



HAL
open science

Mouvements collectifs et plasticité phénotypique : étude du polyphénisme de phase des locustes à plusieurs échelles spatio-temporelles

Camille Vernier

► **To cite this version:**

Camille Vernier. Mouvements collectifs et plasticité phénotypique : étude du polyphénisme de phase des locustes à plusieurs échelles spatio-temporelles. Biodiversité. Université de Montpellier, 2023. Français. NNT : 2023UMONG007 . tel-04612871

HAL Id: tel-04612871

<https://theses.hal.science/tel-04612871>

Submitted on 14 Jun 2024

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 POUR OBTENIR LE GRADE DE DOCTEUR DE L'UNIVERSITÉ DE MONTPELLIER

En Sciences de l'Evolution et de la Biodiversité

École doctorale : GAIA – Montpellier

Unité de recherche : UMR Centre de Biologie pour la Gestion des Populations (CBGP)

Mouvements collectifs et plasticité phénotypique : étude du polyphénisme de phase des locustes à plusieurs échelles spatio-temporelles

Présentée par Camille VERNIER

Le 14 février 2023

Sous la direction de Cyril PIOU

Devant le jury composé de

Elodie VERCKEN, Directrice de recherche, INRAE, Institut Sophia Agrobiotech

Mathieu LIHOREAU, Directeur de recherche, CNRS, CRCA-CBI

Philippe TIXIER, Cadre de recherche, CIRAD, UPR GECO

Cyril PIOU, Cadre de recherche, CIRAD, UMR CBGP

Marie-Pierre CHAPUIS, Cadre de recherche, CIRAD, UMR CBGP

Jean-Pierre ROSSI, Directeur de recherche, INRAE, UMR CBGP

Rapporteuse

Rapporteur

Président du Jury

Directeur de thèse

Co-encadrante

Co-encadrant



UNIVERSITÉ
DE MONTPELLIER

Mouvements collectifs et plasticité phénotypique : étude du polyphénisme de phase des locustes à plusieurs échelles spatio-temporelles



CAMILLE VERNIER

Devant le jury composé de :

Elodie VERCKEN, Directrice de recherche, INRAE, ISA
Mathieu LIHOREAU, Directeur de recherche, CNRS, CRCA-CBI
Philippe TIXIER, Cadre de recherche, CIRAD, UPR GECO
Cyril PIOU, Cadre de recherche, CIRAD, UMR CBGP
Marie-Pierre CHAPUIS, Cadre de recherche, CIRAD, UMR CBGP
Jean-Pierre ROSSI, Directeur de recherche, INRAE, UMR CBGP

Rapporteure
Rapporteur
Président du Jury
Directeur de thèse
Co-encadrante
Co-encadrant

Financements

Ce travail a bénéficié d'une aide de l'Etat gérée par l'Agence Nationale de la Recherche : ANR-JCJC PEPPER (ANR-18-CE32-0010-01).

Remerciements

Je tiens tout d'abord à remercier Mathieu Lihoreau, Elodie Vercken et Philippe Tixier d'avoir accepté de faire partie de mon jury de thèse, pour avoir relu mon manuscrit et apporté leurs commentaires, réflexions et perspectives très enrichissantes sur ces travaux de recherche.

Je remercie ensuite mes 3 encadrants de thèse : Cyril Piou, Marie-Pierre Chapuis et Jean-Pierre Rossi, sans qui cette thèse n'aurait pas été possible. Merci à tous les trois pour votre bienveillance et pour tout ce que vous m'avez apporté pendant ces trois années. Jean-Pierre, merci pour m'avoir donné des notions d'écologie du paysage et pour m'avoir fourni en bonne musique durant cette thèse. Marie-Pierre, merci pour toutes ces discussions très intéressantes sur l'évolution et tes conseils rédactionnels avisés, j'ai appris beaucoup de choses. Cyril, merci pour tout : déjà, merci de m'avoir pris comme thésarde alors que je venais d'un cursus mathématique et que je n'avais donc pratiquement aucune formation en biologie, merci pour tout ce que tu m'a appris sur les locustes et la modélisation à base d'agents, et merci pour ton écoute, ta bienveillance et tes encouragements.

Je remercie ensuite Mathieu Buoro, Patrice David, Emanuel Fronhofer, Renaud Vitalis et Virginie Ravigné pour avoir fait partie de mon jury de comité de thèse. Tous ces échanges avec vous ont été grandement inspirant et instructif. Merci !

Je tiens à remercier Benoît Liquet, qui a accepté que j'écourte mon contrat pour pouvoir débiter cette thèse. Quitter prématurément l'UPPA n'a pas été une décision facile à prendre, je te remercie sincèrement d'avoir été aussi compréhensif !

Un grand merci à toutes les personnes qui m'ont aidé pour la manipe fèces : Nicolas Leménager pour m'avoir aidé sur bien des aspects de la manipe et en particulier pour l'entretien des élevages, Julien Foucaud pour les discussions préliminaires sur le design expérimental, Laure Benoît et Anaïs Bordes pour les analyses microbiote ! Merci à Nicolas Barthes et Joris Huguenin pour les analyses GC-MS et PTR-MS, et pour avoir pris le temps de répondre à toutes mes questions à ce sujet ! Merci également à Koutaro Ould Maeno pour les discussions très intéressantes que nous avons eu autour des résultats de ces manipes !

Merci à l'ensemble de l'équipe "criquet" ciradienne. En particulier, merci à Manu pour ton aide sur le DataVerse, à Antoine pour l'aide administrative et la sortie terrain en Lozère, et à Hélène pour m'avoir sauvé la mise la fois où la SNCF a décidé de

changer subitement la gare de départ sans m'en avertir! Lucile, un grand merci pour toute ton aide et ta bienveillance lors des derniers moments de ma thèse, précédant la soutenance!

Merci à toute l'équipe démogénétique pour les workshop dans les montagnes et le travail collectif sur le papier DG-ABM!

Merci à Raphaël Leblois, car c'est toi qui m'a donné envie de poursuivre en recherche et de tenter une thèse, suite aux différents échanges que nous avons eu au cours de mon stage de M2.

Merci à Renaud, Carine et Carole pour être autant à l'écoute du bien-être des thésard.e.s, notamment pendant les différents confinements que nous avons traversé ces dernières années. Merci à ma marraine, Nathalie Charbonnel pour ses conseils et encouragements.

Un cadre de travail agréable est essentiel au bon déroulement d'une thèse. Aussi, un grand merci à l'ensemble des CBGPiens pour l'excellente ambiance qui règne dans ce labo! Merci pour toutes les bières party, pauses café et match de babyfoot échangés (bon, je n'aurais jamais le niveau de Jean-Marc ou Vincent, mais je me suis fait à l'idée!) Mention spéciale pour ceux qui ont trouvé le courage de venir me soutenir lors de nos concerts à la Secret Place! (et d'ailleurs, merci aussi à la Secret Place pour tous ces concerts merveilleux auquel j'ai pu assister durant ces trois années). Je tiens à remercier, de manière générale, toutes les personnes qui m'ont proposé et/ou apporté leur aide durant ces dernières semaines de thèses, qui n'ont pas été simples entre pannes de boîtes de vitesses, rédaction de manuscrit et préparation de soutenance! Mention spéciale à Nath et Laure pour m'avoir approvisionné en tomme de Savoie (elle était très bonne!) et pour la balade improvisée à Viols-le-fort, qui m'a bien aidé à décompresser avant le jour J! Sabine, nos discussions sur le surf me manqueront, et j'espère que nous aurons l'occasion de faire une session à Palavas avant que je quitte Montpellier!

Merci à tous les thésard.e.s, stagiaires, post-doc, CDD que j'ai côtoyé pendant ces 3 ans! Merci pour toutes ces bons moments passés, la raclette dans le patio, les soirées plages, les randos, les soirées nanards... Bureau des gens "avec grains": Jess, tu détiens très probablement le record en terme de nombre sorties sur les trois ans et ça t'as pas empêchée de faire une super thèse. Respect pour ça! Et respect pour la quantité de chocolat Poulain ingurgité (un autre record je pense:p). Marie Bouillooooooooooud! Ne change pas surtout. Merci pour toutes ces lectures de cartes qui m'ont grandement orienté pour mon avenir! Isis: je n'aurais que quatre mots à dire: "Bonsoir maître de maison". (Et aussi, merci pour avoir fait le taxi express quand j'étais (encore) en rade de voiture!) Bureau des "populaires": Fanny, que les locustes soient avec toi! Fait gaffe aux tempêtes de sable quand même! Bérénice, merci pour ta présence fidèle aux soirées nanards et l'initiation au crochet (faut que je retravaille ça...)! :D Alexandra: bonne continuation, et Benoît: bon début de thèse! Et mention spéciale à Romane la squatteuse de bureau;) Et tous les autres bureaux: Cécile, merci beaucoup de m'avoir proposé de covoiturier quand c'était la galère de voiture! Emeline, je te souhaite plein

de courage pour cette dernière année de thèse! Tasnime: maintenant que la thèse est déposée je vais pouvoir faire ce fameux projet de start-up avec Bill Gates. Louise, merci pour la soirée Bingo-Poutou. Très bon concept, à refaire! Marjo, merci pour les super soirées et à bientôt en manif:D! Teddy, merci pour les initiations de slack line! Jean, merci pour les échanges musicaux!:) Juliette, les Maoam c'est trop bien, et je connaissais pas avant ton arrivée au labo. Donc merci! Merci Margaux pour toutes tes petits messages et ta bienveillance!

Merci particulièrement aux meilleurs co-bureaux du monde, avec qui j'ai passé ces 3 années, qui m'ont écouté râler ou m'extasier jour après jour, qui ont rigolé à mes blagues nulles et qui ont su me redonner le sourire dans ces moments si particuliers de la vie d'un thésard où on a l'impression que la vie n'a aucun sens et qu'on ferait mieux d'aller élever des moutons dans le Larzac. Par ordre décroissant d'arrivée: Guillaume, que la coalescence soit avec toi, bonne continuation! Lou, la meilleure décoratrice d'intérieur, merci beaucoup ta bonne humeur quotidienne, pour les cookies et pour le covoiturage (merci d'avoir fait demi-tour!)- PS: moi non plus je ne cueille jamais mes poivrons moi-même. Bisous à Titouan, Princesse Truffe et surtout Chantal. Jules, (désolé j'ai pas mis ton nom en gras finalement. Mais j'ai hésité.) merci beaucoup pour ta gentillesse, pour ton aide pour le dossier de demande de soutenance, pour toutes les discussions hyper intéressantes ou fortement absurdes qu'on a eu, et encore désolé pour n'avoir pas su reconnaître un Dimetrodon. Pauline, merci infiniment pour m'avoir prêté ta voiture, pour tous tes petits post-it d'encouragement et ta bienveillance! On se revoit très bientôt sur Castelnau! Patate, merci pour tous les discussions scientifiques, musicales, philosophiques et politiques passionnantes qu'on a eu, pour tous les remake de chansons Disney, et c'est très bon la pastèque. The King wants you!

Merci à tous mes amis pour leur soutiens et les super moments qu'on passe ensemble. Merci à Alison pour nos échanges divers sur la recherche et la thèse! Merci à Ben et Lucas d'être venus nous rendre visite à Montpellier (la canalisation d'eau qui pète juste le week-end où vous venez ça s'invente pas!) Je remercie également mes anciens coloc' Victoria, Nathan et Valentin pour toutes les soirées burger-films qui ont rendu les confinements tellement plus agréables! Et un remerciement spécial pour ma petite Coconut! Merci pour ta bonne humeur, ton soutien et les jolies photos de la baie de Somme!

Je tiens également à remercier Jean-Marc Patin pour avoir su trouver les mots pour me redonner la motivation quand j'ai eu des doutes sur mon cursus universitaire, notamment au sujet d'une possible ré-orientation en biologie!

Mention spéciale pour la badgeuse ciradienne, pour tous ces moments de joie intense qu'elle m'a procuré tout au long de cette thèse. Elle va me manquer!

Un grand merci à ma famille, qui a toujours été là pour me soutenir pendant toute la durée de mes études (et de mes diverses ré-orientations!) Je vous remercierai jamais assez pour tout ce que vous avez fait pour moi. Merci à mes super parents, à ma super grande soeur et à ma super binoche de soeur, à Victor et Barbaro, sans

oublier Nem-Nem. Merci à ma super Mamou pour ses encouragements chaleureux à chacun de nos appels !

Et enfin Guillaume, je n'ai pas commencé par *Sister* ni finit par *Monke*, mais est-ce qu'on peut quand même considérer que c'est une master-class ? Plus sérieusement, je ne trouve pas des mots assez forts pour te remercier. Merci pour tous les concerts, les sessions surf, les fous rires, les fondues-raclettes-champignons-pommes-noisettes et dessins de comte Olaf. Merci de m'avoir accompagnée durant ces trois années, de m'avoir écoutée, soutenue, encouragée, fait rire, aidée de bien des manières (jusqu'à la correction orthographique de ce manuscrit). Cette thèse finalement, c'est presque un peu la tienne tellement tu l'as vécue en temps réel ! Juste, MERCI.

Crédits photos

Image de couverture : Illustration d'un essaim de locustes, 1884. Domaine public.

Fig. 1.1 et 1.2 : JIRCAS - Koutaro Ould Maeno

Table des matières

1	Introduction générale	13
1.1	La vie en groupe et ses différents coûts et bénéfices	13
1.2	La coopération d'un point de vue évolutif	14
1.3	Les mouvements collectifs	15
1.4	Le polyphénisme de phase des locustes	16
1.5	Objectifs et plan de la thèse	18
2	Impact de la structure du paysage sur la recherche de nourriture	21
2.1	Introduction	21
2.2	Description du modèle - Protocole ODD	24
2.2.1	Objectifs du modèle	24
2.2.2	Agents, variables d'état et échelles	25
2.2.3	Processus et déroulé de la simulation	26
2.2.4	Concepts	26
2.2.5	Initialisation	28
2.2.6	Données importées	29
2.2.7	Sous-modèles	29
2.3	Calibration	32
2.3.1	Principe et déroulé	32
2.3.2	Les critères d'évaluation	33
2.3.3	Résultats et jeux de paramètres sélectionnés	38
2.4	Exploration	40
2.4.1	Critères de comparaison des performances grégaires-solitaires	41
2.4.2	Génération et sélection des paysages testés	42
2.4.3	Résultats	44
2.5	Discussion	54
2.5.1	Caractéristiques des paysages avantageux pour les grégaires	55
2.5.2	Caractéristiques individuelles impactant la recherche de nourriture des groupes grégaires	57
2.5.3	Limites, points forts et perspectives du modèle	59
3	Étude comportementale de l'attractivité des odeurs de fèces	63
3.1	Introduction	63
3.2	Objectifs	65
3.3	Conditions d'élevages et production de fèces	65
3.4	Etude comportementale	66
3.4.1	Dispositif et protocole expérimental	66

3.4.2	Analyses statistiques	68
3.4.3	Résultats	69
3.5	Analyses chimiques	72
3.5.1	Protocole expérimental	72
3.5.2	Résultats	73
3.6	Discussion	75
3.6.1	Les composés organiques volatils retrouvés dans les fèces de locustes	76
3.6.2	Les réponses attractives individuelles aux COVs des fèces . . .	78
3.6.3	Le rôle de l'odeur des fèces dans les mouvements de groupes . .	79
4	Perspectives de recherche à des échelles plus grandes	81
4.1	L'application de la théorie RSF aux locustes par un modèle analytique d'optimum évolutif	82
4.1.1	La théorie du Risk-Sensitive Foraging (RSF) et son application aux groupes	82
4.1.2	Le RSF appliqué à des groupes égalitaires: présentation du modèle Fronhofer et al. (2011)	83
4.1.3	Principaux résultats de l'étude	86
4.1.4	Application aux locustes	87
4.2	Étude de l'émergence du polyphénisme de phase par un modèle démogénétique à base d'agents (DG-ABM)	91
4.2.1	L'émergence des modèles éco-évolutifs, ou démogénétiques . . .	91
4.2.2	Les modèles à base d'agents démogénétiques (DG-ABM)	91
4.2.3	L'hypothèse du lien entre l'hétérogénéité spatio-temporelle de la végétation et l'émergence du polyphénisme de phase	92
4.2.4	L'importance de l'intrication des dynamiques écologiques et évolutives pour l'étude du polyphénisme de phase	93
4.2.5	Proposition de développement d'un DG-ABM multi-niveau . .	94
A	Articles publiés	101
B	Chapitre 2 - Modèle d'interactions locales	135
B.1	Paysages générés pour l'exploration	135
B.2	Résultats pour l'énergie moyenne accumulée pour les paysages favorisant les grégaires selon le critère C1	144
C	Chapitre 3 - Étude comportementale de l'attractivité des odeurs de fèces	146
C.1	Inclusion des individus immobiles	146
C.2	Exploration d'autres facteurs de variation	146
C.3	Représentation de Cram des COVs détectés dans les fèces . . .	148
C.4	Analyse du microbiote présent dans les fèces	149
D	Chapitre 4	152
D.1	Protocole ODD du modèle démogénétique à base d'agent en cours de développement (en anglais)	152
	Bibliographie	158

Chapitre 1

Introduction générale

1.1 La vie en groupe et ses différents coûts et bénéfices

La formation de groupes est observée chez de nombreuses espèces animales, aussi bien chez des mammifères (Sinclair, 1977) que des oiseaux (Emlen, 1952), des poissons (Pitcher, 1983) ou encore des insectes (Bengtsson, 2008). Il existe une grande diversité de structures de groupes, présentant des niveaux de complexité divers et résultant des interactions entre individus. Nous pouvons distinguer les groupes non-sociaux, composés d'individus se regroupant pour des raisons environnementales (présence de nourriture ou période de reproduction, par exemple), des groupes sociaux, dont le mode de vie grégaire est dû à une attraction réciproque des individus entre eux, non liée à la reproduction (Tirard et al., 2016). Les groupes eusociaux possèdent le niveau d'organisation social le plus élevé, se caractérisant par trois critères : (1) la coopération dans l'élevage des jeunes, (2) la présence d'au moins deux générations dans le groupe, et (3) la spécialisation de certains individus dans la reproduction et un partage du travail (Tirard et al., 2016).

La vie en groupe comporte un certain nombre de coûts et bénéfices. Parmi les coûts pouvant survenir au sein des groupes, nous pouvons citer la transmission facilitée des pathogènes, une compétition plus forte pour l'accès à la nourriture et aux partenaires sexuels, ou encore un plus grand risque d'être détecté par les prédateurs (Krause et al., 2002; Bengtsson, 2008). Parmi les bénéfices les plus importants, la vie de groupe permet généralement une meilleure défense contre les prédateurs par différents mécanismes : effet de dilution du risque et de confusion pour le prédateur en raison du grand nombre d'individus (Reynolds et al., 2009), vigilance accrue (notamment par le lancement de cris d'alerte) (Bengtsson, 2008), ou encore l'amplification d'un signal décourageant le prédateur, notamment chez les insectes par l'émission d'une phéromone répulsive ou par un signal aposématique visuel (Despland and Simpson, 2005; Bengtsson, 2008; Wei et al., 2019). Par exemple, les nymphes du premier au troisième stade de la punaise verte du sud (*Nezara viridula*), forment des agrégations denses émettant des substances répulsives, repoussant plus efficacement les prédateurs que des individus isolés (Bengtsson, 2008). L'agrégation d'individus permet également de conserver une température plus élevée, et de faciliter la recherche de nourriture (Krause et al., 2002). Les individus peuvent par exemple unir leur forces pour accéder

à de la ressource qu'ils ne pourraient avoir seuls (Krause et al., 2002). Cela peut se voir chez certains prédateurs adoptant des stratégies complexes de chasse en groupes pour s'attaquer à une proie plus grande qu'eux, ou chez des insectes s'unissant pour attaquer de front une plante ou un arbre. Les Scolytes (Scolytinae) sont par exemple capables de synchroniser leur attaque sur un arbre sain pour surmonter ses défenses actives (Bengtsson, 2008).

1.2 La coopération d'un point de vue évolutif

La vie en groupe peut donner lieu à de la coopération entre les individus. Plusieurs définitions existent, nous nous basons ici sur la définition de West et al. (2007) : la coopération désigne un comportement d'un individu (exécutant) qui procure un avantage à un autre individu (bénéficiaire), et qui est sélectionné, au moins en partie, en raison de son effet positif direct sur la valeur sélective du bénéficiaire, et ce, sans présomption sur son effet direct sur la valeur sélective de l'exécutant (i.e. sa capacité à survivre et à transmettre son génotype, par la production de descendants viables et fertiles). Ainsi, l'évolution de la coopération peut s'expliquer par les avantages directs (bénéfices mutuels, chaque individu coopérant augmente sa valeur sélective) ou indirects (altruisme, la coopération augmente la valeur sélective du receveur mais pas du donneur) qu'elle peut apporter en terme de valeur sélective à l'individu exécutant (West et al., 2007).

Si la coopération impacte positivement la valeur sélective directe des individus qui exercent le comportement coopératif, c'est à dire si le bénéfice surpasse le coût du comportement, la coopération sera une stratégie évolutive efficace (Sachs et al., 2004). Le comportement pourra alors se fixer dans la population. La coopération peut également procurer un bénéfice indirect en étant dirigée vers d'autres individus, notamment en cas de sélection de parentèle. En adoptant des comportements coopératifs avec des individus génétiquement proches, un individu va augmenter leur valeur sélective. Étant apparentés, une partie des gènes de l'exécutant est également présente chez bénéficiaire. En augmentant la valeur sélective directe d'un bénéficiaire apparenté, un individu exécutant va donc augmenter les chances de dispersion d'une partie de ses propres gènes qu'ils partage en commun avec le bénéficiaire (augmentation de la valeur sélective inclusive) (Hamilton, 1964; West et al., 2007).

Mais la coopération s'observe également dans des groupes où les individus ne sont pas des parents proches, et peut alors s'expliquer par les bénéfices indirects : sous certaines conditions, la sélection naturelle peut favoriser un trait bénéfique aux membres du groupe dans leur ensemble, même si le trait en question peut baisser la valeur sélective des porteurs par rapport aux autres membres du groupe (West et al., 2007; Pepper and Smuts, 2000). Par exemple, un individu lançant un cri d'alerte dans un groupe pour avertir les autres membres du groupe de l'arrivée d'un prédateur prend à court terme un risque individuel à être repéré plus facilement. Cependant, ce comportement sera bénéfique pour l'ensemble du groupe, et si l'exécutant a des bénéfices directs sur sa valeur sélective à vivre dans un groupe de grande taille, alors ce cri d'alarme favorisant une plus grande taille du groupe, favorise par là-même sa

valeur sélective directe. Ces bénéfices indirects peuvent conduire à de la sélection de groupe : un groupe possédant beaucoup d'individus coopérateurs sera avantagé par rapport à un groupe en possédant peu. Les groupes coopératifs vont donc posséder une valeur sélective plus élevée que les groupes non-coopératifs (Pepper and Smuts, 2000).

1.3 Les mouvements collectifs

Les déplacements collectifs constituent un aspect important de la vie de groupe. Ils peuvent être motivés par plusieurs raisons : fuite d'un prédateur, migration saisonnière, ou encore recherche collective de nourriture (Krause et al., 2002). Les déplacements peuvent être initiés et guidés par un individu dirigeant (notamment chez les mammifères), ou émerger des interactions inter-individuelles (Vicsek and Zafeiris, 2012).

Les études portant sur les mouvements collectifs ont permis d'identifier quelques lois générales permettant d'expliquer les principaux schémas complexes de déplacement pouvant être observés (Vicsek and Zafeiris, 2012). Ceux-ci peuvent se diviser en 6 catégories : (1) désordonné, quand chaque individu se déplace dans une direction aléatoire, (2) totalement ordonné, quand tous les individus suivent la même direction, (3) rotationnel, où les individus décrivent une boucle rectangulaire ou circulaire, (4) critique, lorsque l'ensemble de la population est divisé en sous-groupes de tailles différentes suivant chacun sa propre direction, (5) ondulatoire, où la vitesse se transmet de proche en proche, et (6) brouillé (*jammimg*), décrivant l'état transitoire entre le mouvement et l'immobilité (Vicsek and Zafeiris, 2012). La plupart de ces schémas de déplacements sont universels et peuvent être observés chez différents organismes.

La modélisation, et notamment la modélisation à base d'agents (ou individu-centrée) permettant de simuler des individus autonomes et capables d'interagir entre eux, a permis de grandes avancées dans la compréhension des mouvements collectifs. Parmi les premiers modèles de mouvements de groupe, nous pouvons citer ceux de Aoki (1982) et Reynolds (1987), où les individus se déplacent selon des trajectoires définies par des équations différentielles prenant en compte 3 interactions : la répulsion (évitement de la collision), l'alignement avec les voisins et l'attraction vers le centre de masse du groupe. Ces premiers modèles, et ceux qui ont suivi, ont permis de démontrer que les différents patrons de déplacement de groupe observés, même les plus complexes, pouvaient apparaître sans nécessiter ni un individu dirigeant le mouvement ("leader"), ni une connaissance préalable des membres du groupe sur le mouvement à suivre (par exemple, une source externe environnementale guidant les individus dans une direction précise). Les mouvements collectifs découlent des interactions entre individus, et une petite modification du comportement d'un individu peut avoir de grandes conséquences sur le mouvement global du groupe (Couzin et al., 2002).

1.4 Le polyphénisme de phase des locustes

Les locustes désignent une vingtaine d'espèces de criquets de la famille des *Acrididae* (Song, 2011) présentant deux caractéristiques majeures : (1) la capacité de se regrouper pour former des groupes très denses, pouvant comporter plusieurs millions d'individus, et (2) une forme de plasticité phénotypique extrême, appelée polyphénisme de phase, permettant aux locustes de passer d'une phase dite "solitaire" à une phase "grégaire" en fonction de la densité de la population (Pener and Simpson, 2009). Au delà d'une certaine densité de population, un locuste solitaire va passer en phase grégaire, et, inversement, un locuste grégaire va devenir solitaire si la densité de population devient faible. Le polyphénisme de phase a évolué à plusieurs reprises au sein des acridiens, et les locustes appartiennent à des groupes phylogénétiques différents, parfois très distants (Uvarov, 1966; Song, 2011).

Le changement de phase va entraîner un certain nombre de modifications morphologiques, physiologiques et comportementales (Pener and Simpson, 2009; Cullen et al., 2017). Parmi les plus notables, nous pouvons citer la différence de coloration entre les deux phases (aposématisme pour la phase grégaire vs. mimétisme pour la phase solitaire, voir Despland and Simpson (2005)), illustrée pour le criquet pèlerin dans la Fig. 1.1, ou encore les différences de tailles entre les deux phases. Par exemple, les femelles solitaires de *Schistocerca gregaria*, *Nomadacris septemfasciata* et *Locusta migratoria* sont de taille plus grande que les femelles grégaires de ces mêmes espèces (Uvarov, 1966). Des changements surviennent également sur la reproduction : les femelles grégaires pondent moins d'oeufs que les solitaires, mais de plus grande taille (Uvarov, 1966; Pener and Simpson, 2009; Chapuis et al., 2010).



FIG. 1.1 – Deux larves du criquet pèlerin (*Schistocerca gregaria*), à gauche sous sa forme solitaire, et à droite sous sa forme grégaire.

Mais les modifications les plus frappantes concernent les différences comportementales entre les deux phases. Sous leur forme solitaire, les locustes vont adopter un mode de vie cryptique, sédentaire et isolé. Sous leur forme grégaire, les individus vont adopter un comportement grégaire et actif, ce qui va entraîner la formation de bandes larvaires (Fig 1.2) et d'essaims d'adultes ailés. Ces groupes peuvent être très denses, un essaim peut par exemple couvrir plusieurs centaines de kilomètres carrés (Uvarov, 1977). Une fois formés, les groupes peuvent se déplacer sur de très longues distances. Un essaim de criquet pèlerin *S. gregaria* peut par exemple parcourir jusqu'à 100 kilomètres par jour (Uvarov, 1977). Ces déplacements massifs représentent une menace majeure pour l'agriculture depuis l'Antiquité, entraînant la destruction des cultures et la famine dans les pays touchés par les invasions de locustes (Zhang et al., 2019). Les conséquences de ces invasions sont désastreuses sur le plan humain et économique. Les campagnes de contrôle peuvent coûter plusieurs millions de dollars et avoir des conséquences écologiques graves, car l'un des moyen de lutte consiste à déverser de

grandes quantités d'insecticides sur les bandes larvaires ou essaims. L'une des plus grandes invasions de *Schistocerca gregaria* recensée a touché une grande partie du continent africain et le sud-ouest de l'Asie de 1986 à 1989. Cette invasion a nécessité le traitement de 16.8 millions d'hectares et a coûté 274 millions de dollars américains (Zhang et al., 2019). Dans cet contexte, une meilleure compréhension théorique du fonctionnement du polyphénisme de phase et des facteurs déclenchant la survenue de ces invasions est essentielle pour parvenir à élaborer des stratégies de lutte préventive efficace.



FIG. 1.2 – Bande larvaire du criquet pèlerin (*Schistocerca gregaria*) en Mauritanie.

Le phénomène de grégarisation crée une boucle de rétroaction positive : l'attraction entre congénères aboutit à l'augmentation de la densité locale, ce qui augmente la probabilité de rencontre entre individus. Les contacts physiques entre individus amorcent le changement de phase en quelques heures seulement. Le criquet pèlerin adopte par exemple son comportement grégaire en 4h lorsqu'il est stimulé tactilement sur son fémur postérieur de manière répétée (Rogers et al., 2003). Les changements sur les autres traits phasaires (morphologiques et physiologiques) surviennent ultérieurement (Pener and Simpson, 2009). La coloration ne sera par exemple modifiée qu'à partir de la prochaine mue. Le changement de phase est un processus continu, et le phénotype grégaire extrême est atteint après plusieurs générations (Uvarov, 1977).

Le polyphénisme de phase n'a été découvert qu'au début du 20ème siècle par Uvarov (1921). Depuis, différentes hypothèses évolutives ont été proposées pour expliquer son apparition chez les locustes. Parmi elles, il a été suggéré que la formation de groupes et les mouvements collectifs pourraient protéger les individus des prédateurs par une vigilance plus élevée et des effets de dilution du risque (Reynolds et al., 2009). Il a également été proposé que les changements de comportements entre les phases solitaire et grégaire soient une adaptation au comportement de migration (Ellis, 1953). Enfin, une théorie plus récente soutient que les mouvements de groupes pourraient

être motivés par le cannibalisme (Bazazi et al., 2008, 2011; Guttal et al., 2012).

Comme nous l'avons vu plus haut, les comportements de formation et de maintien de groupes entraînent potentiellement des coûts au niveau individuel, mais génèrent des bénéfices au niveau du groupe. Cela se vérifie également pour les locustes grégaires. Par exemple, en forte densité de population, les locustes présentent une meilleure résistance à certains pathogènes, ce qui contre-balance la transmission de maladie accrue au sein d'un groupe (Wilson et al., 2002). La compétition entre individus, théoriquement plus élevée en forte densité, est réduite chez les locustes grégaires par certaines modifications physiologiques propres à la phase grégaire. Les mâles grégaires matures produisent par exemple une phéromone ayant un effet répulsif, et permettant ainsi aux couples de ne pas être dérangés par d'autres mâles pendant l'accouplement (Seidelmann and Ferenz, 2002). Les bandes et essaims sont également plus facilement repérables par les prédateurs, ce qui peut entraîner des risques au niveau individuel mais est bénéfique à l'ensemble du groupe par des effets de confusion du prédateur et de dilution du risque (Reynolds et al., 2009).

En ce sens, les comportements agrégatifs des locustes pourraient constituer une forme de coopération selon la définition de West et al. (2007), qui propose la coopération comme des comportements d'interactions positives qui peuvent avoir des coûts pour l'individu mais apportent des bénéfices au reste du groupe. Or, plusieurs études montrent un lien entre l'apparition de coopération et certaines caractéristiques environnementales. Par exemple, il a été démontré que la coopération peut résulter d'une adaptation à des conditions environnementales stressantes (Smaldino et al., 2013). La fragmentation de l'environnement peut également favoriser l'émergence de la coopération dans le cadre d'un processus de sélection de groupe (Pepper and Smuts, 2000). De plus, des modèles évolutifs récents montrent que la coopération peut coévoluer avec le mouvement de groupe, dans un jeu du type du dilemme du prisonnier (Joshi et al., 2017). D'autre part, il a été démontré que la recherche collective de nourriture peut être favorisée dans les environnements où la distribution de la ressource est très variable ou fragmentée (Fronhofer et al., 2011; Reuter et al., 2016; Lihoreau et al., 2017). Enfin, la plasticité phénotypique a souvent été démontrée comme une réponse évolutive à des conditions environnementales variables (e.g. Pelletier et al., 2007; Charmantier et al., 2008; Reed et al., 2010).

1.5 Objectifs et plan de la thèse

Le polyphénisme de phase des locustes est particulièrement complexe, et bien qu'il soit très étudié, beaucoup de zones d'ombres subsistent encore sur certaines de ses caractéristiques et les facteurs qui ont favorisé son émergence (Ayali, 2019). De plus, comme nous l'avons vu plus haut, plusieurs études montrent que l'environnement est au coeur d'un certain nombre de processus écologiques et évolutifs, dont certains correspondent à des caractéristiques du polyphénisme de phase des locustes. Dans ce contexte, l'implication de la structure du paysage dans l'émergence de certains traits liés au polyphénisme de phase, tels que l'agrégation et les mouvements collectifs, paraît intéressante à explorer. Au cours de cette thèse, nous nous sommes penchés sur l'un

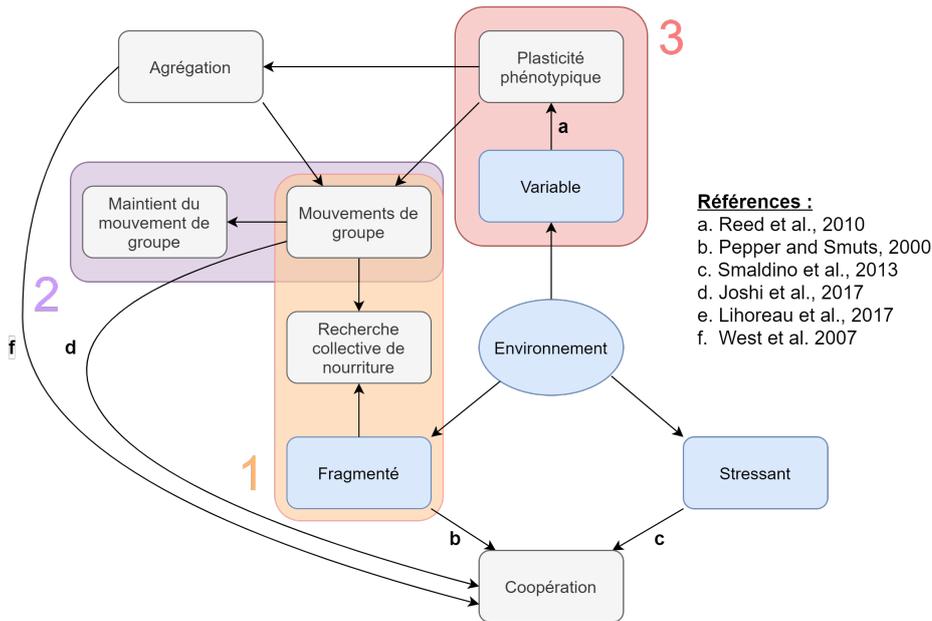


FIG. 1.3 – Schéma récapitulatif des liens théoriques entre les caractéristiques environnementales et le polyphénisme de phase. Les encadrés de couleurs, numérotés de 1 à 3, réfèrent aux 3 parties de cette thèse : (1) Exploration de l’impact de la distribution spatiale et des caractéristiques de mouvement de groupe des bandes larvaires sur la recherche collective de nourriture, (2) Étude d’un potentiel effet attractif des fèces, permettant une meilleure cohésion du groupe, et (3) Perspectives de recherche sur l’émergence du polyphénisme de phase dans un environnement variable spatio-temporellement.

des aspects phare du polyphénisme de phase : les déplacements collectifs des locustes, et plus précisément des bandes larvaires. Nous nous sommes notamment interrogés sur le rôle possible de la structuration du paysage sur l’émergence du polyphénisme de phase à travers cette caractéristique principale des mouvements collectifs.

Les mouvements de groupes des locustes comportent plusieurs caractéristiques, pouvant être étudiées sous différentes échelles spatio-temporelles. Cela va de l’étude de processus comportementaux découlant d’interactions locales, se produisant en quelques secondes sur une échelle spatiale de l’ordre du centimètre, à l’étude de processus démographiques et évolutifs se déroulant sur plusieurs générations, en passant par des déplacements massifs de groupes sur plusieurs dizaines de kilomètres. Cette thèse se décompose en trois parties, chacune abordant le sujet sur une échelle différente, allant de la plus fine à la plus grande. Les objectifs de chaque partie sont développés ci-dessous et la Figure 1.3 résume les liens entre elles ainsi qu’avec le cadre théorique reliant les différentes composantes du polyphénisme de phase et de l’environnement des locustes.

La première partie (Chapitre 2, encadré orange de la Fig. 1.3) vise à étudier les déplacements collectifs à une échelle spatio-temporelle courte, permettant de prendre en compte les interactions locales. Nous explorons l’impact de la répartition spatiale de la ressource et des interactions locales (entre individus et avec la végétation) sur le succès de la recherche de nourriture des locustes. À l’aide d’un modèle à base

d'agent, nous cherchons à identifier quels types de paysages et quelles caractéristiques de déplacement vont avantager les larves grégaires par rapport aux larves solitaires.

Dans la deuxième partie (Chapitre 2, encadré violet de la Fig. 1.3), nous nous plaçons à une échelle spatiale plus importante. Nous avons exploré expérimentalement l'hypothèse que les fèces de larves de locustes possèdent un effet attractif, qui pourrait alors potentiellement jouer un rôle dans le maintien des mouvement de groupe. Pour cela, nous avons effectué des tests comportementaux olfactométriques individuels, en exposant des larves du criquet pèlerin *S. gregaria* à des odeurs de fèces de différentes classes d'âge (1h ou 24h). Nous avons également effectué des analyses chimiques (GC-MS) afin d'explorer quels composés organiques volatils étaient émis par les fèces de larves de locustes.

Enfin, dans la troisième partie (Chapitre 4, encadré rouge de la Fig. 1.3), nous nous plaçons à l'échelle évolutive, tout en considérant un environnement variable, et discutons à la fois des implications possibles de nos résultats sur la compréhension de l'émergence et/ou du maintien du polyphénisme de phase et des perspectives d'études futures sur le sujet. À ce propos, dans un premier temps, nous considérons des modèles d'optimum évolutif, qui pourraient démontrer l'avantage sélectif du polyphénisme de phase, permettant de vivre isolé ou en groupe en fonction de la variabilité de la ressource. Dans un second temps, nous envisageons un modèle démogénétique à base d'agents, qui permettrait d'étudier l'influence de la variabilité spatiale et temporelle de la ressource sur l'évolution du polyphénisme de phase, au travers du seuil de grégarisation des locustes. Ces futurs travaux permettraient de vérifier si l'évolution du polyphénisme de phase peut résulter de variations spatiales et temporelles de la ressource.

Chapitre 2

Impact de la structure du paysage sur la recherche de nourriture

2.1 Introduction

Le mouvement collectif est l'une des caractéristiques les plus impressionnantes des locustes grégaires. Une fois formés, les bandes et les essaims peuvent se déplacer sur de longues distances. Les larves du criquet pèlerin *Schistocerca gregaria* peuvent par exemple parcourir jusqu'à plusieurs kilomètres par jour (Uvarov, 1977). Depuis l'antiquité, ces déplacements massifs et coordonnés constituent une menace majeure pour l'agriculture, provoquant la destruction des cultures et la famine dans les pays touchés par les invasions de locustes (Zhang et al., 2019). Les mouvements collectifs des locustes grégaires ont été largement étudiés (Ariel and Ayali, 2015). Il a été rapporté que les bandes en mouvement peuvent prendre différentes formes, telles que la forme d'une banane ou d'une colonne (Dkhili et al., 2017). Les bandes en forme de banane sont caractéristiques de la plupart des espèces de locustes (Ellis and Ashall, 1957; Lecoq et al., 1999) et présentent une forte densité à l'avant, qui est généralement plus large que la longueur du groupe. Les groupes en forme de colonne (avec des fronts de bande étroits) sont surtout décrits chez les criquets non-locustes, montrant un faible comportement d'agrégation (Dkhili et al., 2017). Il a été observé que certaines bandes suivent la même direction globale d'un jour à l'autre (Ellis and Ashall, 1957) et que les bandes suivent des cycles comportementaux quotidiens, avec des phases de réchauffement au soleil, de marche et de perchage dans la végétation en cas de température trop élevée (Ellis and Ashall, 1957; Maeno et al., 2021b; Piou et al., 2022).

