus difficile d'en évaluer le module de vitesse notamment. Dans notre modèle, la dichotomie certes simpliste, mais plus accessible, entre mouvement et non mouvement me semble plus réaliste. D'autant que nous ne perdons pas la force de la proposition qui est faite puisqu'il est raisonnable de penser que le mouvement est facile d'accès et simple à prendre en compte cognitivement. Finalement cela permet de résoudre le problème des hautes densités, les individus auront une probabilité de répondre ou non à l'individu qui fait un demi-tour peu importe la densité. Cependant, la modélisation complète d'un processus de décision consensuelle avec inhibition serait nécessaire pour réellement évaluer la véracité de ma proposition ci-avant.

Les mesures de vitesses faites sur les poissons indiquent que la vague de propagation se déplace à une vitesse comparable à celle des individus (0.29 m.s^{-1}). Ce résultat se différencie de ceux mesurés en pleine mer par Radakov et al. ($11-15 \text{ m.s}^{-1}$) [220] et Gerlotto et al. [221] (7.5 m.s^{-1} et jusqu'à 14 m.s^{-1} en pic) là où les individus ne se déplaçaient qu'à 0.48 m.s^{-1} dans un contexte de prédation. Le mécanisme des vagues de demi-tour leur apparaît donc comme différent des vagues d'agitation observées dans ces études. Le seul cas où nous serions en mesure de produire une observation comparable serait lorsque nous nous plaçons dans les hauts régimes de vitesse. Les auteurs observent par ailleurs que le front se situe juste devant l'individu informé ayant le plus pénétré le groupe après son demi-tour. Cela suggère donc que nous pourrions être très proche du régime que j'ai proposé.

5.5 En résumé, le Chapitre 4

Fort de la base constituée par les outils développés dans le Chapitre 3, nous avons alors choisi de nous pencher sur la question de la cohésion. Cette question est peu souvent abordée dans les modèles existants dans la littérature. Ces derniers font souvent le choix de représenter les interactions par des forces sociales. L'ajout d'une force explicite d'attraction ne permet alors plus d'envisager véritablement la question. Notre modèle lui, n'incorpore pas de règle se rapportant explicitement

à la cohésion, le rendant intéressant pour l'aborder plus en profondeur. Dans le Chapitre 4, nous avons démontré que notre modèle était capable de produire une telle cohésion. Nous avons alors commencé à proposer ce qui apparaît être comme les mécanismes indispensables pour l'émergence de cette propriété fondamentale d'un groupe. Par la même occasion, nous avons pu quantifier et statuer sur le rôle de la synchronicité dans la cohésion du groupe.

5.6 Perspectives

Le modèle proposé dans ce manuscrit est loin d'être aussi abouti que l'hypothèse des forces sociales à laquelle nous cherchions une alternative. En premier lieu, il est nécessaire de noter que cette théorie des états internes probabilistes n'est pas forcément en totale opposition avec celle des forces sociales. A de nombreuses reprises en effet, nous avons expliqué que les modèles de forces sociales avaient des faiblesses pour rendre compte de certaines phénoménologies ou pour discerner certains concepts. La théorie des états internes probabilistes a su compléter ces manques. Le modèle n'est cependant pas assez complet pour rendre compte intégralement d'un mouvement collectif en deux dimensions au minimum. Il me semble en particulier que l'utilisation de forces pour intégrer le mouvement réel d'un individu sera indispensable. Cependant, il ne s'agira plus forcément de forces sociales, mais d'un déplacement issu d'une volonté interne, poussé par le choix du voisinage et de l'interaction en amont. Cela pourrait mathématiquement se formuler par le passage d'une description du type :

$$\dot{\vec{x}}_i = \int \sum_j \vec{F}_{ij} dt \quad (5.1)$$

où l'individu est obligatoirement soumis à l'influence des voisins présents dans son voisinage et donc à la somme des forces sociales F_{ij} produites par chaque voisin j , à une description du type :

$$\dot{\vec{x}}_i = \vec{v}_i(q_i) \quad (5.2)$$

où q_i représente l'état interne de l'individu i et traduit ainsi une prise de décision, une volonté du déplacement provenant de l'individu même. En imaginant un système à 5 individus, dans le premier cas de figure, l'individu serait forcé de réagir à ses 4 voisins, tandis que dans le deuxième il pourrait très bien réagir à un puis deux voisins, au même titre qu'il pourrait réagir aux 4 en même temps. C'est dans cette discontinuité que réside la difficulté de l'implémentation de forces sociales.

La validation expérimentale de ce modèle va constituer une perspective très intéressante. La construction du modèle et son analyse ayant représentées une grande part du travail de thèse, nous n'avons pas eu le temps de nous intéresser à la mise en place de protocoles pour envisager une comparaison. J'ai proposé à plusieurs reprises dans les différents chapitres, des pistes de réflexion pour la constitution de tels protocoles. Il sera donc intéressant de poursuivre ces pistes et d'envisager la mise en place d'expérimentations sur le terrain. Nous bénéficions en particulier du savoir-faire expérimental sur le modèle des moutons Mérinos, dont nous avons proposé un exemple dans le Chapitre 2. La capacité à entraîner un individu pour contrôler un départ constitue pour moi un point qui fait la force de ce savoir-faire.

5.7 Le mot de la fin

Pour clôturer ce manuscrit, j'aimerais exprimer ici la grande satisfaction que j'ai eu à prendre part à ce projet. Une telle entreprise scientifique a été très stimulante, et ce, à plusieurs niveaux.

Au niveau de la pluridisciplinarité, d'abord, ce projet m'a permis de mettre en relation, des savoir-faires, des façons de penser, des communautés au sens larges, très différentes. Si je me considère comme physicien de formation, la maîtrise de notions à la fois en biologie, en mathématiques et évidemment en physique m'a apporté une richesse intellectuelle incomparable. Le changement de casquettes, lorsqu'il est nécessaire de parler à ces diverses communautés, est un exercice des plus difficiles, mais extrêmement formateur.

Le second aspect qui m'a particulièrement fait aimer ces trois années de thèse

est la modélisation numérique. Si la renaissance a mené pour les européens, à l'exploration de contrées lointaines et inconnues, la modélisation est à notre époque, un espace infini en possibilités de découvertes. Il est alors extrêmement satisfaisant d'explorer, en essayant, en imaginant. La modélisation numérique a cela de très particulier qu'elle demande de la créativité. Évidemment, la jungle des possibilités est dense et profonde, et il faut toujours s'assurer de savoir où l'on va et pourquoi l'on est là scientifiquement. Il n'en est pas moins que la liberté que cela procure est bien présente.