Comme nous l'avons vu dans le Chapitre 1, la formation de groupes comporte un certain nombre d'avantages. Les déplacements collectifs pourraient notamment permettre d'éviter plus facilement les prédateurs, par une vigilance accrue et des mécanismes de confusion et de dilution du risque (Sword et al., 2005; Reynolds et al., 2009), et la recherche collective de nourriture peut s'avérer sous certaines condi-

tions plus efficace que de la recherche individuelle (Clark and Mangel, 1984; Caraco et al., 1995). Dans le cas des locustes, peu d’hypothèses ont été testées pour expliquer l’émergence de la marche collective. L’une d’elle concerne le cannibalisme, qui pousserait les individus à adopter un comportement de fuite et de poursuite. Cela permettrait aux larves de se protéger des individus situés derrière eux, et de tenter de cannibaliser ceux se trouvant devant (Bazazi et al., 2008). Cette hypothèse a été critiquée récemment par Ariel and Ayali (2015), qui soulignent que cette théorie n’est pas en accord avec plusieurs caractéristiques de la marche des bandes larvaires; telles que l’aspect intermittent de la marche des locustes (stop-and-go), ou le comportement des larves au front, qui reviennent sur leurs pas si elles se trouvent trop éloignées de leurs congénères (Ellis and Ashall, 1957; Uvarov, 1977).

Plusieurs études théoriques montrent que la structuration du paysage peut avoir un impact sur la recherche de nourriture. Un environnement où la ressource est rare et agrégée peut avantager la recherche de nourriture collective, tandis qu’un environnement homogène où la ressource est abondante va plutôt favoriser les individus solitaires (Reuter et al., 2016; Lihoreau et al., 2017; Nauta et al., 2022). D’autres études montrent qu’un environnement présentant une forte variabilité temporelle de la ressource va favoriser les groupes plutôt que les solitaires (Hancock et al., 2006; Egert-Berg et al., 2018). Or, les locustes vivent dans un environnement où la variabilité spatio-temporelle de la ressource est élevée (e.g. Le Gall et al., 2019, review des différentes espèces de locustes et de leurs habitats), et peuvent donc être amenés à traverser différents types de paysages, où la végétation peut être rare ou abondante, dispersée ou concentrée. Dans ce contexte, il est intéressant d’explorer dans quelle mesure la structuration spatiale du paysage peut avoir un impact sur la recherche de nourriture en groupe, et à quelles conditions le groupe sera avantagé par rapport à des larves solitaires.

Récemment, Georgiou et al. ont développé des modèles continus d’équations aux dérivées partielles pour explorer l’impact de la distribution spatiale de la ressource sur différents aspects de l’agrégation des locustes. Leur premier modèle explore comment la distribution spatiale de la ressource, dans un environnement en une dimension, affecte la formation de groupes de larves de locustes et comment le fait d’évoluer en groupe affecte l’efficacité de la recherche de nourriture dans un contexte de compétition entre grégaires et solitaires (Georgiou et al., 2021). Leurs résultats montrent que plus le niveau de ressources alimentaires est important, plus le temps et la proportion d’individus grégaires nécessaires pour former un groupe diminuent. De plus, une ressource très agrégée dans l’espace favorise la grégarisation. Ils montrent également que plus la proportion d’individus grégaires est élevée, plus l’avantage à être grégaire augmente, et cet avantage diminue avec l’homogénéisation du paysage, jusqu’à disparaître totalement dans un paysage parfaitement homogène. Leur second modèle explore plus en détail l’avantage à être grégaire en fonction de la distribution de la ressource, au travers de la représentation de la compétition entre grégaires et solitaires dans un environnement à hétérogénéité variable en deux dimensions (Georgiou et al., 2022). Ce modèle montre lui aussi qu’il est plus avantageux d’être grégaire dans un environnement très hétérogène, mais que l’avantage à être en groupe peut se perdre rapidement si le groupe ne se déplace pas. Cependant, ces modèles ne prennent pas

en compte les caractéristiques de mouvement de groupe des locustes : une fois formés par des mécanismes d'attraction et de répulsion, les groupes restent stationnaires et ne se déplacent pas collectivement. Les individus ne sont pas non plus attirés par la végétation, et ne la consomment que s'ils se trouvent en contact direct avec elle. De plus, la comparaison du succès entre grégaires et solitaires ne se fait qu'au travers de la compétition directe entre les deux populations et ne permet donc pas de comparer pleinement les performances de l'une ou l'autre des deux phases évoluant seules dans un paysage.

Les deux grandes familles de modèles généralement utilisées pour décrire les mouvements collectifs sont les modèles continus, composés de systèmes d'équations intégrées-différentielles, et les modèles à base d'agents (ABM) (Ariel and Ayali, 2015). Les modèles continus, comme ceux développés par Georgiou et al., permettent de représenter des densités de population et des dynamiques évolutives et écologiques globales, fonctions de l'espace et du temps. Il est alors possible de décrire analytiquement les comportements à l'échelle du groupe, mais pas de prendre en compte les comportements individuels dans les différents processus modélisés. Les modèles à base d'agents ont une approche très différente, puisqu'il s'agit de modèles mécanistes constitués d'entités uniques et autonomes, appelées agents, capables d'interagir et de s'adapter à leur environnement (Railsback and Grimm, 2019). Contrairement aux modèles continus, ils permettent donc de représenter les comportements individuels. Une des particularités du modèle à base d'agent est qu'il est possible de laisser émerger certaines dynamiques par les interactions entre individus (Railsback and Grimm, 2019). Le modèle à base d'agent permet par exemple de faire émerger les mouvements collectifs au travers des interactions inter-individuelles et des interactions avec la végétation. Les modèles ABM sont donc particulièrement appropriés pour représenter finement les mouvements collectifs en prenant en compte les interactions individuelles locales, et ont donc été beaucoup utilisés à ce titre, notamment pour représenter les mouvements de locustes (e.g. Collett et al., 1998; Buhl et al., 2006; Guttal et al., 2012; Dkhili et al., 2017).

Dans ce chapitre, nous nous intéressons à l'impact de la répartition spatiale de la ressource et des interactions inter-individuelles sur le succès de la recherche de nourriture des locustes. Nous cherchons à explorer pour quels types de paysages et pour quelles caractéristiques de déplacement les larves grégaires vont être avantagées par rapport aux larves solitaires, en simulant séparément les deux phases pour mesurer et comparer leur performances respectives. Plus précisément, nous cherchons à déterminer (1) quels types de paysages avantagent les grégaires, (2) quels sont les paramètres régissant les mouvements collectifs (découlant des interactions inter-individuelles) impactant l'efficacité du groupe pour la recherche de nourriture en groupe. Comme les modèles analytiques, tels que ceux de Georgiou et al. (2021, 2022), ne permettent pas de prendre en compte les interactions locales entre individus et avec la végétation, nous avons fait le choix de développer un modèle à base d'agent avec Netlogo (Tisue and Wilensky, 1999) pour répondre à ces questions.

Les différentes étapes pour l'élaboration d'un modèle à base d'agent sont généralement

les suivantes :

1. Le développement conceptuel du modèle, où l'on réfléchit aux processus à représenter dans le modèle et à la façon dont ils vont s'articuler entre eux
2. L'implémentation, où l'on code les différents processus
3. La calibration, où l'on cherche les jeux de paramètres qui permettent de valider le modèle selon des critères établis au préalable, par exemple en comparant certaines sorties du modèle avec des données de la littérature
4. L'exploration de scénarios, où l'on lance des simulations du modèle avec les jeux de paramètres retenus lors de la phase de calibration pour répondre aux questions posées initialement

Dans la suite de ce chapitre, nous présenterons notre modèle en suivant les différentes étapes que nous venons d'énumérer. Nous commencerons donc par décrire les objectifs du modèle, les caractéristiques des agents et les différents processus implémentés dans le modèle au travers du protocole ODD (Overview, Design concepts, and Details, Grimm et al. (2006)). Nous détaillerons ensuite la phase de calibration du modèle, et nous décrirons les différents critères utilisés pour quantifier le niveau de réalisme des déplacements modélisés et les jeux de valeurs de paramètres nous permettant de les obtenir. Ensuite, nous passerons à la description de la phase exploratoire, où nous présenterons les critères utilisés pour décrire les performances des grégaires et des solitaires en terme de recherche de nourriture, les différents paysages générés et les résultats obtenus. Enfin, nous discuterons : (1) des caractéristiques des paysages avantageux pour les larves grégaires, (2) des facteurs et paramètres impactant la recherche de nourriture en groupe et (3) des limites, points forts et perspectives de notre modèle.

2.2 Description du modèle - Protocole ODD

Pour décrire le modèle d'interactions locales, nous utilisons le protocole ODD (Overview, Design concepts, and Details). Ce protocole a été développé par Grimm et al. (2006) puis revu et amélioré par Grimm et al. (2010, 2020) pour faciliter l'écriture, la compréhension et la reproductibilité des modèles à base d'agents.

2.2.1 Objectifs du modèle

Le but de ce modèle est d'explorer comment le succès de la recherche de nourriture chez les larves de locustes est impacté par la plasticité phénotypique des interactions locales entre les individus (c'est-à-dire les comportements solitaires vs. grégaires), et ce en fonction de la distribution spatiale de la végétation. Il s'agit de déterminer sur quels types de paysages les comportements solitaires (mouvements individuels) ou grégaires (mouvements collectifs) vont être favorisés en terme de nourriture consommée. L'approche consiste donc à comparer sur un même paysage le succès de la recherche de nourriture entre les deux phases, et ce pour une grande série de paysages contrastés par leur structure spatiale.

2.2.2 Agents, variables d'état et échelles

Agents

Deux types d'agents sont présents dans le modèle : les larves de locustes et les cellules qui composent le paysage. Les noms, valeurs et descriptions des variables d'états des agents sont présentées dans le Tableau 2.1.

	Catégorie	Nom	Valeurs	Description
Locustes	Phase	P	<i>Solitaire, Grégaire</i>	Phase de l'agent
	Position	p	$x, y \in [0, 800] \subset \mathbb{R}^2$	Coordonnées de l'agent
		h	$[0, 360[\subset \mathbb{R}$	Orientations de l'agent (en degrés)
	Vitesse	S	0, 1, 2 ou 3	Nombre maximum de cellules que peut franchir l'agent en un pas de temps
	Nutrition	E	$[0, 1000] \subset \mathbb{N}$	Quantité de végétation mangée (énergie)
		t	$[0, t_{max}] \subset \mathbb{N}$	Nombre de pas de temps restant avant de pouvoir manger de nouveau
	Voisinage	n_a	$[0, 300] \subset \mathbb{N}$	Nb de voisins dans la zone d'attraction
		n_o	$[0, 300] \subset \mathbb{N}$	Nb de voisins dans la zone d'alignement
		n_r	$[0, 300] \subset \mathbb{N}$	Nb de voisins dans la zone de répulsion
		num_g	$[0, 300] \subset \mathbb{N}$	Numéro du groupe d'appartenance
Vecteurs forces	d_v	$(x_{d_v}, y_{d_v}) \in \mathbb{R}^2$	Coordonnées du vecteur d'attraction à la végétation	
	d_a	$(x_{d_a}, y_{d_a}) \in \mathbb{R}^2$	Coordonnées du vecteur d'attraction	
	d_o	$(x_{d_o}, y_{d_o}) \in \mathbb{R}^2$	Coordonnées du vecteur d'alignement	
	d_r	$(x_{d_r}, y_{d_r}) \in \mathbb{R}^2$	Coordonnées du vecteur de répulsion	
Cellules	Position	p_v	$x_v, y_v \in [0, 800] \subset \mathbb{N}$	Coordonnées de la cellule
	Ressources	K	$\{0, 1\}$	Quantité de végétation disponible, si $K = 1$, la cellule permet de nourrir un locuste sur un pas de temps.

TAB. 2.1 – Variables d'état des agents locustes et des cellules composant le paysage.

Échelle temporelle

Un pas de temps du modèle équivaut à 10s. Une simulation s'achève au bout de 1000 pas de temps, ce qui équivaut à environ 2h40 pour l'agent locuste.

Échelle spatiale

L'échelle du monde a été pensée en terme de dimensions des individus (“*body length*”). Elle est donc proportionnelle à la taille d'une larve de locuste (mesurée de l'avant de la tête à l'extrémité de l'abdomen). Une cellule du monde a une longueur de côté qui équivaut à celle de 4 individus placés les uns derrière les autres. Le monde est un tore carré plat (i.e. une surface carrée dont les bords opposés sont en contact, permettant aux agents un déplacement continu sans effets de bords) de dimension 800 x 800 cellules. En considérant par exemple des larves au stade L3 du criquet pèlerin *Schistocerca gregaria* d'une longueur moyenne de 2 cm (Duranton and Lecoq, 1990), une cellule du modèle correspondrait à 8 cm de long et le monde aurait une dimension totale de 64 m x 64 m.

2.2.3 Processus et déroulé de la simulation

Le modèle s'articule autour de 5 sous-modèles permettant de représenter les différentes activités d'une larve de locuste : (1) manger, (2) détecter ses voisins, (3) prendre une direction, (4) adapter sa vitesse et (5) se déplacer (voir diagramme d'activité à la Fig. 2.1).

À chaque pas de temps, le locuste commence par manger s'il en a la capacité, c'est-à-dire s'il se trouve sur une cellule contenant de la végétation et s'il n'est pas déjà en phase digestive (i.e. si $t = 0$). Ensuite, il détecte ses voisins perçus dans chacune des zones de son rayon de vision (attraction, alignement et répulsion), puis il calcule sa nouvelle direction et sa vitesse en fonction de la position de ses voisins et de la végétation. Il se déplace ensuite vers sa nouvelle direction (voir section 6 pour plus de détails).

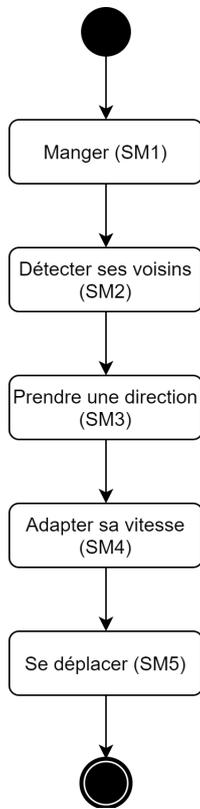


FIG. 2.1 – Diagramme d'activité des agents locustes décrivant les étapes des processus réalisés pour chaque individu au cours d'un pas de temps suivant un formalisme d'UML (Unified Modelling Language).

2.2.4 Concepts

Émergence

Les mouvements de groupes, coordonnés par les forces d'attraction (d_a et d_v), alignement (d_o) et répulsion (d_r), émergent des interactions locales inter-individuelles.

Adaptation

Les individus grégaires adaptent leur direction en fonction de la position de leurs voisins et de la végétation aux alentours, s'ils ont besoin de se nourrir. Les individus solitaires ne se déplacent qu'en fonction de la végétation.

Objectifs des agents

Nous mesurons pour chaque individu la quantité de végétation qu'il a pu consommer au cours de la simulation, correspondant à la quantité d'énergie E qu'il a accumulée. Nous considérons ce niveau d'énergie comme un proxy de la valeur sélective individuelle.

Perception

Les individus possèdent une zone de perception circulaire leur permettant de détecter les autres agents du modèle (locustes et végétaux), à l'exception de ceux situés derrière eux dans leur zone aveugle d'angle α (voir Fig 2.2). La zone de perception est basée sur le modèle à 3 zones de Couzin et al. (2002), c'est-à-dire composée de trois sous-parties concentriques non-chevauchantes : une zone de répulsion, une zone d'alignement et une zone d'attraction (voir Fig 2.2).

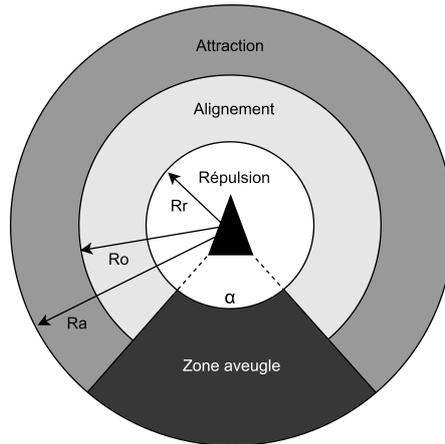


FIG. 2.2 – Aires sensorielles des locustes. La zone circulaire de répulsion est de rayon R_r . Les zones d'alignement et d'attraction correspondent aux anneaux de largeur $R_o - R_r$ et $R_a - R_o$ respectivement. La zone aveugle correspond aux portions des zones d'attraction et d'alignement d'angle α situées à l'arrière de l'individu (la zone de répulsion n'en fait pas partie).

Stochasticité

Les positions et orientations initiales des locustes sont stochastiques (voir section 2.2.5 pour plus de détails sur l'initialisation). Un bruit aléatoire est ajouté à la direction prise par les individus à chaque pas de temps $\psi \sim N(0, \sigma)$.

Observation

À la fin de chaque simulation, un fichier csv sauvegarde pour chaque individu ses coordonnées ($p = (x, y)$), son orientation (h), son numéro de groupe (n_{groupe})

et la quantité de ressources qu'il a collectée (énergie E). Ces valeurs de sortie sont utilisées pour calculer la moyenne, la médiane et la variance de l'énergie cumulée par l'ensemble des individus de chaque simulation (appartenant à la même phase), ainsi que les valeurs minimum et maximum. Un certain nombre de métriques peuvent également être calculées à partir de ces valeurs de sorties pour évaluer la reproduction de comportements réalistes par le modèle (voir section 2.3).

Nous utilisons deux indicateurs pour mesurer la fitness associée au comportement des locustes (grégaire ou solitaire) : (1) la quantité moyenne d'énergie consommée par les individus (proxy de la fitness relative, en considérant que plus ils pourront manger, plus ils auront de descendants), et (2) la proportion d'individus ayant pu se nourrir au moins une fois (proxy de la mortalité, même si une larve de criquet ne meurt pas de faim en 3h). Des critères de succès du comportement grégaire en sont déduits (voir section 2.4.1) et peuvent servir à l'exploration (voir section 2.4).

2.2.5 Initialisation

À l'initialisation des simulations du modèle, le statut de phase (solitaire ou grégaire) est identique pour tous les agents et reste fixé pour toute la durée de la simulation. Les locustes solitaires sont répartis aléatoirement dans le monde généré (suivant une distribution uniforme) tandis que les locustes grégaires sont regroupés au centre du modèle afin qu'ils puissent collectivement débiter la recherche de nourriture dès le lancement de la simulation. Pour générer le groupe des grégaires, les individus sont initialisés au centre du paysage, avec une orientation aléatoire. Ils se déplacent ensuite d'une distance $d \sim U[0, \sqrt{\frac{n}{\pi}}]$, avec n le nombre d'individus grégaires. Le groupe généré est alors de forme circulaire, avec une distance moyenne au plus proche voisin égale à 0.5 (voir démonstration ci-dessous Box 2.1). Les agents grégaires et solitaires vont ensuite mettre à jour la liste de leurs voisins perçus et calculer en fonction leur vecteur de direction d_i .

Soit \overline{NND} la distance moyenne au plus proche voisin et ϕ la densité de population. On a, d'après Clark and Evans (1954), $\overline{NND} = \frac{1}{2\sqrt{\phi}}$ et $\phi = \frac{n}{A}$ par définition, avec n le nombre d'individus et A l'aire considérée. On obtient donc :

$$\begin{aligned} \Rightarrow \overline{NND} &= \frac{1}{2\sqrt{\frac{n}{A}}} \\ \Leftrightarrow \frac{n}{A} &= \frac{1}{4\overline{NND}^2} \\ \Leftrightarrow A &= 4n\overline{NND}^2 \end{aligned}$$

On recherche à obtenir une forme circulaire du groupe, on a donc $A = \pi r^2$ avec r le rayon du cercle. On obtient donc :

$$r^2 = \frac{4n}{\pi}\overline{NND}^2$$

Pour $\overline{NND} = 0.5$, on obtient alors :

$$r = \sqrt{\frac{n}{\pi}}$$

Box 2.1 – Calcul du rayon du cercle dans lequel sont initialisé les locustes.

La vitesse des locustes est fixée à 1, sa valeur minimale. Les valeurs associées aux paramètres du rayon de vision (rayons R_r , R_o , R_a , angle α de la zone aveugle, et poids associés à chacune des forces w_a , w_o , w_v et w_r) sont fixées et ne sont pas modifiées au cours de la simulation. Elles sont identiques pour tous les agents (pas de variations inter-individuelles). Tous les autres paramètres (le niveau d'énergie E , le statut digestif t , le numéro du groupe d'appartenance num_g et les valeurs des vecteurs forces d_a , d_v , d_o et d_r) sont initialisés à 0.

L'initialisation des cellules peut se faire de deux manières: (1) soit en attribuant manuellement une valeur de K à toutes les cellules (0 pour une cellule nue et 1 pour une cellule végétalisée); (2) soit par l'importation d'un paysage généré au préalable (voir section 2.4.2). Pour l'étape de calibration (section 2.3), les paysages ont été générés par la première option, en attribuant pour l'ensemble des cellules une valeur de $K = 0$ pour la phase de calibration en sol nu et une valeur de $K = 1$ pour la phase de calibration sur sol entièrement végétalisé. Pour l'étape d'exploration du modèle (section 2.4), la génération des paysages s'est faite par l'option 2 avec $K = 1$ pour les cellules contenant de la végétation et $K = 0$ pour les autres.

Les différents paysages importés pour l'exploration ont été générés au préalable par un script Netlogo indépendant. Au total, 90 paysages d'une taille de 800 x 800 cellules ont été importés pour l'exploration, avec une couverture végétale allant de 5% à 90%, un nombre de clusters¹ (groupe de cellules de végétation voisines) variable et des structurations de complexité différentes (voir section 2.4.2).

2.2.6 Données importées

Aucune donnée n'est importée en cours de simulation affectant les comportements des agents.

2.2.7 Sous-modèles

Comme expliqué dans la section 2.2.3, le modèle utilise 5 sous-modèles labélisés SM1 à SM5.

1. Dans ce manuscrit, nous nous qualifierons de "clusters" un groupe de cellules de végétation voisines (i.e. toutes les cellules en contact par l'une de leurs faces ou diagonales, disposition *Queen's case*). Nous n'utiliserons pas le terme "patch", généralement utilisé en écologie du paysage, pour éviter toute confusion possible avec le terme *patch* utilisé pour désigner une cellule en modélisation à base d'agents.

SM1 - Manger

Un individu se nourrit à deux conditions : (1) si la cellule sur laquelle il se trouve contient de la végétation (i.e. $K = 1$) et (2) s'il n'est pas déjà en phase digestive (i.e. $t = 0$). S'il se nourrit, son niveau d'énergie s'incrémente de 1 ($E \leftarrow E + 1$) et le niveau de nourriture de la cellule devient nul ($K \leftarrow 0$). Le compteur de digestion de l'individu prend sa valeur maximale ($t \leftarrow t_{max}$). t décroît par pas de 1 à chaque pas de temps, et l'individu pourra de nouveau se nourrir lorsque $t = 0$.

SM2 - Détecter ses voisins

Chaque individu grégaire détecte dans chacune de ses zones de perception (attraction, alignement et répulsion, voir Fig 2.2) les autres individus présents, appelés voisins. Ce sous-modèle permet de mettre à jour pour chaque individu la liste de ses voisins et le numéro de son groupe d'appartenance. On définit un groupe comme l'ensemble des individus ayant des voisins en commun. Les individus solitaires n'interagissent qu'avec les individus présents dans leur zone de répulsion, les autres listes de voisins ne sont donc pas mises à jour.

SM3 - Prendre une direction

Ce sous modèle permet de calculer pour chaque individu la nouvelle direction $d_i = (x_i, y_i)$ qu'il prendra au pas de temps suivant. Cette nouvelle direction dépend de la position des voisins et des cellules de végétation, et est calculée en suivant l'approche de Couzin et al. (2002).

Si un individu i perçoit des voisins présents dans sa zone de répulsion, il va s'en éloigner. On a alors $d_i = d_r$, avec

$$d_r = -w_r \sum_{\substack{j=1 \\ j \neq i}}^{n_r} \frac{r_{ij}}{|r_{ij}|} \quad (2.1)$$

avec w_r le poids de la force de répulsion, n_r le nombre de voisins dans la zone de répulsion et $r_{ij} = \frac{c_j - c_i}{|c_j - c_i|}$ le vecteur unitaire pointant vers le voisin j . Notez que la zone aveugle ne recouvre pas la zone de répulsion (voir Fig. 2.2) : les voisins proches situés derrière l'individu i sont perçus et pris en compte dans la nouvelle direction calculée.

Si aucun voisin n'est présent dans la zone de répulsion, la nouvelle direction d_i sera calculée en fonction de la position des voisins situés dans les deux autres zones, de manière à s'aligner avec ceux présents dans la zone d'alignement et/ou de se rapprocher de ceux situés dans la zone d'attraction. Soit d_o le vecteur force d'alignement, on a :

$$d_o = \sum_{i=1}^{n_o} \frac{v_j}{|v_j|} \quad (2.2)$$

avec n_o le nombre de voisins présents dans la zone d'alignement et v_j le vecteur d'orientation du voisin j .

Soit d_a le vecteur force d'attraction, on a :

$$d_a = \sum_{j=1}^{n_a} \frac{r_{ij}}{|r_{ij}|} \quad (2.3)$$

avec n_a le nombre de voisins présents dans la zone d'attraction et $r_{ij} = \frac{c_j - c_i}{|c_j - c_i|}$ le vecteur unitaire pointant vers le voisin j .

Si de plus, l'agent est en capacité de se nourrir (voir sous-modèle SM1 - Manger), il sera également attiré par les cellules de végétation présentes dans son rayon de perception. On note d_v le vecteur force d'attraction à la végétation, calculé de manière analogue à d_a (voir équation 2.3) en considérant cette fois-ci les cellules de végétation et non les agents locustes.

Le vecteur de direction final d_i est alors calculé de la manière suivante en l'absence d'individus dans la zone de répulsion :

$$d_i = w_o d_o + w_a d_a + w_v d_v \quad (2.4)$$

avec w_o , w_a et w_v , les poids des forces respectives d'alignement, d'attraction aux voisins et d'attraction à la végétation, et avec $w_o + w_a + w_v = 1$.

Les individus solitaires ne sont pas sujets aux forces d'alignement et d'attraction aux voisins mais uniquement à la répulsion des voisins trop proches et à l'attraction à la végétation. Ainsi, $d_i = d_r$ si des voisins sont situés dans la zone de répulsion, et $d_i = d_v$ si l'agent peut se nourrir. Autrement, $d_i = v_i$.

Une fois d_i calculé, l'individu (qu'il soit grégaire ou solitaire) s'oriente vers cette nouvelle direction, avec ajout d'un bruit aléatoire $\psi \sim N(0,3)$ (en degrés).

SM4 - Adapter sa vitesse

La vitesse s d'un agent locuste détermine le nombre maximal de cellules qu'il peut franchir en un pas de temps. Elle dépend du statut digestif t de l'individu et de sa phase. Si l'individu (grégaire ou solitaire) se nourrit, alors il passe en période post-prandiale ($t = t_{max}$). La période post-prandiale correspond à la période durant laquelle l'individu se repose en raison de la digestion (Ellis, 1951; Dkhili et al., 2019). Dans ce modèle, elle correspond à une durée de 2 pas de temps pendant lesquels l'individu reste immobile ($s \leftarrow 0$). Une fois sorti de la période post-prandiale ($0 < t < t_{max} - 2$), la vitesse prend sa valeur minimum $s \leftarrow s_{min}$.

Pour un individu grégaire, si sa phase digestive est terminée (i.e. $t = 0$) mais qu'il se trouve sur une cellule sans végétation et qu'il est proche du reste du groupe, c'est-à-dire s'il perçoit des voisins dans sa zone d'alignement, alors $s \leftarrow s_{max} - 1$, avec s_{max} la vitesse maximale. La vitesse maximale s_{max} est atteinte uniquement par les individus grégaires éloignés du groupe, c'est-à-dire ceux percevant uniquement des voisins dans leur zone d'attraction. Cette vitesse maximale, supérieure à celle du groupe, permet aux individus retardataires de rattraper le reste de la bande larvaire. Ce choix se base sur les résultats de l'étude de Knebel et al. (2021), montrant que les individus isolés de leur groupe montrent des périodes de marche plus longues et plus

rapides que ceux marchant au sein du groupe.

Pour un individu solitaire, la vitesse de marche sera toujours égale à s_{min} . Ce choix se justifie par le fait que les individus solitaires sont connus pour être moins actifs et moins rapides que les individus grégaires (Ellis, 1951; Uvarov, 1977; Despland and Simpson, 2000).

SM5 - Se déplacer

L'individu se déplace au maximum de s pas dans la direction d_i , s'il n'a pas faim (i.e. $t \neq 0$) ou qu'aucune cellule de ressources ne se trouve sur sa route. S'il peut se nourrir et qu'une cellule se trouve sur son trajet, il s'arrêtera à son emplacement. En un pas de temps, un individu peut parcourir entre 1 et 3 cellules, ce qui correspond à 4 et 12 *body length* respectivement. Ces vitesses sont des ordres de grandeurs réalistes. Ainsi, pour un individu *S. gregaria* en stade larvaire L3 d'une taille d'environ 2 cm, cela représenterait entre 8 et 24 cm par pas de temps soit une vitesse moyenne sur 10 secondes comprise entre 0.8 et 2.4 cm.s⁻¹. Ces valeurs correspondent à ce que l'on peut trouver dans la littérature : (Knebel et al. (2021) rapportent une vitesse moyenne d'environ 2.5 cm.s⁻¹).

2.3 Calibration

2.3.1 Principe et déroulé

Pour tester nos hypothèses, il est nécessaire que les individus que nous simulons dans le modèle se comportent de manière réaliste. En particulier, il est très important que les déplacements de groupe soient comparables à ce qui est observé en milieu naturel. Le principe de la calibration est de trouver les valeurs de paramètres qui permettent d'obtenir les sorties de modèle les plus réalistes possible, par le calcul de métriques définies au préalable en se basant sur la littérature.

Nous avons donc fait varier les valeurs de certains paramètres pour observer l'effet que cela avait sur les sorties du modèle, et ainsi sélectionner les valeurs permettant d'obtenir les simulations les plus réalistes. Les paramètres qui ont été explorés sont : le rayon de vision R_a , la largeur de la zone d'alignement Δ_{align} (correspondant à la différence $R_a - R_o$ entre le rayon d'attraction et le rayon d'alignement), le rayon de la zone de répulsion R_r , la différence entre la force d'alignement et la force d'attraction Δ_{wo} (i.e. $w_o - w_a$), l'angle de la zone de vision (correspondant à $1 - \alpha$), le poids d'attraction à la végétation w_v , le poids de la force de répulsion w_r , et le temps nécessaire à la digestion d'un individu t_{max} .

Les valeurs explorées sont disponibles dans le tableau 2.2. Les autres paramètres ont été fixés (voir Tab. 2.3). Les zones de valeurs explorées pour chacun des paramètres ont été choisies après des explorations préliminaires, permettant de cerner l'espace des possibles dans les combinaisons de paramètres en éliminant les valeurs de paramètres donnant des scores globaux trop faibles. Ces explorations ont permis de cibler les fourchettes de valeurs permettant d'obtenir différents patrons de déplacement de groupes. En tout, 5832 jeux de valeurs de paramètres ont été testés.

Paramètre	R_a	Δ_{align}	R_r	Δ_{w_o}	w_v	$1 - \alpha$	w_r	t_{max}
Valeurs	6-7-9	1-2-3	0.25-0.5	3-5-9	0-4-8-10	220-270-320	0-0.2-0.3	2-5-10

TAB. 2.2 – Valeurs de paramètres explorées lors de la calibration.

Paramètre	t_{ppp}	s_{min}	s_{max}	σ	w_a
Valeur	2	1	3	3	3

TAB. 2.3 – Paramètres fixés. t_{ppp} : temps de la pause post-prandiale, s_{min} : vitesse minimale, s_{max} : vitesse maximale, σ : écart-type du bruit aléatoire ajouté au déplacement des individus, w_a : poids de la force d’attraction.

Au cours des simulations, les agents locustes rencontrent deux types de sols : les zones végétalisées et les zones de sol nu. Comme les comportements des individus sont différents sur ces deux types de zones (la direction et la vitesse prises par un individu sont différentes s’il peut se nourrir ou non), il est nécessaire de s’assurer que les déplacements restent cohérents quel que soit le type de sol traversé. Nous avons donc choisi de procéder à deux phases de calibration sur les deux types de paysages extrêmes : un sol entièrement nu et un sol entièrement végétalisé.

Pour chaque jeu de valeurs de paramètres testé, on réalise 10 simulations sur sol nu et 10 sur sol végétalisé. À la fin de chaque simulation, un fichier csv est généré contenant pour chaque individu simulé sa position dans l’espace du modèle $p = (x, y)$, son orientation h et la quantité d’énergie accumulée E . Ces valeurs permettent de calculer les différents critères d’évaluations (voir section 2.3.2). On obtient ensuite pour chaque critère une note entre 0 et 10, indiquant le nombre de simulations ayant vérifié le critère concerné. Un score moyen est ensuite calculé pour les résultats obtenus sur le sol nu et pour ceux obtenus sur le sol végétalisé. Un score total sur les deux types de sols donne la note globale du jeu de paramètres.

2.3.2 Les critères d’évaluation

Les 3 critères suivants ont été choisis pour évaluer la pertinence des comportements des larves grégaires sur sol nu, d’après Dkhili et al. (2017) :

- la polarisation ϕ , définie comme étant la direction prise par les individus au sein d’un groupe :

$$\phi = \sqrt{\left(\frac{\sum_i^N \sin h_i}{N}\right)^2 + \left(\frac{\sum_i^N \cos h_i}{N}\right)^2} \quad (2.5)$$

avec h_i l’orientation de l’individu i et N le nombre d’individus dans le groupe. Cette mesure est fréquemment utilisée pour étudier le niveau d’alignement d’un groupe en déplacement (e.g. Couzin and Franks (2003); Hemelrijk and Kunz (2005); Buhl et al. (2006); Giardina (2008)). La valeur maximale de l’indice de polarisation est égale à 1 lorsque tous les individus du groupe suivent exactement la même direction, et son minimum théorique est 0 lorsque les individus prennent tous une direction différente (voir Figure 2.3 pour une représentation

schématique de la polarisation). Au sein d'une bande larvaire, bien que les individus prennent parfois des directions différentes, le mouvement global de la bande prend une direction unique (Ellis and Ashall, 1957; Buhl et al., 2011). Pour représenter une bande larvaire, nous cherchons à obtenir une valeur de $\phi > 0.75$ (Dkhili et al., 2017).

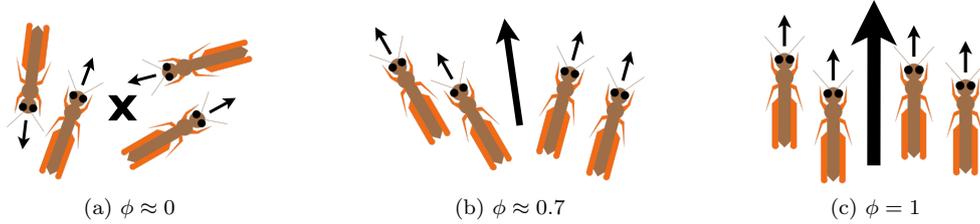


FIG. 2.3 – Représentation schématique de la polarisation au sein de trois groupes : (a) pas de polarisation ($\phi \approx 0$), chaque individu se déplace dans une direction différente (b) polarisation assez élevée ($\phi \approx 0.7$), les individus ont des directions sensiblement différentes mais proches, (c) polarisation maximale ($\phi = 1$), tous les individus prennent exactement la même direction.

- la cohésion C , correspondant au rapport entre le nombre d'individus dans le plus grand groupe et le nombre d'individus total du modèle :

$$C = \frac{N}{N_{tot}} \quad (2.6)$$

Sa valeur maximale est de 1 si le groupe est toujours uni à la fin de la simulation, et sa valeur minimale est proche de 0 si chaque individu s'est désolidarisé de la bande (voir Figure 2.4). Au sein d'une bande larvaire, les individus se déplacent parfois en petits sous-groupes, mais ceux-ci suivent généralement une même direction globale. La bande est donc globalement unie (voir notamment les observations de terrain de Ellis and Ashall (1957) sur *S. gregaria*). Des petits groupes peuvent se détacher de la bande, notamment en présence d'une large zone de végétation dense, mais le plus gros de la bande conserve une inertie surpassant les effets dispersifs de la végétation (Uvarov, 1977). Nous recherchons donc une valeur de C élevée, proche de 1.

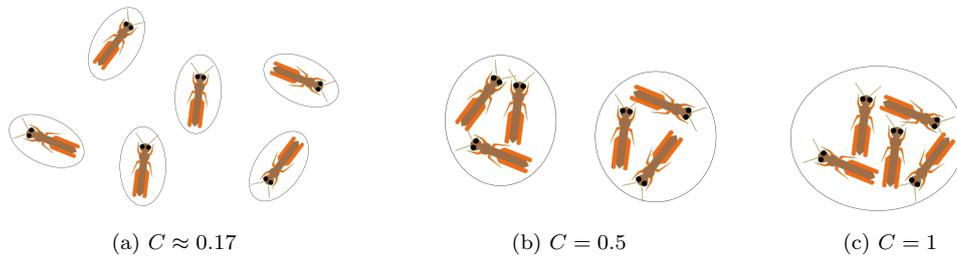


FIG. 2.4 – Représentation schématique de la cohésion au sein de trois groupes : (a) pas de cohésion ($C \approx 0.17$), aucun individu n'appartient à un groupe (b) cohésion intermédiaire ($C = 0.5$), deux groupes se sont formés, (c) cohésion maximale ($C = 1$), tous les individus appartiennent au même groupe.

- le gradient de densité $Grad$, décrivant les différences de densité d’individus au sein du groupe, dans le sens de la marche. Plusieurs mesures permettent de caractériser le gradient de densité : les pentes des régressions linéaires de la densité au sein du groupe (Ds) et au sein de la première moitié du groupe (DHs) en fonction de la distance au front de la bande, et le ratio de densité le long de l’axe de la marche du groupe $Iind$. Pour plus de détails sur ces mesures intermédiaires, se référer à l’encadré 2.2. Pour chacune de ces 3 mesures, on calcule un score S correspondant au nombre de réplicats possédant des valeurs de Ds , DHs et $Iind$ comprises dans un intervalle de valeurs correspondant aux valeurs observées chez les groupes de locustes. On définit $Grad$ comme étant la moyenne du score obtenu pour ces trois mesures :

$$Grad = \frac{S_{Ds} + S_{DHs} + S_{Iind}}{3} \quad (2.7)$$

$Grad$ est compris entre 0 et 1. Nous cherchons à obtenir une valeur proche de 1, indiquant un gradient de densité plus fort à l’avant de la bande qu’à l’arrière (Uvarov, 1977; Buhl et al., 2011; Dkhili et al., 2017).

Ds et DHs correspondent aux pentes des droites de régression linéaires de la densité en fonction de la distance au sein du groupe et au sein de la moitié du groupe, respectivement. Pour les calculer, on considère le segment $Spar$, parallèle à la direction prise par le groupe, allant du premier individu au front de la bande au dernier à l’arrière, et passant par son barycentre (voir Fig. 2.5). La densité d’individus est calculée le long de $Spar$ par une fonction de lissage spatial, exprimant le nombre d’individus par unité spatiale (fonction *density* du package R *Spatstat*, Baddeley and Turner (2005)).

Ds correspond à la pente de la régression linéaire entre la densité le long de $Spar$ et la distance au front de la bande. On a $Ds < 0$ lorsque la densité est plus forte au front de la bande qu’à l’arrière, et inversement, $Ds > 0$ lorsque la densité est plus forte à l’arrière qu’au front (voir Figure 2.5).

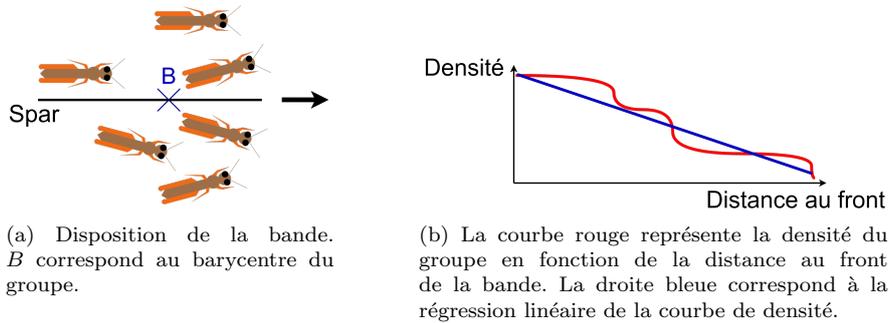


FIG. 2.5 – Exemple d’un cas où $Ds < 0$. La densité est plus forte au front de la bande qu’à l’arrière.

Cependant, dans le cas où $Ds = 0$, deux cas de figures se présentent : soit la densité est plus forte au centre, soit elle est uniforme le long de l'axe de la marche. C'est la raison pour laquelle l'indicateur DHs est également considéré dans le calcul du gradient. DHs correspond à la droite de régression calculée sur la portion du groupe allant du front de la bande jusqu'au milieu de $Spar$. Le calcul de DHs permet donc de différencier les cas où la densité la plus importante est au centre du groupe : si $DHs > 0$, alors la densité est plus forte au centre de la bande qu'au front (voir Figure 2.6).

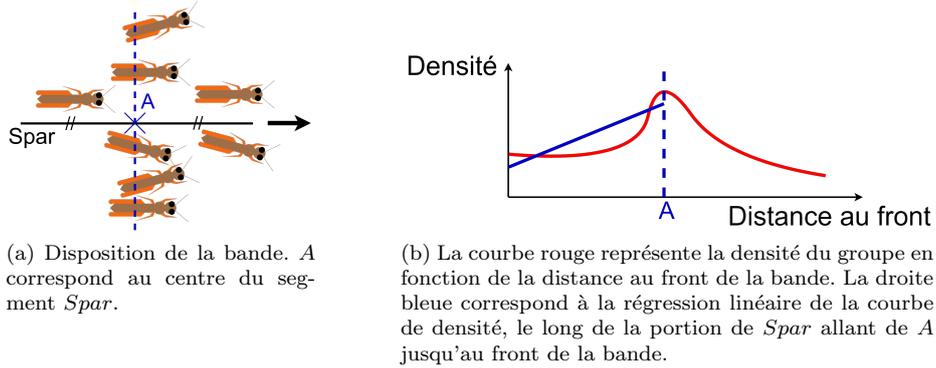


FIG. 2.6 – Exemple d'un cas où $Ds = 0$ et $DHs > 0$. La densité est plus forte au centre de la bande qu'au front.

Enfin, le ratio de densité $Iind$ permet de caractériser les changements de densité au sein du groupe, le long de l'axe de la marche. Soit M le point situé à équidistance entre le point de plus haute densité X_{max} et l'arrière de la bande, on a :

$$Iind = \frac{D_M}{D_{max}} \quad (2.8)$$

avec D_M la densité au niveau du point M et D_{max} la densité maximale atteinte par le groupe au niveau de X_{max} le long de $Spar$.

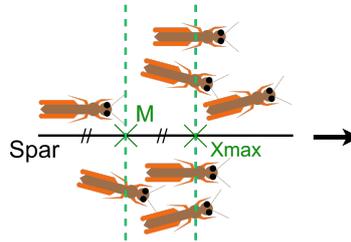


FIG. 2.7 – Sur cet exemple, D_M correspond à la densité calculée le long de la droite en pointillé vert passant par le point M . D_{max} correspond à la densité calculée le long de la droite en pointillé vert passant par X_{max} . Ici, on a donc $Iind = 1/4$.

D'après les travaux de Buhl et al. (2011), une bande larvaire possède les valeurs suivantes : $Ds < 0$, $DHs \leq 0$ et $Iind \leq 1/3$. Cela équivaut à un groupe possédant une plus forte densité à l'avant qu'à l'arrière et au centre de la bande,

et atteignant au point M une densité 3 fois moins élevée que la densité maximale atteinte par le groupe.

Box 2.2 – Description et détail du calcul des 3 mesures intermédiaires D_s , DH_s et I_{ind} , nécessaires pour calculer le gradient de densité $Grad$ du groupe.

Sur sol végétalisé, nous calculons également les 3 critères utilisés pour caractériser les comportements des larves grégaires sur le sol nu (ϕ , C et $Grad$) auxquels vont s'ajouter les 2 critères supplémentaires suivants, qui se vérifient uniquement sur sol végétalisé :

- le *shape-ratio* S_r , caractérisant la forme du groupe :

$$S_r = \frac{L_{spar}}{L_{sper}} \quad (2.9)$$

avec L_{spar} et L_{sper} les longueurs des segments $Spar$ et $Sper$ respectivement. $Sper$ est un segment perpendiculaire à la direction du groupe et passant par le barycentre de la bande. Si $S_r \gg 1$, le groupe a une forme de colonne (Figure 2.8c). Inversement, si $S_r \ll 1$, le groupe possède une forme ovale (Figure 2.8a). Si $S_r \simeq 1$, les deux axes sont de même longueur, ce qui indique une forme circulaire (Figure 2.8b). Dans notre cas, nous recherchons à obtenir une valeur de $S_r < 1$ lorsque le groupe se déplace dans la végétation. En effet, il a été rapporté lors d'études sur le terrain que les bandes larvaires évoluant dans la végétation prennent des formes d'amibes ou de bananes chez de nombreuses espèces de locustes (Ellis and Ashall, 1957; Dean, 1967; Lecoq et al., 1999; Buhl et al., 2011).

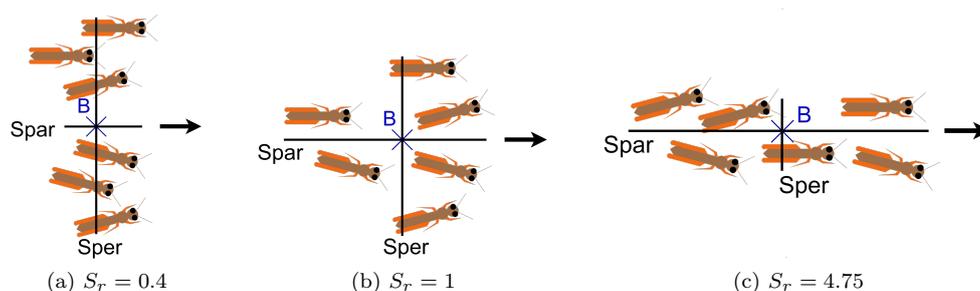


FIG. 2.8 – Différents exemples de formes de bandes larvaires et leurs valeurs de S_r associées. B correspond au barycentre de la bande. $Spar$ correspond au segment allant de l'arrière de la bande au front, parallèle à la direction de la bande passant par B . $Sper$ correspond au segment perpendiculaire à la direction de marche du groupe et passant par B .

- l'indice de Gini, permettant de mesurer le niveau d'inégalité dans la répartition de la ressource :

$$Gini = \frac{2 \sum_{i=1}^N iE_i}{N \sum_{i=1}^N E_i} - \frac{N+1}{N} \quad (2.10)$$

avec N le nombre d'individus dans le groupe, et E_i les niveaux d'énergie des individus (i.e. la quantité de ressource accumulée) indicés par ordre croissant ($E_i \leq E_{i+1}$). L'indice de Gini varie entre 0 et 1, avec 0 correspondant à une égalité parfaite entre les individus, et 1 correspondant à la limite théorique atteinte dans le cas où seul un individu accumulerait toute la ressource. Des mesures faites sur le terrain en 2021 par Maeno et al. (2021b) sur les contenus stomacaux de larves grégaires de *S. gregaria* ont pu être ré-analysées afin de calculer l'indice de Gini au sein du groupe. Les résultats indiquent un indice de Gini faible au sein du groupe étudié (< 0.13), indiquant une certaine égalité dans la répartition de la ressource au sein des bandes larvaires.

Au cours de la simulation, des individus peuvent perdre le groupe et s'en éloigner. À l'exception du score de cohésion (permettant justement de mesurer ce facteur), les différents critères ont donc été calculés sur le groupe contenant le plus grand nombre d'individus pour ne pas fausser les calculs.

Pour résumer, les valeurs recherchées pour caractériser les comportements des larves grégaires pour chacun des critères sont les suivantes :

	Ds	DHs	$Iind$	Sr	ϕ	$Gini$
Sol nu	< 0	≤ 0	$\leq 1/3$	-	> 0.75	-
Sol végétalisé	< 0	≤ 0	$\leq 1/3$	< 1	> 0.75	< 0.13

TAB. 2.4 – Valeurs recherchées pour représenter une bande larvaire en marche. Pour chaque simulation effectuée avec un jeu de valeurs de paramètres donné, on attribue à chaque critère le score de 1 ou 0 selon si celui-ci est vérifié ou non. La mesure de la cohésion C est continue et est comprise entre 0 et 1, elle ne possède pas de valeur seuil. Nous cherchons à obtenir la valeur de C la plus élevée possible.

2.3.3 Résultats et jeux de paramètres sélectionnés

En tout, 5832 jeux de valeurs de paramètres ont été testés. Nous n'avons pas cherché à obtenir la meilleure paramétrisation possible (par exemple par l'utilisation d'algorithmes d'optimisation) afin de rester conservatifs en sélectionnant l'ensemble des jeux de paramètres qui obtenaient un score global $\geq 90\%$ dans l'espace des possibles. Ce choix nous permet de tester la robustesse de nos résultats sur des paramétrisations sensiblement différentes les unes des autres, et donc sur différents patrons de déplacement des bandes larvaires. Cela nous a également permis d'explorer l'importance du niveau d'attraction à la végétation (et donc le niveau de recherche de nourriture du groupe) en considérant différents poids d'attraction à la végétation : $w_v = 0, 4, 8$ ou 10 .

Parmi les 12 jeux produisant un score global $\geq 90\%$, 5 sont associés à un poids d'attraction à la végétation nul ($w_v = 0$). Ce cas de figure est conceptuellement intéressant

à traiter, car il représente des groupes qui ne sont pas attirés par la végétation. Ce type de comportement n'est pas réaliste mais permet de témoigner de l'importance de la recherche de nourriture en groupe pour la survie de celui-ci. De manière à obtenir un nombre total de 10 jeux de paramètres vérifiant $w_v \neq 0$, correspondant à des groupes possédant des poids d'attraction à la nourriture différents ($w_v = 4, 8$, ou 10), nous avons sélectionné les 3 jeux de paramètres suivants possédant les scores les plus élevés (respectivement 0.899, 0.898 et 0.896). Sur les 5832 testés, nous avons donc choisi au total 15 jeux de valeurs de paramètres, 5 jeux de paramètres "témoins" correspondant à des groupes ne recherchant pas la nourriture ($w_v = 0$) et 10 jeux de paramètres "test", pour effectuer l'étape d'exploration du modèle (voir Table 2.5). Les différents scores obtenus sur les simulations lancées sur sol nu et sur sol végétalisé sont détaillés dans les tableaux 2.6 et 2.7 respectivement.

N°	Δ_{align}	R_a	R_r	Δ_{wo}	$1 - \alpha$	w_r	t_{max}	wv	Score total
1	3	9	0.25	9	220	0	10	4	0,918
2	2	9	0.25	5	220	0	10	4	0,918
3	1	9	0.5	9	270	0.3	10	0	0,913
4	2	7	0.5	5	220	0.2	10	0	0.911
5	1	9	0.5	9	270	0.3	10	8	0.911
6	1	9	0.5	9	270	0.3	10	10	0.911
7	2	9	0.25	3	220	0.3	2	0	0.909
8	1	7	0.5	9	220	0.3	10	0	0.907
9	3	9	0.25	9	220	0.2	10	0	0.906
10	1	9	0.5	9	270	0.3	10	4	0.905
11	3	9	0.25	3	220	0	10	4	0.902
12	2	9	0.25	3	220	0	10	4	0.900
13	1	9	0.25	5	220	0	10	4	0.899
14	1	7	0.5	9	220	0.3	10	10	0.898
15	3	6	0.25	5	220	0.3	10	10	0.896

TAB. 2.5 – Les 15 jeux de paramètres sélectionnés pour la phase d'exploration.

Il est intéressant de noter que certains paramètres sont particulièrement important dans notre modèle pour obtenir des déplacements de bandes réalistes. Parmi les 15 jeux sélectionnés, le temps de digestion t_{max} est pratiquement toujours égal à 10, sauf dans un cas où il est égal à 2. L'angle de vision des individus est toujours égal à 220 ou 270, et les valeurs le plus souvent sélectionnées pour le rayon de vision R_a sont les plus élevées testées (7 et 9, la valeur 6 n'étant présente qu'une fois dans les 15 meilleurs jeux de paramètres). Les autres paramètres varient d'un jeux à l'autre et semblent donc moins déterminants. La sélection préliminaire des paramètres testés a réduit les zones de valeur de paramètres à explorer pour la calibration aux situations où le rayon de répulsion R_r est assez petit mais non nul et le poids de la force de répulsion assez faible ($w_r \leq 0.3$). Ces explorations préliminaires ont montré que les scores devenaient très mauvais hors de ces valeurs de paramètres.

N°	D_s	DH_s	I_{ind}	ϕ	C	$N_{groupes}$	$Grad$	Score moyen
1	10	10	8	10	9.585	6.1	9.333	0.964
2	10	10	10	10	9.408	5	10	0.980
3	10	9	0	10	8.433	4.6	6.333	0.826
4	10	6	0	10	9.638	5.2	5.333	0.832
5	10	9	0	10	8.433	4.6	6.333	0.826
6	10	9	0	10	8.433	4.6	6.333	0.826
7	10	10	0	10	9.730	4.1	6.667	0.880
8	10	5	0	10	9.440	4.1	5	0.815
9	10	10	0	10	9.738	4	6.667	0.880
10	10	9	0	10	8.433	4.6	6.333	0.826
11	10	10	9	10	9.595	5.4	9.667	0.975
12	10	10	10	10	9.513	4.5	10	0.984
13	10	10	6	10	9.375	5	8.667	0.935
14	10	5	0	10	9.440	4.1	5	0.815
15	10	4	2	10	8.760	20.1	5.333	0.803

TAB. 2.6 – *Détail des scores obtenus sur sol nu pour les 15 jeux de paramètres sélectionnés.*

N°	D_s	DH_s	I_{ind}	S_r	ϕ	C	$N_{groupes}$	$Grad$	$Gini$	Score moyen
1	6	7	0	10	10	9.298	5.7	4.333	10	0.873
2	10	7	0	8	10	9.120	7.5	5.667	10	0.856
3	10	10	10	10	10	10	1	10	10	1
4	10	10	9	10	10	9.858	2.1	9.667	10	0.990
5	10	10	10	10	10	9.860	3.3	10	10	0.997
6	10	10	10	10	10	9.805	3.9	10	10	0.996
7	10	10	10	8	10	8.883	24.3	10	10	0.938
8	10	10	10	10	10	9.970	1.7	10	10	0.999
9	10	10	6	8	10	9.923	2.4	8.667	10	0.932
10	10	10	8	10	10	9.918	2.7	9.333	10	0.985
11	5	4	1	10	10	9.143	7.2	3.333	9	0.830
12	6	5	0	8	10	9.178	6.2	3.667	10	0.817
13	9	8	1	8	10	9.190	6	6.000	10	0.864
14	10	10	9	10	10	9.393	5.2	9.667	10	0.981
15	10	10	10	10	10	9.483	2.2	10	10	0.990

TAB. 2.7 – *Détail des scores obtenus sur sol végétalisé pour les 15 jeux de paramètres sélectionnés.*

2.4 Exploration

Pour chacun des 15 jeux de valeurs de paramètres sélectionnés (voir Tab 2.5), 50 répétitions ont été lancées pour chacun des 90 paysages sélectionnés (le processus de génération et de sélection des paysages est détaillé dans la section suivante 2.4.2). Chaque paysage a été testé deux fois : pour des bandes larvaires grégaires et pour des populations solitaires, de 300 individus chacune. Au total, 135 000 simulations ont été effectuées puis analysées.

Nous commencerons par présenter les différents critères que nous avons utilisés pour comparer les performances des grégaires à celles des solitaires, puis nous présenterons

comment nous avons g n r  et s lectionn  les diff rents paysages. Enfin, nous pr senterons les r sultats que nous avons obtenus.

2.4.1 Crit res de comparaison des performances gr gaires-solitaires

Nous avons choisi deux mesures pour comparer les performances des gr gaires et des solitaires : (a) la quantit  moyenne de nourriture consomm e et (b) le pourcentage d'individus ayant r ussi   se nourrir au moins une fois au cours de la simulation. Pour chacune de ces deux mesures, nous utilisons deux crit res pour d terminer quels paysages sont avantageux pour les gr gaires : (1) le premier quartile des mesures des simulations avec des gr gaires ($Q1_g$) est sup rieur au troisi me quartile des mesures des simulations  quivalentes avec solitaires ($Q3_s$), et (2) la m diane des simulations avec des gr gaires (Me_g) est sup rieure   celle avec des solitaires (Me_s). Le second crit re est moins restrictif que le premier, mais permet de consid rer et discuter les cas interm diaires o  la variabilit  entre r pliques peut  tre plus  lev e, notamment dans les cas o  la direction initiale prise par le groupe a un impact sur le succ s des gr gaires. En tout, nous utilisons donc 4 crit res pour d terminer les paysages avantageux pour les gr gaires :

$$Q1(\overline{E}_g) > Q3(\overline{E}_s) \tag{C1}$$

$$Me(\overline{E}_g) > Me(\overline{E}_s) \tag{C2}$$

$$Q1(P_g) > Q3(P_s) \tag{C3}$$

$$Me(P_g) > Me(P_s) \tag{C4}$$

avec \overline{E}_g (respectivement \overline{E}_s) l' nergie moyenne accumul e par les gr gaires (resp. solitaires) en fin de simulation (i.e. la quantit  moyenne de v g tation consomm e), P_g (resp. P_s) les pourcentages d'individus gr gaires (resp. solitaires) s' tant nourris au moins une fois au cours de la simulation, $Q1$ le premier quartile, $Q3$ le troisi me quartile, et Me la m diane. La figure 2.9 pr sente un exemple de cas o  le Crit re 1 est v rifi .

Nous pouvons d finir des crit res  quivalents pour identifier les paysages o  les solitaires sont avantageux par rapport aux gr gaires :

$$Q1(\overline{E}_s) > Q3(\overline{E}_g) \tag{C1_{sol}}$$

$$Me(\overline{E}_s) > Me(\overline{E}_g) \tag{C2_{sol}}$$

$$Q1(P_s) > Q3(P_g) \tag{C3_{sol}}$$

$$Me(P_s) > Me(P_g) \tag{C4_{sol}}$$

La v rification du Crit re 1 implique la v rification du Crit re 2. De m me, la v rification du Crit re 3 implique la v rification du Crit re 4 :

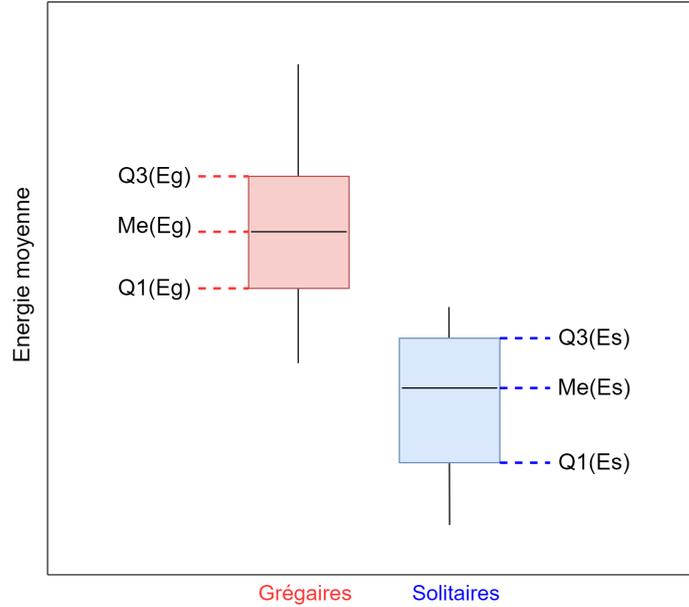


FIG. 2.9 – Exemple de cas de figure où le Critère 1 est vérifié. Le boxplot rouge représente les résultats des grégaires, et le bleu ceux des solitaires. $Q1(Eg)$, $Me(Eg)$ et $Q3(Eg)$ correspondent respectivement au premier quartile, médiane et 3ème quartile de l’énergie moyenne des grégaires. $Q1(Es)$, $Me(Es)$ et $Q3(Es)$ correspondent respectivement au premier quartile, médiane et troisième quartile de l’énergie moyenne des solitaires.

$$C1 \Rightarrow C2 \quad (2.11)$$

$$C3 \Rightarrow C4 \quad (2.12)$$

Dans la suite du manuscrit, les résultats présentés comme ceux vérifiant le Critère 2 seront ceux vérifiant le Critère 2 uniquement, et pas le Critère 1. De même, les résultats présentés comme ceux vérifiant le Critère 4 seront ceux vérifiant le Critère 4 uniquement, et pas le Critère 3.

2.4.2 Génération et sélection des paysages testés

Les différents paysages comparés lors des simulations ont été générés au préalable par un script Netlogo indépendant, i.e. un petit modèle à base d’agents. Afin d’explorer une grande variété de paysages, un total de 900 paysages ont été générés avec une couverture végétale allant de 5% à 95% par pas de 10%, un nombre de clusters de végétation égal à 1, 10 ou 50, une sinuosité de 0.5, 1 et 5 et 10 répliques par configuration.

On définit un cluster de végétation comme un groupe de cellules de végétation voisines, c’est-à-dire étant en contact par au moins l’une de leurs 4 faces. Les clusters sont générés par un agent “générateur de végétation”, se déplaçant d’une cellule à l’une de ses voisines possédant la valeur la plus élevée de $P \sim N(Nb_n, s)$ avec $Nb_n \in [0, 4]$ le nombre de cellules voisines libres d’une cellule (i.e. pas encore végétalisée) et s la

sinuosité, qui contrôle à quel point le cluster sera compact.

Les positions initiales des agents “générateurs” (i.e. l’origine des clusters) sont distribuées aléatoirement dans le monde. Notons que les clusters peuvent fusionner au cours de la création du paysage si deux clusters différents se touchent, ce qui permet la création de clusters de tailles différentes.

Pour caractériser les paysages simulés, nous avons choisi de calculer deux métriques paysagères : la dimension fractale (FD) et l’indice du plus grand patch (*largest patch index*, LPI). La dimension fractale mesure le niveau de complexité du paysage considéré, et se base sur les travaux de Mandelbrot (1982). Elle est comprise entre 1 (cluster de forme assez simple, contours lisses) et 2 (forme complexe, fractale) et a été calculée par l’algorithme de box-counting (Despland, 2003). La dimension fractale est une mesure qui a été très utilisée pour caractériser des paysages, notamment pour des études sur les locustes (Collett et al., 1998; Despland, 2003; Despland et al., 2004). Le LPI correspond au pourcentage de surface occupé par le cluster le plus grand du paysage (McGarigal, 1995). C’est également une mesure très utilisée dans la littérature (e.g. Griffith et al., 2000; Rossi and van Halder, 2010; Wu and Lu, 2019; Talukdar et al., 2021).

Pour sélectionner les paysages à utiliser lors de nos simulations parmi les 900 générés, nous avons calculé la médiane et les 1er et 3ème quartiles de la dimensions fractale FD et de l’indice LPI pour chaque couverture de végétation par pas de 10%. Nous avons sélectionné les 90 paysages les plus proches des médianes et quartiles calculés, afin de représenter la plus grande diversité possible de paysages en balayant de la manière la plus large possible l’ensemble des paysages générés (Figure 2.10). Une représentation graphique des paysages sélectionnés est disponible en Annexe 2.14.

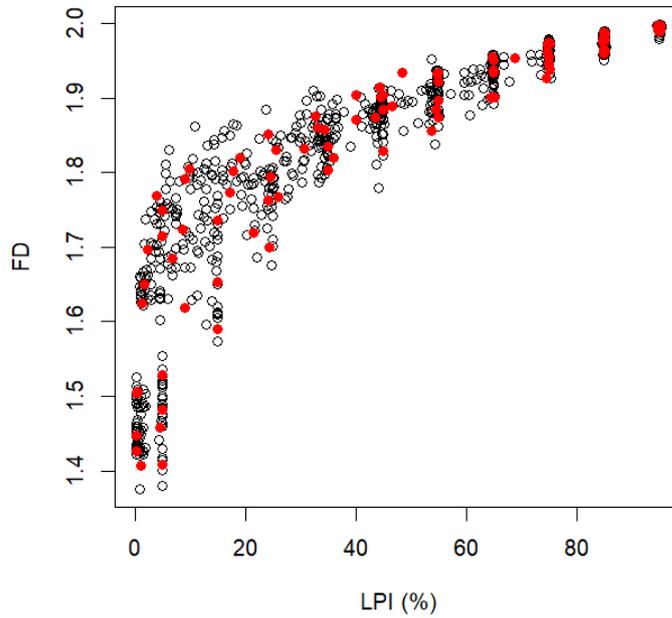


FIG. 2.10 – Graphe des valeurs de dimension fractale (FD) en fonction du largest patch index (LPI) pour chacun des 900 paysages générés. Chaque point représente un paysage, les points rouges représentent les paysages qui ont été sélectionnés pour l'exploration.

2.4.3 Résultats

Comparaison des résultats selon le jeu de valeurs de paramètres

Parmi les différents jeux de paramètres testés, seuls les jeux 5, 6, 10, 13 et 14 permettent d'obtenir des bandes larvaires parfois plus efficaces que les individus solitaires (Tab. 2.8). Ces jeux de paramètres ont plusieurs valeurs en commun, notamment $\Delta_{align} = 1$ (la longueur du rayon de la zone d'alignement) et $t_{max} = 10$ (le temps de digestion) (voir Tab. 2.5 pour le détail des valeurs pour chaque jeu de paramètres). D'autres valeurs de paramètres sont présentes sur 4 de ces 5 jeux : $R_a = 9$ (le rayon de vision), $R_r = 0.5$ (le rayon de la zone de répulsion) et $\Delta_{wo} = 9$ (la différence entre le poids d'alignement et le poids d'attraction). Ces paramétrisations correspondent à des cas où le rayon de vision (R_a) est le plus grand possible, avec une zone d'alignement (R_o) très large (7.5 fois plus que la zone d'attraction puisque $R_a = 9$, $R_r = 0.5$ et $R_o = 8$) et un poids important de la force d'alignement (4 fois plus élevé que pour la force d'attraction, puisque $w_o = 12$ et $w_a = 3$). Il s'agit donc de cas où l'alignement est très marqué au sein de la bande.

N°	Nb (C1+C2)	Paysages C1	Paysages C2
1	0	/	/
2	0	/	/
3	0	/	/
4	0	/	/
5	8	14, 21, 23, 40	7, 9, 12, 29
6	9	14, 21, 40	7, 9, 12, 23, 39, 33
7	0	/	/
8	0	/	/
9	0	/	/
10	5	14	9, 21, 23, 40
11	0	/	/
12	0	/	/
13	4	14, 23	21, 40
14	8	7, 14, 21, 23, 40	9, 12, 29
15	0	/	/

TAB. 2.8 – *Paysages pour lesquels les individus grégaires consomment en moyenne plus de ressources que les individus solitaires, pour chaque jeu de paramètres testé. N°: numéro du jeu de paramètres; Nb (C1+C2): nombre total de paysages avantageant les grégaires, càd vérifiant les critères C1 ou C2; Paysages C1: numéro des paysages vérifiant le Critère 1; Paysages C2: numéro des paysages vérifiant le critère C2 uniquement. Les Critères sont définis dans la partie 2.4.1.*

La Fig.2.11 représente les résultats obtenus pour chacun des 15 jeux de paramètres sur le paysage 14, qui est l'un des paysages pour lesquels l'avantage des grégaires est le plus marqué (Critère 1). Les résultats pour les grégaires fluctuent en fonction des jeux de paramètres pour un même paysage. En revanche, il y a très peu de variabilité en fonction du jeu de paramètres pour les résultats des solitaires, ce qui est attendu car le seul paramètre impactant les déplacements des solitaires est le rayon de vision R_a . Or, ce paramètre a des valeurs assez proches dans les jeux sélectionnés ($R_a = 6, 7$ ou 9), et n'a donc pas un impact très marqué sur les résultats des solitaires. Seuls les résultats obtenus avec le jeu n°7 se distinguent des autres, ce qui s'explique par le fait que c'est le seul jeu pour lequel le temps de digestion est différent ($t_{max} = 2$). Le raccourcissement du temps de digestion a pour effet direct de permettre aux individus de consommer plus de végétation sur une même durée de simulation : la valeur maximale théorique de E_{max} est alors égale à 333, contre $E_{max} = 100$ pour $t_{max}=10$.

Impact de la valeur de w_v sur l'énergie moyenne des grégaires

Parmi les jeux de paramètres sélectionnés pour l'exploration, 4 d'entre eux possèdent des valeurs de paramètres égales, à l'exception de w_v , le poids de la force d'attraction à la végétation. Cela nous permet de comparer entre elles ces simulations afin d'explorer l'impact de la valeur du poids de w_v sur le succès de la recherche de nourriture. La Fig 2.12 illustre les résultats obtenus pour ces jeux de paramètres (jeux numéros 3, 5, 6 et 10) sur les 5 paysages vérifiant le critère C1.

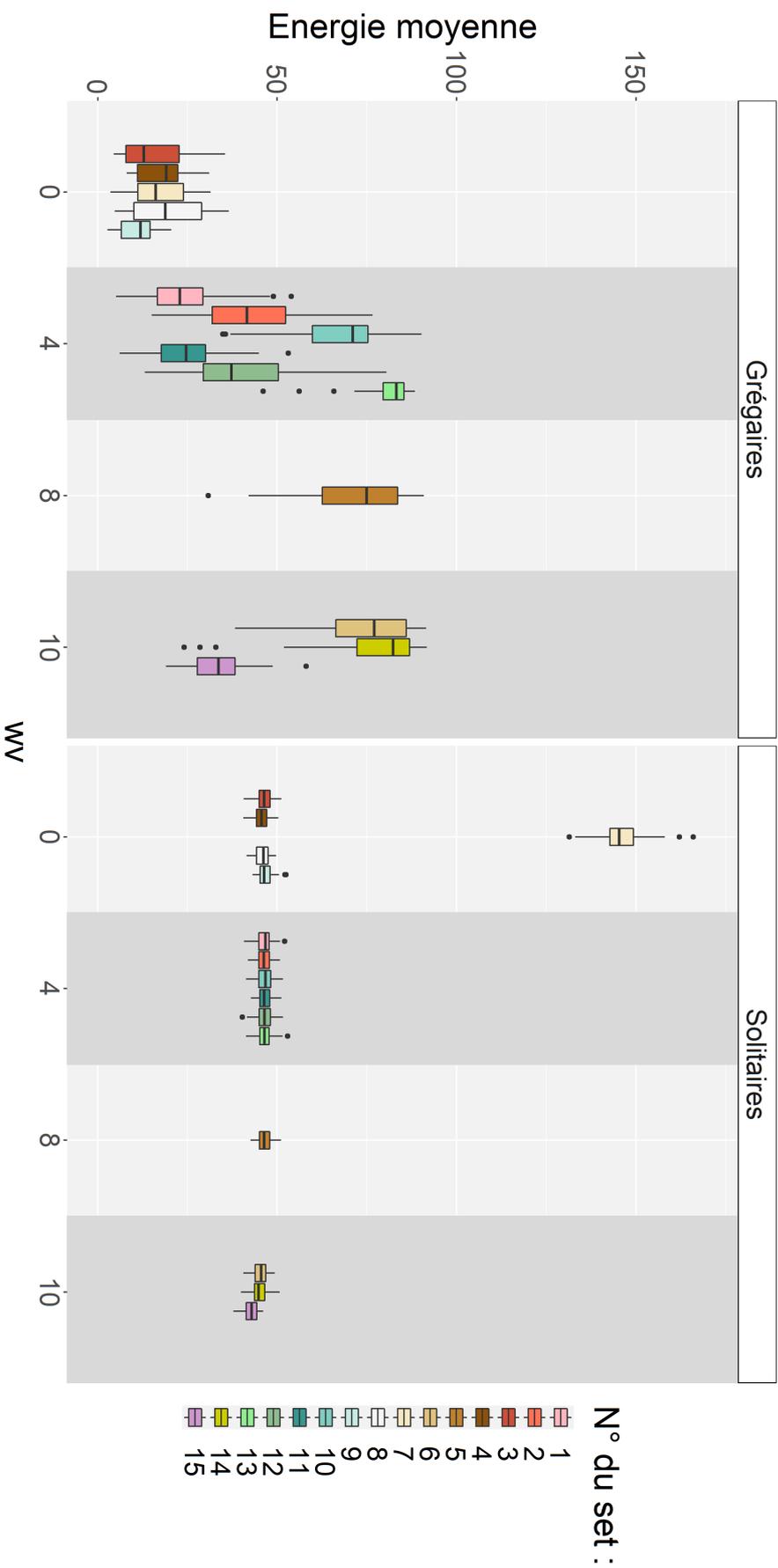


FIG. 2.11 – Energie moyenne accumulée par les individus grégaires et solitaires en fin de simulation sur le Paysage 14. Chaque boxplot représente les résultats obtenus pour chacun des 15 jeux de paramètres utilisé (50 répétitions par jeu de paramètres). La partie gauche de la figure regroupe les résultats obtenus pour les grégaires, et la partie droite correspond aux résultats des solitaires. Les boxplots sont regroupés par valeur de w_v , le poids d'attraction à la végétation.

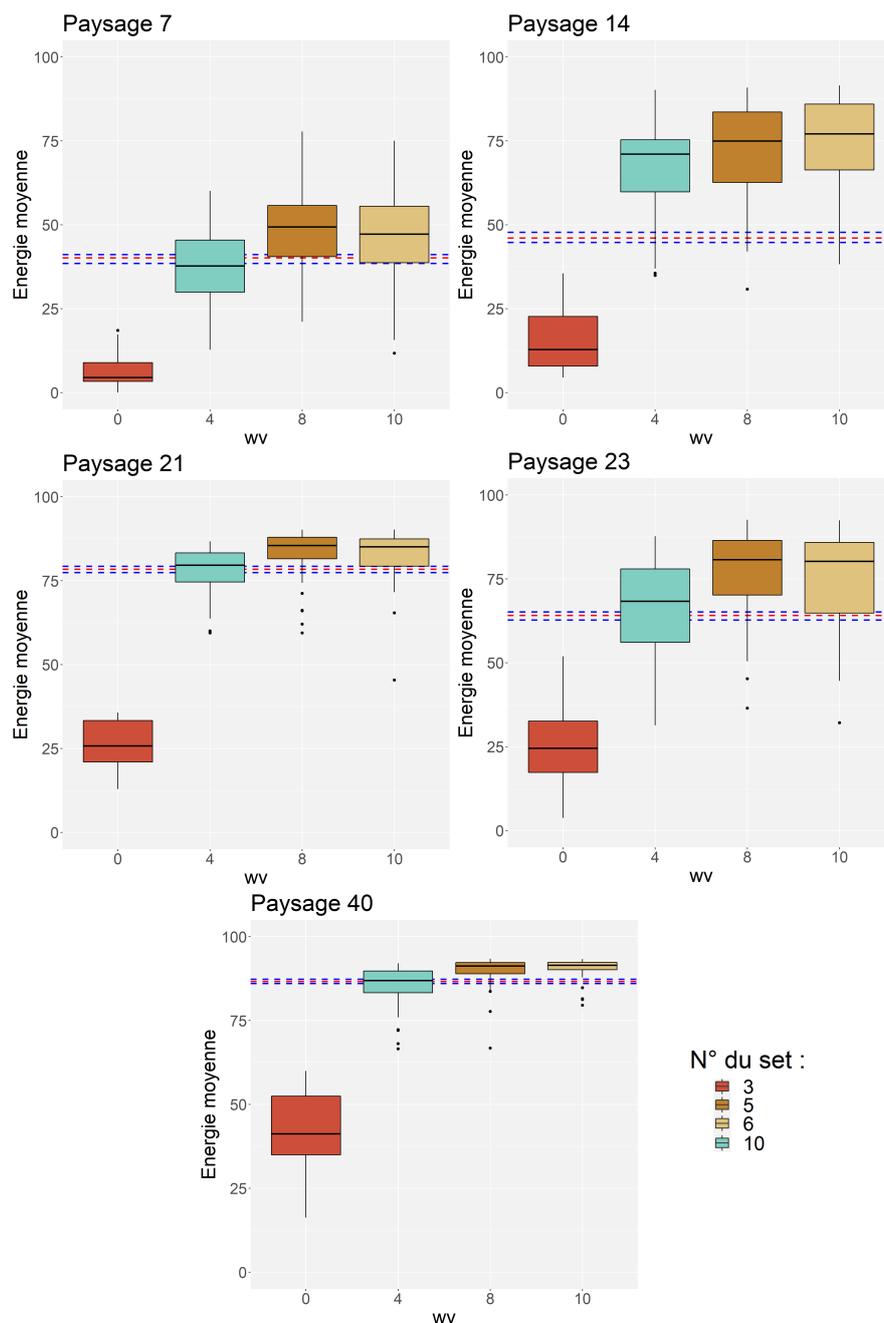


FIG. 2.12 – Comparaison du succès de la recherche de nourriture chez les grégaires en fonction de w_v sur les paysages 7, 14, 21 et 23. Les lignes rouge et bleues en pointillés représentent respectivement la médiane et les 1er et 3èmes quartiles de l'énergie moyenne des solitaires pour les jeux de paramètres 3, 5, 6 et 10.

Sur tous les paysages considérés, les simulations effectuées avec des individus grégaires vérifiant $w_v = 0$ donnent des résultats inférieurs à ceux des solitaires. Ce résultat était attendu, et démontre l'importance de rechercher de la nourriture au sein du groupe pour avoir de bons scores. En effet, lorsque $w_v = 0$, les individus grégaires se déplacent uniquement en fonction de leur voisins, sans jamais s'en éloigner, ce qui se traduit par des déplacements en ligne droite en raison de la forte polarisation du groupe. Seule la nourriture se trouvant exactement sur leur route est alors consommée.

La recherche de nourriture est donc un facteur important pour le succès des grégaires. Les meilleurs résultats sont généralement obtenus pour les simulations effectuées avec $w_v = 8$ ou 10 (Fig. 2.12). Pour la suite, seuls les résultats obtenus pour des jeux de paramètres vérifiant $w_v > 0$ seront présentés.

Caractérisation des paysages avantagent les grégaires

Les résultats des explorations indiquent que certains types de paysages favorisent les individus grégaires. Au total, 9 paysages permettent aux grégaires de surpasser les solitaires : 5 paysages selon le Critère 1 et 4 paysages selon le Critère 2. Ces paysages sont pour la grande majorité constitués d'un unique cluster de végétation, de forme plutôt compacte (Figures 2.14 et 2.15). Il s'agit de paysages où la couverture de végétation n'est pas trop élevée, avec une valeur de largest patch index LPI entre 5% et 45%, et une faible dimension fractale FD , comprise entre 1.4 et 1.8 (Fig. 2.13). Au delà de 45% de végétation dans le paysage, les solitaires sont avantagés (Fig. 2.13), et cet avantage est de plus en plus marqué à mesure que la couverture végétale augmente. Les boxplots de la nourriture moyenne consommée obtenus pour les individus simulés avec les jeux de paramètres vérifiant $w_v > 0$ sur les paysages vérifiant le Critère 1 sont disponibles en Annexe (Fig. B.1).

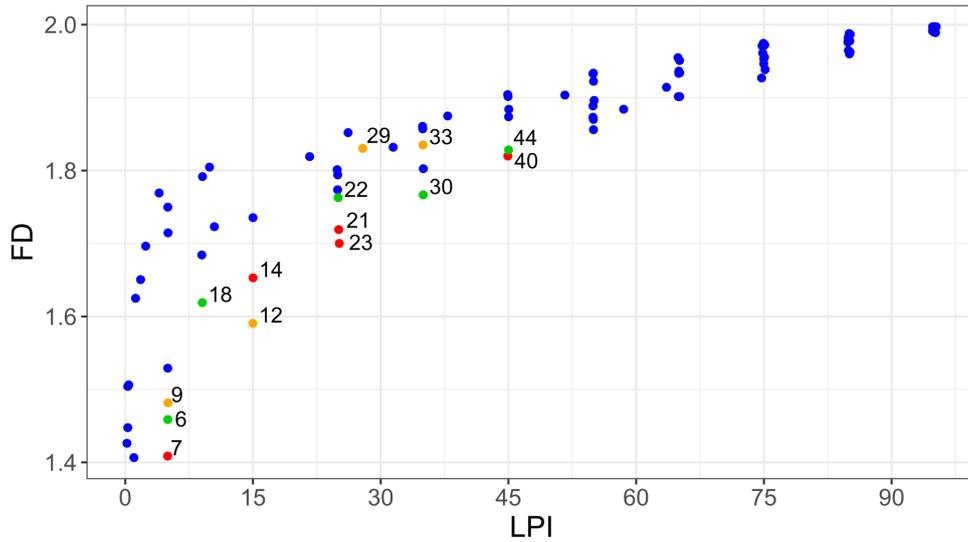


FIG. 2.13 – Visualisation des paysages pour lesquels les grégaires possèdent une quantité moyenne de ressources consommées supérieure à celle des solitaires à travers un nuage de points des valeurs de 'largest patch index' (LPI) et de dimension fractale (FD) de chacun des paysages testés. Les points rouges correspondent aux paysages pour lesquels le Critère 1 est vérifié. Les points orange correspondent aux paysages pour lesquels le Critère 2 est vérifié. Les critères sont définis en section 2.4.1. Les points verts correspondent à 5 paysages n'avantageant pas les grégaires, mais aux valeurs de FD et LPI proches de celles des paysages vérifiant le Critère 1. La numérotation des points correspond aux numéros de référence des paysages (cf. Fig. 2.14). Seuls les numéros des paysages présentés dans la suite de ce manuscrit (i.e. ceux apparaissant en rouge, orange ou vert) apparaissent dans le graphique par souci de lisibilité.