Finalement, mais d'une manière similaire, la thèse est un exercice d'auto-formation qui laisse l'entière responsabilité au thésard de la voie qu'il souhaite emprunter et par la même occasion des compétences qu'il souhaite acquérir. Évidemment, on ne cesse jamais d'apprendre, cependant, cette période de ma vie restera riche de toutes ces compétences acquises mais enfin et surtout, de la confiance en mes capacités à surmonter tous ces obstacles.

C'est donc avec une grande fierté que j'écris ce mot, comme pour matérialiser la fin de ces trois années d'expérience réellement enrichissantes.

Copyrights

- Figure 1.1
 1. « Poissons essaim sous l'eau » by joakant is licensed under Simplified Pixabay License.
 2. « coucher-de-soleil-oiseaux » by David Mark is licensed under Simplified Pixabay License.
 3. « rucher-abeille-ruche-apiculture » by Pexels is licensed under Simplified Pixabay License.
 4. « hiver-moutons-troupeau-neige » by Scott Payne is licensed under Simplified Pixabay License.
- Figure 1.4
 1. « 2014 11 Moalboal 21 sardine run » by Lakshmi Sawitri is licensed under CC BY 2.0.
 2. « Poissons-l'ecole-tourbillon » by johnihessler is licensed under Simplified Pixabay License.
 3. « Large fish school » by OpenStax College is licensed under CC BY-SA 3.0.
 4. « A murmuration of starlings at Gretna » by Walter Baxter is licensed under CC BY-SA 2.0.
 5. « Starling Murmuration - RSPB Minsmere » by Airwolfhound is licensed under CC BY-SA 2.0.
 6. « A starling murmuration at Prestwick » by Walter Baxter is licensed under CC BY-SA 2.0.

BIBLIOGRAPHIE

- [1] Ève Curie. Madame Curie. éd. Gallimard, 1938.
- [2] Bertrand Russell. On denoting. Mind, 14(56) :479–493, 1905.
- [3] Saul A Kripke, Pierre Jacob, and François Recanati. La logique des noms propres. 1982.
- [4] Jeffrey C Schank and Jeffrey R Alberts. Self-organized huddles of rat pups modeled by simple rules of individual behavior. Journal of Theoretical Biology, 189(1) :11–25, 1997.
- [5] Eshel Ben-Jacob, Inon Cohen, and David L Gutnick. Cooperative organization of bacterial colonies : from genotype to morphotype. Annual review of microbiology, 52(1) :779–806, 1998.
- [6] Julia K Parrish and Leah Edelstein-Keshet. Complexity, pattern, and evolutionary trade-offs in animal aggregation. Science, 284(5411) :99–101, 1999.
- [7] Bernard J Crespi. The evolution of social behavior in microorganisms. Trends in ecology & evolution, 16(4) :178–183, 2001.
- [8] Edward O Wilson et al. The insect societies. The insect societies., 1971.
- [9] Iain D Couzin and Mark E Laidre. Fission–fusion populations. Current biology, 19(15) :R633–R635, 2009.
- [10] Guillaume Body, Robert B Weladji, Øystein Holand, and Mauri Nieminen. Fission-fusion group dynamics in reindeer reveal an increase of cohesiveness at the beginning of the peak rut. acta ethologica, 18(2) :101–110, 2015.
- [11] Elizabeth A Archie, Cynthia J Moss, and Susan C Alberts. The ties that bind : genetic relatedness predicts the fission and fusion of social groups in wild african elephants. Proceedings of the Royal Society B : Biological Sciences, 273(1586) :513–522, 2006.
- [12] Richard D Alexander. The evolution of social behavior. Annual review of ecology and systematics, 5(1) :325–383, 1974.
- [13] Thomas Michael Smith, Robert Leo Smith, and Isobel Waters. Elements of ecology. Benjamin Cummings San Francisco, 2012.
- [14] Anders Pape Møller. Advantages and disadvantages of coloniality in the swallow, *hirundo rustica*. Animal behaviour, 35(3) :819–832, 1987.
- [15] James F Wittenberger. The adaptive significance of coloniality in birds. Avian biology, 8 :1–78, 1985.
- [16] H Ronald Pulliam and Thomas Caraco. Living in groups : is there an optimal group size? 1984.
- [17] H Ronald Pulliam and PULLIAM HR. On the advantages of flocking. 1973.
- [18] Guillaume Rieucau, Julie Morand-Ferron, and Luc-Alain Giraldeau. Group size effect in nutmeg mannikin : between-individuals behavioral differences but same plasticity. Behavioral Ecology, 21(4) :684–689, 2010.