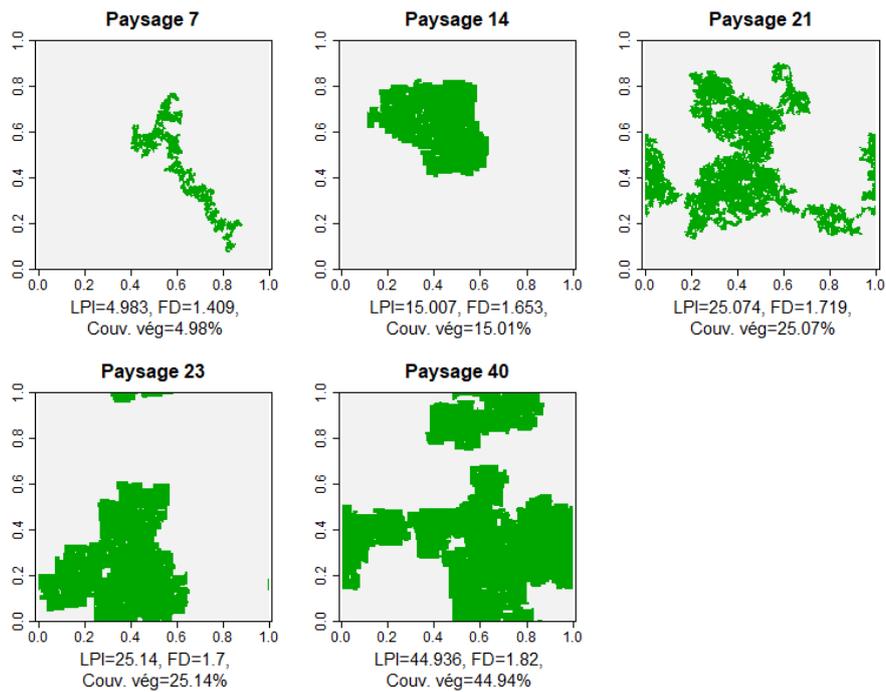


FIG. 2.14 – Paysages vérifiant le Critère 1 (voir section 2.4.1). Il s'agit des paysages représentés en rouge dans la figure 2.13.

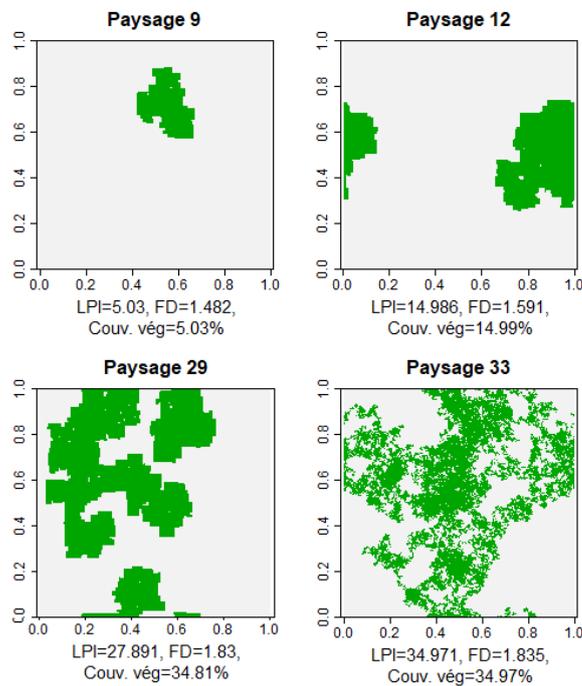


FIG. 2.15 – Paysages vérifiant le Critère 2 (voir section 2.4.1). Il s'agit des paysages représentés en orange dans la figure 2.13.

Afin de mieux comprendre ce qui caractérise les paysages avantageant les grégaires, nous avons choisis 5 paysages où les grégaires n'ont pas obtenus de meilleurs scores que les solitaires mais possédant des valeurs de *LPI* et *FD* proches de celles des paysages

vérifiant le Critère 1. Ces 5 paysages sont représentés en vert dans le graphique Fig. 2.13 et ils sont cartographiés dans la Fig. 2.16. Nous pouvons remarquer que 4 d'entre eux sont d'aspect plus sinueux que les paysages vérifiant le Critère 1 et le Critère 2. Les résultats obtenus sur ces paysages pour les simulations lancées avec les jeux de paramètres pour lesquels les résultats des grégaires dépassent parfois ceux des solitaires (jeux n° 5, 6, 10, 13 et 14, voir 2.8) sont disponibles sur la Fig. 2.17.

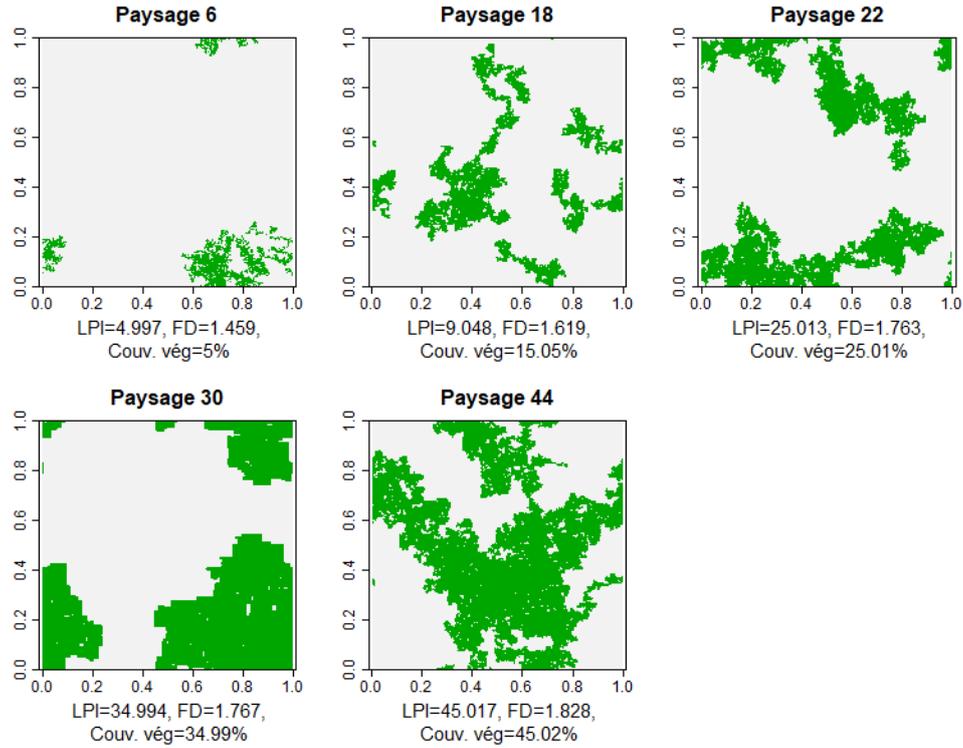


FIG. 2.16 – Exemples de paysages n'avantageant pas les grégaires, mais possédant des valeurs de LPI et FD proches de celles des paysages avantageant les grégaires, représentés en vert dans la Fig. 2.13.

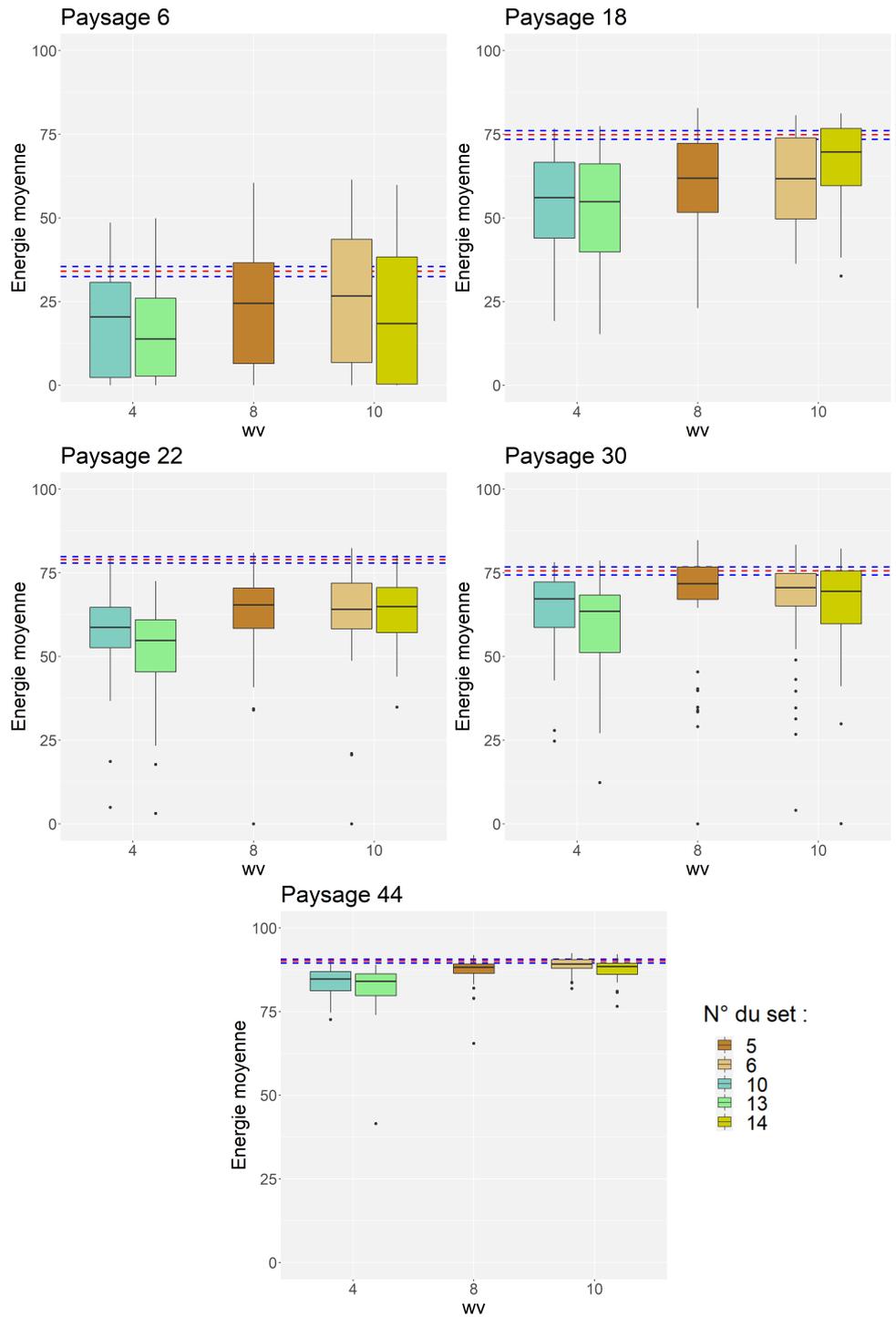


FIG. 2.17 – Énergie moyenne accumulée par les grégaires sur les paysages 6, 18, 22, 30 et 44, représentés en vert dans la Fig. 2.13. Seuls les résultats obtenus pour les jeux de paramètres 5, 6, 10, 13 et 14 sont représentés. Les lignes rouges et bleues en pointillés représentent respectivement la médiane et les premiers et 3èmes quartiles de l'énergie moyenne des solitaires pour ces mêmes jeux de paramètres.

Proportion d'individus ayant pu se nourrir au moins une fois

Nous pouvons remarquer un effet du LPI sur la proportion d'individus nourris. En effet, au delà de 40% de végétation dans le paysage, les individus se sont généralement tous nourris au moins une fois, pour les grégaires comme pour les solitaires (Fig. 2.18). En dessous de 40% de végétation, les médianes sont globalement plus élevées chez les grégaires que chez les solitaires. Les cas pour lesquels la médiane de la proportion d'individus solitaires nourris est supérieure à celle des grégaires sont extrêmement rares et ne concernent que quelques paramétrisations et quelques paysages (Tab. 2.9). Les paysages en question contiennent peu de végétation, et un LPI inférieur à 5% (Fig. 2.18). Les deux seuls cas où la proportion de solitaires nourris dépasse celle des grégaires nourris selon le Critère $C3_{sol}$ ($Me(\overline{E}_s) > Me(\overline{E}_g)$, voir section 2.4.1) concerne la paramétrisation 9 pour les paysages 3 et 4. Dans les cas les plus extrêmes, la variabilité est très élevée chez les grégaires et dépend probablement grandement de la direction initiale prise par le groupe. C'est le cas par exemple pour le paysage 6 (Fig. 2.19), composé d'un cluster sinueux, situé aux bordures du paysage (Fig. 2.16). Nous pouvons remarquer que certains des paysages qui ne validaient pas les Critères 1 et 2 vérifient en revanche les Critères 3 ou 4, notamment les paysages 6, 18, 22 et 30 (Fig. 2.18). Les paysages 7, 14, 21 et 23 vérifient pour certaines paramétrisations à la fois le Critère 1 et le Critère 3 (Tab. 2.9). Il s'agit donc de cas où les individus grégaires sont particulièrement avantagés par rapport aux individus solitaires, puisqu'ils possèdent à la fois une énergie moyenne et une proportion d'individus nourris beaucoup plus élevés.

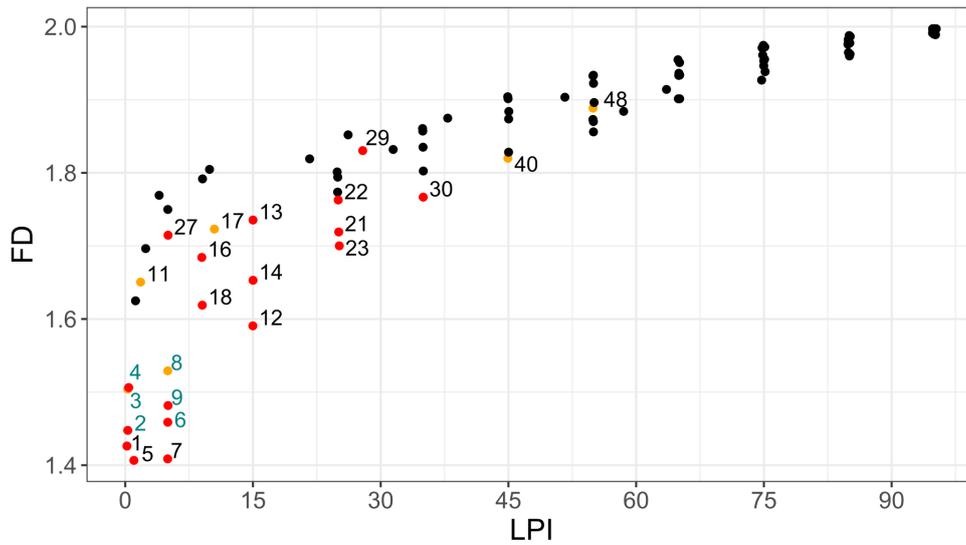


FIG. 2.18 – Visualisation des paysages permettant à une plus grande proportion de grégaires de se nourrir au moins une fois à travers un nuage de points des valeurs de largest patch index (LPI) et dimension fractale (FD) de chacun des paysages testés. Les points rouges correspondent aux paysages pour lesquels le Critère 3 est vérifié pour au moins un jeu de valeurs de paramètres. Les points orange correspondent aux paysages pour lesquels uniquement le Critère 4 est vérifié pour au moins un jeu de valeurs de paramètres. Les critères sont définis en Section 2.4.1 La numérotation des points correspond aux numéros de référence des paysages (cf. Fig. 2.14). Les numéros de paysages apparaissant en vert sont ceux pour lesquels les solitaires obtiennent des résultats supérieurs à ceux des grégaires pour certaines paramétrisations (voir Tab. 2.9). Tous les autres paysages ont des valeurs égales pour les solitaires et les grégaires (tous les individus se sont nourris au moins une fois). Seuls les numéros des paysages vérifiant les Critères 3 et 4 apparaissent dans le graphique par souci de lisibilité.

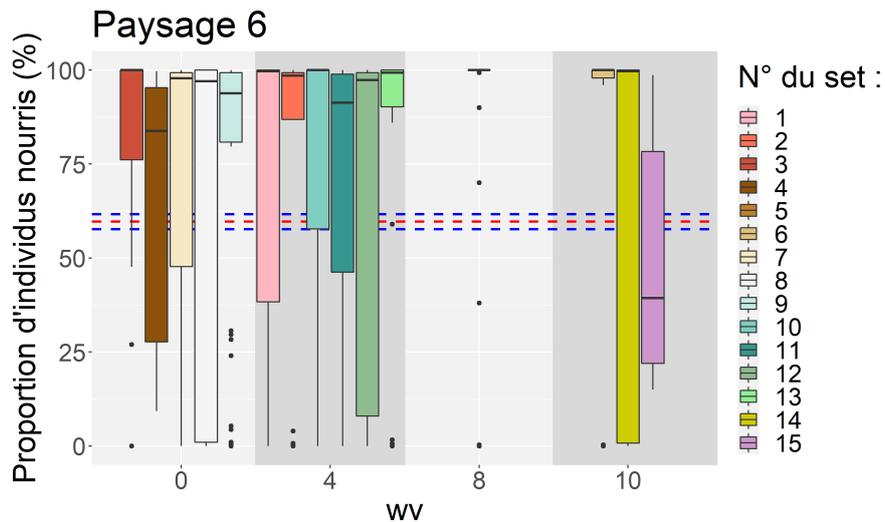


FIG. 2.19 – Proportion d'individus nourris (en %) pour chaque paramétrisation, sur le Paysage 6. Les lignes rouge et bleues en pointillés représentent respectivement la médiane et les premiers et 3èmes quartiles de la proportion de solitaires nourris.

N°	Nb C3	Nb C4	P. C1+C3	P. C3 _{sol}	P. C4 _{sol}
1	12	8	/	/	8
2	15	7	/	/	/
3	15	7	/	/	/
4	13	8	/	/	3
5	14	7	14,21,23	/	/
6	15	5	14,21	/	/
7	12	10	/	/	3
8	10	12	/	/	3
9	12	7	/	3,4	2
10	14	6	14	/	/
11	15	6	/	/	/
12	14	8	/	/	/
13	15	7	14,23	/	/
14	15	7	7,14,21,23	/	/
15	10	9	/	/	6,8,9

TAB. 2.9 – Résumé des paysages avantageant les grégaires ou les solitaires concernant la proportion d’individus nourris, pour chaque jeu de paramètres testé. Les numéros des jeux de paramètres sont spécifiés dans la première colonne (N°). Les colonnes Nb C3 et Nb C4 correspondent au nombre de paysages avantageant les grégaires selon les Critères 3 et 4 respectivement. La colonne P. C1+C3 comporte les numéros des paysages vérifiant les Critères 1 et 3 pour les grégaires (et donc également les Critères 2 et 4, moins restrictifs). Enfin, les colonnes P.C3_{sol} et P.C4_{sol} correspondent aux numéros des paysages avantageant les solitaires selon les Critères C3_{sol} et C4_{sol}. Les différents Critères sont définis dans la partie 2.4.1.

2.5 Discussion

Nous avons développé un modèle à base d’agents destiné à explorer quels types de paysages avantageaient les larves de locustes en phase grégaire par rapport aux larves solitaires, en terme de collecte de nourriture. Nous avons calibré le modèle pour obtenir 15 paramétrisations qui reproduisent des patrons connus des déplacements des groupes de locustes en bandes larvaires. Puis, nous avons effectué 135 000 simulations sur 90 paysages afin de comparer les différences en terme de nourriture consommée chez les grégaires et les solitaires. Pour 9 paysages, certaines paramétrisations menaient à un meilleur succès des grégaires à utiliser la ressource que les solitaires. De plus, pour les paysages testés contenant le moins de ressources (avec une couverture végétale < 40%), les proportions d’individus nourris au moins une fois étaient supérieures à celles des solitaires pour les grégaires. Ce résultat met en lumière un avantage à être grégaire : dans un environnement où la ressource est moins abondante, un plus grand nombre de grégaires que de solitaires parvient à se nourrir au moins une fois. Ainsi, nous avons identifié des conditions de distribution spatiale de la ressource où la stratégie de comportement grégaire pouvait être favorisée par rapport à celle de comportement solitaire.

Dans cette partie, nous commencerons par discuter des caractéristiques des paysages avantageux pour les grégaires dans notre modèle, nous poursuivrons sur l’efficacité de la recherche de nourriture en groupe chez les bandes larvaires de locustes, puis nous discuterons des limites et points forts de ce modèle ainsi que des perspectives pour de futures études.

2.5.1 Caractéristiques des paysages avantageux pour les grégaires

Nos résultats montrent que les paysages avantageant les grégaires sur le critère de l'énergie moyenne accumulée partageaient plusieurs caractéristiques communes. Les paysages sont généralement constitués d'un unique cluster de végétation (seul le paysage 29 possédait deux clusters adjacents), avec un *LPI* compris entre 5% et 45% et une dimension fractale comprise entre 1.4 et 1.8. La majorité de ces paysages sont constitués de clusters très compacts (peu étalés et peu sinueux). Ce résultat est en accord avec plusieurs études qui ont montré que la recherche de nourriture en groupe était favorisée dans des environnements où la ressource était rare et concentrée à certains endroits, tandis que les stratégies solitaires étaient avantagées en milieu homogène (Reuter et al., 2016; Lihoreau et al., 2017; Georgiou et al., 2021, 2022; Nauta et al., 2022). Dans leur étude sur les tendances évolutives des bancs de poissons dans des environnements hétérogènes, Reuter et al. (2016) montrent également que le succès du banc est plus marqué quand la nourriture est agrégée dans un cluster de taille intermédiaire, mais supérieure à celle du banc. Les environnements où la ressource est divisée en plusieurs petits clusters de nourriture, de taille inférieure à celle du banc, ne permettent pas au groupe de s'y nourrir efficacement, et les environnements où la nourriture est concentrée dans un cluster de taille trop importante n'avantage pas plus le banc que les poissons solitaires. Ce résultat va dans le même sens que ce que nous avons observé avec notre modèle, où les paysages avantageant le plus les grégaires sont composés d'un cluster de nourriture plus grand que la taille de la bande.

Nous pouvons remarquer que parmi les paysages avantageux pour les grégaires, la plupart présentent un cluster de végétation central. Cela s'explique par le fait que l'initialisation des groupes grégaires se fait au centre du paysage dans notre modèle. Ainsi, les paysages végétalisés au centre vont artificiellement conférer un avantage initial aux grégaires par rapport aux solitaires, qui, eux, sont éparpillés dans le paysage. Cette initialisation des grégaires au centre du paysage pourrait donc biaiser les résultats en faisant ressortir les paysages possédant de la végétation au centre, sans que l'avantage ne vienne véritablement des déplacements en groupe des grégaires. Cependant, certains paysages comme le 9 ou le 12 avantagent les grégaires mais ne possèdent pas de végétation au centre. À l'inverse, certains paysages possédant un centre végétalisé comme le 18 ou le 44 n'avantage pas les grégaires. Il semblerait donc que la structuration de la ressource soit plus importante que le fait de posséder de la végétation en son centre. De plus, le simple fait de se trouver sur de la végétation ne suffit pas à assurer un avantage aux grégaires. Nos simulations montrent que la capacité du groupe à changer de direction rapidement tout en gardant sa cohésion est très importante pour qu'il parvienne à rester sur un cluster de nourriture une fois qu'il arrive en bordure de celui-ci. Un groupe possédant une inertie trop importante peut traverser un patch de végétation et continuer à avancer dans des zones non végétalisées, ce qui aura un impact direct sur la survie des individus du groupe. La paramétrisation des mouvements de groupes joue donc également un rôle important dans le succès des grégaires, comme l'attestent les résultats par jeux de valeurs de paramètres utilisés. Nous pouvons en effet remarquer que les cas où les grégaires sont avantagés pour l'énergie moyenne accumulée ne concernent que certaines paramétrisations (Tab. 2.8). Cela nous conforte dans l'idée qu'un avantage des grégaires

sur les solitaires de part leurs déplacements en groupe est bien réel dans notre modèle, et n'est pas juste dû à un biais induit par l'initialisation des grégaires.

Afin de mieux comprendre ce qui caractérisait précisément les paysages avantageux pour les grégaires et ce qui les différenciait des autres paysages, nous nous sommes intéressés aux caractéristiques de quelques paysages n'avantageant pas les grégaires, mais possédant des valeurs de LPI et dimension fractale les plus proches de ces paysages avantageux. Contrairement à ce qui était attendu, ceux-ci pouvaient être d'aspects très différents, parfois très sinueux et complexes malgré des valeurs de FD très proches (voir paysages 6, 18, 22 et 44 Fig 2.16). Ces importantes différences entre paysages considérés comme proches ne nous a pas permis d'explorer plus finement quelles étaient les autres caractéristiques rendant un paysage avantageux pour les grégaires, bien que la sinuosité semble jouer un rôle. La dimension fractale à elle seule ne suffit pas pour caractériser toute la complexité d'un paysage, et, dans notre cas, ne suffit pas pour discriminer les paysages avantageux pour les grégaires des autres paysages. D'autres métriques seraient peut-être plus adaptées pour capturer la sinuosité et l'étalement d'un paysage, qui semblent impacter le succès des grégaires.

Caractériser la forme d'un cluster peut s'avérer difficile, et la plupart des métriques, comme la dimension fractale, permettent plutôt de quantifier la complexité géométrique d'un paysage que la forme réelle des patches le composant (McGarigal, 2015). Parmi les métriques pouvant caractériser la forme d'un cluster, nous pouvons citer l'indice de diversité DI , proposé par (Patton, 1975), qui compare la forme d'un cluster à celle d'un carré de taille équivalente: $DI = \frac{p_{ij}}{2\sqrt{a_{ij}\pi}}$, avec p_{ij} le périmètre du patch ij et a_{ij} l'aire du patch ij . Contrairement au simple ratio périmètre-aire (p_{ij}/a_{ij}), cet index a l'avantage de ne pas être dépendant de la taille du cluster considéré. Le calcul sur R avec les fonctions de calcul d'aire et de périmètre de `landscapemetrics` permet par exemple de discriminer efficacement les paysages 40 ($DI = 3.73$) et 44 ($DI = 12.55$), qui diffèrent de part l'étalement et la sinuosité de leur cluster. Le paysage 40, qui avantage les grégaires, est plus compact, plus proche d'une forme carrée que le paysage 44, plus étalé et sinueux. Une caractérisation de la longueur des bordures des clusters composant un paysage pourrait également compléter les informations obtenues avec la dimension fractale et le LPI , par exemple par le calcul de l'indice de la densité des bordures (*edge density*): $ED = \frac{\sum_{k=1}^n e_k}{A}$, avec e_k la longueur totale des bordures du patch k et A l'aire totale du paysage (en m^2). Les valeurs de ED , calculées sur R avec le package `landscapemetrics` permettent elles aussi de distinguer les paysages 40 ($DI = 7.37$) et 44 ($DI = 28.68$), le paysage 40 étant plus compact et comprenant donc moins de bordures que le 44. L'indice de diversité ou l'indice de *total edge* permettraient donc probablement de mieux caractériser la forme des paysages étudiés, et donc de mieux comprendre quels types de paysages avantagent les grégaires ou les solitaires.

Nous pouvons remarquer que les structures paysagères qui favorisent les individus grégaires dans notre modèle sont comparables à celles qui favorisent la grégarisation. En effet, les paysages présentant des clusters de végétation compacts de taille petites à intermédiaires favorisent le regroupement des individus à un même endroit. Sur un petit espace, les chances de dépasser une certaine densité de population, per-

mettant de passer en phase grégaire, sont plus grandes. Ce résultat a été observé aussi bien en laboratoire (Bouaïchi et al., 1996; Despland and Simpson, 2000) que sur le terrain (Kennedy, 1939; Ellis and Ashall, 1957). Les travaux expérimentaux et de modélisation menés par Collett et al. (1998) sur les effets de la distribution spatiale de la ressource sur la grégarisation sur une petite échelle spatiale (de l'ordre du mètre) vont également dans ce sens. Leur étude montre également que pour grégariser, le regroupement de la ressource est un facteur plus important que le nombre d'individus, et que la densité de population à atteindre pour grégariser est moins élevée sur de petits habitats condensés. Plus récemment, Georgiou et al. (2021) ont développé un modèle d'équation aux dérivées partielles multi-populationnel dont les résultats montrent que le regroupement de la nourriture réduit le temps et la proportion de grégaires nécessaires dans la population pour former des groupes grégaires. D'après ces études et nos résultats, un environnement constitué de peu de ressources très concentrées sur de petites surfaces serait alors à la fois favorable à la formation de groupe, à la grégarisation (qui peut survenir en quelques heures seulement), et à la recherche de nourriture en groupe. Ce type d'environnement permettrait alors à la fois de créer des groupes et de sélectionner le comportement grégaire, qui aurait plus de chance de survivre que des individus ayant un comportement solitaire.

2.5.2 Caractéristiques individuelles impactant la recherche de nourriture des groupes grégaires

Nous avons vu que les résultats de nos simulations peuvent être très variables pour un même jeu de paramètres et sur un même paysage chez les grégaires. Cela souligne l'importance de la direction initiale choisie par le groupe, qui pourra les mener directement sur un cluster de végétation ou au contraire les diriger dans une zone non-végétalisée. Cependant, l'avantage pris par les groupes grégaires se dirigeant par hasard dans la bonne direction pourrait être suffisamment fort pour contrebalancer les pertes subies dans les groupes ayant choisi la mauvaise direction. De plus, la proportion d'individus ayant pu se nourrir au moins une fois au cours de la simulation est plus élevée chez les grégaires que les solitaires lorsque la couverture végétale est peu abondante ($< 40\%$). Nous observons en revanche très peu de cas où la médiane de la proportion d'individus nourris est supérieure chez les solitaires : seulement 6 paysages sur 90. Pour toutes les paramétrisations, et donc pour tous les types de déplacements de groupes que nous avons modélisés, les grégaires parviennent donc à se nourrir autant ou en plus grande proportion que les solitaires sur la quasi-totalité des paysages que nous avons testé. En considérant que les individus n'ayant pas pu se nourrir au moins une fois dans le modèle ne peuvent survivre, cela indique un plus fort taux de survie potentiel chez les grégaires que chez les solitaires. Dans un environnement très hétérogène où la ressource est agrégée en certains endroits, les bénéfices apportés par le fait de trouver des clusters de végétation et de se partager la ressource pourraient alors contre-balancer les effets néfastes d'un mauvais choix de direction.

La comparaison des résultats des grégaires en fonction du poids du vecteur force d'attraction à la végétation illustre l'importance d'inclure cette force attractive dans le modèle pour observer des résultats bénéfiques pour les grégaires. En effet, les simula-

tions effectuées avec un poids nul ($w_v = 0$) donnent les résultats les plus bas en terme d'énergie moyenne atteinte par les grégaires, et ne permettent jamais de faire mieux que les solitaires. Le fait de rechercher de la nourriture au sein du groupe est essentiel, le simple fait d'être grégaire et de suivre le groupe sans s'en éloigner ne permet pas de se nourrir en grande quantité. Nous montrons donc qu'il est fort probable que les larves de locustes se déplaçant en groupe dans la nature ont bien des interactions entre-elles mais également avec la végétation dans leurs décisions de direction et comportement. Ces résultats sont en accord avec les travaux de Dkhili et al. (2019), qui montrent que la présence de végétation est importante dans la décision de marcher ou non. En revanche, il est intéressant de noter que le poids d'attraction à la végétation ne semble pas (ou très peu) impacter les résultats concernant la proportion d'individus ayant pu se nourrir. En effet, les paramétrisations avec $w_v = 0$ pour les grégaires permettent elles-aussi d'obtenir des résultats supérieurs à ceux des solitaires : pour chacune de ces paramétrisations, sur une douzaine de paysages différents, un plus grand nombre de grégaires que de solitaires parvient à se nourrir. Nous pouvons toutefois remarquer que les deux seuls cas où les solitaires surpassent les grégaires selon le critère $C3_{sol}$ concernent des simulations effectuées avec la paramétrisation n°9, avec $w_v = 0$. Mais au vu du nombre élevé de cas où les grégaires surpassent les solitaires sur cette même paramétrisation, la raison de cet avantage des solitaires semble être plutôt liée à la nature du paysage qu'aux valeurs des paramètres.

Parmi les différents jeux de paramètres utilisés pour les simulations, nous avons pu remarquer que ceux permettant aux grégaires d'obtenir les meilleurs résultats possédaient un rayon de vision important, avec une zone d'alignement très large (7.5 fois plus que la zone d'attraction), et un poids important de la force d'alignement (4 fois plus élevé que pour la force d'attraction). Il s'agit donc de paramétrisations où l'alignement est très marqué au sein de la bande. Dans notre modèle, un fort alignement permet de se nourrir plus efficacement à l'échelle individuelle. En effet, les individus vont avoir tendance à se positionner parallèlement à leurs voisins, ce qui facilite l'accès à la ressource au niveau individuel en limitant le nombre d'individus situés à l'arrière de la bande (ce qui donne lieu à la forme de banane caractéristique des bandes larvaires évoluant dans de la végétation (Dkhili et al., 2017)). Mais l'alignement permet également de se nourrir plus efficacement à l'échelle du groupe, car celui-ci peut alors balayer un espace plus vaste, ce qui maximise les chances de trouver un cluster de ressource. De plus, l'alignement facilite le transfert d'information au sein du groupe (Couzin et al., 2002). Un fort alignement permet donc à la fois une meilleure localisation de la ressource et un meilleur partage de celle-ci au sein du groupe.

Nous avons abordé plus haut dans la Discussion la question de la capacité du groupe à changer de direction rapidement, tout en restant uni, qui est très importante pour parvenir à rester sur un cluster de nourriture une fois sa bordure atteinte. Un groupe possédant une inertie trop importante peut traverser un cluster de végétation et poursuivre sa route dans des zones non végétalisées. Lei et al. (2020) montrent dans leurs travaux sur les mouvements collectifs des bancs de poissons qu'il est possible de modéliser fidèlement les déplacements des bancs en ne faisant se déplacer les agents qu'en fonction de leurs deux plus proches voisins. Si ce principe se vérifie chez les locustes, dans un contexte de fort alignement comme dans notre modèle, cela pourrait

se traduire par un changement de direction facilité en cas de nourriture détectée sur les bordures de la bande. Si une partie des individus trouve de la ressource et se dirige vers celle-ci, cela va impacter les déplacements des voisins, et donc de proche en proche potentiellement la direction prise par le groupe entier. La recherche de nourriture pourrait alors être encore plus efficace.

2.5.3 Limites, points forts et perspectives du modèle

Le modèle est une simplification de la réalité, il n'est pas possible d'y représenter tous les processus impliqués dans la marche des bandes larvaires. Il permet néanmoins la compréhension de certains processus, et d'explorer la plausibilité de certaines hypothèses. Dans cette section, nous discuterons des limites, points forts et perspectives du modèle.

Tout d'abord, le choix de l'échelle spatiale ou temporelle conditionne les processus que nous pouvons représenter dans notre modèle. Dans notre cas, un pas de temps représente 10s. Cette échelle temporelle ne permet pas de prendre en compte des processus se déroulant à une échelle de temps plus fine, tels que le stop-and-go. Le stop-and-go est une caractéristique importante des déplacements des bandes larvaires : chaque individu se déplace de manière intermittente, en alternant période de marche et courtes pauses. Il a été montré par Bazazi et al. (2012) que la durée de la pause est très corrélée avec une probabilité de tourner, ce qui suggère que les pauses permettent aux locustes de changer leur direction. Ces pauses se produisent sur des intervalles de temps inférieurs à 10s, ce qui ne nous permet pas de les représenter dans le modèle (Ariel et al. (2014) rapportent en arène des durées moyennes de pause de 2.3s et des durées moyennes de marche de 4s). Cependant, le fait de considérer un pas de temps plus petit que la seconde ne nous permettra pas, en terme de temps de calculs, de modéliser 300 locustes pendant 10000 secondes. Il serait nécessaire de considérer moins d'individus dans le modèle ou bien de simplifier les processus représentés.

La durée totale d'une simulation est de 1000 pas de temps de 10s, ce qui représente environ 3h de vie d'un locuste. Nous ne prenons donc pas non plus en compte les processus survenant sur des temps plus longs. Nous ne considérons pas, par exemple, les périodes de mues, qui peuvent causer l'arrêt d'une bande si la majorité des individus est sur le point de muer ou viennent de muer (Ellis and Ashall, 1957), ni les cycles de vie des individus (naissance, reproduction et mort). Enfin, cette échelle ne nous permet pas non plus de représenter la variabilité temporelle de la ressource. Nous ne considérons pas non plus les différents comportements autres que la marche qui surviennent au cours d'une journée, à savoir : les bains de soleils (en début et en fin de journée) et le perchage (le midi, aux heures les plus chaudes) (Uvarov, 1977). Ces différents comportements ont un impact direct sur les déplacements de la bande. Par exemple, il a été observé sur le terrain par Ellis and Ashall (1957) sur une bande de *S. gregaria* que la proportion d'individus se déplaçant, ainsi que la vitesse de la bande, étaient maximales le matin entre 8h et 9h et l'après-midi vers 16h. A l'échelle individuelle, la vitesse était maximale aux heures les plus chaudes (entre 11h et 14h), mais minimale à l'échelle du groupe sur cette même période, car les individus cherchent à se percher plutôt que de marcher pour éviter la chaleur (Ellis and Ashall, 1957). Plus récemment, Piou et al. (2022) ont suivi une bande de *Schistocerca cancellata* en

Argentine, et on observé que les périodes où elle se déplaçait le plus étaient entre 10h et 13h et entre 15h et 18h. Dans notre modèle, nous considérons 3h de marche continue, qui pourraient donc correspondre aux déplacements d'une bande le matin ou en milieu d'après-midi, aux heures où l'activité de la bande est maximale. Cela revient donc à suivre les déplacements d'une bande larvaire sur l'une des deux périodes de la journée où elle est la plus active, et donc d'approcher la quantité de ressource qu'elle aurait consommé au cours d'une journée complète.

Nous avons également fait des choix de simplification pour la représentation de la végétation. Nous ne prenons par exemple pas en compte la structure en trois dimensions de la végétation, ni l'impact direct qu'elle aurait sur les déplacements de groupes. Il a été observé sur le terrain que la densité de végétation réduit la distance journalière parcourue par des bandes pour plusieurs espèces de locustes, notamment pour *Schistocerca gregaria* (Kennedy, 1939), *Locusta migratoria*, (Tsyplenkov, 1953), *Calliptamus italicus* (Vasil'ev, 1962), *Nomadacris septemfasciata* (Lea, 1935; Yule, 1959; Dean, 1967), ou encore *Schistocerca cancellata* (Piou et al., 2022). Le ralentissement de la bande dans de la végétation émerge néanmoins dans notre modèle, de part le fait que les individus s'immobilisent pour se nourrir, puis adoptent leur vitesse minimum, car les larves se déplacent moins vite après avoir mangé (Dkhili et al., 2019). Ensuite, elles ne reprennent leur vitesse par défaut que si elles sont de nouveau en recherche de nourriture et ne se trouvent pas déjà sur de la végétation. Si une partie importante des individus se trouve dans de la végétation, cela entraîne donc un ralentissement général de la bande .

Nous considérons que les cellules de végétation contiennent toutes la même quantité de nourriture, et possèdent toutes le même apport nutritif. La prise en compte des besoins nutritionnels d'un individu et la distribution des nutriments dont il a besoin sur un paysage sont des éléments qui peuvent impacter les stratégies de recherches de nourriture (Lihoreau et al., 2017). Dans le cas des locustes, il a été montré en laboratoire par Bazazi et al. (2011) que l'état nutritionnel de larves du criquet pèlerin pouvait affecter les déplacements du groupe. Trois régimes ont été testés sur des individus qui ont ensuite été placés seuls ou en groupe dans une arène circulaire : un régime composé d'un fort niveau de protéines et un faible niveau de glucides, un régime équilibré, et un régime avec un fort niveau de glucides et un faible niveau de protéines. Les différents régimes testés n'impactent pas la vitesse des locustes se déplaçant seuls, mais a un effet sur les locustes en groupes. Il a notamment été observé que les individus testés avec le régime présentant un faible taux de protéines se déplaçaient 40% plus vite que ceux ayant reçus un fort niveau de protéines. De plus, la proportion d'individus se déplaçant était significativement plus élevée pour les individus ayant été nourris avec un faible niveau de protéines. La prise en compte de l'aspect nutritionnel dans le modèle pourrait donc avoir une influence sur les déplacements de groupes, et donc possiblement impacter les résultats. Dans leur étude sur la recherche de nourriture en groupe dans un environnement nutritionnel complexe, Lihoreau et al. (2017) montrent à l'aide d'un modèle à base d'agents que la recherche de nourriture en groupe est avantagée en environnement hétérogène, où les ressources complémentaires sur le plan nutritif sont rares et agrégées. Ainsi, bien que l'aspect nutritionnel soit important à considérer, les conclusions concernant l'impact de la structuration du paysage sur le succès en terme de recherche de nourriture sont similaires aux résultats

d'autres études ne prenant pas en compte la qualité nutritive de la ressource: de manière générale, la ressource étalée et homogène favorise les individus seuls, tandis que la ressource agrégée et hétérogène favorise plutôt les groupes (e.g. Reuter et al., 2016; Georgiou et al., 2021, 2022; Nauta et al., 2022). Ce résultat important va dans le même sens que ce que nous observons avec notre modèle. Il serait intéressant d'intégrer l'aspect nutritionnel de la végétation dans le modèle, afin de voir si ce résultat se vérifie toujours en considérant plusieurs types d'apports de la végétation.