- [19] Steven L Lima and Peter A Bednekoff. Back to the basics of antipredatory vigilance : can nonvigilant animals detect attack? Animal behaviour, 58(3) :537–543, 1999.
- [20] Peter A Bednekoff. Testing explanations of the group size effect on vigilance : let’s be direct. Behavioural processes, 63(3) :135–136, 2003.
- [21] William D Hamilton. Geometry for the selfish herd. Journal of theoretical Biology, 31(2) :295–311, 1971.
- [22] Richard Dawkins. The selfish gene. Oxford university press, 2016.
- [23] Brian CR Bertram. Living in groups : predators and prey. Behavioural ecology : an evolutionary approach, pages 221–248, 1978.
- [24] John A Endler. Multiple-trait coevolution and environmental gradients in guppies. Trends in ecology & evolution, 10(1) :22–29, 1995.
- [25] Robert C Miller. The significance of the gregarious habit. Ecology, 3(2) :122–126, 1922.
- [26] WA Foster and JE Treherne. Evidence for the dilution effect in the selfish herd from fish predation on a marine insect. Nature, 293(5832) :466–467, 1981.
- [27] Daniel Fels, Alun Ap Rhisiart, and Fritz Vollrath. The selfish crouton. Behaviour, pages 49–55, 1995.
- [28] SRStJ Neill and Jonathan M Cullen. Experiments on whether schooling by their prey affects the hunting behaviour of cephalopods and fish predators. Journal of Zoology, 172(4) :549–569, 1974.
- [29] JE Treherne and WA Foster. Group size and anti-predator strategies in a marine insect. Animal Behaviour, 30(2) :536–542, 1982.
- [30] J Wesley Burgess. Web-signal processing for tolerance and group predation in the social spider *mallos gregalis simon*. Animal Behaviour, 27 :157–164, 1979.
- [31] Redouan Bshary, Andrea Hohner, Karim Ait-el Djoudi, and Hans Fricke. Interspecific communicative and coordinated hunting between groupers and giant moray eels in the red sea. PLoS biology, 4(12), 2006.
- [32] Takefumi Kikusui, James T Winslow, and Yuji Mori. Social buffering : relief from stress and anxiety. Philosophical Transactions of the Royal Society B : Biological Sciences, 361(1476) :2215–2228, 2006.
- [33] Pablo Michelena, Marie-Hélène Pillot, Carole Henrion, Sylvain Toulet, Alain Boissy, and Richard Bon. Group size elicits specific physiological response in herbivores. Biology letters, 8(4) :537–539, 2012.
- [34] Pablo Michelena, Sarah Noël, Jacques Gautrais, Jean-François Gerard, Jean-Louis Deneubourg, and Richard Bon. Sexual dimorphism, activity budget and synchrony in groups of sheep. Oecologia, 148(1) :170–180, 2006.
- [35] Larissa Conradt and Timothy J Roper. Group decision-making in animals. Nature, 421(6919) :155–158, 2003.
- [36] Andreas Huth and Christian Wissel. The simulation of fish schools in comparison with experimental data. Ecological modelling, 75 :135–146, 1994.
- [37] I. Aoki. A simulation study on the schooling mechanism in fish. Bulletin of the Japanese Society of Scientific Fisheries, 48(8) :1081–1088, 1982.
- [38] Hauke Reuter and Broder Breckling. Selforganization of fish schools : an object-oriented model. Ecological Modelling, 75 :147–159, 1994.
- [39] Iain D Couzin, Jens Krause, Nigel R Franks, and Simon A Levin. Effective leadership and decision-making in animal groups on the move. Nature, 433(7025) :513–516, 2005.
- [40] Andreas Huth and Christian Wissel. The simulation of the movement of fish schools. Journal of theoretical biology, 156(3) :365–385, 1992.
- [41] Yoshinobu Inada and Keiji Kawachi. Order and flexibility in the motion of fish schools. Journal of theoretical Biology, 214(3) :371–387, 2002.

- [42] Michele Ballerini, Nicola Cabibbo, Raphael Candelier, Andrea Cavagna, Evaristo Cisbani, Irene Giardina, Vivien Lecomte, Alberto Orlandi, Giorgio Parisi, Andrea Procaccini, et al. Interaction ruling animal collective behavior depends on topological rather than metric distance : Evidence from a field study. Proceedings of the national academy of sciences, 105(4) :1232–1237, 2008.
- [43] Marcelo Camperi, Andrea Cavagna, Irene Giardina, Giorgio Parisi, and Edmondo Silvestri. Spatially balanced topological interaction grants optimal cohesion in flocking models. Interface focus, 2(6) :715–725, 2012.
- [44] Francesco Ginelli and Hugues Chaté. Relevance of metric-free interactions in flocking phenomena. Physical Review Letters, 105(16) :168103, 2010.
- [45] Jacques Gautrais, Francesco Ginelli, Richard Fournier, Stéphane Blanco, Marc Soria, Hugues Chaté, and Guy Theraulaz. Deciphering interactions in moving animal groups. Plos computational biology, 8(9), 2012.
- [46] Daniel S Calovi, Ugo Lopez, Sandrine Ngo, Clément Sire, Hugues Chaté, and Guy Theraulaz. Swarming, schooling, milling : phase diagram of a data-driven fish school model. New journal of Physics, 16(1) :015026, 2014.
- [47] Guillaume Grégoire, Hugues Chaté, and Yuhai Tu. Moving and staying together without a leader. Physica D : Nonlinear Phenomena, 181(3-4) :157–170, 2003.
- [48] Ariana Strandburg-Peshkin, Colin R Twomey, Nikolai WF Bode, Albert B Kao, Yael Katz, Christos C Ioannou, Sara B Rosenthal, Colin J Torney, Hai Shan Wu, Simon A Levin, et al. Visual sensory networks and effective information transfer in animal groups. Current Biology, 23(17) :R709–R711, 2013.
- [49] Sylvain Toulet. Déplacements collectifs auto-organisés : décision individuelle et transfert d’information. PhD thesis, Université Paul Sabatier-Toulouse III, 2015.
- [50] William Sutherland. Lxxv. a dynamical theory of diffusion for non-electrolytes and the molecular mass of albumin. The London, Edinburgh, and Dublin Philosophical Magazine and Journal of Science, 9(54) :781–785, 1905.
- [51] Albert Einstein. Über die von der molekularkinetischen theorie der wärme geforderte bewegung von in ruhenden flüssigkeiten suspendierten teilchen. Annalen der physik, 322(8) :549–560, 1905.
- [52] Marian Von Smoluchowski. Zur kinetischen theorie der brownschen molekularbewegung und der suspensionen. Annalen der physik, 326(14) :756–780, 1906.
- [53] 1899) A. Lefèvre (1834-1904) Lucrèce, traduction (1876. De la nature des choses(De rerum natura). Editions Les Échos du Maquis, juillet 2013.
- [54] Université Libre de Bruxelles. chaîne YouTube ULB TV.
- [55] Arte. chaîne YouTube Arte.
- [56] La clef des médias. chaîne YouTube La clef des médias.
- [57] Bernard Lamizet and Ahmed Silem. Dictionnaire encyclopédique des sciences de l’information et de la communication. Ellipses Marketing, 1997.
- [58] Karl Steinbuch. Informatik : Automatische informationsverarbeitung. SEG-Nachrichten (Technische Mitteilungen der Standard Elektrik Gruppe)–Firmenzeitschrift, 4 :171, 1957.
- [59] Philippe Dreyfus. L’informatique. Gestion, 5 :240, 1962.
- [60] Claude E Shannon and Warren Weaver. The mathematical theory of communication, 117 pp. Urbana : University of Illinois Press, 1949.
- [61] Chris S. Wallace and David L. Dowe. Minimum message length and kolmogorov complexity. The Computer Journal, 42(4) :270–283, 1999.
- [62] Ulrich Stegmann. Animal communication theory : information and influence. Cambridge University Press, 2013.
- [63] Peter Marler. The evolution of communication. How animals communicate, pages 45–70, 1977.