Ce modèle permet pour la première fois de comparer le succès en terme de recherche de nourriture entre des larves de locustes grégaires et solitaires, en fonction de la distribution spatiale de la végétation et des paramètres de déplacements de la bande. Les travaux de Dkhili et al. (2017), portant sur les caractéristiques des déplacements des bandes larvaires, se déroulent sur sol nu, tandis que les travaux de Georgiou et al. (2021, 2022) explorent différents types de paysages par des modèles aux dérivées partielles mais ne prennent pas en compte les propriétés de déplacements spécifiques aux bandes larvaires. L'échelle spatio-temporelle considérée nous permet de prendre en compte les interactions inter-individuelles et les interactions avec la végétation, et d'observer comment ces interactions conditionnent les mouvements de groupes. Nous étudions pour la première fois l'impact de la végétation sur les déplacements de groupes de locustes juvéniles, et montrons que le succès d'une bande dépend des paysages dans laquelle elle évolue, mais aussi de certaines caractéristiques du mouvement de groupe, telle que la force de l'alignement des individus. Tout comme les travaux de Dkhili et al. (2017), nous utilisons une approche par *pattern-oriented modelling* (Grimm et al., 2005) pour modéliser les mouvements de groupes des locustes. Nous utilisons les mêmes indicateurs pour calibrer nos déplacements: la polarisation, le shape-ratio, le gradient de densité et la cohésion, et nous introduisons un nouveau critère: l'indice de Gini, permettant de quantifier le niveau de partage de ressource au sein du groupe. Enfin, nous pouvons représenter plus finement les déplacements de part l'utilisation de vecteurs pondérés, à la manière de Couzin et al. (2002), ce qui nous permet de facilement explorer plusieurs types de déplacements en ajustant à la fois les rayons d'interaction des individus pour les différentes forces (attraction, répulsion et alignement) et les poids attribués à chaque force. Cela nous a permis également d'intégrer facilement l'interaction avec la végétation, sous la forme d'un nouveau vecteur force, analogue au vecteur d'attraction entre individus, et ainsi d'explorer aisément différentes stratégies de recherche de nourriture pour le groupe par différentes valeurs de poids pour l'attraction à la végétation.

Dans ce modèle, nous avons fait le choix de nous placer dans une échelle spatio-temporelle nous permettant de représenter de manière réaliste les mouvements de bandes larvaires, et nous nous sommes limités à 3h de temps de marche. Réaliser des simulations sur une durée beaucoup plus longue afin d'observer l'évolution d'un trait au fil des générations ne serait pas réalisable d'un point de vue computationnel à une échelle de temps aussi fine. Les processus se déroulant à plus grande échelle que nous n'avons pas représentés, tels que les cycles de vie des individus ou la variation temporelle de la végétation, pourraient faire l'objet d'un autre modèle se situant à une échelle spatio-temporelle plus grande. En suivant une bande larvaire pendant plusieurs générations, il serait possible d'étudier l'évolution de traits liés à la

grégarité des individus, tel que le seuil de grégarisation. Afin de continuer à prendre en compte les processus d'interactions locales implémentés dans ce modèle (entre individus et avec la végétation), il serait possible d'avoir recours à un modèle multi-niveau. Les modèles multi-niveaux permettent de considérer dans un même modèle plusieurs échelles spatio-temporelles par la création de plusieurs sous-modèles imbriqués et inter-connectés, avec un sous-modèle pour chaque échelle différente (Morvan, 2013). Nous pourrions alors conserver le modèle d'interaction locale pour simuler une journée de marche d'une bande larvaire et transférer les résultats de ce modèle (énergie des individus en fin de simulation) à un second modèle à plus grande échelle. Ces informations permettraient notamment d'estimer quels individus pourront survivre et se reproduire au pas de temps suivant. Le modèle à plus grande échelle serait alors un modèle évolutif, permettant de prendre en compte le cycle de vie des individus et l'évolution du seuil de grégarisation, pour voir comment celui-ci évolue en fonction de la variabilité spatiale et temporelle de la végétation. Nous y reviendrons dans le Chapitre 4.

Chapitre 3

Étude comportementale de l'attractivité des odeurs de fèces

Ce chapitre est une traduction et légère refonte d'un article accepté le 21/10/22 dans le Journal of Insect Physiology intitulé: "Faeces' odours attract gregarious locust hoppers" (<https://doi.org/10.1016/j.jinsphys.2022.104454>) dont les auteurs sont Camille Vernier, Nicolas Barthes, Marie-Pierre Chapuis, Julien Foucaud, Joris Huguenin, Nicolas Leménager et Cyril Piou.

3.1 Introduction

Certaines lacunes subsistent dans notre connaissance des mécanismes qui sous-tendent la cohésion des bandes larvaires. À l'échelle locale, il a été montré que la perception joue un rôle clé dans l'initiation et le maintien du comportement de marche via des stimuli visuels et tactiles entre les individus. Buhl et al. (2006) ont montré que la marche collective orientée se produit lorsqu'une densité critique de locustes dans le groupe est atteinte. Les auteurs de cette étude émettent l'hypothèse que le passage d'une marche désordonnée à une marche ordonnée chez les larves de locustes résulte de l'augmentation des interactions locales, due à l'augmentation de la densité. Bazazi et al. (2008) ont observé dans une arène circulaire que les groupes constitués d'individus aveugles présentaient des niveaux de marche significativement plus faibles que les individus témoins. Il a également été montré dans cette étude que la dénervation de l'abdomen des individus réduisait le comportement de marche en groupe. Enfin, Ariel et al. (2014) ont observé dans leurs expériences que la perception visuelle de la variation du nombre de voisins en train de marcher autour d'un individu est un facteur important pour la mise en place de la marche.

À plus grande échelle, cependant, on sait peu de choses sur les facteurs de cohésion des bandes. Knebel et al. (2021) ont montré que les individus qui se retrouvent séparés du reste du groupe adoptent un comportement de marche minimisant le temps

nécessaire pour rejoindre le groupe, caractérisé par des courtes pauses, de longues périodes de marche et une vitesse accrue. Des observations sur le terrain ont montré que des individus séparés du groupe étaient capables de retrouver ce dernier, même s'il était hors de vue. Ellis and Ashall (1957) ont suivi une bande de *S. gregaria* et ont rapporté que les individus situés à l'arrière du groupe, hors de contacts visuels avec leurs congénères, ont continué à marcher jusqu'à retrouver le reste de la bande. Le même type de comportement a été observé en Argentine chez une bande de *Schistocerca cancellata* : des retardataires séparés du groupe depuis 24h et ayant passé une nuit dans la végétation ont été capable de retrouver le reste de leur bande d'origine (Piou et al., 2022). Ces observations indiquent que d'autres types de perceptions, se déroulant sur une distance plus importante que celle correspondant à la perception visuelle, sont impliquées dans le mouvement collectif, et permettent aux larves dispersées de continuer à suivre le groupe.

L'odorat pourrait être un sens impliqué dans les mécanismes menant à la cohésion du groupe. En effet, certaines études sur l'attractivité des odeurs des locustes ont fourni des résultats intéressants. Obeng-Ofori et al. (1993) ont observé que les larves et les adultes grégaires de *S. gregaria* placés dans un olfactomètre étaient attirés par les odeurs de leurs congénères. Des résultats similaires ont été obtenus par Despland en 2001 sur des larves grégaires au stade L2 de *S. gregaria*. En 1988, Fuzeau-Braesch et al. ont analysé les composés organiques volatils (COV) présents dans l'atmosphère entourant les cages de *S. gregaria* et de *Locusta migratoria* grégaires et ont réalisé des tests comportementaux sur des groupes de 10 larves grégaires dans un olfactomètre à 3 choix. Ils ont détecté 2 COVs émis par les deux espèces, le gaïacol et le phénol. En présence de ces COVs, les groupes de locustes lâchés dans l'arène se rassemblaient significativement plus. Récemment, Guo et al. (2020) ont découvert que les *L. migratoria* grégaires émettaient du 4-vinylanisole, un COV ayant sur eux un effet attractif. Cette attraction a ensuite été testée sur le terrain par la disposition de pièges collants libérant du 4-vinylanisole auprès de bandes larvaires. Les auteurs de l'étude ont ainsi réussi à capturer dans ces pièges plus de locustes que dans les pièges témoins n'émettant pas l'odeur.

Cependant, dans certains cas, la diffusion des odeurs de locustes peut être limitée. Certains paramètres, comme la distance entre l'avant et l'arrière de la bande ou les conditions météorologiques, peuvent avoir un impact sur la détection des odeurs. Dans les cas où le groupe se trouve hors de portée olfactive des retardataires, les fèces, qui sont déposées régulièrement le long du parcours, peuvent constituer des indicateurs efficaces du chemin emprunté par la bande. En effet, certaines études indiquent un effet agrégatif des odeurs de fèces sur les groupes de larves grégaires et montrent que le gaïacol et le phénol sont présents dans les fèces des locustes de *S. gregaria* (Obeng-Ofori et al., 1994; Torto et al., 1996). Le 4-vinylanisole est également détecté dans les fèces de *L. migratoria* (Guo et al., 2020).

À notre connaissance, aucune étude n'a jusqu'à présent testé l'attractivité des odeurs de fèces par des tests comportementaux individuels, ni prit en compte l'âge des fèces dans ces tests afin d'explorer si cela entraînait des différences comportementales. Des études antérieures ont exploré l'effet des odeurs de fèces sur le comportement

d'agrégation d'individus groupés (Obeng-Ofori et al., 1994; Torto et al., 1994, 1996). D'autres études ont analysé l'effet attractif des odeurs provenant directement d'un groupe d'individus (Fuzeau-Braesch et al., 1988; Obeng-Ofori et al., 1993; Roessingh et al., 1993; Despland, 2001). Cependant, les designs expérimentaux des études citées précédemment ne permettaient pas de différencier les odeurs provenant des fèces de celles émises par les insectes eux-mêmes. Puisque seuls les tests comportementaux individuels peuvent tester l'attraction des fèces sans confusion avec les effets agrégatifs, nous avons choisis d'explorer l'attractivité des odeurs de fèces par des tests comportementaux individuels, tout en prenant en compte l'âge des fèces afin d'étudier si l'effet pouvait différer en fonction de l'ancienneté des fèces.

3.2 Objectifs

Nous avons voulu répondre aux questions suivantes : (1) Les odeurs de fèces attirent-elles les larves au stade L3 ? (2) Si oui, existe-t-il des différences comportementales en fonction de l'âge des fèces (1h ou 24h) ? (3) Quels composés organiques volatils sont présents dans les fèces de différents âges (1h, 4h et 24h) ?

Pour répondre à ces questions, nous avons réalisé des tests comportementaux sur des L3 grégaires de *S. gregaria*, exposés individuellement à des odeurs de fèces à différents stades de dégradation (1h ou 24h). Nous avons considéré que 24h de dégradation correspondait à des fèces anciennes car nous nous attendions à ce que les composés organiques volatils libérés soient réduits au bout de 24h. Nous avons également testé si les larves avaient une préférence entre ces deux types de fèces. Enfin, nous avons effectué des analyses par chromatographie en phase gazeuse couplée à de la spectrométrie de masse (GC-MS) pour détecter et annoter les COV émis par les fèces de 1h, 4h et 24h

Dans une première partie, nous décrirons les conditions d'élevages des larves de locustes et le protocole de production des fèces. Nous détaillerons ensuite le protocole expérimental et les résultats de l'étude comportementale. Ensuite, nous décrirons le protocole et les résultats des analyses chimiques. Nous terminerons par une discussion portant sur l'ensemble des résultats de l'expérimentation (partie comportementale et partie analyse chimique).

3.3 Conditions d'élevages et production de fèces

Élevage

Les insectes utilisés dans cette étude proviennent d'une souche de *S. gregaria* élevée sous forme grégaire depuis 20 générations dans le laboratoire du CBGP (Montferrier-sur-Lez, France) et héritée d'une souche maintenue depuis plus de 30 générations dans le Research group of Molecular Developmental Physiology and Signal Transduction (Louvain, Belgique). Les locustes ont été élevés dans des cages de dimensions 40 x 40 x 50 cm à des densités d'environ 150 - 250 insectes par cage. Les cages ont été maintenues à une température d'environ 32 ± 1 °C, avec une humidité relative de 40 - 50 % et une photopériode 12L : 12D. Les larves ont été nourries quotidiennement avec des semis de blé frais et du son.

Collecte des fèces

Des insectes ont été utilisés spécifiquement pour la production des fèces nécessaires à l'expérimentation. Pour faciliter la collecte, ils ont été placés dans des cages plus petites (20 x 20 x 35 cm), situées dans la même salle d'élevage. Chaque cage comporte 150 individus (sans distinction de sexe), appartenant au même stade larvaire (L3). Pour éviter la présence de molécules cuticulaires sur nos échantillons de fèces, une petite grille (20 x 20 cm) a été placée au tiers inférieur de chaque cage afin que les fèces tombent à travers et ainsi empêcher les insectes d'entrer en contact avec.

Nous avons laissé les larves produire des fèces dans les cages pendant 1h, puis les avons collectées. Les fèces ont été soit utilisées directement après leur collecte (alors âgées au maximum d'une heure, elles seront donc nommées ci-après "fèces de 1h"), soit stockées dans la salle d'élevage jusqu'à ce qu'elles atteignent l'âge souhaité (4h ou 24h). Les fèces de 4h n'ont pas été utilisées pour les tests comportementaux mais uniquement pour les analyses GC-MS, pour avoir une meilleure idée de la dégradation des composés volatils entre 1h et 24h.

Afin de récupérer les échantillons de fèces dédiés aux analyses chimiques, des feuilles de nalophan d'une superficie de 20 x 20 cm ont été placées au fond de chaque cage, sous la grille, car ce matériau ne libère pas de composés résiduels (Miller and McGinley, 2008). Après la collecte, les feuilles ont été pliées en petits sacs fermés par un élastique. Les échantillons de contrôle ont été réalisés avec des sacs de nalophan vides de mêmes dimensions, fermés et stockés dans les mêmes conditions que les échantillons de fèces.

Les fèces utilisées pour les analyses comportementales ont été stockées dans la salle d'élevage dans de petites boîtes en plastique (\varnothing 5 cm, hauteur 3 cm) fermées ou ouvertes. Les boîtes fermées ralentissent le processus d'évaporation des composés organiques volatils mais facilitent la comparaison avec les composés détectés par GC-MS, puisque les échantillons analysés ont été maintenus dans des sacs fermés jusqu'à ce qu'ils atteignent l'âge voulu.

3.4 Etude comportementale

3.4.1 Dispositif et protocole expérimental

L'arène de test olfactométrique est constituée d'un tube en plexiglass de part et d'autre duquel sont diffusées les odeurs testées. La partie centrale de l'arène est amovible et permet d'introduire l'insecte au centre. Les extrémités de l'arène sont connectées à deux tubes dans lesquels les sources d'odeurs sont déposées (fèces, ou tube laissé vide pour le côté contrôle). Les dimensions de l'arène ont été choisies de manière à ce que les individus puissent changer facilement de direction à l'intérieur (la longueur du corps d'un L3 étant d'environ 20 mm).

Le débit d'air est contrôlé par deux pompes Laboport N811 KNF à un débit de 11,5 L.min⁻¹. L'air entrant est purifié par un filtre à charbon et circule ensuite dans les tubes reliés aux deux extrémités du dispositif. La sortie d'air se fait au niveau

de la partie centrale de l'arène, de sorte que les insectes testés perçoivent les odeurs provenant des deux côtés de manière égale (Figure 3.1a).

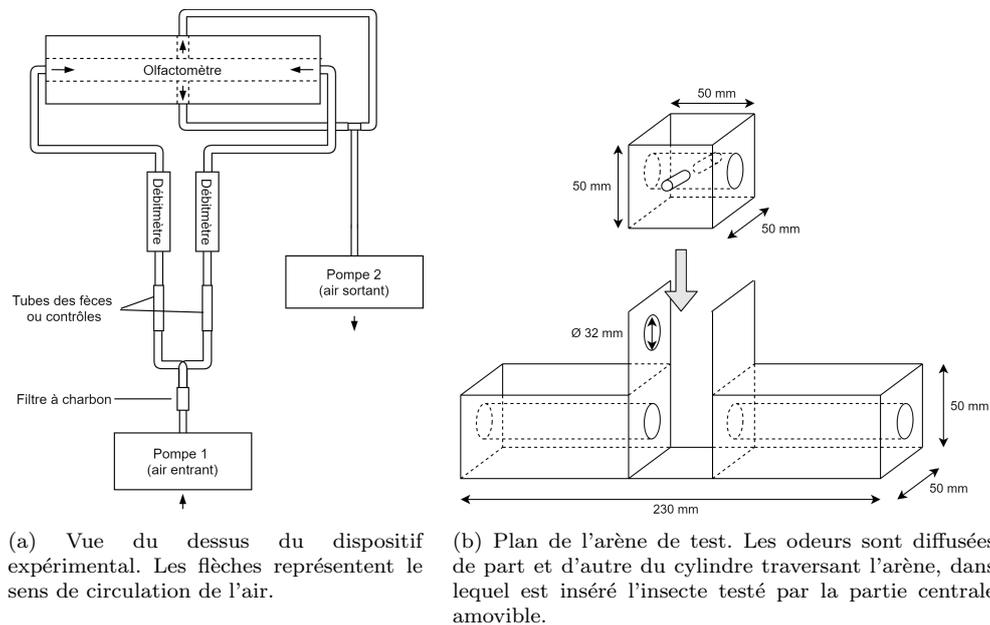


FIG. 3.1 – Olfactomètre utilisé pour les tests comportementaux.

Test comportemental

Certains facteurs connus influent sur l'activité des larves. Pour mesurer au mieux les différences comportementales, il est important de s'assurer que les insectes testés soient dans des conditions n'affectant pas leur niveau d'activité.

Il est connu que les larves sont moins actives juste avant et juste après une mue (Uvarov, 1977), nous avons donc sélectionné pour les tests comportementaux des larves L3 entre 24h et 72h après leur mue. Nous avons également retiré la nourriture des cages au moins une heure avant le début des tests pour éviter un manque d'activité dû à la période postprandiale (Ellis, 1951).

D'après l'étude de terrain de Maeno et al. (2021b), la température moyenne du sol enregistrée lors de la marche des locustes est de 43 °C. La salle de test a donc été maintenue à une température moyenne de $42,2 \pm 2,2^\circ\text{C}$ à l'aide de deux chauffages électriques, l'un placé au centre de la pièce et l'autre sous l'arène. De plus, nous avons placé une lampe chauffante dans la cage des individus devant être testés pour leur permettre de se thermoréguler : la température dans la cage varie approximativement de 37 à 43,6°C, avec un maximum de 53,5°C atteint à la surface de l'ampoule. La salle était éclairée d'un spot lumineux, et trois rampes de led ont été placées sur le dessus et de chaque côté de l'arène pour assurer un éclairage uniforme. Avant les tests, les individus ont été sexés par l'examen des organes génitaux externes (en se basant sur Duranton and Lecoq, 1990) pour tenir compte d'une éventuelle différence de comportement entre les sexes.

Les fèces étaient placées dans de petits tubes amovibles (longueur 20mm, \varnothing 8mm, soit un volume de fèces d'environ 1cm^3) reliés à la pompe et à l'olfactomètre par des tubes de connexion (Fig. 3.1b). Chaque échantillon de fèces était remplacé après 1h de test. Les tubes de contrôle étaient des tubes vides de la même dimension que les tubes de traitement. L'arène a été nettoyée entre chaque test individuel. Deux fois par jour, de l'air frais était passé dans le dispositif afin de minimiser la contamination par les composés organiques volatils des expériences précédentes. Les tubes de connexion ont été intervertis après chaque test de sorte que les tubes de contrôle et de traitement étaient alternativement reliés aux deux côtés de l'olfactomètre pendant les expériences.

Les différentes situations testées étaient les suivantes : (1) fèces de 1h *vs.* odeurs neutres (tube vide) (2) fèces de 24h stockées dans une boîte fermée *vs.* odeurs neutres (3) fèces de 24h stockées dans une boîte ouverte *vs.* odeurs neutres (4) fèces de 1h *vs.* fèces de 24h, et (5) odeurs neutres *vs.* odeurs neutres (contrôles). Une webcam Logitech HD C930e était fixée devant l'arène pour capturer les mouvements des insectes. La durée des tests était de 10 min; des tests préliminaires nous ont permis d'observer que cette durée était suffisante pour observer une réponse stable dans le temps. Les 3 variables de réponse étaient (1) le premier côté choisi par l'insecte (2) le temps nécessaire pour faire ce premier choix et (3) le temps total passé dans chaque côté du dispositif (gauche, droite ou centre). Ces variables ont été calculées par observation des vidéos avec un arrondi à 5 secondes.

3.4.2 Analyses statistiques

Pour tester l'attractivité des fèces, nous avons effectué des tests statistiques sur le premier côté de l'arène choisi par les individus et le temps passé du côté des odeurs de fèces.

Nous avons testé si le côté de l'arène émettant des odeurs de fèces était choisi significativement plus souvent que le côté neutre en comparant la distribution du premier côté choisi (côté fèces ou côté neutre) à une distribution uniforme (0.5, 0.5) par le test d'ajustement du χ^2 de Pearson. Pour tester si les individus passaient plus de temps du côté des fèces que de l'autre côté de l'arène, nous avons utilisé le test des rangs signés de Wilcoxon pour échantillons appariés.

Ensuite, nous avons testé si les larves présentaient des différences comportementales en fonction de l'âge des fèces (1h ou 24h). Nous avons utilisé un test d'ajustement du χ^2 , comme décrit ci-dessus, pour comparer la distribution du premier côté choisi avec une distribution uniforme pour les individus exposés aux deux âges de fèces simultanément. Pour évaluer si les résultats en termes de premier côté choisi étaient significativement différents selon l'âge des fèces, nous avons comparé les distributions pour chaque classe d'essai (fèces de 1h *vs.* odeurs neutres, fèces de 24h dans des boîtes fermées *vs.* odeurs neutres et fèces de 24h dans des boîtes ouvertes *vs.* odeurs neutres) par un test d'homogénéité du χ^2 . Nous avons également cherché à savoir si le niveau d'activité des larves était différent selon l'âge des fèces. Pour cela, nous avons comparé le temps nécessaire pour faire le premier choix en utilisant un test de somme des rangs de Kruskal-Wallis. Enfin, nous avons comparé le temps passé à côté des fèces entre tous les types de tests en utilisant un test de somme des rangs de Kruskal-Wallis.

Enfin, nous avons cherché à savoir s'il existait des facteurs physiologiques ou

expérimentaux susceptibles d'affecter les résultats. Nous avons effectué un test de qualité d'ajustement du χ^2 sur les individus témoins pour vérifier s'ils étaient plus attirés par l'un des deux côtés de l'arène. Nous avons également évalué si le niveau d'activité et le temps passé du côté des odeurs de fèces étaient différents selon la température de la pièce et le nombre de jours depuis la mue du troisième stade larvaire en utilisant la somme des rangs de Kruskal-Wallis, et entre les sexes en utilisant le test de somme des rangs de Wilcoxon.

Les analyses statistiques ont été effectuées à l'aide de R 3.6.1 et des paquets appropriés (`stats v 4.0.5`) et des fonctions `wilcox.test`, `kruskal.test` et `chisq.test`.

3.4.3 Résultats

Les larves L3 sont-elles attirées par les odeurs de leur fèces ?

Nous avons pu observer chez les individus testés une claire préférence pour le côté de l'arène d'où provenait l'odeur des fèces, et ce quel que soit l'âge de ces dernières (Table 3.1). Au total, 72.7% des larves se sont dirigées de ce côté en premier. Ce résultat était statistiquement significatif pour les individus testés avec des fèces âgées d'une heure et de 24h stockées dans des boîtes ouvertes (Table 3.1).

De plus, les larves passaient plus de temps du côté d'où provenait l'odeur des fèces que de l'autre côté de l'arène (Fig 3.2), avec un temps moyen passé de ce côté environ 4 fois plus élevé (353s contre 92s du côté neutre). Ces différences étaient significatives pour chaque classe d'âge de fèces testées (test des rangs signés de Wilcoxon pour échantillons appariés, $V = 421.5$, $P = 6.692 \times 10^{-4}$ pour les fèces d'1h, $V = 479.5$, $P = 5.804 \times 10^{-5}$ pour les fèces de 24h stockées dans des boîtes fermées, et $V = 460$, $P = 2.561 \times 10^{-4}$ pour les fèces de 24h stockées dans des boîtes ouvertes).

Odeur 1	Odeur 2	N_{ind}	N_{odeur1} (%)	N_{odeur2} (%)	N_{imm} (%)	χ^2	P-value
F. 1h	Neutre	33	24 (72.7%)	8 (24.2%)	1 (3%)	8	0.0047
F. 24h (f)	Neutre	33	21 (63.6%)	11 (33.3%)	1 (3%)	3.125	0.0771
F. 24h (o)	Neutre	33	27 (81.8%)	5 (15.2%)	1 (3%)	15.125	0.0001
F. 1h	F. 24h	37	22 (59.5%)	15 (40.5%)	0 (0%)	1.324	0.2498

TAB. 3.1 – Premier côté de l'arène choisi par les individus testés pour chaque type de fèces testés.

F. 1h: fèces âgées d'une heure; *F. 24h (f)*: fèces âgées de 24h stockées dans des boîtes fermées; *F. 24h (o)*: fèces âgées de 24h stockées dans des boîtes ouvertes; *F. 24h*: fèces de 24h (stockées dans une boîte ouverte ou fermée); N_{ind} : nombre d'individus testés; N_{odeur1} , N_{odeur2} : nombre d'individus ayant choisi en premier le côté d'où provient l'odeur 1 ou l'odeur 2 (respectivement); N_{imm} : nombres d'individus immobiles, c'est à dire n'ayant pas fait de choix au bout des 10min de test. La significativité statistique des différences entre le nombre d'individus ayant choisi l'un et l'autre des côtés a été testées par un test d'ajustement du χ^2 , par comparaison des résultats observés à une distribution uniforme (en considérant que 50% des individus choisissent le premier côté et 50% choisissent le second). Les p-values inférieure à $\alpha = 0.05$ sont en gras dans le tableau.

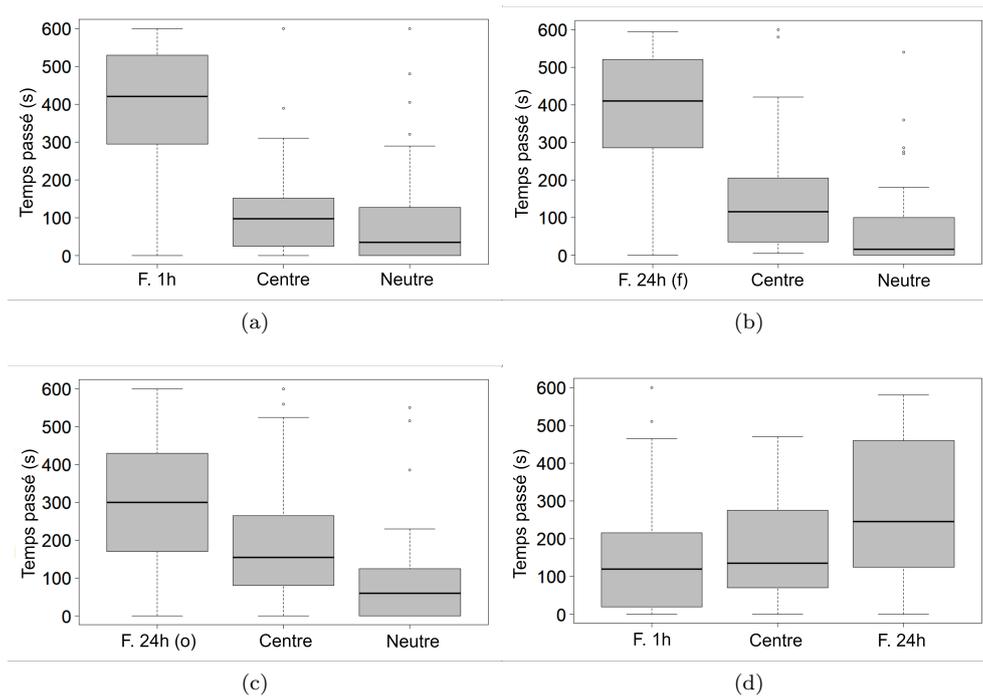


FIG. 3.2 – Temps passé de chacun des côtés de l'arène pour les individus testés avec (a) des fèces d'une heure, (b) des fèces de 24h stockées dans des boîtes fermées, (c) des fèces de 24h stockées dans des boîtes ouvertes et (d) à la fois des fèces d'une heure et de 24h.

Les comportements des larves sont-ils sensibles à l'âge des fèces ?

La distribution des larves dans l'arène à la suite de leur premier choix ne diffère pas entre les 3 classes de fèces testées (Table 3.2). Nous considérons donc pour la suite les fèces de 24h stockées dans des boîtes ouvertes ou fermées comme une seule catégorie, celle des fèces de 24h, pour les tests comparatifs entre les fèces d'une heure et ceux de 24h. Les larves exposées à la fois aux odeurs de fèces d'une heure et de 24h n'ont pas montré de préférence significative pour l'une des deux classes d'âges (Table 3.1).

De plus, l'âge des fèces n'impactait pas la durée passée du côté d'où provient l'odeur des fèces dans nos résultats. Les larves exposées à la fois à des fèces d'une heure et à des fèces de 24h n'ont pas passé un temps significativement plus long dans l'un des deux côtés de l'arène (test des rangs signés de Wilcoxon pour échantillons appariés; $V = 477$, $P = 0.059$). La comparaison de la durée passée du côté d'où provenait l'odeur entre les 3 différentes classes d'âges de fèces (1h, 24h ouvert et 24h fermé) n'était pas significative au test de la somme des rangs de Kruskal-Wallis ($KW = 3.263$, $P = 0.196$).

Enfin, nous n'avons pas observé de différence en terme d'activité entre chacune des classes d'âges de fèces (Fig 3.3). En effet, le temps passé par les individus à choisir le côté de l'arène vers lequel ils se sont dirigé en premier n'était pas significativement différent entre les classes de fèces auxquelles ils étaient exposés (test de la somme des rangs de Kruskal-Wallis; $KW = 3.487$, $P = 0.480$). Certains individus (8, dont 5 contrôles) n'ont pas fait de choix au cours du test : ils sont restés immobiles durant

toute la période. Ces individus n'ont donc pas été pris en compte dans ce test en raison de l'absence de donnée. Nous avons testé si le fait d'inclure ces individus pouvait modifier les résultats, en considérant que la durée nécessaire pour faire le choix était égale à la durée du test (600s). Les résultats des test n'étaient pas modifiés par l'inclusion de ces individus, (voir Appendice C.1), ces individus n'ont donc pas été inclus dans les analyses suivantes.

Classes comparées	χ^2	P-value
F. 1h et F. 24h-old (f)	0.299	0.584
F. 1h et F. 24h (o)	0.386	0.534
F. 24h (f) et F. 24h (o)	2.083	0.149

TAB. 3.2 – Test d'homogénéité du χ^2 entre les distributions du premier côté choisi par les individus selon l'âge des fèces. F. 1h: fèces âgées d'une heure; F. 24h (f): fèces âgées de 24h stockées dans des boîtes fermées; F. 24h (o): fèces âgées de 24h stockées dans des boîtes ouvertes.

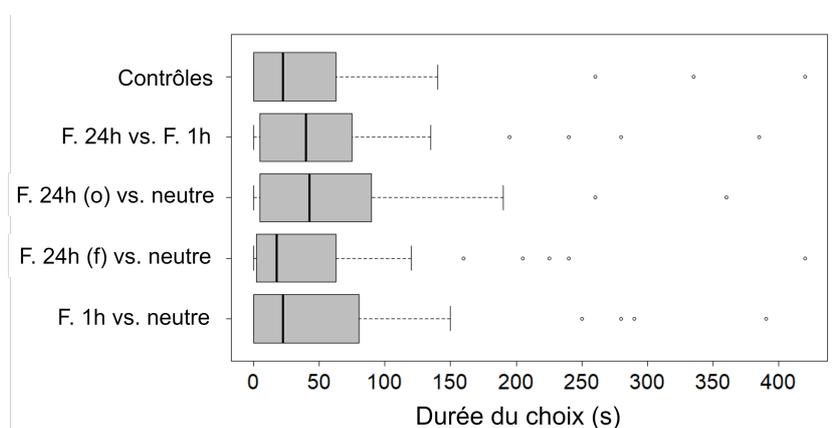


FIG. 3.3 – Boxplots du temps nécessaire pris par les individus pour visiter en premier l'un des côtés de l'arène (quel que soit le côté choisi), pour chaque âge de fèces testées. De haut en bas : contrôles (individus exposés à des odeurs neutres); F. 24h vs. F. 1h : individus exposés simultanément à des odeurs de fèces de 24h et à des odeurs de fèces d'une heure; F. 24h (o): fèces âgées de 24h stockées dans des boîtes ouvertes; F. 24h (f): fèces âgées de 24h stockées dans des boîtes fermées; F. 1h: fèces âgées d'une heure.

Exploration d'autres potentiels facteurs de variation

Le seul facteur qui pourrait affecter les résultats est le nombre de jours après la mue, qui impacte significativement le niveau d'activité des individus ($K = 7.091$, $P = 0.029$). Il est connu que les larves sont moins actives lorsqu'elles sont proches d'une mue (Uvarov, 1977). Néanmoins, le nombre de jours depuis la mue L3 n'a pas un impact significatif sur le temps passé du côté des fèces (voir Appendice C.2), nous avons donc considéré que cet effet était négligeable comparé à l'effet comportemental lié aux fèces.

Nous n'avons pas trouvé d'effet significatif pour les autres facteurs étudiés (voir Appendice C.2). Pour les individus contrôles, il y avait légèrement plus d'individus attirés par le côté gauche de l'arène que par le côté droit (62.5% des individus, hors

individus immobiles). Mais cette différence n'était pas significativement différente d'une uniforme au test du χ^2 de Pearson ($\chi^2=2$, $P = 0.1573$). Il n'y avait pas non plus de différence significative pour la durée passée du côté gauche de l'arène par rapport au côté droit chez les contrôles, ni d'effet de la température, du nombre de jours après la mue ou du sexe des individus (voir Appendice C.2).

3.5 Analyses chimiques

3.5.1 Protocole expérimental

Les analyses chimiques ont été réalisées avec Nicolas Barthes et Joris Huguenin à la Plateforme d'Analyses Chimiques en Ecologie (PACE) située au Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive (CEFE, Montpellier, France), plateau technique du LabEx CeMEB. La détection et l'annotation des COV présents dans les fèces des criquets ont été réalisées par chromatographie en phase gazeuse couplée à de la spectrométrie de masse (GC-MS). L'extraction a été réalisée dans le laboratoire du CBGP entre le 27/10/2020 et le 30/10/2020. Nous avons fait 6 réplicats pour chaque classe de fèces (1h, 4h ou 24h), ainsi qu'au moins un échantillon témoin par jour pour capturer les odeurs parasites potentielles provenant du laboratoire. Un des pièges absorbants utilisé pour un échantillon de fèces de 1h s'est cassé et n'a donc pas pu être analysé. Au total, 24 échantillons ont été analysés : 5 échantillons de fèces de 1h, 6 échantillons de fèces de 4h, 6 de fèces de 24h et 7 échantillons témoins. Des contrôles ont également été effectués afin de vérifier la non-contamination du système de chromatographie en phase gazeuse.

L'échantillonnage a été réalisé à l'aide de pièges adsorbants PDMS Twisters de Gerstel[®]. Les pièges ont été manipulés avec un échantillonneur à usage multiple (Gerstel, Mülheim, Allemagne). Un système de désorption à double étage composé d'une unité de désorption thermique (TDU) et d'un système d'injection à froid (CIS) (Gerstel, Mülheim, Allemagne) a été utilisé pour injecter les pièges sur le système GC-MS. Les COV ont été analysés par un chromatographe en phase gazeuse (GC, Trace 1310, Thermo Scientific, Milan, Italie) couplé à un spectromètre de masse (ISQ QD Single Quadrupole, Thermo Scientific, Milan, Italie) avec une colonne capillaire Optima 5-MS (30 m, 0,25 mm ID, 0,25 μm d'épaisseur de film, Machery-Nagel, Düren, Allemagne). La méthode était similaire à celle de Proffit et al. (2020). Pour convertir les temps de rétention en indices de rétention, une série de *n*-alcanes (solution standard d'alcanes C8-C20, 04070, Sigma Aldrich, Munich, Allemagne) a été utilisée.

Les analyses ont été traitées avec le logiciel MZMine2 (Pluskal et al., 2010). Les annotations des COV se sont basées sur la correspondance informatique des spectres de masse avec les bases de données de spectres commerciales (bibliothèque NIST 2011 ; Wiley, 9e édition) et en comparant les indices de rétention calculés avec ceux rapportés dans la littérature (Adams, 2007) lorsqu'ils étaient disponibles. Chaque annotation a ensuite été vérifiée pour évaluer le niveau d'annotation proposé. Suivant Blaženović et al. (2018), nous avons classé les annotations du niveau 0 (structures 3D non ambiguës avec stéréochimie complète) au niveau 4 (caractéristique d'intérêt inconnue, présente dans les échantillons).

Les composés organiques volatils ont été filtrés à l'aide du logiciel R pour discriminer les polluants potentiels des COV provenant réellement des fèces, en suivant les règles suivantes : (1) l'une des aires sous pic des échantillons de fèces doit être supérieure à $1e6$ et (2) au moins 1/3 de tous les échantillons de fèces doit avoir une aire sous pic 1,75 fois supérieure à celle des échantillons témoins. Ensuite, nous avons appliqué les conditions suivantes pour sélectionner les COV présents à la fois dans les fèces de 1h et de 24h et pas ou peu présents dans les échantillons vierges : (1) au moins 50% des répliques de chaque catégorie d'échantillons de fèces (1h, 4h et 24h) doivent contenir le COV (2) le COV doit être présent dans au moins 25% des répliques d'une des catégories de fèces (1h-old, 4h-old ou 24h-old) (3) 75% des échantillons témoins doivent avoir une aire sous pic inférieure à $1e5$ ou au moins 75% des répliques d'une des catégories d'âge de fèces doivent avoir une aire sous pic supérieure à 75% des répliques des échantillons témoins.

3.5.2 Résultats

Au total, 300 composés organiques volatils (COV) ont été détectés dans les extraits de fèces, et 75 d'entre eux ont été conservés après l'étape de filtration. Sur ces 75 COV restants, 12 étaient présents à la fois dans les fèces de 1h et de 24h, et absents ou en faible quantité dans les échantillons témoins, selon les règles de sélection décrites dans la section 3.5.1. Tous ces COV sauf un ont pu être annotés au niveau 2 (suivant Blaženović et al. (2018)), y compris le gäiacol et le phénol, déjà connus pour être présents dans les fèces de certaines espèces de locustes (voir les représentations de Cram des molécules dans le matériel supplémentaire C.3). La dynamique temporelle d'une majorité de COV était croissante ou présentait un maximum relatif à 4h (Fig 3.4), ce qui suggère que leur origine résulte d'une activité bactérienne ou des réactions chimiques dues à la dégradation d'autres COV. Le gäiacol et le phénol étaient les COV les plus exprimés, en particulier dans les échantillons de fèces de 4h (Fig 3.4). De plus amples informations sur les différents COV sont détaillées dans le tableau 3.3.

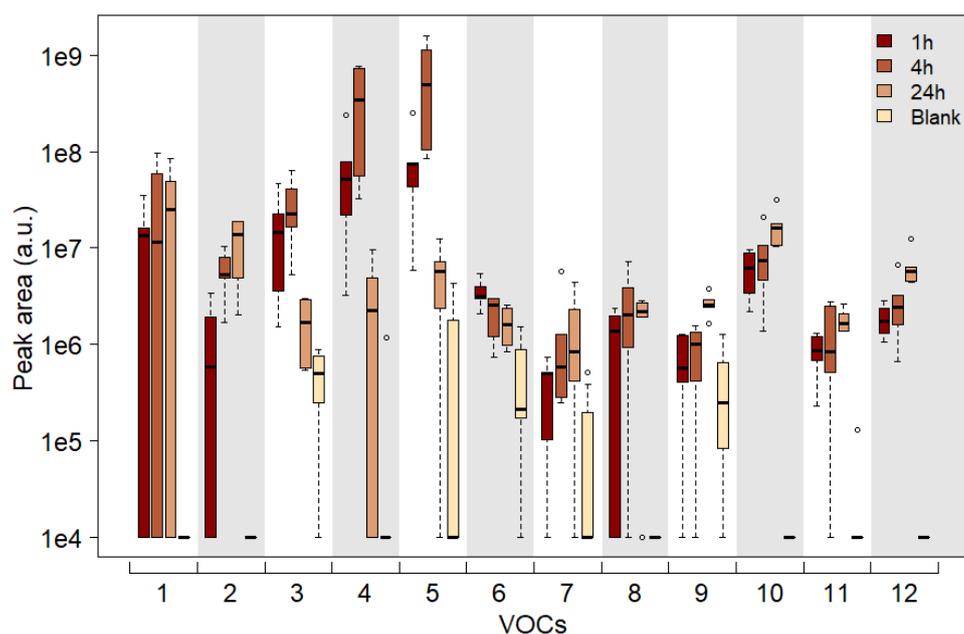


FIG. 3.4 – Abondance (en échelle logarithmique) des 12 composés organiques volatils détectés en GC-MS dans chaque classe de fèces (1h, 4h et 24h) et absent ou peu présents dans les échantillons témoins. 1 = Butan-2,3-diol, 2 = α -methyl- γ -butyrolactone, 3 = 3-octanone, 4 = Phénol, 5 = 2-methoxyphenol (Gaïacol), 6 = Nonan-1-ol, 7 = 2,6,6-trimethylcyclohex-1-ene-1-carbaldehyde, 8 = Unknown VOC, 9 = 4,8-dimethyl-1,7-nonadien-4-ol, 10 = Trans- α -ionone, 11 = (4ar,8as)-8a-methyl-decahydronaphthalene-1,8-dione, and 12 = (R)-dihydroactinidiolide.