- [64] Thomas D Seeley and Susannah C Buhrman. Nest-site selection in honey bees : how well do swarms implement the " best-of-n" decision rule? Behavioral Ecology and Sociobiology, 49(5) :416–427, 2001.
- [65] Alexander H Harcourt and Kelly J Stewart. Gorillas' vocalizations during rest periods : signals of impending departure? Behaviour, 130(1-2) :29–40, 1994.
- [66] Karl Von Frisch. Vie et moeurs des abeilles. Albin Michel, 2017.
- [67] Konrad Lorenz. Vergleichende verhaltensforschung : Grundlagen der ethologie. Springer-Verlag, 2013.
- [68] Oren Hasson. Cheating signals. Journal of theoretical Biology, 167(3) :223–238, 1994.
- [69] Bennett G Galef Jr and Luc-Alain Giraldeau. Social influences on foraging in vertebrates : causal mechanisms and adaptive functions. Animal behaviour, 61(1) :3–15, 2001.
- [70] Thomas Eisner and Randall P Grant. Toxicity, odor aversion, and " olfactory aposematism.". Science, 1981.
- [71] MT Gillies. The role of carbon dioxide in host-finding by mosquitoes (diptera : Culicidae) : a review. Bulletin of Entomological Research, 70(4) :525–532, 1980.
- [72] Rulon W Clark. Public information for solitary foragers : timber rattlesnakes use conspecific chemical cues to select ambush sites. Behavioral Ecology, 18(2) :487–490, 2007.
- [73] Ralph Beckers, Jean-Louis Deneubourg, Simon Goss, and Jacques M Pasteels. Collective decision making through food recruitment. Insectes sociaux, 37(3) :258–267, 1990.
- [74] Claire Detrain, Jean Louis Deneubourg, Jacques M Pasteels, and JM Pasteels. Information processing in social insects. Springer Science & Business Media, 1999.
- [75] Gunther R Kress. Literacy in the new media age. Psychology Press, 2003.
- [76] Karl Von Frisch. The dance language and orientation of bees. 1967.
- [77] Thomas D Seeley. The wisdom of the hive : the social physiology of honey bee colonies. Harvard University Press, 2009.
- [78] Russell A Ligon, Christopher D Diaz, Janelle L Morano, Jolyon Troscianko, Martin Stevens, Annalyse Moskeland, Timothy G Laman, and Edwin Scholes III. Evolution of correlated complexity in the radically different courtship signals of birds-of-paradise. PLoS biology, 16(11) :e2006962, 2018.
- [79] Robert M Seyfarth, Dorothy L Cheney, and Peter Marler. Vervet monkey alarm calls : semantic communication in a free-ranging primate. Animal Behaviour, 28(4) :1070–1094, 1980.
- [80] Robert M Seyfarth, Dorothy L Cheney, Thore Bergman, Julia Fischer, Klaus Zuberbühler, and Kurt Hammerschmidt. The central importance of information in studies of animal communication. Animal Behaviour, 80(1) :3–8, 2010.
- [81] Tim H Clutton-Brock and Steven D Albon. The roaring of red deer and the evolution of honest advertisement. Behaviour, 69(3-4) :145–170, 1979.
- [82] Étienne Danchin, Luc-Alain Giraldeau, and Frank Cézilly. Écologie comportementale : cours et questions de réflexion. Dunod, 2005.
- [83] Raymond Campan and Felicita Scapini. Ethologie : approche systémique du comportement. De Boeck Supérieur, 2002.
- [84] Andrew J King, Dominic DP Johnson, and Mark Van Vugt. The origins and evolution of leadership. Current biology, 19(19) :R911–R916, 2009.
- [85] Jean-Baptiste Leca, Noëlle Gunst, Bernard Thierry, and Odile Petit. Distributed leadership in semifree-ranging white-faced capuchin monkeys. Animal behaviour, 66(6) :1045–1052, 2003.
- [86] Luis E Levin. Passage order through different pathways in groups of schooling fish, and the diversified leadership hypothesis. Behavioural processes, 37(1) :1–8, 1996.
- [87] Hélène Meunier, J-B Leca, J-L Deneubourg, and Odile Petit. Group movement decisions in capuchin monkeys : the utility of an experimental study and a mathematical model to explore the relationship between individual and collective behaviours. Behaviour, pages 1511–1527, 2006.

- [88] Carolyn M Crockett and John F Eisenberg. Howlers : variations in group size and demography. Primate societies, pages 54–68, 1987.
- [89] Alfred Henry Sturtevant and AH Sturtevant. A history of genetics. 1965.
- [90] Wolf Reik, Wendy Dean, and Jörn Walter. Epigenetic reprogramming in mammalian development. Science, 293(5532) :1089–1093, 2001.
- [91] Jacques Gautrais, Pablo Michelena, Angela Sibbald, Richard Bon, and Jean-Louis Deneubourg. Allelomimetic synchronization in merino sheep. Animal Behaviour, 74(5) :1443–1454, 2007.
- [92] Paul Langevin. La notion de corpuscules et d’atomes, 1934.
- [93] Douglas Hofstadter and Emmanuel Sander. L’Analogie, cœur de la pensée. Odile Jacob, 2013.
- [94] Owen Holland and David McFarland. Artificial ethology. Oxford University Press on Demand, 2001.
- [95] John Paul Scott. The analysis of social organization in animals. Ecology, 37(2) :213–221, 1956.
- [96] Jean-Louis Deneubourg and Simon Goss. Collective patterns and decision-making. Ethology Ecology & Evolution, 1(4) :295–311, 1989.
- [97] Iain D Couzin, Jens Krause, Richard James, Graeme D Ruxton, and Nigel R Franks. Collective memory and spatial sorting in animal groups. Journal of theoretical biology, 218(1) :1–12, 2002.
- [98] Andrea Cavagna and Irene Giardina. Large-scale behaviour in animal groups : Collective movements : decision-making process within groups. Behavioural processes, 84(3) :653–656, 2010.
- [99] Tamás Vicsek, András Czirók, Eshel Ben-Jacob, Inon Cohen, and Ofer Shochet. Novel type of phase transition in a system of self-driven particles. Physical review letters, 75(6) :1226, 1995.
- [100] Scott Camazine, Jean-Louis Deneubourg, Nigel R Franks, James Sneyd, Eric Bonabeau, and Guy Theraula. Self-organization in biological systems, volume 7. Princeton university press, 2003.
- [101] Jean-Louis Deneubourg. Application de l’ordre par fluctuations a la description de certaines etapes de la construction du nid chez les termites. Insectes sociaux, 24(2) :117–130, 1977.
- [102] Carl W Rettenmeyer. Behavioral studies of army ants. estudios de comportamiento de hormigas guerreras. The University of Kansas Science Bulletin., 44(9) :281–465, 1963.
- [103] Plerre-P Grassé. La reconstruction du nid et les coordinations interindividuelles chezbellicositermes natalensis etcubitermes sp. la théorie de la stigmergie : Essai d’interprétation du comportement des termites constructeurs. Insectes sociaux, 6(1) :41–80, 1959.
- [104] Andrea Perna, Sergi Valverde, Jacques Gautrais, Christian Jost, Ricard Solé, Pascale Kuntz, and Guy Theraulaz. Topological efficiency in three-dimensional gallery networks of termite nests. Physica A : Statistical Mechanics and its Applications, 387(24) :6235–6244, 2008.
- [105] Guy Theraulaz, Eric Bonabeau, Stamatios C Nicolis, Ricard V Solé, Vincent Fourcas-sié, Stéphane Blanco, Richard Fournier, Jean-Louis Joly, Pau Fernández, Anne Grimal, et al. Spatial patterns in ant colonies. Proceedings of the National Academy of Sciences, 99(15) :9645–9649, 2002.
- [106] Anaïs Khuong, Guy Theraulaz, Christian Jost, Andrea Perna, and Jacques Gautrais. A computational model of ant nest morphogenesis. In ECAL, pages 404–411, 2011.
- [107] Andrew J King and David JT Sumpter. Murmurations. Current Biology, 22(4) :R112–R114, 2012.
- [108] Craig W Reynolds. Flocks, herds and schools : A distributed behavioral model. In Proceedings of the 14th annual conference on Computer graphics and interactive techniques, pages 25–34, 1987.
- [109] Kevin Warburton. Social forces in animal congregations : interactive, motivational, and sensory aspects. Animal groups in three dimensions, pages 313–333, 1997.

- [110] Iain D Couzin, Jens Krause, et al. Self-organization and collective behavior in vertebrates. Advances in the Study of Behavior, 32(1) :10–1016, 2003.
- [111] Ugo Lopez, Jacques Gautrais, Iain D Couzin, and Guy Theraulaz. From behavioural analyses to models of collective motion in fish schools. Interface focus, 2(6) :693–707, 2012.
- [112] Bertrand Collignon, Axel Séguret, Yohann Chemtob, Leo Cazenille, and José Halloy. Collective departures and leadership in zebrafish. PloS one, 14(5) :e0216798, 2019.
- [113] Cédric Sueur, Odile Petit, and Jean-Louis Deneubourg. Selective mimetism at departure in collective movements of macaca tonkeana : an experimental and theoretical approach. Animal Behaviour, 78(5) :1087–1095, 2009.
- [114] Nahoko Tokuyama and Takeshi Furuichi. Leadership of old females in collective departures in wild bonobos (pan paniscus) at wamba. Behavioral Ecology and Sociobiology, 71(3) :55, 2017.
- [115] Luis Alberto Gómez Nava. Phénoménologie de particules actives à états internes finis et discrets : une étude individuelle et collective. PhD thesis, Côte d’Azur, 2018.
- [116] Peter Grassberger. On the critical behavior of the general epidemic process and dynamical percolation. Mathematical Biosciences, 63(2) :157–172, 1983.
- [117] Steven V Viscido, Matthew Miller, and David S Wethey. The dilemma of the selfish herd : the search for a realistic movement rule. Journal of Theoretical Biology, 217(2) :183–194, July 2002.
- [118] Steven V Viscido, Julia K Parrish, and Daniel Grünbaum. The effect of population size and number of influential neighbors on the emergent properties of fish schools. Ecological modelling, 183(2) :347–363, 2005.
- [119] Julia K Parrish and Leah Edelstein-Keshet. Complexity, pattern, and evolutionary trade-offs in animal aggregation. Science, 284 :99–101, 1999.
- [120] David J T Sumpter. The principles of collective animal behaviour. Philosophical Transactions of the Royal Society B : Biological Sciences, 361(1465) :5–22, January 2006.
- [121] Francesco Ginelli, Fernando Peruani, Marie-Hélène Pillot, Hugues Chaté, Guy Theraulaz, and Richard Bon. Intermittent collective dynamics emerge from conflicting imperatives in sheep herds. Proceedings of the National Academy of Sciences, 112(41) :12729–12734, 2015.
- [122] Scott Camazine, Jean-Louis Deneubourg, Nigel R Franks, James Sneyd, Guy Theraulaz, and Eric Bonabeau. Self-Organization in Biological Systems. Princeton University Press, Princeton & Oxford, 2001.
- [123] Pierre-Paul Grassé. Sociétés animales et effet de groupe. Experientia, 2(3) :77–82, March 1946.
- [124] Pierre Lesne and Raphaël Jeanson. Influence of social interactions on the response to social cues in spiderlings. Behavioural Processes, 111 :60–66, February 2015.
- [125] Pierre-Paul Grassé. L’effet de groupe chez les animaux. Éditions du Centre National de la Recherche Scientifique, Paris, 1968.
- [126] Rémy Chauvin. Les sociétés animales. Presses Universitaires de France, Paris, 1982.
- [127] Tristram D Wyatt. Pheromones and Animal Behaviour. Communication by Smell and Taste. Cambridge University Press, Cambridge, 2003.
- [128] N Tinbergen. On aims and methods of ethology. Zeitschrift für Tierpsychologie, 1963.
- [129] Blandine Doligez, Étienne Danchin, and Jean Clobert. Public information and breeding habitat selection in a wild bird population. Science, 297(5584) :1168–1170, August 2002.
- [130] T J Valone and Jennifer J Templeton. Public information for the assessment of quality : a widespread social phenomenon. Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B : Biological Sciences, 357(1427) :1549–1557, November 2002.
- [131] Luc-Alain Giraldeau and Thomas Caraco. Social Foraging Theory. Princeton University Press, Princeton, 2000.
- [132] Mathieu Lihoreau and Colette Rivault. Local Enhancement Promotes Cockroach Feeding Aggregations. PLoS ONE, 6(7), 2011.