N°	Nom	Masse (Da)	Dynamique temporelle	Déecté dans
1	Butan-2,3-diol	90.0680	Stable	Omniprésent, produit par une grande variété de micro-organismes (Syu, 2001)
2	α -méthyl- γ -butyrolactone	100.0524	Croissant	Plantes, comme <i>Evolvulus alsinoides</i> (Kashima and Miyazawa, 2014)
3	3-octanone	128.1201	Maximum relatif à 4h	Omniprésent, présent dans les plantes, les fruits et les champignons.
4	Phénol	94.0418	Maximum relatif à 4h	Dans les fèces de locustes, d'origine bactérienne (Dillon et al., 2000)
5	2-méthoxyphénol (Gaïacol)	124.0524	Maximum relatif à 4h	Dans les fèces de locustes, d'origine bactérienne (Dillon et al., 2002). Également présent dans les fèces de <i>Pseudoplusia includens</i> (Ramachandran et al., 1991)
6	Nonan-1-ol	144.1514	Décroissant	Omniprésent, provient de la voie métabolique de l'acétate (Syu, 2001)
7	2,6,6-triméthylcyclohex-1-ène-1-carbaldéhyde	152.1201	Croissant	Plantes, dont le blé (Shibamoto et al., 2007; Yacout et al., 2012; Chhouk et al., 2018)
8	Inconnu	/	Croissant	/
9	4,8-diméthyl-1,7-nonadien-4-ol	168.1514	Croissant	Plantes, huiles essentielles de citron vert de kaffir <i>Citrus hystrix</i> (Loh et al., 2011)
10	Trans- α -ionone	192.1514	Croissant	Plantes (thés, framboises) (Lin et al., 2021; Aaby et al., 2019)
11	(4ar,8as)-8a-méthyl-décahydronaphtalène-1,8-dione	180.1150	Croissant	Polluant provenant du plastique (Charpentier et al., 2012)
12	(R)-dihydroactinidiolide	180.1150	Croissant	Reine des fourmis de feu (<i>Solenopsis invicta</i>) (Rocca et al., 1983; Mori and Nakazono, 1986).

TAB. 3.3 – Nom, masse, dynamique temporelle observée dans la présente étude et recherche bibliographique sur l'origine possible des 12 composés organiques volatils détectés dans les fèces de 1h et de 24h. À l'exception du COV numéro 8 correspondant à une annotation de niveau 4 (COV inconnu), les autres COV ont été annotés au niveau 2 (i.e. sont cohérents avec, au moins, les spectres de masse de fragmentation des bibliothèques et les indices de rétention théoriques).

3.6 Discussion

Dans cette étude, nous avons évalué les réponses comportementales individuelles des larves au stade L3 de *Schistocerca gregaria* à des odeurs de fèces de différents âges (1h ou 24h) afin de tester leur effet attractif. Nous avons également exploré si cet effet était dépendant de l'âge des fèces utilisées. Nos résultats confirment l'effet attractif des fèces de 1h et 24h sur les larves, sans qu'aucune préférence ne soit observée entre

les deux classes d'âge des fèces. Environ 73% des individus testés se sont dirigés en premier vers le côté des fèces et y ont passé un temps plus long, indépendamment de l'âge des fèces. De plus, nous avons observé que cet effet attractif subsistait au moins jusqu'à 24h, période pendant laquelle 12 composés organiques volatils ont été émis par les fèces des locustes.

Dans ce qui suit, nous discuterons d'abord en détail des différents COVs détectés dans les fèces, leur lien avec l'activité bactérienne et leurs potentiels effets comportementaux rapportés chez d'autres espèces d'insectes. Dans une seconde partie, nous reviendrons sur l'effet attractif et les réponses individuelles observées. Pour finir, nous discuterons de comment ces comportements individuels peuvent jouer un rôle important dans la formation et les mouvements des bandes.

3.6.1 Les composés organiques volatils retrouvés dans les fèces de locustes

Pour détecter les COVs qui pourraient être impliqués dans le comportement attractif, nous avons effectué une analyse chimique par GC-MS sur des fèces âgées de 1h, 4h et 24h. Nous avons trouvé et annoté 11 COVs qui ont été émis par des fèces de 1h et qui sont encore libérés par des fèces de 24h. L'un d'entre eux, le (4ar,8as)-8a-méthyl-décahydronaphtalène-1,8-dione, est un polluant du plastique. Sa présence dans nos échantillons pourrait être due à des fèces qui ont été en contact avec les parois de la cage avant d'être collectées. Nous n'avons pas détecté de 4-vinylanisole, la molécule ayant un effet attractif sur *Locusta migratoria* (Guo et al., 2020), dans les échantillons de fèces de nos larves. Cependant, ce COV n'a jamais été détecté dans les fèces de larves de *S. gregaria*, bien qu'il soit émis en petites quantités par les mâles adultes (de 0,02 à 0,22 ng par insecte et par jour, Torto et al. (2021)). Quatre des COVs détectés semblent particulièrement intéressants en raison de leur effet connu sur le comportement des insectes : le phénol, le gaïacol (2-méthoxyphénol), la 3-octanone et le (R)-dihydroactinidiolide.

Le phénol et le gaïacol ont déjà été détectés dans les fèces de locustes dans des études antérieures (Obeng-Ofori et al., 1994; Torto et al., 1996). Ces deux COVs sont impliqués dans les réponses agrégatives sur des groupes de *S. gregaria* et *Locusta migratoria*. (Fuzeau-Braesch et al., 1988; Hassanali et al., 2005). Il a été démontré par Dillon et al. (2002) que la production de gaïacol résulte d'une activité bactérienne, et deux des trois genres bactériens connus pour être impliqués dans sa production (*Pantoea*, *Klebsiella* et *Enterobacter*) ont été détectés dans les fèces de nos locustes, par une analyse supplémentaire basée sur le métabarcoding de l'ARNr 16S (voir Appendice C.4). La production de phénol peut également être liée à l'activité bactérienne, puisque Dillon et al. (2000) ne l'a détecté qu'à un niveau réduit dans les fèces de locustes axéniques. L'inoculation in vitro de fèces axéniques avec *Pantoea agglomerans* a entraîné la production de quantités faibles de phénol. En outre, le gaïacol est un COV important pour d'autres espèces d'insectes : il a été détecté dans les fèces du papillon de nuit *Pseudoplusia includens* et attire les femelles de la guêpe parasitoïde *Microplitis demolitor* (Ramachandran et al., 1991). Il est également attractif pour le papillon de nuit *Spodoptera littoralis* (Revadi et al., 2021). Combiné

avec la réponse attractive que nous avons observée dans notre étude, l'effet agrégatif du gaïacol et du phénol souligne l'hypothèse d'un rôle des fèces dans le maintien des bandes larvaires de locustes.

Les deux autres COVs, le 3-octanone et le (R)-dihydroactinidiolide, n'ont pas encore été signalés dans d'autres études portant sur les locustes mais sont impliqués dans les réponses comportementales d'autres espèces d'insectes, dont des insectes sociaux. Le premier, le 3-octanone, est un COV assez commun, produit par de nombreux organismes (Tableau 3.3). Il a été détecté dans les fèces du papillon de nuit *Pseudoplusia includens* (Ramachandran et al., 1991) et dans les constituants de la glande mandibulaire des fourmis *Manica mutica* et *M. bradleyi*. (Fales et al., 1972). Cette molécule semble être une phéromone d'alarme des espèces de la sous-famille *Myrmicinae* (Fales et al., 1972), peut dissuader les mouches femelles de *Megaselia halterata* à de fortes concentrations (Ramachandran et al., 1991; Pfeil and Mumma, 1993), et attire les guêpes sociales *Vespula vulgaris* et *V. germanica* (Unelius et al., 2014). Le second COV, le (R)-dihydroactinidiolide, est connu pour être une phéromone de reconnaissance de la reine de la fourmi de feu (*Solenopsis invicta*), permettant d'attirer les ouvrières (Rocca et al., 1983; Mori and Nakazono, 1986). La dynamique de l'émission que nous avons observée en GC-MS a révélé un signal croissant sur les échantillons de fèces de 4h et 24h (Fig. 3.4), ce qui suggère qu'ils pourraient également résulter d'une activité bactérienne.

Parmi les autres COVs détectés dans nos analyses, plusieurs avaient été observés dans diverses plantes : le α -méthyl- γ -butyrolactone a été trouvé dans *Evolvulus alsinoides* (Convolvulaceae) (Kashima and Miyazawa, 2014). Le 2,6,6-triméthylcyclohex-1-ène-1-carbaldéhyde a été trouvé dans le *Cananga latifolia*. (Annonaceae) (Chhouk et al., 2018), *Lantana camara* (Verbenaceae) (Yacout et al., 2012) et dans le blé tendre *Triticum aestivum* (Poaceae) (Shibamoto et al., 2007). Le 4,8-diméthyl-1,7-nonadien-4-ol est présent dans les huiles essentielles de *Citrus hystrix* (Rutaceae) (Loh et al., 2011) et la trans- α -ionone se trouve dans les thés (Theaceae) et les framboises (Rosaceae) (Aaby et al., 2019; Lin et al., 2021). Peut-être que ces COV proviennent du blé utilisé pour nourrir nos locustes et n'ont pas été dégradés dans les fèces. Enfin, les deux derniers COVs détectés, le butan-2,3-diol et le nonan-1-ol, sont des composés omniprésents produits par la plupart des organismes vivants (Syu, 2001). Nous n'avons pas trouvé dans la littérature d'études rapportant des effets comportementaux particuliers de ces composés sur les insectes.

Il est intéressant de noter que trois des COV les plus intéressants (3-octanone, phénol et gaïacol) partageaient la même dynamique temporelle d'émission, avec des niveaux d'émission plus élevés dans les échantillons de fèces de 4h. Cela pose la question de savoir si une préférence peut être observée lorsque l'on teste des individus exposés à des fèces de 4h, 1h ou 24h. Avec nos résultats n'indiquant aucune différence d'attraction entre les fèces de 1h et de 24h, nous ne savons pas si l'attraction est une réponse de présence-absence aux COVs, (comme illustré récemment par Nizampatnam et al., 2022), ou si une réponse graduelle à l'intensité des COVs pourrait exister. D'autres expériences pourraient clarifier ce point. Il serait également instructif de tester à partir de quel âge les fèces cessent d'être attractives pour les locustes. À cette fin, il

serait intéressant d'utiliser des analyses de spectrométrie de masse à temps de vol par transfert de protons et réaction (PTR-ToF-MS) pour affiner la dynamique temporelle des COVs. Contrairement à la GC-MS, la PTR-ToF-MS permet de quantifier les COVs presque en temps réel (Majchrzak et al., 2018). Nous avons pu effectuer des analyses préliminaires de PTR-ToF-MS sur des 2 échantillons de fèces de larves de criquet pèlerin au stade L5 et 1 échantillon de larves L3. Les fèces de L3 n'étaient pas en assez grande quantité pour émettre un signal détectable, nous avons néanmoins pu constater que les fèces de L5 émettaient encore du guaiacol après 20h d'analyse et semblaient présenter un pic aux alentours de 5h (voir Appendice C.3). Ces résultats seraient à confirmer sur des études ultérieures sur des larves au stade L3, avec plus de réplicats. Des analyses plus poussées, sur plus d'échantillons de fèces, permettraient de connaître la durée d'émission des COVs. Par ailleurs, il serait intéressant de réaliser des analyses par électro-antennographie afin d'explorer quels COVs sont détectés par les locustes, comme cela a été fait dans l'étude de Torto et al. (1994). Cette technique permet d'enregistrer les potentiels électriques des antennes des insectes lorsqu'ils sont exposés à des odeurs afin de déterminer celles qui sont détectées par l'insecte et peut être couplée à la chromatographie en phase gazeuse (Arn et al., 1975). Une étude plus approfondie des fonctions physiologiques des COVs est également nécessaire. En effet, après la perception des COVs, on ne sait pas grand-chose des voies physiologiques déclenchées par le stimulus.

3.6.2 Les réponses attractives individuelles aux COVs des fèces

Nos expériences ont été réalisées avec une souche de criquets pèlerins élevés en laboratoire pendant plusieurs générations. Cela pourrait avoir un effet sur les résultats, notamment en ce qui concerne la composition du microbiote et les analyses chimiques. Dans le travail de Torto et al. (2021), les émissions volatiles de *S. gregaria* ont été comparées entre des individus élevés en laboratoire pendant une et sept générations. Les résultats indiquent que les locustes élevés en laboratoire pendant 1 génération ont produit 4 à 40 fois plus de composés organiques volatils que les locustes élevés en laboratoire pendant 7 générations. Cependant, les 2 souches de locustes de Torto et al. (2021) ne provenaient pas de la même population, ce qui rend la comparaison difficile. Les travaux de Lavy et al. (2019) sur les différences entre souches sauvages et souches de laboratoire montrent que le microbiote intestinal est très variable. Néanmoins, ils ont fréquemment observé la présence des genres *Enterobacter* et *Klebsiella*, de la famille des Enterobacteriaceae, qui est l'une des familles dominantes de nos analyses d'échantillons de fèces (voir Appendice C.4). Il a été démontré que *Klebsiella pneumoniae pneumoniae* et *Enterobacter cloacae* sont impliqués dans la production de guaiacol (Dillon et al., 2002). Bien que notre souche de laboratoire puisse être limitée en microbiote et donc pauvre en COV par rapport aux criquets pèlerins sauvages, nos résultats sont assez stables en termes de présence de phénol et de guaiacol, et la forte réponse attractive aux fèces des larves que nous avons observée plaide en faveur des odeurs de fèces comme un bon candidat pour contribuer à l'orientation des larves de locustes.

Les récents progrès dans la compréhension de la reconnaissance des odeurs des locustes montrent que la durée, la dynamique ou les changements des conditions

ambiantes n'entravent pas la détection d'odeurs importantes : (Nizampatnam et al., 2022). Les facteurs environnementaux tels que l'humidité, la température et les UV peuvent modifier les odeurs des fèces. Cependant, les résultats de Nizampatnam et al. (2022) confortent l'idée que même dans des conditions naturelles, avec une humidité, une température et des odeurs environnantes variables, les larves de criquets sont toujours capables de distinguer les odeurs importantes. Dans ce contexte, les odeurs de fèces, permettant de s'orienter vers une bande larvaire ayant mangé et donc indiquant potentiellement une source de nourriture, pourraient être reconnues. Ce phénomène peut également expliquer pourquoi la réponse d'attraction dans nos expériences était robuste à l'âge des fèces, malgré les changements dans la composition chimique du mélange.

Des études futures pourraient tester chacun des COVs détectés dans les fèces afin d'élucider lesquels sont impliqués dans le comportement attractif. Puisque le guaïacol, le phénol, le 3-octanone et le (R)-dihydroactinidiolide sont présents en grande quantité dans nos échantillons de fèces avec un signal très clair sur l'analyse GC-MS, et en raison de leur effet comportemental rapporté sur les locustes ou d'autres insectes, nous supposons que l'un de ces COVs pourrait être responsable de la réponse comportementale que nous avons observé. Il se pourrait également que ce soit la combinaison de plusieurs COVs qui déclenche l'attraction. Il serait alors intéressant de réaliser des tests comportementaux individuels sur des larves exposées en priorité à ces 4 COVs, seuls ou en combinaisons. Pour des travaux futurs, il serait également intéressant de reproduire ces tests sur des locustes issus de populations sauvages. Enfin, essayer d'orienter des locustes dans des conditions naturelles par l'utilisation de fèces en grande quantité ou directement avec les COVs que nous avons détecté permettrait de confirmer notre hypothèse d'un rôle des fèces dans l'orientation des larves.

3.6.3 Le rôle de l'odeur des fèces dans les mouvements de groupes

À notre connaissance, cette étude est la première à considérer l'état de dégradation des fèces. Nos résultats mettent en évidence la persistance dans le temps des COVs, qui étaient encore émis 24h après la production de fèces. Cette longue persistance permet de garder une trace du chemin parcouru par une bande après son passage. Dans les cas où la bande est hors de portée olfactive des retardataires, les fèces peuvent constituer des indicateurs plus efficaces du chemin emprunté par la bande que les odeurs provenant des larves elles-mêmes. Le rôle potentiel des fèces dans l'orientation des larves de locustes est cohérent avec l'observation sur le terrain de Piou et al. (2022) sur des larves de *S. cancellata*. Après avoir suivi une grande bande larvaire pendant plusieurs jours, un soir, Piou et al. ont observé que la bande s'était divisée en deux groupes. Le lendemain, le second groupe a suivi le même chemin que le premier avait emprunté la veille de leur séparation. Les odeurs de fèces pourraient probablement être impliquées dans cette orientation.

Il est connu que les bandes larvaires présentent un gradient de densité avec plus d'individus au front qu'à l'arrière (Uvarov, 1977). Il en résulte une accumulation de

fèces fraîches à l'avant. Les fèces laissées par la bande suivent donc logiquement un gradient d'âge avec plus de fèces fraîches à l'avant qu'à l'arrière. Comme nous avons observé en GC-MS que les COVs émis par les fèces évoluent dans le temps, ce gradient d'âge pourrait fournir une information supplémentaire sur le sens de déplacement de la bande et contribuer à la cohésion globale du groupe, l'arrière de la bande suivant les fèces fraîches laissées par les individus à l'avant. La dégradation des fèces dans le temps, au-delà de 24h, peut donner une orientation à suivre. Même si nous n'avons pas observé de préférence claire entre les fèces de 1h et de 24h dans nos expériences, il y a logiquement un âge où les fèces n'émettent plus d'odeurs et ne sont plus du tout attractives. La direction à prendre résulterait alors de cette différence. D'autres travaux pourraient être menés pour identifier le moment où les odeurs de fèces cessent d'être attractives et à partir de quelle distance les fèces sont détectées par les larves.

Les odeurs de fèces peuvent également expliquer la formation de grandes bandes à partir de petits groupes de larves dispersés. En effet, les larves grégaires de criquet pèlerin aux stades L1 et L2 créent des groupes circulaires (appelés "spots"), généralement sans direction de marche précise (Ellis and Ashall, 1957), suite à la synchronisation des pontes des femelles grégaires d'un même groupe entraînant des éclosions également synchronisées (Uvarov, 1977; Maeno et al., 2021a). En grandissant, les locustes commencent à marcher de manière coordonnée (Uvarov, 1977). Jusqu'à présent, certains auteurs considéraient que la direction prise par les bandes était aléatoire (e.g. Lecoq et al., 1999). Cependant, les odeurs de fèces provenant d'autres groupes peuvent être un signal qui influence les individus à l'avant de la bande, et par conséquent la direction de toute la bande. Elle participerait alors à la formation de grandes bandes en regroupant différents petits groupes de larves. Une telle convergence de plusieurs petits groupes a été observée sur le terrain : (Uvarov, 1977; Symmons and Cressman, 2001). D'autres études pourraient être menées pour vérifier cette hypothèse.

Si l'effet attractif de certains COVs est suffisamment fort, on peut imaginer une application possible dans la lutte contre les locustes. Ces COVs pourraient être utilisés pour dévier les bandes marchantes des cultures ou pour piéger les insectes. Au lieu des barrières physiques utilisées depuis les années 50 en cas de manque de pesticide pour orienter les bandes en marche vers les pièges (Dobson, 2001; Stride et al., 2010), l'attraction chimique serait un moyen de diminuer la main d'oeuvre nécessaire et de réduire les impacts environnementaux des pesticides chimiques. Dans le cas du 4-vinylanisole, des essais préliminaires avec des pièges collants émettant le COV dans la réserve naturelle de zones humides de North Dagang sur *L. migratoria* montrent des résultats prometteurs (Guo et al., 2020).

Chapitre 4

Perspectives de recherche à des échelles plus grandes

Avec notre modèle à base d'agents, nous avons montré qu'il existait un avantage aux locustes à être grégaires ou solitaires selon la structuration du paysage. Dans un tel contexte, les changements comportementaux découlant du polyphénisme de phase pourraient conférer un réel avantage aux locustes. Cette hypothèse semble d'autant plus plausible que les paysages traversés par les locustes sont très variables dans le temps et dans l'espace, et peuvent présenter des structures paysagères localement hétérogènes ou homogènes (Despland et al., 2004; Le Gall et al., 2019), et que la plasticité phénotypique peut émerger dans des habitats présentant de fortes variabilités spatiales et temporelles (Reed et al., 2010).

Dans ce chapitre, nous présentons deux perspectives de recherche pour explorer les avantages évolutifs conférés par le polyphénisme de phase dans un contexte de variabilité de la ressource. Dans une première section, nous présentons la théorie du Risk-Sensitive Foraging (RSF), et son application aux groupes égalitaires comme proposée par Fronhofer et al. (2011). Cela nous conduit à proposer d'adapter ce modèle analytique d'optimum évolutif pour étudier si cette théorie peut s'appliquer aux locustes, et plus particulièrement au criquet pèlerin. Dans une deuxième section, nous présentons une nouvelle approche de modélisation : les modèles démogénétiques à base d'agents (DG-ABM), que nous proposons d'utiliser pour étudier l'émergence du polyphénisme de phase au travers du seuil de grégarisation des individus, en fonction de l'hétérogénéité spatio-temporelle de la ressource. Ces travaux préliminaires apportent d'intéressantes perspectives pour des études futures.

4.1 L'application de la théorie RSF aux locustes par un modèle analytique d'optimum évolutif

4.1.1 La théorie du Risk-Sensitive Foraging (RSF) et son application aux groupes

La théorie du Risk-Sensitive Foraging (RSF) vise à expliquer d'un point de vue évolutif les différentes stratégies de recherche de nourriture pouvant être choisies par un individu en fonction de la variabilité des ressources dans son environnement (Caraco, 1981; Real and Caraco, 1986; Bednekoff, 1996). On distingue deux types de stratégies extrêmes : la prise de risque (*risk-prone*) et l'aversion au risque (*risk-averse*). Dans un contexte d'environnement divisé en plusieurs zones contenant des quantités de nourriture variables dans le temps, la stratégie d'aversion au risque consiste à choisir de se nourrir dans des zones où la quantité de nourriture est peu ou pas variable plutôt que de prendre le risque d'obtenir moins de nourriture dans une zone où la quantité de ressources est très variable. Cette stratégie est efficace sur le plan évolutif tant que la zone peu variable apporte suffisamment de nourriture à l'individu pour permettre sa reproduction. À l'inverse, la stratégie de prise de risque consiste à se nourrir sur des zones où la quantité de nourriture a une plus forte variabilité. Ce comportement est risqué, dans le sens où la quantité de nourriture disponible dans une zone variable peut aussi bien être plus élevée ou plus basse que dans la zone peu variable. Cette stratégie est avantageuse si la quantité de ressources disponible sur les zones "prédictibles" (i.e. possédant peu de variabilité de la ressource) est trop basse pour assurer la survie et/ou la reproduction de l'individu. Dans ce cas, la prise de risque donne une chance à l'individu d'atteindre son but si la zone variable peut produire parfois la quantité de ressources nécessaire à l'individu.

La théorie de risk-sensitive foraging, développée par Caraco et Real en 1980, était à l'origine élaborée pour comprendre les comportements individuels. Elle fut appliquée par la suite aux groupes en partant du principe que la recherche en groupe réduit la variance temporelle intra-individuelle de la prise de nourriture (Clark and Mangel, 1984; Poethke and Liebig, 2008). Il est alors possible de faire un parallèle entre la vie solitaire et la stratégie de prise de risque, et d'explorer dans quel contexte la formation de groupe sera bénéfique. Les prédictions de différents modèles de RSF appliqués aux groupes se sont vérifiées sur plusieurs espèces animales, notamment des araignées sociales (Caraco et al., 1995) ou des oiseaux (Caraco et al., 1980). Cependant, l'hypothèse de la réduction de la variance intra-individuelle par un mode de vie en groupe dépend fortement de la manière dont est partagée la ressource au sein du groupe.

Grinsted et al. (2019) décrivent dans leur article différents types de partage de la ressource et étudient dans quels cas cela entraîne un bénéfice à la vie de groupe. Dans le cas d'un partage égalitaire de la ressource, tous les membres du groupe reçoivent une quantité égale de nourriture. Cela peut se produire en cas de coopération, où tous les individus contribuent à la recherche de nourriture et où le total est partagé équitablement entre chacun des membres. Cela peut également survenir en cas de compétition de "mêlée" (*scramble competition*), où tous les individus ont une chance

égale d'obtenir de la nourriture à chaque période de recherche, ce qui se traduit par une consommation alimentaire à peu près égale entre les individus au fil du temps (Nicholson, 1954). Dans le deuxième cas mentionné par Grinsted et al. d'un partage de surplus, les individus qui découvrent la ressource la consomment jusqu'à satiété avant de laisser les autres en bénéficier, ce qui peut également réduire la variabilité entre individus au cours du temps si la quantité de ressource n'est pas un facteur limitant. Mais dans le cas d'un partage inégalitaire, comme c'est le cas par exemple chez les groupes eusociaux, les individus dominants vont toujours obtenir plus de ressources, ce qui entraîne une importante variance inter-individuelle (Nicholson, 1954).

Le RSF peut également s'appliquer dans le cas particulier de la reproduction. Les stratégies de RSF appliquées à la reproduction peuvent différer de celles appliquées à la survie (Bednekoff, 1996; McNamara and Houston, 1992), et dépendent beaucoup de la relation entre quantité de ressources récoltée et succès reproducteur. Dans certains cas, la variabilité du succès de la recherche de nourriture peut alors être avantageuse pour accélérer la reproduction, si par exemple la quantité de ressources nécessaire pour se reproduire est très élevée. Tout comme pour le partage de la ressource pour la survie, le partage de la ressource pour la reproduction peut être inégalitaire. Le modèle stochastique de Poethke and Liebig (2008) démontre que l'asymétrie reproductive modifie qualitativement l'influence du partage de la nourriture sur le rendement reproductif des groupes. La réduction de la variance dans des groupes égalitaires est profitable quand le coût de la reproduction est faible, avec un maximum de descendants facilement atteignable. À l'inverse, les groupes présentant un déséquilibre reproductif sont favorisés lorsque le coût de la reproduction est élevé, avec un maximum de descendants difficilement atteignable. Pour des groupes eusociaux, le partage inégalitaire permet au couple dominant de se reproduire plus efficacement. Cette stratégie peut être favorisée dans un environnement où la ressource est limitée et la reproduction coûteuse (Fronhofer et al., 2018).

4.1.2 Le RSF appliqué à des groupes égalitaires : présentation du modèle Fronhofer et al. (2011)

Dans cette section, nous présentons le modèle de RSF développé par Fronhofer et al. (2011), qui approfondit et généralise les travaux de Poethke and Liebig (2008). Cette étude explore les conditions nécessaires au partage égalitaire de la ressource d'un point de vue évolutif, en fonction des paramètres d'histoire de vie et de la variabilité environnementale. Le modèle considère des populations où la recherche de nourriture se fait individuellement et où la nourriture est partagée équitablement pour la survie et la reproduction. Le modèle se place dans le contexte d'un habitat saturé, où mortalité et fertilité s'équilibrent mutuellement, et permet de prédire les tailles de groupe optimales selon les valeurs de plusieurs paramètres d'histoire de vie, permettant notamment de moduler les fonctions de fertilité de mortalité. Ainsi, ce modèle peut s'appliquer à de nombreuses espèces et donne lieu à un schéma évolutif plus complexe, allant au delà de la simple dichotomie confrontant stratégie de prise de risque et stratégie d'aversion du risque.

Fonction de densité de la quantité de ressources récoltée

Dans ce modèle, la recherche de nourriture ainsi que la distribution de celle-ci sont considérées comme stochastiques : le succès de la recherche de nourriture d'un individu suit donc une distribution aléatoire. La probabilité de collecter une quantité de ressources x durant une période de reproduction est décrite comme une fonction de densité de probabilité $P(x, \bar{x}, \sigma^2)$, avec \bar{x} le succès moyen de recherche de nourriture pour un individu et σ^2 sa variance. En considérant que la quantité de ressources collectée est positive et continue, $P(x, \bar{x}, \sigma^2)$ est définie comme suivant une loi Gamma de paramètre de forme k et de paramètre d'échelle θ , pouvant être interprétée comme la quantité moyenne de nourriture. :

$$P(x, \bar{x}, \sigma^2) = \Gamma(x, k, \theta) = x^{k-1} \frac{e^{-\frac{x}{\theta}}}{\theta^k \Gamma(k)} \quad (4.1)$$

avec $\bar{x} = k\theta$, $\sigma^2 = k\theta^2$ et $\Gamma(k) = \int_{y=0}^{\infty} e^{-y} y^{k-1} dy$, la fonction gamma d'Euler.

La quantité de ressources accumulée par le groupe correspond à la somme des ressources accumulées individuellement. Chaque individu suit cette même fonction de densité pour la collecte de nourriture, avec la même moyenne théorique \bar{x} . Ainsi, la quantité moyenne de ressources \bar{X} pour un groupe de N individus correspond à la somme des N moyennes individuelles (\bar{x}), ce qui donne :

$$\bar{X} = N.\bar{x} \quad (4.2)$$

La recherche de nourriture se fait indépendamment d'un individu à l'autre. La variance à l'échelle du groupe est donc égale à la somme des variances individuelles attendues (σ^2), soit :

$$S^2 = N.\sigma^2 \quad (4.3)$$

Si la ressource est partagée équitablement entre les N membres du groupe, la quantité de ressources moyenne attendue par individu est égale à \bar{x} . La variance individuelle au sein du groupe σ_N^2 peut se calculer facilement :

$$\begin{aligned} \sigma_N^2 &= \frac{S^2}{N^2} \\ &= \frac{N.\sigma^2}{N^2} \\ &= \frac{1}{N}.\sigma^2 \end{aligned} \quad (4.4)$$

La quantité de ressources disponible pour les individus appartenant à un groupe de taille N suit donc une distribution Gamma :

$$P_N(x, \bar{x}, \theta, N) = P\left(x, \bar{x}, \frac{\sigma^2}{N}\right) = \Gamma\left(x, k, \frac{\theta}{N}\right) \quad (4.5)$$

Les équations ci-dessus permettent d'établir une relation entre θ et la variance σ^2 . Pour la suite, θ sera utilisé comme un proxy de la variance σ^2 .

Fonctions de fertilité et de mortalité

Dans le modèle, les fonctions de fertilité et de mortalité constituent les deux fonctions sigmoïdes composant la valeur sélective des individus. Ces deux fonctions sont représentées dans la Fig. 4.1, en bleu et rouge, respectivement, et explicitées mathématiquement ci-dessous.

La fertilité (i.e. le nombre de descendants) est fonction de la quantité de ressources x qu'un individu a récolté :

$$F(x, L_F) = \frac{F_{max}}{1 + e^{a_F \cdot x + b_F}} \quad (4.6)$$

avec F_{max} le nombre maximum de descendants, $a_F = -4s_F/F_{max}$, $b_F = -a_F \cdot o_F$. o_F représente l'offset de la courbe au point d'inflexion, c'est à dire le décalage entre l'origine et le point d'inflexion de la courbe (projection du point d'inflexion sur l'axe des abscisses). L'offset correspond à la quantité de nourriture nécessaire à un individu pour qu'il produise $F_{max}/2$ descendants. s_F correspond à la pente au point d'inflexion de la fonction de fertilité et est inversement proportionnelle aux coûts nécessaires pour produire un descendant. Les paramètres de traits d'histoire de vie $L_F = \{F_{max}, s_F, o_F\}$ sont spécifiques à l'espèce étudiée : il est possible de représenter différentes espèces avec ce modèle.

La fonction de mortalité est définie comme :

$$M(x, L_M) = \frac{1 - M_b}{1 + e^{a_M \cdot x + b_M}} + M_b \quad (4.7)$$

avec $a_M = -4 \cdot s_M / (1 - M_b)$, $b_M = -a_M \cdot o_M$, $L_M = \{M_b, s_M, o_M\}$. s_M et o_M correspondent à la pente et à l'offset au point d'inflexion de la fonction de mortalité, ce qui correspond respectivement à la quantité de nourriture nécessaire pour réduire la mortalité, et à la quantité de ressources nécessaire pour avoir une probabilité de survie égale à 0.5. M_b correspond au paramètre de mortalité de base, dont la valeur est constante et positive.

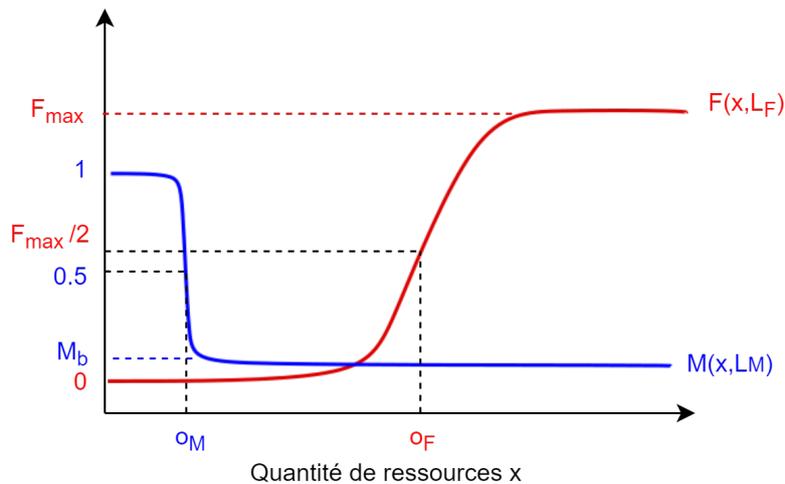


FIG. 4.1 – Représentation des fonctions de mortalité $M(x, L_M)$ (en bleu) et de fertilité $F(x, L_F)$ (en rouge). F_{max} : quantité maximale de descendants; M_b : mortalité de base; o_F : offset de la fonction de fertilité au point d'inflexion; o_M : offset de la fonction de mortalité au point d'inflexion.

Dynamique de population

Soit $\phi(N, x, \bar{x}, \theta, L_F)$ la fonction de production de descendants par un individu dans un groupe égalitaire de taille N . Le calcul de ϕ se fait en intégrant le fonction de fertilité (4.6) pondérée avec la quantité de ressources disponible pour l'individu (4.5) :

$$\phi(N, x, \bar{x}, \theta, L_F) = \int_0^\infty P_N(x, \bar{x}, \theta, N) \cdot F(x, L_F) \cdot dx \quad (4.8)$$

De la même manière, on définit la perte attendue due à la mortalité par :

$$\mu(N, x, \bar{x}, \theta, L_M) = \int_0^\infty P_N(x, \bar{x}, \theta, N) \cdot M(x, L_M) \cdot dx \quad (4.9)$$

On peut alors calculer la quantité moyenne de ressources par individu \bar{x} nécessaire à l'équilibre entre natalité et mortalité (i.e., lorsque $\phi(N, x, \bar{x}, \theta, L_F) = \mu(N, x, \bar{x}, \theta, L_M)$). Dans ce modèle, nous considérons que la population est toujours à l'équilibre.

En fonction de la variance de la distribution de la ressource θ et des paramètres de traits d'histoire de vie L_F et L_M , la quantité moyenne de ressources nécessaire pour arriver à l'équilibre \bar{x} dépend de la taille du groupe N :

$$\bar{x} = f(N, \theta, L_M, L_F) \quad (4.10)$$

Influence de la taille du groupe sur le succès de recherche de nourriture

Ce modèle permet de prédire l'influence de la taille du groupe sur la quantité moyenne de ressources par individu nécessaire pour que la population soit à l'équilibre. Plus cette valeur de quantité moyenne de ressources par individu est petite, plus la population sera avantagée évolutivement, car cela revient à une augmentation de la capacité d'accueil de l'habitat. Ce modèle consiste donc en une approche d'optimisation, où l'on cherche à minimiser \bar{x} . On note N_{opt} la taille de groupe minimisant \bar{x} .

Pour tester l'influence de la taille du groupe sur \bar{x} , les auteurs de l'étude ont résolu numériquement l'équation (4.9) pour différentes valeurs de θ (variance de la ressource), M_b (mortalité de base), F_{max} (nombre maximum de descendants) et s_F (coût, en nourriture, par descendant). Les autres valeurs étaient fixées : $o_F = 8$, $o_M = 2$ et $s_M = -5$.

Dans ce modèle, les performances des individus en groupe partageant équitablement la nourriture peuvent être comparées aux performances d'individus seuls (i.e. résultats obtenus avec $N_{opt} = 1$) par le calcul du bénéfice relatif B à être en groupe :

$$B = 1 - \frac{\bar{x}(N_{opt}, \theta, L_M, L_F)}{\bar{x}(1, 0, L_M, L_F)} \quad (4.11)$$

4.1.3 Principaux résultats de l'étude

Les résultats montrent que les conditions environnementales (i.e. la variance de la ressource et la mortalité de base) ont un effet important sur la taille de groupe optimale. Pour une forte variance de la disponibilité de la ressource (θ élevé), la formation de groupe est avantageuse. Le bénéfice relatif à être en groupe augmente presque exponentiellement avec la variabilité de la ressource. Ce résultat est en accord avec les théories de risk-sensitive foraging, stipulant qu'une stratégie de recherche de

nourriture minimisant le risque est avantagée quand la ressource est difficile à trouver, étant donné que dans ce modèle, la variance intra-individuelle d'accès à la ressource diminue avec la taille du groupe (Eq. 4.4).

À l'inverse, une mortalité de base élevée va favoriser les individus solitaires. La mortalité en fonction de la ressource devient en effet négligeable par rapport à la mortalité de base pour la dynamique de population. La fertilité des individus doit donc être plus importante pour conserver une population à l'équilibre. Le fait de rester seul permet d'avoir une variance intra-individuelle plus élevée pour la recherche de nourriture. Ainsi, si l'individu trouve de la ressource en grande quantité, sa fertilité sera beaucoup plus importante que s'il avait dû partager avec un groupe, et le risque de ne pas trouver de nourriture n'affecte pas suffisamment la mortalité individuelle (par rapport au taux de mortalité de base) pour favoriser une stratégie minimisant la variance. Cependant, si la fertilité maximum n'est pas beaucoup plus élevée que la mortalité de base, il n'y a plus d'avantage à trouver une grande quantité de ressources, et la stratégie la plus efficace est de maximiser les chances de pouvoir produire des descendants, sans tenir compte de leur nombre. Dans ce cas, la stratégie de groupe est à nouveau avantagée. Les résultats montrent également que la formation de groupe est la plupart du temps indépendante des coûts de production de la descendance.

4.1.4 Application aux locustes

Méthodes

Ce modèle est généraliste et permet donc de modéliser différentes espèces en attribuant des valeurs de paramètres d'histoire de vie (L_F et L_M) se rapprochant biologiquement de l'espèce à étudier. Un pré-requis à l'application de ce modèle est que les individus au sein d'un groupe doivent partager équitablement la ressource. Les locustes remplissent cette condition, comme nous l'avons vu précédemment (voir Chapitre 2 section 2.3.2, le calcul de l'indice de Gini sur les contenus stomacaux d'individus grégaires étant très faible, inférieur à 0.13). Nous avons donc appliqué ce modèle, pour différentes valeurs de variabilité de la ressource θ , aux locustes, en particulier au criquet pèlerin, puisque les traits de comportements et d'histoire de vie de cette espèce sont connues.