- [133] Jean-Marc Amé, José Halloy, Colette Rivault, Claire Detrain, and Jean-Louis Deneubourg. Collegial decision making based on social amplification leads to optimal group formation. Proceedings of the National Academy of Sciences, 103(15) :5835–5840, 2006.
- [134] Guy Bloch, Erik D Herzog, Joel D Levine, and William J Schwartz. Socially synchronized circadian oscillators. Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences, 280(1765) :20130035, August 2013.
- [135] Cédric Sueur, Jean-Louis Deneubourg, and Odile Petit. From Social Network (Centralized vs. Decentralized) to Collective Decision-Making (Unshared vs. Shared Consensus). PLoS ONE, 7(2) :e32566, February 2012.
- [136] Ilya R Fischhoff, Siva R Sundaresan, Justine Cordingley, Heather M Larkin, Marie-Jeanne Sellier, and Daniel I Rubenstein. Social relationships and reproductive state influence leadership roles in movements of plains zebra, *Equus burchellii*. Animal Behaviour, 73(5) :825–831, May 2007.
- [137] Larissa Conradt, Jens Krause, Iain D Couzin, and Timothy J Roper. "Leading according to need" in self-organizing groups. The American Naturalist, 173(3) :304–312, March 2009.
- [138] Cédric Sueur, Odile Petit, and Jean-Louis Deneubourg. Selective mimetism at departure in collective movements of *Macaca tonkeana* : an experimental and theoretical approach. Animal Behaviour, 78(5) :1087–1095, 2009.
- [139] Cédric Sueur, Odile Petit, and Jean-Louis Deneubourg. Short-term group fission processes in macaques : a social networking approach. Journal of Experimental Biology, 213(8) :1338–1346, 2010.
- [140] Stephan G Reefs. Influence of body size on leadership in shoals of golden shiners, *Notemigonus crysoleucas*. Behaviour, 138 :797–809, 2001.
- [141] Jolle W Jolles, Geoffrey PF Mazué, Jacob Davidson, Jasminca Behrmann-Godel, and Iain D Couzin. *Schistocephalus* parasite infection alters sticklebacks' movement ability and thereby shapes social interactions. Scientific reports, 10(1) :1–11, 2020.
- [142] Wenlong Tang, Jacob D Davidson, Guoqiang Zhang, Katherine E Conen, Jian Fang, Fabrizio Serluca, Jingyao Li, Xiaorui Xiong, Matthew Coble, Tingwei Tsai, et al. Genetic control of collective behavior in zebrafish. Iscience, page 100942, 2020.
- [143] E Casellas, Jacques Gautrais, Richard Fournier, Stéphane Blanco, Maud Combe, Vincent Fourcassié, Guy Theraulaz, and Christian Jost. From individual to collective displacements in heterogeneous environments. Journal of Theoretical Biology, 250(3) :424–434, February 2008.
- [144] O Chepizhko, E Altmann, and F Peruani. Optimal Noise Maximizes Collective Motion in Heterogeneous Media. Phys. Rev. Lett., 110 :238101, 2013.
- [145] Steven L Lima. Collective detection of predatory attack by social foragers : fraught with ambiguity? Animal Behaviour, 50(4) :1097–1108, January 1995.
- [146] Jerome Buhl, David J T Sumpter, Iain D Couzin, Joseph J Hale, Emma Despland, E R Miller, and Stephen J Simpson. From disorder to order in marching locusts. Science, 312(5778) :1402–1406, June 2006.
- [147] Sara Brin Rosenthal, Colin R Twomey, Andrew T Hartnett, Hai Shan Wu, and Iain D Couzin. Revealing the hidden networks of interaction in mobile animal groups allows prediction of complex behavioral contagion. Proceedings of the National Academy of Sciences, 112(15) :4690–4695, April 2015.
- [148] Hyounghick Kim. Don't Count The Number of Friends When You Are Spreading Information in Social Networks. Proceedings of the th International Conference on Ubiquitous Information Management and Communication, pages 1–7, February 2014.
- [149] Hauke Reuter and Broder Breckling. Selforganization of fish schools : an object-oriented model. Ecological Modelling, 75-76 :147–159, September 1994.
- [150] Steven V Viscido, Julia K Parrish, and Daniel Grünbaum. The effect of population size and number of influential neighbors on the emergent properties of fish schools. Ecological Modelling, 183(2-3) :347–363, April 2005.