La quantité de nourriture nécessaire pour qu'un criquet pèlerin puisse croître et survivre jusqu'à la mue imaginale a été calculée en intégrant les données de poids des individus suivis dans les expériences de Chapuis et al. (2021). Nous obtenons par cette intégration une valeur minimale de 29g pour la survie d'un individu. Nous posons donc $o_M = 29$ et, en remplaçant la fonction de mortalité du papier original par une fonction de pas, on obtient :

$$M(x, L_M) = \begin{cases} 1 & \text{if } x \leq 29 \\ M_b & \text{if } x > 29 \end{cases}$$

Pour le paramètre o_F , correspondant à la quantité de ressources nécessaire pour produire la moitié des descendants, on considère qu'une femelle devra avoir mangé les 29g lui permettant d'atteindre le stade adulte, puis la quantité de ressources nécessaire pour survivre pendant 15 jours supplémentaires lui permettant d'atteindre sa maturité sexuelle (Duranton and Lecoq, 1990). En considérant qu'un criquet pèlerin peut

4.1. L'application de la théorie RSF aux locustes par un modèle analytique d'optimum évolutif

Paramètres	Valeurs originales	Valeurs testées
θ	0.5, 2, 4	1, 2, 5, 10, 20, 50, 100, 500, 1000
F_{max}	1, 2, 3, 4, 5	1, 2, 5, 10, 20, 50, 100
M_b	0.01, 0.1, 0.3	0.01, 0.1, 0.2
s_F	1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10	5, 6, 7, 8, 9, 10
o_F	8	74
s_M	-5	/
o_M	2	29

TAB. 4.1 – Valeurs de paramètres explorées pour le modèle de Fronhofer et al. (2011). θ : variance de la ressource; F_{max} : quantité maximale de descendants; M_b : mortalité de base; s_F : pente de la fonction de fertilité au point d'inflexion, o_F : offset de la fonction de fertilité au point d'inflexion, s_M : pente de la fonction de mortalité au point d'inflexion, o_M : offset de la fonction de mortalité au point d'inflexion. Les valeurs originales correspondent aux valeurs explorées dans Fronhofer et al. (2011), et les valeurs testées correspondent à celles explorées pour l'application du modèle aux locustes.

consommer son poids en nourriture par jour (Davey, 1954), il faudrait donc une moyenne de 3g/jour, ce qui nous donne au total $o_F = 74g$.

Pour la variation de la fertilité, il est connu que les femelles grégaires produisent moins d'oeufs que les solitaires (Norris, 1952; Maeno and Tanaka, 2008), avec des valeurs de nombre d'oeufs par oothèque qui peuvent aller de 70 oeufs en moyenne pour les femelles grégaires, à 140 pour les solitaires, et de 2 pontes pour les grégaires à plus de 5 pontes pour les solitaires (Duranton and Lecoq, 1990). La mortalité des oeufs et des juvéniles peut être assez importante et atteindre les 70% (Roffey and Magor, 2003). Le taux de multiplication des populations grégaires peut aller de 1 à 16 (Uvarov, 1966). Nous avons donc fait varier F_{max} , la quantité maximale de descendants, sur une échelle de valeurs allant de 1 à 100 descendants pour représenter les différentes valeurs possibles de descendants ainsi que les variabilités entre phases. Pour le paramètre s_F , inversement proportionnel au coût d'un descendant, nous avons considéré une gamme de valeur de 0.1 à 0.2g/descendant, c'est à dire de $s_F = 10$ à $s_F = 5$ respectivement. Les valeurs que nous avons explorées sont résumées dans la troisième colonne du tableau 4.1.

Résultats préliminaires

Nous retrouvons des résultats comparables à ceux de Fronhofer et al. (2011) concernant le lien entre variabilité environnementale et l'avantage à être en groupe. Sur l'ensemble de la gamme de valeurs de mortalité de base M_b , de coût de la descendance s_F et de fertilité maximale F_{max} ajustées au criquet pèlerin, une variabilité élevée de la ressource ($\theta > 10$) favorise la vie en groupe égalitaire, tandis qu'une variabilité faible ($\theta < 10$) favorise les individus solitaires. De plus, nous pouvons observer que la valeur de F_{max} impacte le niveau de variabilité de la ressource à partir duquel il est avantageux d'être en groupe. Pour F_{max} compris entre 1 et 10, la valeur de θ à partir de laquelle les groupes sont avantagés est de plus en plus élevée, jusqu'à atteindre un palier pour F_{max} compris entre 10 et 20, et décroître légèrement à nouveau à partir de $F_{max} > 20$. Nous présentons dans la figure 4.2 les résultats obtenus pour $M_b = 0.01$ et $s_F = 8$, et ceux que nous avons obtenus avec d'autres valeurs de M_b et s_F sont

très similaires.

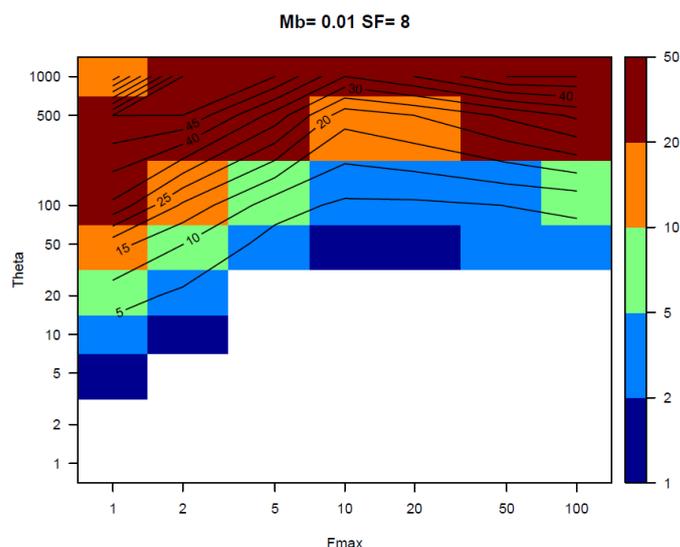


FIG. 4.2 – Résultats obtenus avec le modèle de Fronhofer et al. (2011) adapté au criquet pèlerin pour $M_b = 0.01$ et $s_F = 8$. Le gradient de couleur correspond aux tailles de groupe optimales, pour chaque valeur de θ et F_{max} considérée. Les cases blanches correspondent aux cas où il est plus avantageux d'être solitaire. θ : variance de la ressource; F_{max} : quantité maximale de descendants; M_b : mortalité de base (ici, $M_b = 0.01$); s_F : pente de la fonction de fertilité au point d'inflexion ($s_F = 8$), o_F : offset de la fonction de fertilité au point d'inflexion ($o_F = 74$), o_M : offset de la fonction de mortalité au point d'inflexion ($o_M = 29$).

En guise de discussion

Sachant que les grégaires et les solitaires ne produisent pas le même nombre de descendants, les valeurs de F_{max} les plus élevées sont atteintes par des femelles solitaires. Or, pour des valeurs de F_{max} élevées, l'avantage à être grégaire se situe pour une variabilité environnementale très élevée ($\theta > 20$). Dans le contexte du polyphénisme de phase, le passage d'individus adultes de la phase solitaire à la phase grégaire serait alors favorisé dans un environnement très variable. Une fois les locustes devenus grégaires, leur nombre maximum de descendants diminue. Nous nous trouvons donc dans des cas où F_{max} est plus petit, ce qui entraîne, au vu de nos résultats, une diminution du niveau de variabilité θ à partir duquel être solitaire est avantageux.

Pour résumer, il faut une variabilité environnementale très élevée pour que les solitaires aient un avantage à grégariser, et, une fois grégaires, il faut au contraire que la variabilité devienne extrêmement faible pour que le fait de vivre en groupe ne procure plus un avantage. Cela entraîne donc une certaine forme de stabilité aux locustes une fois en phase grégaire. Nous synthétisons ces interprétations dans la figure 4.3.

Il serait intéressant d'aller plus loin dans cette exploration en reliant ce modèle au seuil de grégarisation des individus (i.e., la densité de population locale nécessaire pour qu'un individu passe de la phase solitaire à la phase grégaire). Nous pourrions alors explorer quelle serait la valeur optimale de grégarisation dans un milieu donné, en fonction de sa variabilité en terme de ressources alimentaires.

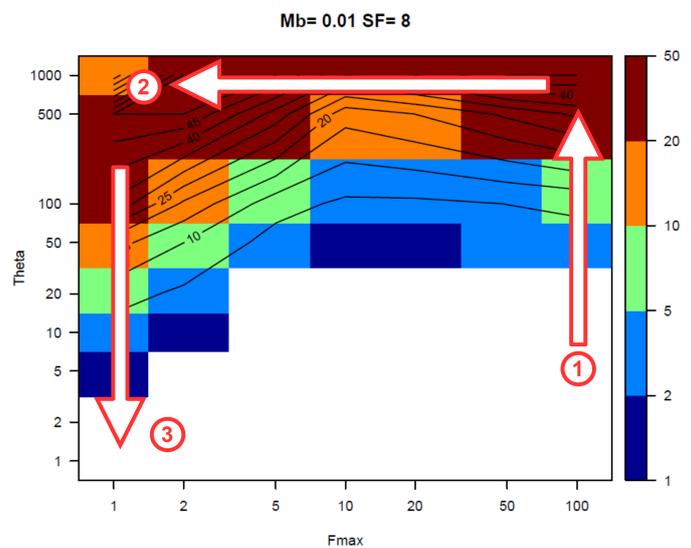


FIG. 4.3 – Schéma d'interprétation des résultats obtenus. (1) Les individus possédant les valeurs de F_{max} les plus élevées sont des locustes solitaires, car les femelles solitaires pondent plus d'oeufs que les grégaires. Pour qu'un individu solitaire soit avantageux à devenir grégaire, la variabilité environnementale doit être très élevée ($\theta > 20$). (2) Les individus grégaires pondent moins d'oeufs que les solitaires, ce qui correspond donc à des valeurs de F_{max} plus faibles. Les grégaires sont donc représentés par la partie gauche du graphique. (3) Une fois grégaires, la valeur de θ à partir de laquelle il est avantageux d'être solitaire est beaucoup plus faible. Pour qu'il soit avantageux de re-devenir solitaire, il faut que l'environnement soit très peu variable. Le gradient de couleur correspond aux tailles de groupe optimales, pour chaque valeur de θ et F_{max} considérée. Les cases blanches correspondent aux cas où il est plus avantageux d'être solitaire.

4.2 Étude de l'émergence du polyphénisme de phase par un modèle démogénétique à base d'agents (DG-ABM)

4.2.1 L'émergence des modèles éco-évolutifs, ou démogénétiques

On observe depuis une quinzaine d'années un intérêt grandissant pour les études éco-évolutives, mêlant écologie et évolution (Bassar et al., 2021). Cela est motivé par la prise de conscience récente que les réponses écologiques et évolutives des populations peuvent être étroitement liées et se produire à des échelles de temps proches (Carroll et al., 2007). Bien qu'il soit admis depuis longtemps que les dynamiques écologiques puissent avoir des conséquences évolutives, le postulat inverse est assez récent (Schoener, 2011). Plusieurs études montrent que des changements évolutifs peuvent survenir sur des temps courts (d'une dizaine de générations ou moins), et que de rapides changements évolutifs peuvent entraîner des modifications au niveau des interactions écologiques, pouvant aller jusqu'à modifier des processus au niveau de l'écosystème (Carroll et al., 2007). Ces résultats vont à l'encontre de l'hypothèse de longue date selon laquelle les processus écologiques et évolutifs se déroulent sur des échelles de temps différentes, et donc que l'étude de ces processus peut se faire indépendamment. Ces récentes découvertes ont favorisé le développement de modèles éco-évolutifs, aussi appelés modèles démogénétiques, prenant en compte à la fois les processus écologiques (notamment démographiques) et évolutifs, qui sont essentiels pour répondre à certaines questions biologiques.

Le cadre conceptuel des dynamiques éco-évolutives décrit des boucles de rétroaction entre les processus écologiques et évolutifs, sur une échelle de temps contemporaine (Pelletier et al., 2009; Govaert et al., 2019; Bassar et al., 2021). Ces boucles se présentent sous la forme suivante : (1) la diversité génétique et son architecture déterminent la démographie et les dynamiques de populations à travers l'expression phénotypique, (2) la structure démographique et spatiale ainsi que les dynamiques de populations influent sur les processus évolutifs, tels que la dérive génétique, la sélection naturelle et les flux de gènes au travers des densités de populations et de la dispersion des individus, (3) à leur tour, les forces évolutives déterminent la diversité génétique. Pour tenir compte des boucles de rétroaction, les modèles démogénétiques doivent intégrer les mécanismes de transmission héréditaires ainsi que les différentes forces qui contrôlent ou impactent la distribution des traits héréditaires entre les générations (Bassar et al., 2021).

4.2.2 Les modèles à base d'agents démogénétiques (DG-ABM)

Parmi les facteurs impactant la sélection naturelle, les interactions inter-individuelles jouent un rôle majeur. En effet, elles affectent, directement ou indirectement, la valeur sélective des individus, qui se trouve au cœur de toutes les dynamiques évolutives (Maynard Smith, 1974; Webber and Vander Wal, 2018). Des processus écologiques tels que la compétition, la coopération ou l'accouplement découlent directement des interactions inter-individuelles. Ces processus vont impacter la croissance, la mortalité et la reproduction des individus, ce qui va se répercuter sur la démographie de la

population. Elles ont donc un impact sur la valeur sélective, individuelle ou inclusive. Les interactions inter-individuelles sont cependant encore peu prises en compte dans les modèles éco-évolutifs, notamment pour les modèles analytiques qui ne permettent pas de les introduire explicitement.

Comme nous l'avons vu précédemment (Chapitre 2), les modèles à base d'agents (ABM) permettent de simuler des individus autonomes et indépendants. Chaque agent étant unique, il est possible de représenter des interactions non-uniformes entre les individus et leurs effets sur les aptitudes individuelles, tout en tenant compte du contexte social. Les répercussions de ces interactions sur la population vont affecter les dynamiques démographiques et permettre l'émergence de dynamiques évolutives (Huston et al., 1988; DeAngelis and Mooij, 2005). De plus, les ABMs sont spatialement explicites, ce qui permet de représenter les interactions des individus avec leur environnement et d'étudier l'impact de la structuration du paysage sur l'évolution de certains traits. Plusieurs études ont par exemple démontré à l'aide d'ABM que la structure génétique et la compétition de parentèle émergent de la conception spatiale de leur modèle (Bach et al., 2006; Poethke et al., 2007; Kubisch et al., 2013). Nous pouvons également citer les travaux de Reuter et al. (2016), montrant un lien entre la structuration spatio-temporelle de la ressource et l'évolution des comportements d'agrégation et de recherche collective de nourriture de poissons, ou encore l'étude de Fielding (2004) portant sur l'impact de l'hétérogénéité spatiale et de la compétition sur les traits d'histoires de vie de criquets, montrant que les valeurs de certains traits pouvaient être impactées par le type de répartition spatiale de la ressource considéré (uniforme, aléatoire ou agrégé).

Les ABM sont donc particulièrement appropriés pour étudier des dynamiques éco-évolutives, notamment pour explorer des hypothèses évolutives en lien avec la structure paysagère. Dans la suite de ce manuscrit, nous qualifierons de “modèles à base d'agents démogénétiques”, ou DG-ABM, des ABM représentant à la fois la variation et la transmission de caractères génétiques héréditaires et les interactions phénotype-dépendantes entre individus.

4.2.3 L'hypothèse du lien entre l'hétérogénéité spatio-temporelle de la végétation et l'émergence du polyphénisme de phase

Au vu des résultats obtenus avec le modèle d'interaction locale (Chapitre 2), suggérant que certains paysages avantagent les grégaires et d'autres les solitaires, le polyphénisme de phase pourrait être une adaptation à un environnement spatio-temporellement variable, pouvant présenter des structures paysagères très diverses. Cette hypothèse semble plausible, d'une part car les locustes vivent généralement dans des zones présentant des fluctuations environnementales extrêmes (Le Gall et al., 2019), et d'autre part car la plasticité phénotypique a souvent été démontrée comme étant une réponse évolutive à des conditions environnementales variables (e.g. Reed et al., 2010). La capacité des individus de passer d'une phase à l'autre pourrait permettre d'exploiter au mieux les ressources de leur environnement. Cet avantage pourrait être d'autant plus marqué par le fait que les habitats avantagent les grégaires sont également ceux favorisant l'agrégation, et donc la grégarisation, comme nous

l'avons vu dans le Chapitre 2. À l'inverse, les environnements où la végétation est très abondante et homogène peuvent faciliter une dispersion de la bande, ce qui pourrait provoquer dans les cas les plus extrêmes un retour à la phase solitaire. L'hypothèse d'un rôle potentiel de l'hétérogénéité environnementale sur la co-évolution du polyphénisme de phase, notamment du comportement de grégarisation qui en découle, paraît donc intéressante à explorer.

Nous pourrions donc chercher à explorer si la structuration spatio-temporelle de la ressource favorise l'émergence du polyphénisme de phase chez les locustes. Pour cela, nous pourrions développer un modèle à base d'agents destiné à étudier l'évolution du seuil de grégarisation (G), défini comme le nombre minimum de voisins qu'un individu doit percevoir pour passer de la phase solitaire à la phase grégaire. En dessous de ce seuil, l'individu repasserait en phase solitaire. Le changement de phase étant densité-dépendant, le seuil de grégarisation permettrait de représenter des individus possédant une plasticité phénotypique plus ou moins forte. Des valeurs extrêmes de G ($G = 0$ ou $G \geq N$, avec N la taille de la population totale) permettraient de représenter des individus entièrement grégaires et entièrement solitaires, ne présentant pas de plasticité phénotypique. En effet, un individu possédant un seuil de grégarisation nul n'aurait pas besoin de percevoir d'autres individus pour appartenir à la phase grégaire, et ne pourrait donc pas repasser en phase solitaire. À l'inverse, un seuil de grégarisation trop élevé ne peut pas être dépassé, et ne permet donc jamais à un individu de passer en phase grégaire. Le seuil de grégarisation serait un trait héréditaire, soumis à un certain taux de mutation. Il serait alors possible de suivre son évolution au cours du temps, et d'observer sous quelles conditions environnementales un seuil de grégarisation intermédiaire, synonyme de polyphénisme de phase, pourrait émerger et se fixer dans la population.

4.2.4 L'importance de l'intrication des dynamiques écologiques et évolutives pour l'étude du polyphénisme de phase

Plusieurs aspects du cycle de vie des locustes varient entre grégaires et solitaires, notamment concernant la reproduction. Les femelles grégaires pondent par exemple moins d'oeufs que les solitaires, et pondent généralement au même endroit, ce qui donne lieu à un regroupement des pontes grégaires (Uvarov, 1966; Pener and Simpson, 2009). Cela entraîne des différences en terme de dynamique de populations entre grégaires et solitaires, ce qui peut avoir des répercussions sur l'évolution du seuil de grégarisation. De plus, si le changement de phase dépend de la densité de population au cours de la vie, il est également transmis à la génération suivante (effets parentaux) mais peut aussi s'accumuler au fil des générations (effets épigénétiques; Bossdorf et al. (2008)). En effet, il faut des densités de populations appropriées sur plusieurs générations (au moins trois) pour atteindre la phase grégaire extrême (de même, deux générations d'isolement sont nécessaires pour obtenir une phase pleinement solitaire) (Uvarov, 1966). Cet effet transgénérationnel a été démontré sur le comportement, la coloration, la morphométrie et les capacités de reproduction (Ellis, 1959; Albrecht et al., 1959; Chapuis et al., 2008). Enfin, nous nous trouvons dans le cas d'une boucle de rétroaction entre processus démographiques et génétiques, s'inscrivant dans le cadre conceptuel de la démogénétique : (1) Les individus changent de phase en fonction de la

4.2. Étude de l'émergence du polyphénisme de phase par un modèle démogénétique à base d'agents (DG-ABM)

densité de population et de leur seuil de grégarisation individuel G , puis se déplacent à la recherche de nourriture, collectivement ou individuellement selon leur phase; (2) Les déplacements impactent la valeur sélective individuelle, car l'accès à la ressource sera facilité pour l'une ou l'autre des phases en fonction des caractéristiques du paysage; (3) Seuls les adultes ayant dépassé un certain seuil d'énergie peuvent survivre et se reproduire, ce qui entraîne la sélection d'une certaine valeur de G (retour à (1)).

L'étude de l'évolution du polyphénisme de phase nécessite donc de considérer à la fois les processus démographiques et les processus génétiques. Pour explorer l'hypothèse d'un impact de la variabilité spatiale et temporelle de la végétation, nous proposons de développer un DG-ABM multi-niveau.

4.2.5 Proposition de développement d'un DG-ABM multi-niveau

Le choix d'utiliser un modèle à base d'agent se justifie par l'importance de considérer les interactions inter-individuelles dans notre modèle. Comme nous l'avons vu avec notre premier modèle, (Chapitre 2), les interactions locales entre individus grégaires et avec la végétation impactent les mouvements collectifs et donc l'accès du groupe à la ressource. En fonction de la direction prise par la bande, de sa capacité à changer de direction rapidement, et de la disposition des individus les uns par rapports aux autres, la découverte d'un patch de végétation pourra être facilitée. De plus, le niveau d'inertie du groupe, dépendant également des interactions individuelles, permettra ou non aux grégaires de rester dans un cluster de végétation une fois parvenu en bordure de celui-ci. Ces différentes propriétés, découlant des interactions individuelles, vont impacter la quantité de ressources que le groupe pourra consommer au cours de la simulation, et donc permettre de déterminer les cas de figures où les grégaires seront avantagés par rapport aux solitaires. Nous nous attendons donc à ce que les interactions locales aient de répercussions sur le plan génétique, en favorisant sous certaines conditions des individus possédant un seuil de grégarisation bas.

L'une des difficultés concernant la modélisation d'essaims ou de bandes de locustes est le choix de l'échelle utilisée. La forte mobilité des locustes grégaires nécessite l'utilisation de grandes échelles spatiales pour les modéliser. Par exemple, une bande larvaire de criquet pèlerin (*Schistocerca gregaria*) peut parcourir jusqu'à plusieurs kilomètres par jour (Uvarov, 1977). Cependant, les interactions inter-individuelles se déroulent sur des échelles beaucoup plus petites, de l'ordre du centimètre. Il est très compliqué d'un point de vue computationnel de créer un monde virtuel à la fois suffisamment vaste pour représenter les dynamiques de groupes et de population et suffisamment précis pour tenir compte des interactions entre individus. À cette première difficulté s'ajoute la complexité de traiter à la fois des processus impactant la valeur sélective des individus se déroulant sur un court laps de temps et d'étudier les conséquences que cela peut avoir sur l'évolution d'un trait dans la population simulée au cours de centaines de générations.

Pour résoudre ces problèmes, une solution pourrait être de créer un modèle multi-niveaux, constitué de deux modèles sous-jacents imbriqués. Le premier modèle (modèle d'interactions locales) aurait pour but de représenter les interactions locales avec l'environnement et entre individus. Il s'agit du modèle que nous présentons dans le

Chapitre 2. Le second modèle (modèle démogénétique) permettrait d'intégrer les dynamiques de populations et l'évolution des traits caractéristiques au polyphénisme de phase sur plusieurs générations. Le codage génétique de ces traits permettrait de suivre les processus évolutifs.

Le modèle d'interaction locale se lancerait sous certaines conditions, et permettrait d'effectuer un agrandissement d'une cellule du modèle démogénétique à une échelle spatio-temporelle plus fine. Tous les individus présents dans la même cellule du modèle démogénétique seraient intégrés dans le modèle d'interaction locales. Le modèle démogénétique se mettrait alors en pause jusqu'à ce que la simulation lancée dans le sous-modèle d'interaction locale soit terminée. Une fois la simulation achevée, les quantités de végétation consommées par chaque individu dans le modèle d'interaction locale (i.e. leur niveau d'énergie E) seraient alors transférées dans le modèle démogénétique. Le modèle d'interaction locale ne serait lancé que sous certaines conditions, lorsque la compétition entre individus doit être considérée. C'est à dire : (1) si la quantité de ressources contenue dans une cellule du modèle ne permet pas de nourrir tous les individus présents sur cette cellule, ou (2) si des grégaires et des solitaires sont présents sur la même cellule.

Si la quantité de ressources d'une cellule est suffisante pour assurer la survie de tous les individus, nous pouvons considérer un partage égalitaire de la ressource. Ce postulat se base sur les valeurs faibles de l'indice de Gini (< 0.13) que nous avons calculées d'après les données obtenues par Maeno et al. (2021b) de contenus stomacaux de larves grégaires de *S. gregaria*, indiquant une certaine égalité dans la répartition de la ressource au sein des bandes larvaires. Si la quantité de ressources ne permet pas de nourrir tous les individus, la simulation qui se déroulerait dans le modèle d'interaction locale déterminerait quels individus ont pu se nourrir suffisamment, et donc quels individus survivront au pas de temps suivant dans le modèle démogénétique. Comme les stratégies de recherche de nourriture et d'interactions locales sont très différentes entre grégaires et solitaires, le modèle d'interaction locale se lancerait également en cas de présence d'individus des deux phases sur une même cellule.

Une description plus détaillée d'une version préliminaire du modèle, sous la forme d'un protocole ODD (d'après Grimm et al., 2006, 2010, 2020), est disponible en Anglais en Annexe D.1. Celui-ci n'est pas finalisé, et certains processus restent encore à définir, il apporte néanmoins quelques précisions sur le fonctionnement possible de ce futur modèle.

Conclusion

Dans cette thèse, nous nous sommes intéressés à l'une des caractéristiques majeurs du polyphénisme de phase : les mouvements collectifs des individus grégaires, que nous avons étudié à différentes échelles temporelles et spatiales, de quelques heures et centaines de mètres (Chapitre 2), à une journée et plusieurs kilomètres (Chapitre 3). Nous avons également présenté des perspectives de recherche à une échelle évolutive (Chapitre 4).

Une première partie de ces travaux de thèse visait à explorer l'impact de la variabilité spatiale de la ressource sur la recherche collective de nourriture à une échelle spatio-temporelle courte, correspondant à la distance parcourue par une bande larvaire grégaire en quelques heures de marche (i.e, une distance d'une centaine de mètres). Pour cela, nous avons développé un modèle à base d'agents, permettant de représenter les interactions locales entre les individus et avec la végétation, et ce, à une échelle temporelle de l'ordre de 10s. Sur une grande variété de paysages, nous avons étudié sous quelles conditions le groupe sera avantagé par rapport à des larves solitaires en terme de recherche de nourriture. Nos résultats soulignent l'importance de l'alignement au sein du groupe pour optimiser la recherche de nourriture, et montrent que certains paysages où la ressource est agrégée et peu abondante (occupant moins de 40% de l'espace) avantagent le comportement grégaire.

Dans une seconde partie, nous avons exploré l'hypothèse d'un effet attractif des fèces sur les locustes grégaires. Nous nous plaçons alors à une échelle spatio-temporelle plus grande que dans la première partie, en étudiant l'effet comportemental que peuvent avoir des fèces de 1h et 24h. Un tel effet pourrait permettre aux larves grégaires s'étant perdues de retrouver facilement la trace du groupe, même après avoir été séparées pendant une journée, et pourrait également assurer une meilleure cohésion du groupe. Pour cela, nous avons réalisé des tests olfactifs comportementaux en laboratoire sur des larves au stade L3 du criquet pèlerin, *Schistocerca gregaria*, en présence de fèces de 1h ou 24h. Nous avons également effectué des analyses chimiques (GC-MS) afin d'explorer quels composés organiques volatils étaient émis par les fèces de larves de locustes. Nos résultats montrent un effet attractif des fèces de 1h et de 24h sur les larves, suggérant que l'effet pourrait durer au moins une journée et ainsi permettre à des individus retardataires de retrouver la trace du groupe.

Dans une troisième et dernière partie, nous avons présenté des perspectives de recherche à des échelles spatio-temporelles supérieures (évolutives). Au vu des résultats que nous avons obtenus avec le modèle d'interactions locales, et sachant qu'un en-

4.2. *Étude de l'émergence du polyphénisme de phase par un modèle démogénétique à base d'agents (DG-ABM)*

vironnement variable favorise l'apparition de la plasticité phénotypique, la variabilité de la ressource pourrait être un des facteurs favorisant l'émergence du polyphénisme de phase. Des modèles d'optimum évolutif pourraient démontrer l'intérêt du polyphénisme de phase, permettant de vivre isolé ou en groupe en fonction de la variabilité de la ressource. Des modèles démogénétiques à base d'agents permettraient d'étudier l'influence de la variabilité spatiale et temporelle de la ressource sur l'émergence et l'évolution du polyphénisme de phase, au travers du seuil de grégarisation des locustes. Ces futurs travaux permettraient de vérifier si la variation spatiale et temporelle de la végétation et les interactions locales jouent un rôle dans l'évolution du polyphénisme de phase.

Pour aller plus loin dans l'étude de l'effet attractif des odeurs de fèces, il serait intéressant de vérifier expérimentalement jusqu'à quelle distance les locustes peuvent percevoir les odeurs de fèces, et choisissent de s'y diriger. Une autre piste intéressante serait de comparer l'effet attractif des fèces avec celui de la végétation. Il a été montré que le criquet pèlerin était réceptif aux odeurs de végétation et pouvait s'orienter dans leurs directions (Kennedy and Moorhouse, 1969). Comparer l'effet attractif de la végétation avec celui des odeurs de fèces en exposant des larves de locustes, nourries ou à jeûn, aux deux sources d'odeurs simultanément permettrait de répondre à cette question. Une fois ces informations connues, il serait possible de les intégrer dans un modèle à base d'agents pour vérifier si cela permettrait à des locustes isolés de retrouver la trace du groupe et si cela peut améliorer la cohésion d'un groupe déjà formé en limitant sa dispersion. Il est probable que les fèces soient perçues au-delà de la zone de perception visuelle des locustes. Les fèces pourraient alors constituer un nouveau type d'information perçu par les individus et agissant sur leur prise de décision pour la direction à suivre au pas de temps suivant. Dans un modèle à petite échelle, comme le modèle d'interactions locales que nous présentons dans le Chapitre 2, cela pourrait avoir des conséquences sur la cohésion de la bande larvaire et sur la prise de nourriture des individus. Dans un modèle à plus grande échelle spatiale (comme celui que nous proposons dans le Chapitre 4), cela pourrait entraîner la fusion de bandes larvaires hors de portée visuelle mais à portée olfactive l'une de l'autre, comme ce qui a pu être observé sur le terrain (Uvarov, 1977). De telles fusions de groupes grégaires augmenteraient fortement la densité de population locale, et pourraient alors entraîner la grégarisation d'individus solitaires. Le processus d'attraction aux odeurs de fèces pourrait donc avoir des implications sur les résultats, et serait donc important à considérer dans un futur modèle démogénétique multi-niveau.

Les résultats du modèle d'interactions locales montrent qu'un environnement où la ressource est fragmentée est favorable aux individus grégaires. Un tel environnement résulte en une forte variabilité dans la prise de ressource individuelle, dans le sens où la végétation est condensée en un point précis de l'espace, ce qui implique que la capacité d'un individu à la trouver sera fortement dépendante de sa direction initiale. Si l'individu se dirige dès le début vers le cluster de ressource, il finira par l'atteindre et pourra se nourrir. Autrement, il ne trouvera pas du tout de nourriture sur sa route. À l'inverse, des environnements où la ressource est répartie de manière homogène (qu'elle soit abondante ou non) vont permettre aux individus de récolter approximativement toujours la même quantité de ressources d'une simulation à l'autre, ce qui résulte

en une faible variabilité dans la prise de nourriture. Nous pouvons alors faire un parallèle entre les résultats obtenus avec notre modèle d'interactions locales et les résultats préliminaires obtenus avec le modèle de Fronhofer et al. (2011) appliqué aux locustes. Bien qu'un travail plus approfondi sur ce dernier modèle soit nécessaire, notamment concernant les gammes de valeurs de paramètres à tester, nous avons pu obtenir des résultats montrant un avantage des groupes grégaires sur les solitaires en cas de forte variabilité de la ressource. Ces deux modèles différents semblent donc converger vers des conclusions analogues, à savoir qu'un environnement fragmenté / hétérogène / spatialement variable apportera un avantage à des groupes grégaires, tandis qu'un environnement homogène avantagera les individus solitaires. La théorie du risk-sensitive foraging (RSF) semble donc pouvoir expliquer la vie en groupe des locustes.

Pour conclure, nous avons montré qu'il existait un avantage aux locustes à être grégaires ou solitaires selon le type de paysage rencontré. Dans un tel contexte, étant donné que les paysages traversés par les locustes sont très variables dans le temps et dans l'espace, et peuvent présenter des structures paysagères localement hétérogènes ou homogènes, le polyphénisme de phase pourrait conférer un réel avantage aux locustes, leur permettant de s'adapter le mieux possible à l'environnement rencontré. Cette hypothèse est corroborée par le fait que la théorie de RSF semble pouvoir s'appliquer aux locustes et que les structures avantageant les grégaires sont similaires à celles favorisant la grégarisation (ressources agrégées en clusters compacts). Nous pouvons nous attendre à ce que ces résultats soient également valables dans une situation de variabilité temporelle de la ressource. Des individus pouvant facilement changer de phase en fonction de la densité de population dans un environnement hétérogène seraient alors avantagés par rapport à des locustes ne possédant pas une telle plasticité. Cette hypothèse pourrait être testée à l'aide d'un futur modèle démogénétique à base d'agent, comme celui que nous proposons dans le Chapitre 4.

Annexes

A Articles publiés

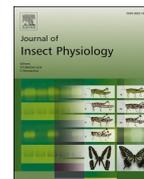
Vernier, C., Barthes, N., Chapuis, M. P., Foucaud, J., Huguenin, J., Lemenager, N., & Piou, C. (2022). Faeces' odours attract gregarious locust hoppers. *Journal of Insect Physiology*, 104454. [Page 98]

Lamarins, A., Fririon, V., Folio, D., Vernier, C., Daupagne, L., Labonne, J., Buoro, M., Lefèvre, F., Piou, C., & Oddou-Muratorio, S. (2022). Importance of interindividual interactions in eco-evolutionary population dynamics: The rise of demo-genetic agent-based models. *Evolutionary Applications*, 00, 1–14. <https://doi.org/10.1111/eva.13508> [Page 117]



Contents lists available at ScienceDirect

Journal of Insect Physiology

journal homepage: www.elsevier.com/locate/jinsphys

Faeces' odours attract gregarious locust hoppers

Camille Vernier^{a,b,*}, Nicolas Barthes^c, Marie-Pierre Chapuis^{a,b}, Julien Foucaud^{d,b},
Joris Huguenin^c, Nicolas Leménager^{a,b}, Cyril Piou^{a,b}

^a CIRAD, UMR CBGP, F-34398 Montpellier, France

^b CBGP, Université de Montpellier, CIRAD, INRAE, Institut Agro, IRD, Montpellier, France

^c Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive, UMR 5175, CNRS, Université de Montpellier, Université Paul Valéry Montpellier, EPHE, IRD, F-34293 Montpellier, France

^d INRAE, UMR CBGP, F-34398 Montpellier, France

ARTICLE INFO

Keywords:

Schistocerca gregaria
Olfactometry
Gas chromatography–mass spectrometry
Behavioral experiment
Band movement
Guaiacol

ABSTRACT

Collective motion is one of the most impressive common features of gregarious locusts: once formed, bands and swarms get moving for long distances. It was shown that visual perception of neighbours plays a key role in maintaining marching behaviour at a local scale. But at a larger scale, mechanisms underlying band cohesion are less understood. It was shown in several field studies that individuals separated from the band were able to get back to the group, even after being separated since a night. In this context, faeces' odours could be a possible indicator of the recent passage of a group. In this study, we tested if nymphs are attracted by faeces' odours and if this effect is modulated by the age of the faeces. To this end, we conducted individual olfactometric behavioural assays of 3rd instar hoppers of desert locust, *Schistocerca gregaria*, exposed to odours of 1 h-old and 24 h-old faeces. We also used Gas Chromatography–Mass Spectrometry (GC–MS) to identify odours' volatile organic compounds from faeces. The results of behavioural assays indicated a strong attractive effect of faeces, with no preference for one of the two faecal age classes. Nymphs spent significantly more time in the side of the olfactometer where the faeces' odours came from, and 72.7% of tested individuals chose this side first. We filtered and annotated 11 volatile organic compounds present in both fresh and old faeces in GC–MS analyses, including guaiacol and phenol, which are known to cause an aggregative effect on desert locusts. As the attractive effect lasted over 24 h, band's faeces could still have an attractive effect when individuals are separated from the band since one day. In this situation, latecomers individuals would be able to get back to the group by following the traces of their predecessors.

1. Introduction

Locusts are grasshoppers able to swarm and showing phase polyphenism, an extreme form of phenotypic plasticity allowing them to shift from a solitary to a gregarious phase according to population density (Pener and Simpson, 2009; Cullen et al., 2017). The transition from one phase to another implies many changes, including morphological, physiological, and, above all, behavioural changes (Pener and Simpson, 2009; Cullen et al., 2017). Whereas solitary locusts remain alone and are relatively inactive, gregarious locusts aggregate in huge active groups of nymphs or adults, called bands or swarms respectively. Those groups can be very dense, with swarms sometimes covering several hundred square meters (Uvarov, 1977).

Collective motion is one of the most impressive common features of gregarious locusts: once formed, bands and swarms get moving for long

distances. For example, the desert locust *Schistocerca gregaria* can travel up to several kilometers per day (Uvarov, 1977). These massive coordinated displacements are, since antiquity, a major threat to agriculture, causing destruction of crops and starvation in countries affected by locusts outbreaks (Zhang et al., 2019). Collective motion of gregarious locusts has been extensively studied (Ariel and Ayali, 2015). It has been reported that moving bands can take different forms such as banana-shaped and column-shaped (Dkhili et al., 2017). Banana-shaped bands are characteristic of most locust species (Ellis and Ashall, 1957; Lecoq et al., 1999) and display a high density at the front, which is generally wider than the length of the group. Column-shaped groups (with narrow fronts) are mostly described in non-locust grasshoppers showing a low aggregating behaviour (Dkhili et al., 2017). It was reported that some marching bands follow the same global direction from day to day (Ellis and Ashall, 1957) and that bands follow daily behavioural cycles, with

* Corresponding author.

E-mail address: verniercamille@hotmail.fr (C. Vernier).

<https://doi.org/10.1016/j.jinsphys.2022.104454>

Received 6 March 2022; Received in revised form 14 October 2022; Accepted 21 October 2022

Available online 4 November 2022

0022-1910/© 2022 Elsevier Ltd. All rights reserved.

basking, marching, and roosting phases (Ellis and Ashall, 1957; Maeno et al., 2021; Piou et al., 2022).

However, some gaps remain in our knowledge of the mechanisms underlying band cohesion. At a local scale, it was shown that perception plays a key role in initiating and maintaining marching behaviour between individuals via visual and tactile stimuli. Buhl et al. (2006) showed that directed collective motion occurs when a critical density of locusts in the group is reached. They propose that the switch from disordered to ordered marching in locust nymphs result from the increase in local interactions with density. Bazazi et al. (2008) observed that groups of blind individuals had significantly lower levels of marching than control individuals in ring-shaped arena. They also showed that abdomen denervation of individuals reduce marching behaviour in groups. Ariel et al. (2014) observed in their experiments that visual detection of variation in the number of walking neighbours is an important factor to walking initiation events.

At a larger scale, however, little is known about the drivers of band cohesion. Knebel et al. (2021) showed that individuals that experience a separation from the rest of the group adopt a marching behaviour that will minimise the time to rejoin them. Field studies showed that these separated individuals were able to get back to the band, even when unable to perceive it visually. Ellis and Ashall (1957) followed a *S. gregaria* band and reported that individuals at the rear, out of visual contacts with their conspecifics, did not lose their way and continued to march until they found the band. The same kind of behaviour was observed in Argentina in a *Schistocerca cancellata* band, even for latecomers after spending a night in vegetation (Piou et al., 2022). These observations indicate that other kind of perceptions are implicated in collective motion at an intermediate scale that allows scattered nymphs to continue to follow the group.

Olfaction could be a plausible sense involved in the mechanisms leading to band cohesion. Indeed, some studies about attractiveness of locusts' odours provided interesting results. Obeng-Ofori et al. (1993) observed that gregarious *S. gregaria* nymphs and adults released in an olfactometer were attracted by odours of their conspecifics. Similar results were obtained by Despland (2001) in 2001 on gregarious 2nd instar nymphs of *S. gregaria*. In 1988, Fuzeau-Braesch et al. (1988) conducted chemical analysis of the volatile organic compounds (VOCs) present in the atmosphere surrounding gregarious *S. gregaria* and *Locusta migratoria* cages and realized behavioural assays on groups of 10 gregarious nymphs in a 3-choices cross-shaped olfactometer. They detected 2 VOCs emitted by both species, guaiacol and phenol. In the presence of those VOCs, the groups of tested insects released in the arena tended to gather significantly more. Recently, Guo et al. (2020) discovered that gregarious *L. migratoria* emitted 4-vinylanisole, a VOC responsible for the attractive effect. They also conducted a field test with sticky traps releasing 4-vinylanisole and successfully caught more locusts on it than on control traps.

However, in some cases, locusts odours diffusion could be limited. Some parameters like distance from the front to the rear of the marching band or meteorologic conditions could impact odours detection. In cases where the band may be out of scent range of latecomers, faeces, which are dropped regularly along the way, may constitute efficient indicators of the path taken by the band. Indeed, some studies indicate aggregative effect of faeces odours on groups of gregarious nymphs and show that guaiacol and phenol are present in locust faeces of *S. gregaria* (Obeng-Ofori et al., 1994; Torto et al., 1996). 4-vinylanisole is also detected in faeces of *L. migratoria* (Guo et al., 2020).