- [151] Michele Ballerini, Nicola Cabibbo, Raphael Candelier, Andrea Cavagna, Evaristo Cisbani, Irene Giardina, V Lecomte, Alberto Orlandi, Giorgio Parisi, and Andrea Procaccini. Interaction ruling animal collective behavior depends on topological rather than metric distance : Evidence from a field study. Proceedings of the National Academy of Sciences, 105(4) :1232, January 2008.
- [152] James E Herbert-Read, Andrea Perna, Richard P Mann, Timothy M Schaerf, David J T Sumpter, and Ashley J W Ward. Inferring the rules of interaction of shoaling fish. Proceedings of the National Academy of Sciences, 108(46) :18726–18731, 2011.
- [153] Yael Katz, Kolbjørn Tunstrøm, Christos C Ioannou, Cristián Huepe, and Iain D Couzin. Inferring the structure and dynamics of interactions in schooling fish. Proceedings of the National Academy of Sciences, 108(46) :18720–18725, 2011.
- [154] Colin J Torney, Myles Lamont, Leon Debell, Ryan J Angohiatok, Lisa-Marie Lelclerc, and Andrew M Berdahl. Inferring the rules of social interaction in migrating caribou. Philosophical Transactions of the Royal Society B : Biological Sciences, 373(1746) :20170385, 2018.
- [155] Francisco JH Heras, Francisco Romero-Ferrero, Robert C Hinz, and Gonzalo G de Polavieja. Deep attention networks reveal the rules of collective motion in zebrafish. PLoS computational biology, 15(9) :e1007354, 2019.
- [156] I Aoki. A Simulation Study on the Schooling Mechanism in Fish. Bulletin of the Japanese Society of Scientific Fisheries, 48 :1081–1088, August 1982.
- [157] Hanspeter Kunz and Charlotte K Hemelrijk. Simulations of the social organization of large schools of fish whose perception is obstructed. Applied Animal Behaviour Science, 138(3-4) :142–151, May 2012.
- [158] Tamás Vicsek, András Czirók, Eshel Ben-Jacob, Inon Cohen, and Ofer Shochet. Novel type of phase transition in a system of self-driven particles. Physical Review Letters, 75(6) :1226–1229, August 1995.
- [159] Iain D Couzin, Jens Krause, Richard James, Graeme D Ruxton, and Nigel R Franks. Collective memory and spatial sorting in animal groups. Journal of Theoretical Biology, 218(1) :1–11, September 2002.
- [160] Lucas Barberis and Fernando Peruani. Large-scale patterns in a minimal cognitive flocking model : incidental leaders, nematic patterns, and aggregates. Physical review letters, 117(24) :248001, 2016.
- [161] Alessandro Attanasi, Andrea Cavagna, Lorenzo Del Castello, Irene Giardina, Tomas S Grigera, Asja Jelic, Stefania Melillo, Leonardo Parisi, Oliver Pohl, Edward Shen, and Massimiliano Viale. Information transfer and behavioural inertia in starling flocks. Nature Physics, July 2014.
- [162] Sylvain Toulet, Jacques Gautrais, Richard Bon, and Fernando Peruani. Imitation combined with a characteristic stimulus duration results in robust collective decision-making. PLoS one, 10(10) :e0140188, 2015.
- [163] Marie-Hélène Pillot, Jacques Gautrais, Jeanne Gouello, Pablo Michelena, Angela M Sibbald, and Richard Bon. Moving together : Incidental leaders and naïve followers. Behavioural Processes, 83(3) :7–7, February 2010.
- [164] Marie-Hélène Pillot, Jacques Gautrais, Patrick Arrufat, Iain D Couzin, Richard Bon, and Jean-Louis Deneubourg. Scalable Rules for Coherent Group Motion in a Gregarious Vertebrate. PLoS ONE, 6(1) :e14487, January 2011.
- [165] Frederick James. Statistical methods in experimental physics. World Scientific Publishing Company, 2006.
- [166] Li Jiang, Luca Giuggioli, Andrea Perna, Ramón Escobedo, Valentin Lecheval, Clément Sire, Zhangang Han, and Guy Theraulaz. Identifying influential neighbors in animal flocking. PLoS computational biology, 13(11) :e1005822, 2017.
- [167] Ariana Strandburg-Peshkin, Colin R Twomey, Nikolai W F Bode, Albert B Kao, Yael Katz, Christos C Ioannou, Sara B Rosenthal, Colin J. Torney, Hai Shan Wu, Simon A Levin, and Iain D Couzin. Visual sensory networks and effective information transfer in animal groups. Current Biology, 23(17) :R709–R711, September 2013.

- [168] Daniel S Calovi, Alexandra Litchinko, Valentin Lecheval, Ugo Lopez, Alfonso Pérez Escudero, Hugues Chaté, Clément Sire, and Guy Theraulaz. Disentangling and modeling interactions in fish with burst-and-coast swimming reveal distinct alignment and attraction behaviors. PLoS computational biology, 14(1) :e1005933, 2018.
- [169] Marie-Hélène Pillot, Jacques Gautrais, Patrick Arrufat, Iain D Couzin, Richard Bon, and Jean-Louis Deneubourg. Scalable rules for coherent group motion in a gregarious vertebrate. PloS one, 6(1), 2011.
- [170] Jolle W Jolles, Andrew J King, Andrea Manica, and Alex Thornton. Heterogeneous structure in mixed-species corvid flocks in flight. Animal Behaviour, 85(4) :743–750, February 2013.
- [171] Luis Gómez Nava, Richard Bon, and Fernando Peruani. Democratic leadership controls intermittent collective motion. Preprint, 0(1), 2020.
- [172] Jens Krause and Graeme D Ruxton. Living in groups. Oxford University Press, 2002.
- [173] Tamás Vicsek and Anna Zafeiris. Collective motion. Physics reports, 517(3-4) :71–140, 2012.
- [174] W John O’Brien, Howard I Browman, and Barbara I Evans. Search strategies of foraging animals. American Scientist, 78(2) :152–160, 1990.
- [175] Donald L Kramer and Robert L McLaughlin. The behavioral ecology of intermittent locomotion. American Zoologist, 41(2) :137–153, 2001.
- [176] Ariana Strandburg-Peshkin, Damien R Farine, Iain D Couzin, and Margaret C Crofoot. Shared decision-making drives collective movement in wild baboons. Science, 348(6241) :1358–1361, 2015.
- [177] Thierry Mora and William Bialek. Are biological systems poised at criticality? Journal of Statistical Physics, 144(2) :268–302, 2011.
- [178] Miguel A Munoz. Colloquium : Criticality and dynamical scaling in living systems. Reviews of Modern Physics, 90(3) :031001, 2018.
- [179] Andrea Cavagna, Alessio Cimarrelli, Irene Giardina, Giorgio Parisi, Raffaele Santagati, Fabio Stefanini, and Massimiliano Viale. Scale-free correlations in starling flocks. Proceedings of the National Academy of Sciences, 107(26) :11865–11870, 2010.
- [180] Alessandro Attanasi, Andrea Cavagna, Lorenzo Del Castello, Irene Giardina, Tomas S Grigera, Asja Jelić, Stefania Melillo, Leonardo Parisi, Oliver Pohl, Edward Shen, et al. Information transfer and behavioural inertia in starling flocks. Nature physics, 10(9) :691, 2014.
- [181] Guillaume Grégoire and Hugues Chaté. Onset of collective and cohesive motion. Physical review letters, 92(2) :025702, 2004.
- [182] Oleksandr Chepizhko, Eduardo G Altmann, and Fernando Peruani. Optimal noise maximizes collective motion in heterogeneous media. Physical review letters, 110(23) :238101, 2013.
- [183] Leiming Chen, John Toner, and Chiu Fan Lee. Critical phenomenon of the order–disorder transition in incompressible active fluids. New Journal of Physics, 17(4) :042002, 2015.
- [184] Wim Van Saarloos. Front propagation into unstable states. Physics reports, 386(2-6) :29–222, 2003.
- [185] William Ogilvy Kermack and Anderson G McKendrick. A contribution to the mathematical theory of epidemics. Proceedings of the royal society of london. Series A, Containing papers of a mathematical and physical character, 115(772) :700–721, 1927.
- [186] Romualdo Pastor-Satorras, Claudio Castellano, Piet Van Mieghem, and Alessandro Vespignani. Epidemic processes in complex networks. Reviews of modern physics, 87(3) :925, 2015.
- [187] Miguel A Munoz, Ronald Dickman, Alessandro Vespignani, and Stefano Zapperi. Avalanche and spreading exponents in systems with absorbing states. Physical Review E, 59(5) :6175, 1999.

- [188] Matthew MG Sosna, Colin R Twomey, Joseph Bak-Coleman, Winnie Poel, Bryan C Daniels, Pawel Romanczuk, and Iain D Couzin. Individual and collective encoding of risk in animal groups. Proceedings of the National Academy of Sciences, 116(41) :20556–20561, 2019.
- [189] JE Treherne and WA Foster. Group transmission of predator avoidance behaviour in a marine insect : the trafilgar effect. Animal Behaviour, 29(3) :911–917, 1981.
- [190] Guy Beauchamp, Peter Alexander, and Roger Jovani. Consistent waves of collective vigilance in groups using public information about predation risk. Behavioral Ecology, 23(2) :368–374, 2011.
- [191] Peter M Kappeler and Carel P van Schaik. Evolution of primate social systems. International journal of primatology, 23(4) :707–740, 2002.
- [192] Charles D Michener. Comparative social behavior of bees. Annual review of entomology, 14(1) :299–342, 1969.
- [193] Peter JB Slater, Tim R Halliday, Priscilla Barrett, et al. Behaviour and evolution. Cambridge University Press, 1994.
- [194] Tim Clutton-Brock. Mammal societies. John Wiley & Sons, 2016.
- [195] H Kummer. Primate societies : Group techniques in ecological adaptation Chicago. IL : University of Chicago Press.[Google Scholar], 1971.
- [196] Sue Boinski and Paul A Garber. On the move : how and why animals travel in groups. University of Chicago Press, 2000.
- [197] Ashley JW Ward, TM Schaerf, ALJ Burns, JT Lizier, Emanuele Crosato, Mikhail Prokopenko, and Michael M Webster. Cohesion, order and information flow in the collective motion of mixed-species shoals. Royal Society open science, 5(12) :181132, 2018.
- [198] Flavien Mougenot, Maud Combe, and Raphaël Jeanson. Ontogenesis and dynamics of aggregation in a solitary spider. Animal Behaviour, 84(2) :391–398, 2012.
- [199] Filippo Aureli, Colleen M Schaffner, Christophe Boesch, Simon K Bearder, Josep Call, Colin A Chapman, Richard Connor, Anthony Di Fiore, Robin IM Dunbar, S Peter Henzi, et al. Fission-fusion dynamics : new research frameworks. Current Anthropology, 49(4) :627–654, 2008.
- [200] PP Grassé. Le fait social : ses critères biologiques, ses limites. Coll Int CNRS, 34 :7–17, 1952.
- [201] Agenor Mafra-Neto and Ring T Cardé. Fine-scale structure of pheromone plumes modulates upwind orientation of flying moths. Nature, 369(6476) :142–144, 1994.
- [202] Klaus Immelmann and Colin Beer. A dictionary of ethology. Harvard University Press, 1989.
- [203] Dale F Lott. Intraspecific variation in the social systems of wild vertebrates. Behaviour, 88(3-4) :266–325, 1984.
- [204] Dominique Pépin and Jean-François Gerard. Group dynamics and local population density dependence of group size in the pyrenean chamois, *rupicapra pyrenaica*. Animal Behaviour, 75(2) :361–369, 2008.
- [205] Stefano Focardi and Elena Pecchioli. Social cohesion and foraging decrease with group size in fallow deer (*dama dama*). Behavioral ecology and sociobiology, 59(1) :84–91, 2005.
- [206] Akira Okubo et al. Diffusion and ecological problems : mathematical models. 1980.
- [207] Shay Gueron and Simon A Levin. The dynamics of group formation. Mathematical biosciences, 128(1-2) :243–264, 1995.
- [208] Jean-François Gerard and Patrice Loisel. Spontaneous emergence of a relationship between habitat openness and mean group size and its possible evolutionary consequences in large herbivores. Journal of theoretical biology, 176(4) :511–522, 1995.
- [209] Oliver Schülke and Peter M Kappeler. So near and yet so far : territorial pairs but low cohesion between pair partners in a nocturnal lemur, *phaner furcifer*. Animal Behaviour, 65(2) :331–343, 2003.

- [210] Hideki Sugiura, Yukiko Shimooka, and Yamato Tsuji. Variation in spatial cohesiveness in a group of japanese macaques (*macaca fuscata*). International Journal of Primatology, 32(6) :1348–1366, 2011.
- [211] Liu Lei, Ramón Escobedo, Clément Sire, and Guy Theraulaz. Computational and robotic modeling reveal parsimonious combinations of interactions between individuals in schooling fish. PLoS computational biology, 16(3) :e1007194, 2020.
- [212] Edward O Wilson. *Man : From sociobiology to sociology*. Sociobiology. Cambridge, MA : Harvard University Press, 1975.
- [213] Hadrien-Matthieu Gascuel, Richard Bon, and Fernando Peruani. Information. 2021.
- [214] Charlotte Duranton and Florence Gaunet. Behavioural synchronization from an ethological perspective : overview of its adaptive value. Adaptive Behavior, 24(3) :181–191, 2016.
- [215] Manon Azaïs, Stéphane Blanco, Richard Bon, Richard Fournier, Marie-Hélène Pillot, and Jacques Gautrais. Sheep soliton. arXiv preprint arXiv :1712.05774, 2017.
- [216] Simone Pigolotti, Roberto Benzi, Mogens H Jensen, and David R Nelson. Population genetics in compressible flows. Physical review letters, 108(12) :128102, 2012.
- [217] E Brunet, Bernard Derrida, AH Mueller, and S Munier. Phenomenological theory giving the full statistics of the position of fluctuating pulled fronts.
- [218] Nicolas Bain and Denis Bartolo. Dynamic response and hydrodynamics of polarized crowds. Science, 363(6422) :46–49, 2019.
- [219] James E Herbert-Read, Jerome Buhl, Feng Hu, Ashley JW Ward, and David JT Sumpter. Initiation and spread of escape waves within animal groups. Royal Society open science, 2(4) :140355, 2015.
- [220] Dmitrii Viktorovich Radakov. *Schooling in the ecology of fish*. 1973.
- [221] François Gerlotto, Sophie Bertrand, Nicolas Bez, and Mariano 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(8) :1405–1417, 2006.