To our knowledge, no study so far tested faeces' odours attractiveness by individual behavioural assays, nor took into account the age of faeces in experiments to explore if there are behavioural differences. Previous studies explored the effect of faeces' odours on the aggregative behaviour of grouped individuals (Obeng-Ofori et al., 1994; Torto et al., 1994; Torto et al., 1996). Other studies analysed the attraction of individuals towards groups of individuals (Fuzeau-Braesch et al., 1988; Obeng-Ofori et al., 1993; Roessingh et al., 1993; Despland, 2001). However, previous

experimental designs did not allow to differentiate the faeces' odours from that of the insects themselves. Since only individual behavioural assays can test faeces attraction without confounding with aggregative effects, the present study investigates faeces' odours attraction by individual behavioural assays, while taking into account the age of faeces. We wanted to address the following questions: (1) Do faeces odours attract 3rd instar nymphs? (2) Is there behavioural differences according to the age of faeces (1 h or 24 h-old), with a preference for fresh faeces (1 h-old)? (3) Which volatile organic compounds are present in faeces of different ages (1 h, 4 h and 24 h-old)? To answer those questions, we conducted behavioural assays on 3rd instar gregarious hoppers of *S. gregaria*, individually exposed to faeces odours according to their state of degradation (1 h or 24 h). We considered 24 h degradation as old faeces and expected that the released volatile organic compounds would be reduced by this time. We also tested whether locusts exhibited a preference between those two types of faeces. Finally, we conducted Gas Chromatography - Mass Spectrometry (GC-MS) analysis to detect and annotate VOCs emitted by 1 h-old, 4 h-old and 24 h-old faeces.

2. Material and methods

2.1. Insects

The insects used in this study came from a *S. gregaria* strain reared under crowded conditions for 20 generations in the CBGP laboratory (Montferrier-sur-Lez, France) and inherited from a strain maintained for more than 30 generations in the Research group of Molecular Developmental Physiology and Signal Transduction (Leuven, Belgium). Gregarious locusts were reared in cages of dimensions 40 × 40 × 50 cm at densities around 150–250 insects per cage. They were fed daily with fresh wheat seedlings and bran. They were maintained at a temperature around 32 ± 1 °C, with relative humidity of 40–50 % and a 12L:12D photoperiod.

2.2. Faeces collection

Insects used for faeces production were moved in smaller cages (20 × 20 × 35 cm), easier to use for manipulations, and placed in the same rearing room. Faeces were collected hourly from both sexes of 3rd instar locusts kept at densities of 150 insects per cage. To prevent presence of cuticular molecules on our faeces samples, a small grid (20 × 20 cm) was placed at the bottom third of every cage so that faeces fall through and thus prevent the insects from coming into contact with their faeces. We let nymphs produce faeces in cages for 1 h, and then collected them. Faeces were either used directly after collection (aged no more than one hour old, hereafter referred as to 1 h-old faeces) or stored in the rearing room until they reach the desired age. We used 1 h-old or 24 h-old faeces for behavioural assays and chemical analysis. In addition, we also used 4 h-old faeces for chemical analysis in order to have a better kinetic of degradation of volatile organic compounds.

Faeces samples for chemical analysis were prepared using a piece of nalophan (20 × 20 cm), as this material does not release residual compounds (Miller and McGinley, 2008). Nalophan piece was placed at the bottom of cages, under the grid. After 1 h collecting faeces, samples were folded as small bags closed with elastic to allow headspace sampling. Blank samples were made with empty nalophan bags of the same dimensions, closed and stored in the laboratory room to have the same conditions as faeces samples. These blank samples were used to monitor the odours coming from the room and thus control the presence of possible pollution in our chemical analysis.

Faeces samples for behavioural analyses were stored in the rearing room in little plastic boxes (ø 5 cm, height 3 cm) that were either closed or open. Closing boxes slow down evaporation process of volatile organic compounds but makes comparison easier with compounds detected in GC-MS.

2.3. Olfactometer

The olfactometer was a two-part transparent plexiglas device, made up of a tube with a removable central part used to introduce insects in the arena (Fig. 1b). As faeces were invisible, stored below the opaque device, nothing but odours could point nymphs in the faeces direction. Dimensions have been thought to allow individuals to easily change their direction inside the arena (a 3rd instar body length is around 20 mm). Airflow was monitored by two Laboport N811 KNF pumps at a flow rate of 11.5 L.min⁻¹. Incoming air was purified by passing through charcoal filter and was split into two tubes that connect the sources of odours to each end of the device. Outgoing flow occurred in the central part so that tested insects received odours from both sides equally (Fig. 1a).

2.4. Behavioural assays

As nymphs are less active just after and just before a moult (Uvarov, 1977), we selected third-instar nymphs between 24 h to 72 h after their moult and placed them in smaller cages, as described in Section 2.1. Food was removed from the cages at least one hour before the tests started to prevent lack of activity due to post-prandial period (Ellis, 1951). Prior to the assays, individuals were sexed by examining external genitalia (Duranton and Lecoq, 1990 following) to control for a possible gender difference in behaviour (see Appendix) and placed in thermal conditions suitable for activity. The testing room was maintained at a mean temperature of 42.2 ± 2.2 °C by using two electric heatings, one placed in the center of the room and the other besides the arena. Furthermore, we placed a heating lamp in the cage to allow them to thermoregulate: temperature in the cage ranges approximately from 37 to 43.6 °C, with a maximum of 53.5 °C reached at the surface of the light bulb. According to the field study of Maeno et al. (2021), the mean ground temperature recorded when locusts are marching is 43 °C. Three led spots were laid on the top and at each side of the olfactometer to ensure a uniform lighting in the arena.

Faeces were put in removable small tubes (length 20 mm, ø 8 mm, i. e. a faeces volume of about 1 cm³) connected to the pump and the olfactometer via connector tubes (Fig. 1b). Each sample of faeces was replaced after 1 h of test. Control tubes were empty tubes of the same dimension as treatment tubes. The olfactometer was cleaned between each individual test. Twice a day, the connector tubes and flow meters

were flushed with clear air to minimize contamination with volatile organic compounds of previous experiments. Connector tubes were switched after each test so that control and treatment tubes were alternately linked to the two sides of the olfactometer during experiments.

The different situations tested were (1) 1 h-old faeces vs. neutral odours (empty) (2) 24 h-old faeces stored in closed box vs. neutral odours (3) 24 h-old faeces stored in open box vs. neutral odours (4) 1 h-old faeces vs. 24 h-old faeces, and (5) neutral odours vs. neutral odours (controls). A Logitech HD C930e webcam was fixed in front of the arena to capture movement of insects. Assays lasted 10 min as it appears to be a sufficient time to observe a stable choice over time during preliminary experiments. The 3 response variables were (1) first side chosen by the insect (2) time needed to make this first choice and (3) total time spent in each sides of the device (left, right or center). Those variables were computed by visual observation of the videos with rounding to 5 s.

2.5. Statistical analysis of behavioural assays

We conducted statistical analysis on behavioural assays data to test our hypothesis of an attractive effect of faeces on locusts and whether it was age-dependent.

First, to assess if faeces' odours had an attractive effect on nymphs, we conducted statistical tests on the first side of the arena chosen by individuals and the time spent in faeces' odours side. We tested if the side of the arena emitting faeces odours was chosen significantly more by comparing distribution of the first side chosen to a uniform distribution using a Pearson's Chi-Square goodness of fit test. To test if individuals spent more time on faeces side than in the other sides, we used Wilcoxon signed-rank paired test.

Secondly, we tested if nymphs exhibited behavioural differences according to the age of faeces (1 h or 24 h-old). We used a Chi-Square goodness of fit test, as described above, to compare distribution of the first side chosen with a uniform distribution for individuals exposed to both faeces ages simultaneously. To assess if results in term of first side chosen were significantly different according to faeces ages, we compared distributions for each class of assay (1 h-old faeces vs. neutral odours, 24 h-old faeces in closed boxes vs. neutral odours and 24 h-old faeces in open boxes vs. neutral odours) by a Chi-Square homogeneity test. We also explored if nymphs' activity level was different according to faeces' ages. For that purpose, we compared time needed to make the first choice using a Kruskal–Wallis rank sum test. Finally, we compared

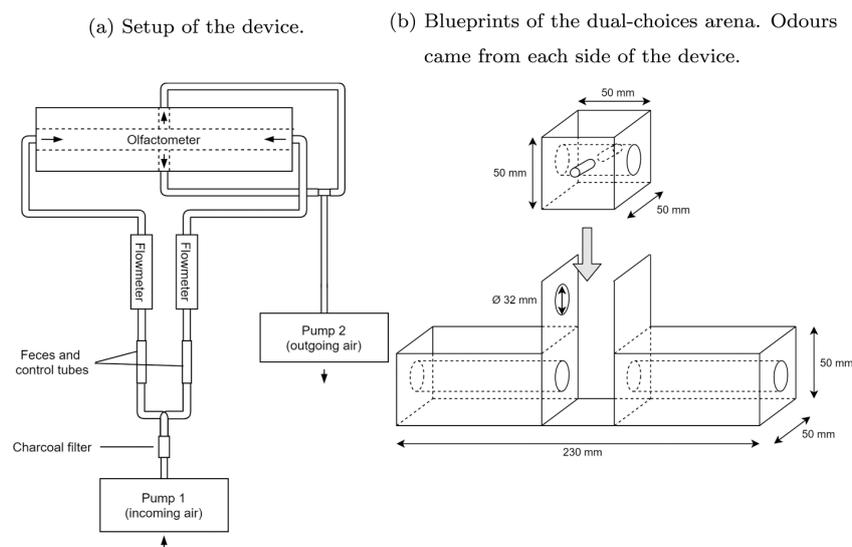


Fig. 1. Olfactometer used for behavioural assays.

time spent in faeces side between all type of assays using a Kruskal–Wallis rank sum test.

Finally, we looked at whether there might be any physiological or experimental factors that could affect the results. We conducted Chi-Square goodness-of-fit on control individuals to check if they were more attracted by one of the two sides of the arena. We also assessed if activity level and time spent in faeces odours side was different according to temperature in the room and the number of days since 3rd instar moult using Kruskal–Wallis rank sum, and between sexes using Wilcoxon rank sum test.

Statistical analysis were made using R 3.6.1 and appropriate packages (`stats v 4.0.5`) and functions (`wilcox.test`, `kruskal.test` and `chisq.test`).

2.6. Volatile organic compounds analyses

Volatile organic compounds (VOCs) analyses were conducted at the Platform for Chemical Analyses in Ecology (PACE) located in the Center of Functional and Evolutive Ecology (CEFE, Montpellier, France), technical facilities of the LabEx CeMEB. Detection and annotation of VOCs present in hoppers faeces were made using gas chromatography–mass spectrometry (GC–MS). Extraction was made in the CDBG laboratory between 27/10/2020 and 30/10/2020. We made 6 replicates for each class of faeces (1 h, 4 h or 24 h-old), plus at least one blank sample per day to capture potential parasitic odours from the laboratory. One of the 1 h-old faeces absorbent trap was broken and could not be analyzed. In total, 24 samples were analyzed: 5 samples for 1 h-old faeces, 6 samples for 4 h-old, 6 for 24 h-old faeces and 7 blanks. We also made controls to check the gaz chromatography system non-contamination.

Sampling was made using Gerstel PDMS Twisters® adsorbent traps. Traps were handled with a Multi Purpose Sampler (Gerstel, Mülheim, Germany). A double stage desorption system composed of a Thermal Desorption Unit (TDU) and a Cold Injection System (CIS) (Gerstel, Mülheim, Germany) was used to inject traps on the GC–MS system. VOCs were analyzed by a gas chromatograph (GC, Trace 1310, Thermo Scientific, Milan, Italy) coupled to a mass spectrometer (ISQ QD Single Quadrupole, Thermo Scientific, Milan, Italy) with an Optima 5-MS capillary column (30 m, 0.25 mm ID, 0.25 μ m film thickness, Machery-Nagel, Düren, Germany). The method was similar to that of Proffit et al. (2020). To convert retention times into retention indexes, a series of *n*-alkanes (C8–C20 Alkane standard solution, 04070, Sigma Aldrich, Munich, Germany) was used. Analyses were processed with MZMine2 software (Pluskal et al., 2010). Annotations of VOCs were based on computer matching of mass spectra with commercial spectra databases (NIST 2011 library; Wiley, 9th edition) and by comparing the calculated retention indices with those reported in the literature (Adams, 2007) when available. Every annotation has then been verified by a chemist to evaluate the proposed level of annotation. Following Blaenović et al. (2018), we classified annotations from level 0 (unambiguous 3D structures with full stereochemistry) to level 4 (unknown feature of interest, present in the samples).

Volatile organic compounds were filtered using R software to discriminate potential pollutants from VOCs actually originating from faeces, following these rules: (1) one of the peak area of the faeces samples should be higher than 1e6 and (2) at least 1/3 of all the faeces samples should had a peak area 1.75 times higher than the blank samples. Then, we applied the following conditions to select the VOCs present both in 1 h-old faeces and 24 h-old faeces and not or little present in blank samples: (1) at least 50% of replicates of each category of faeces samples (1 h-old, 4 h-old and 24 h-old) must contain the VOC (2) the VOC must be present in at least 25% of its replicates of one of the faeces samples categories (1 h-old, 4 h-old or 24 h-old) (3) 75% of the blank samples must have a peak area smaller than 1e5 or at least 75% of the replicates of one of the faeces samples categories must have a peak area higher than 75% of the replicates of the blank samples.

3. Results

3.1. Behavioural assays

3.1.1. Do faeces odours attract 3rd instar nymphs?

There was a clear preference of individuals for the side from which faeces' odours came from, regardless of their age (Table 1). When exposed to faeces odours, a majority of nymphs (72.7%) chose the faeces' side first. This difference was significant for individuals tested with 1 h-old faeces and those tested with 24 h-old faeces stored in open box, while results were not significant when testing 24 h-old faeces stored in closed boxes (Table 1). Furthermore, nymphs spent more time in the side where the smell of faeces came from than in the neutral part of the arena (Fig. 2), with an average time spent in faeces' side approximately 4 times higher than the average time spent in the neutral side (353s vs. 92s). Those differences appeared significant for both faeces classes using a Wilcoxon signed-rank paired test ($V = 421.5$, $P = 6.692 \times 10^{-4}$ for 1 h-old faeces, $V = 479.5$, $P = 5.804 \times 10^{-5}$ for 24 h-old faeces stored in closed boxes, and $V = 460$, $P = 2.561 \times 10^{-4}$ for 24 h-old faeces stored in open boxes).

3.1.2. Is there behavioural differences according to the age of faeces?

Distributions of the first side chosen by nymphs did not differ between the 3 classes of faeces age (Table 2). Hence, we considered 24 h-old faeces stored in closed or open boxes together in the 1 h-old vs. 24 h-old tests. Locust nymphs exposed to both 1 h-old and 24 h-old faeces did not show any significant preference for an age class (Table 1). Furthermore, the age of faeces did not impact the time spent on faeces' odours side on our tests. Nymphs exposed to both 1 h-old and 24 h-old faeces did not spent significantly more time in one of the two sides of the arena (Wilcoxon signed-rank paired test; $V = 477$, $P = 0.059$). The comparison of time spent in faeces' odour side by nymphs for the 3 different age classes of faeces (1 h-old, 24 h-old open and 24 h-old closed) was not significant on Kruskal–Wallis rank sum test ($KW = 3.263$, $P = 0.196$). Finally, there was no difference in term of reactivity between each class of tested individuals (Fig. 3). Indeed, the time needed to make the first choice was not significantly different between the classes of individuals (Kruskal–Wallis rank sum test; $KW = 3.487$, $P = 0.480$). Some individuals did not make a choice: they were motionless during the assay (8 individuals, including 5 controls). Results were identical if we considered the motionless individuals as individuals that wait 600s to make a choice (see Supplementary Material A.1). These individuals were thus discarded from further analyses.

3.1.3. Exploration of other factors of variation

The only factor that could affect result was the number of days since 3rd instar moult, that impact significantly the activity level of tested individuals ($K = 7.091$, $P = 0.029$). It is known that nymphs are less active when close to a moult (Uvarov, 1977). Nonetheless, the number of days since last moult did not affect significantly the time spent on the faeces side of individuals exposed to faeces odours (see Supplementary Material A.2), so we considered that this effect was negligible compared to faeces behavioural effect.

We did not find any significant effect of other factors (see Supplementary Material A.2). In controls, there were slightly more individuals attracted first to the left side (62.5% of the controls that made a choice) but this difference was not significant on Pearson's Chi-Square test when compared to an uniform distribution ($\chi^2=2$, $P = 0.1573$). There were no significant differences on Wilcoxon signed rank test for time spent in left and right side of the arena in controls (see Supplementary Material A.2.1), nor on Wilcoxon rank sum test between sexes, temperature, and number of days after the 3rd instar moult (see Supplementary Material A.2.2).

Table 1

First side of the arena chosen by the individuals for each class of test. 1 h-old: faeces of 1 h of age; 24 h-old (c): faeces of 24 h of age stored in closed boxes; 24 h-old (o): faeces of 24 h of age stored in open boxes; 24 h-old: faeces of 24 h of age stored either in closed or open boxes; N_{ind} : number of tested individuals; N_{odour1} , N_{odour2} : number of individuals that chose first the side of the odour 1 (odour 2 respectively); $N_{motionless}$: number of individuals that did not make a choice during the 10 min of assays. Significance between the number of individuals that chose odour 1 and those that chose odour 2 is tested by Goodness-of-fit Chi-square test, compared to a uniform distribution (considering 50% of individuals that chose the side of the odour 1 and 50% that chose the side of the odour 2). P-values under $\alpha = 0.05$ are in bold.

Odour 1	Odour 2	N_{ind}	N_{odour1} (%)	N_{odour2} (%)	$N_{motionless}$ (%)	χ^2	P-value
1 h-old	Neutral	33	24 (72.7%)	8 (24.2%)	1 (3%)	8	0.0047
24 h-old (c)	Neutral	33	21 (63.6%)	11 (33.3%)	1 (3%)	3.125	0.0771
24 h-old (o)	Neutral	33	27 (81.8%)	5 (15.2%)	1 (3%)	15.125	0.0001
1 h-old	24 h-old	37	22 (59.5%)	15 (40.5%)	0 (0%)	1.324	0.2498

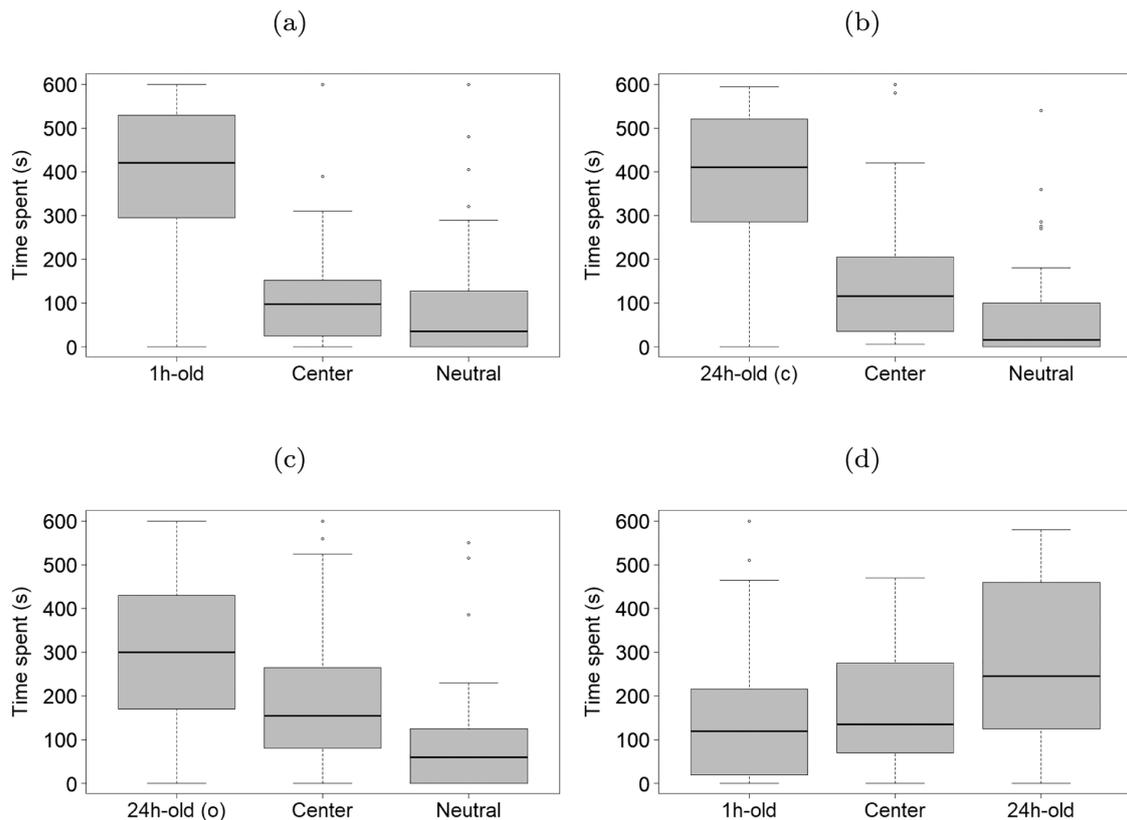


Fig. 2. Time spent in each side of the arena for individuals tested with (a) 1 h-old faeces, (b) 24 h-old faeces in closed boxes, (c) 24 h-old faeces in open boxes and (d) 1 h-old and 24 h-old faeces at the same time.

Table 2

Chi-Squared test of homogeneity between individuals exposed to different classes of test. 1 h-old: faeces of 1 h of age; 24 h-old (c): faeces of 24 h of age stored in closed boxes; 24 h-old (o): faeces of 24 h of age stored in open boxes.

Classes compared	χ^2	P-value
1 h-old and 24 h-old (c)	0.299	0.584
1 h-old and 24 h-old (o)	0.386	0.534
24 h-old (c) and 24 h-old (o)	2.083	0.149

3.2. Volatile organic compounds analysis

In total, 300 volatile organic compounds (VOCs) were detected in faeces extracts and 75 of them remained after the filtration process. Out of these 75 remaining VOCs, 12 were present both in 1 h-old and 24 h-old faeces while being absent or in low quantity in blank samples, following the selection rules described in Section 2.6. All but one of

these VOCs could be annotated at level 2 (following Blaženović et al. (2018)), including guaiacol and phenol, already known to be present in locust faeces (see Cram representations of molecules and Mass Spectra in Supplementary Material A.3 and A.4). Temporal dynamics of a majority of VOCs were increasing or presenting a relative maximum at 4 h (Fig. 4), which suggests bacterial activity or chemical reactions due to other VOCs degradation. Guaiacol and phenol were the most expressed VOCs, in particular in 4 h-old faeces samples (Fig. 4). Further information about the different VOCs is detailed in Table 3.

4. Discussion

In this study, we assessed the individual behavioural responses of 3rd instar hoppers of *Schistocerca gregaria* to faeces odours of different ages (1 h-old or 24 h-old) in order to test for an attractive effect of conspecifics' faeces and for a dependency of this effect on the faeces' ages. Our results support an attractive effect of both 1 h-old and 24 h-old faeces on

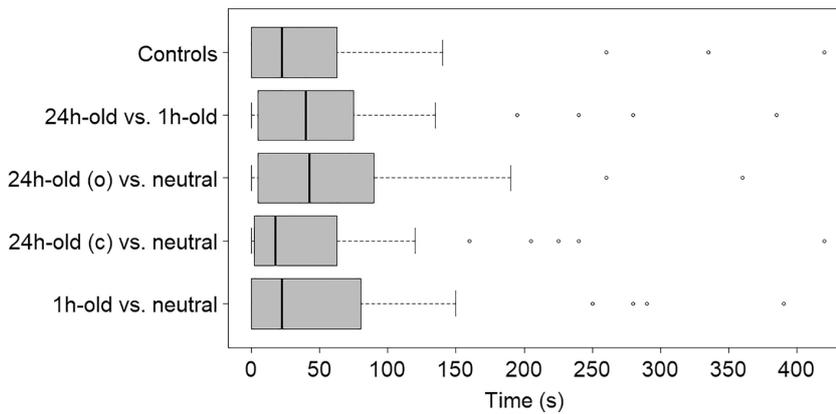


Fig. 3. Boxplots of the time taken by individuals to make their first visit towards one side of the arena (whatever their first choice) for each type of assay (from bottom to top). Controls: individual exposed to neutral odours; 24 h-old: faeces of 24 h of age stored either in closed or open boxes; 1 h-old: faeces of 1 h of age; 24 h-old (o): faeces of 24 h of age stored in open boxes; 24 h-old (c): faeces of 24 h of age stored in closed boxes. The first side of the arena chosen for all tests with faeces are in Table 1.

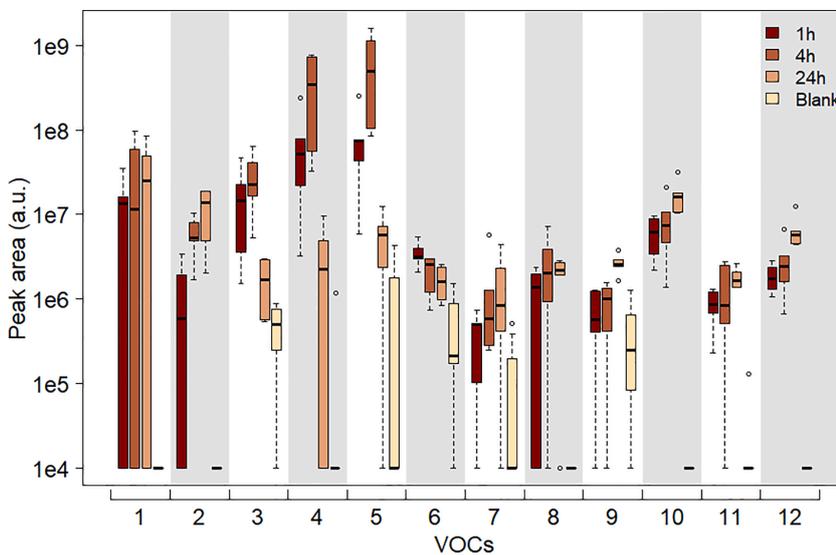


Fig. 4. Abundance (in a logarithmic scale) of the 12 filtered volatile organic compounds detected in all age classes of faeces (1 h-old, 4 h-old and 24 h-old) and mostly absent in blank samples by GC-MS analysis. 1 = Butan-2,3-diol, 2 = α -methyl- γ -butyrolactone, 3 = 3-octanone, 4 = Phenol, 5 = 2-methoxyphenol (Guaiacol), 6 = Nonan-1-ol, 7 = 2,6,6-trimethylcyclohex-1-ene-1-carbaldehyde, 8 = Unknown VOC, 9 = 4,8-dimethyl-1,7-nonadien-4-ol, 10 = Trans- α -ionone, 11 = (4*r*,8*as*)-8*a*-methyl-decahydronaphthalene-1,8-dione, and 12 = (R)-dihydroactinidiolide.

Table 3

Name, mass, temporal dynamics observed in the present study and literature-survey of the possible origin of the 12 volatile organic compounds detected in 1 h-old and 24 h-old faeces. Except for VOC number 8 corresponding to a level 4 annotation (unknown VOC), other VOCs were annotated at level 2 (i.e. are consistent with, at least, libraries fragmentation mass spectra and theoretical Retention Indexes).

N°	Name	Mass (Da)	Temporal dynamics	Detected in
1	Butan-2,3-diol	90.0680	Stable	Ubiquitous, produced by a variety of microorganisms (Syu, 2001)
2	α -methyl- γ -butyrolactone	100.0524	Increasing	Plant, like <i>Evolvulus alsinoides</i> (Kashima and Miyazawa, 2014)
3	3-octanone	128.1201	Relative maximum at 4 h	Ubiquitous, present in plants, fruits and fungi
4	Phenol	94.0418	Relative maximum at 4 h	In locust faeces, produced by bacteria (Dillon et al., 2000)
5	2-methoxyphenol (Guaiacol)	124.0524	Relative maximum at 4 h	In locust faeces, produced by bacteria (Dillon et al., 2002), and in faeces of <i>Pseudopsilia includens</i> (Ramachandran et al., 1991)
6	Nonan-1-ol	144.1514	Decreasing	Ubiquitous, came from the acetate pathway (Syu, 2001)
7	2,6,6-trimethylcyclohex-1-ene-1-carbaldehyde	152.1201	Increasing	Plants, including wheat (Shibamoto et al., 2007; Yacout et al., 2012; Chhouk et al., 2018)
8	Unknown	/	Increasing	/
9	4,8-dimethyl-1,7-nonadien-4-ol	168.1514	Increasing	Plants, essential oils of kaffir lime <i>Citrus hystrix</i> (Loh et al., 2011)
10	Trans- α -ionone	192.1514	Increasing	Plants (teas, raspberries) (Lin et al., 2021; Aaby et al., 2019)
11	(4 <i>r</i> ,8 <i>as</i>)-8 <i>a</i> -methyl-decahydronaphthalene-1,8-dione	180.1150	Increasing	Pollutant from plastic (Charpentier et al., 2012)
12	(R)-dihydroactinidiolide	180.1150	Increasing	Queen of fire red ant (<i>Solenopsis invicta</i>) (Rocca et al., 1983; Mori and Nakazono, 1986).

nymphs, with no preference observed between the two classes of faeces age. About 73% of the tested individuals chose faeces' side first and spent significantly more time there, regardless of faeces' age. Furthermore, we observed that this attractive effect lasted at least 24 h, in which time 12 volatile organic compounds were emitted by the locust faeces.

In the following, we first discuss in detail the VOCs results, their relation to bacterial activity and other insects' behaviours when possible. In the second part, we come back to the attractive effect and individual responses. To finish, we discuss how these individual behaviours may play an important role in band formation and movements.

4.1. Volatile organic compounds found from locust faeces

To detect which VOCs could be implicated in the attractive behaviour, we conducted chemical analysis with GC-MS on 1 h-old, 4 h-old and 24 h-old faeces. We found and annotated 11 VOCs that were emitted by 1 h-old faeces and still released by 24 h-old collected faeces. One of these, (4ar,8as)-8a-methyl-decahydronaphthalene-1,8-dione, is a pollutant from plastic. Its presence in our samples could be due to faeces that were in contact with the sides of the cage before being collected. We did not detect 4-vinylanisole, the molecule having an attractive effect on *Locusta migratoria* (Guo et al., 2020), in our nymphs' faeces samples. However, this VOC has never been detected in *S. gregaria* nymphs' faeces, although it is emitted in small quantities by adult males (from 0.02 to 0.22 ng per insect per day, Torto et al. (2021)). Four of the detected VOCs seem particularly interesting because of their known effect on insect behaviour: phenol, guaiacol (2-methoxyphenol), 3-octanone and (R)-dihydroactinidiolide.

Phenol and guaiacol have already been detected in locusts faeces in previous studies (Obeng-Ofori et al., 1994; Torto et al., 1996). These two VOCs are involved in aggregative responses on groups of *S. gregaria* and *Locusta migratoria* (Fuzeau-Braesch et al., 1988; Hassanali et al., 2005). It was shown by Dillon et al. (2002) that guaiacol production result from bacterial activity, and two of the three bacterial genera known to be involved in its production (*Pantoea*, *Klebsiella* and *Enterobacter*) were detected in our locusts' faeces, through a supplementary analysis based on 16S rRNA metabarcoding (see Supplementary Material A.5). Phenol production may also be linked to bacterial activity, since Dillon et al. (2000) detected it at only a reduced level in faecal pellets of germ-free locusts. In vitro inoculation of germ-free faecal pellets with *Pantoea agglomerans* resulted in the production of small but higher amounts of phenol. Furthermore, guaiacol is a relevant VOC to other insect species: it was detected in faeces of the moth *Pseudoplusia includens* and is attractive to female of the parasitoid wasp *Microplitis demolitor* (Ramachandran et al., 1991). It is also attractive to the moth *Spodoptera littoralis* (Revadi et al., 2021). Combined with the attractive response that we observed in our study, the aggregative effect of guaiacol and phenol emphasizes the hypothesis of faeces having a role in maintaining locusts bands.

The two other VOCs, 3-octanone and (R)-dihydroactinidiolide, were not yet reported in other locusts VOCs studies but are involved in behavioural responses of other insect species, including social insects. The first one, 3-octanone, is an ubiquitous VOC produced by many organisms (Table 3). It was found in faeces of the moth *Pseudoplusia includens* (Ramachandran et al., 1991) and in mandibular gland constituents of the ants *Manica mutica* and *M. bradleyi* (Fales et al., 1972). It appears to be an alarm pheromone of species in the subfamily *Myrmicinae* (Fales et al., 1972), can deter female flies of *Megaselia halterata* at high concentrations (Ramachandran et al., 1991; Pfeil and Mumma, 1993), and attracts social wasps *Vespula vulgaris* and *V. germanica* (Unelius et al., 2014). The second VOC, (R)-dihydroactinidiolide, is known to be a recognition pheromone of the queen of fire red ant (*Solenopsis invicta*) that attracts worker-ants (Rocca et al., 1983; Mori and Nakazono, 1986). The dynamics of emission that we observed on GC-MS revealed an increasing signal on 4 h-old and 24 h-old faeces samples (Fig. 4), suggesting that they could result of bacterial activity

too.

Some of the remaining detected VOCs had been previously found in various plants: α -methyl- γ -butyrolactone has been found in *Evolvulus alsinoides* (Convolvulaceae) (Kashima and Miyazawa, 2014). 2,6,6-trimethylcyclohex-1-ene-1-carbaldehyde was found in *Cananga latifolia* (Annonaceae) (Chhouk et al., 2018), *Lantana camara* (Verbenaceae) (Yacout et al., 2012) and common wheat *Triticum aestivum* (Poaceae) (Shibamoto et al., 2007). 4,8-dimethyl-1,7-nonadien-4-ol is present in essential oils of *Citrus hystrix* (Rutaceae) (Loh et al., 2011) and trans- α -ionone can be found in teas (Theaceae) and raspberries (Rosaceae) (Aaby et al., 2019; Lin et al., 2021). Maybe those VOCs came from the wheat use to feed our locusts and eventually not degraded in the faeces. Finally, butan-2,3-diol and nonan-1-ol are ubiquitous VOCs produced by most living organism and does not seem to be linked to some behavioural effects on insects in the literature (Syu, 2001).

It is worth noting that three of these most interesting VOCs (3-octanone, phenol and guaiacol) shared the same temporal dynamics of emission, with highest levels of emission reached in 4-old faeces samples. This questions if a preference might be observed when testing individuals exposed to 4 h-old vs. 1 h-old or 24 h-old faeces. With our results of no difference of attraction between 1 h-old and 24 h-old faeces, we do not know if attraction is a presence-absence response to VOCs (Nizampatnam et al., 2022 as illustrated recently by) or if a gradual response to VOCs intensity could exist. Further experiments could clarify this point. It would also be informative to test from what age faeces stop being attractive to locust. For that purpose, it would be interesting to use Proton-Transfer-Reaction Time-of-Flight Mass Spectrometry (PTR-ToF-MS) analyses to refine temporal dynamics of the VOCs. Unlike GC-MS, PTR-ToF-MS allow almost real-time quantification (Majchrzak et al., 2018). Also, it would be interesting to conduct Electroantennography analyses to explore which VOCs are detected by locusts, like in Torto et al. (1994). This technique record electrical potentials from insect antennae when exposed to odours to find which ones are detected by the insect and can be coupled with Gas-Chromatography (Arn et al., 1975). A further investigation about physiological functions of the VOCs is also needed. Indeed, after the perception of the VOCs, not much is known about the physiological pathways triggered by the stimulus.

4.2. Individual locust attraction to faeces' VOCs

Our experiments were realized with a strain of desert locusts reared in laboratory for several generations. It could have an effect on the outputs, especially concerning microbiota composition and chemical analysis. In the work of Torto et al. (2021), volatile emissions of *S. gregaria* were compared between individuals reared in laboratory for one and for seven generations. Results indicate that locusts from the field reared in laboratory for 1 generation produced 4 to 40 times more volatile organic compounds than locusts reared for 7 generations in the laboratory. However, the 2 strains of locusts of Torto et al. (2021) did not come from the same population, which makes it difficult to compare. The work of Lavy et al. (2019) on wild and laboratory strains differences shows that the gut-microbiota is very variable. Nonetheless, they frequently observed the presence of the *Enterobacter* genus and *Klebsiella* genus, from Enterobacteriaceae family, that is one of the dominant family of our faeces samples analyses (see Supplementary Material A.5). It was shown that *Klebsiella pneumoniae pneumoniae* and *Enterobacter cloacae* are involved in guaiacol production (Dillon et al., 2002). Although our laboratory strain may be restricted in microbiota and hence poor in VOCs compared to field desert locusts, our results are quite stable in term of presence of phenol and guaiacol, and the strong attractive response to faeces of nymphs that we observed argue in favour of faeces odours as a good candidate to contribute to orientation of locust nymphs.

Recent progress in the understanding of odour recognition of locusts show that duration, dynamics or changes in ambient conditions do not hinder the detection of important odours (Nizampatnam et al., 2022).

Environmental factors such as humidity, temperature and UV may modify the faeces' odours. However, the results of Nizampatnam et al. (2022) give confidence to the idea that even in natural conditions, locust nymphs may still be able to decipher faeces odours to orientate towards a feeding band and hence potential food source. This phenomenon may also explain why the attraction response in our experiments was robust to the age of faeces, in spite of changes in the chemical blend composition.

Further studies on the detected VOCs could test each of them to elucidate which ones are implicated in attractive behaviour. Because guaiacol, phenol, 3-octanone and (R)-dihydroactinidiolide are present in large amount in our faeces samples with a very clear signal on GC–MS analysis and because of their reported behavioural effect on locusts or other insects, we hypothesize that one of these VOCs is the most important in behavioural response. Eventually, it could be a combination of several VOCs that serve as trigger of attraction. Then, it would be interesting to conduct individual behavioural assays on nymphs exposed to those 4 VOCs in priority. For future works, it would also be interesting to reproduce those tests on locust from wild populations. Ultimately, trying to orientate hoppers in natural conditions with large amount of faeces or the annotated set of VOCs could verify this role of faeces odours.

4.3. Band movements and faeces odours

To our knowledge, this study is the first to consider faeces' state of degradation. Our results highlight the persistence in time of VOCs, that were still emitted 24 h after faeces production. This long persistence create a trace through time of the way taken by individuals. In cases where the band may be out of scent range of latecomers, faeces may constitute more efficient indicators of the path taken by the band than individual nymphs' odours. The potential role of faeces in orienting locust nymphs is consistent with the field observation of Piou et al. (2022) on *S. cancellata* hoppers. Following a large hopper band for several days, one evening, Piou et al. (2022) observed that the band was split in two groups. The next day, the second group followed the same path that the group of the front took the day before their separation. The faeces odours could probably be involved in this orientation.

It is known that hopper bands display a density gradient with more individuals at the front than at the rear (Uvarov, 1977). This results in an accumulation of fresh faeces at the front. Then, faeces left by the band follow an age gradient with more fresh faeces at the front than at the rear. As we observed in chemical analysis that VOCs emitted by faeces evolve over time, this age gradient could provide an additional information on the travelling direction of the band and contribute to the global cohesion of the group, with the back of the band following fresh faeces left by the front. The degradation of faeces through time, longer than 24 h, may give an orientation to follow. Even if we did not observe a clear preference between 1 h-old and 24 h-old faeces in our experiments, there obviously should be an age when faeces are not attractive at all, or simply less attractive. Then, the direction to take would result from this difference. Further works should be conducted to identify when faeces' odours stop to be attractive and from how far faeces are detected by hoppers.

Faeces odours may also explain large band formation from small scattered hopper groups. Indeed, first and second instar nymphs of gregarious desert locusts create "hopper spots" generally without walking direction (Ellis and Ashall, 1957), as a result of synchronization of egg-laying and hatching (Uvarov, 1977; Maeno et al., 2021). As hoppers grow, they start marching in a coordinated way (Uvarov, 1977). So far, some authors considered that the direction taken by young hopper bands is random (Lecoq et al., 1999 e.g.). However, faeces odours from other groups may be a signal that influence the individuals in the front of the band, and consequently the entire band direction. It would then participate in the formation of large bands by regrouping different small hopper spots. Such convergence of several small group

was observed in the field (Uvarov, 1977; Symmons and Cressman, 2001). Further studies should be conducted to test this hypothesis.

If the attractive effect of certain VOCs is strong enough, we could imagine possible application in locusts pest management. Those VOCs could be used to deviate marching bands from crops or to trap insects. Instead of the physical barriers used in the 1950s or afterwards in case of lack of pesticide to orientate hopper bands toward traps (Dobson, 2001; Stride et al., 2010), chemical attraction would be a way to lower necessary man power and reduce the environmental impacts of chemical pesticides. In the case of 4-vinylisole, preliminary test with sticky traps emitting the VOC in the natural wetland reserve of North Dagang on *L. migratoria* show promising results (Guo et al., 2020).

Data availability

The data obtained from the experiments and scripts used for analyses can be found in the data repository of CIRAD Dataverse (<https://doi.org/10.18167/DVNI/D3OP80>).

CRediT authorship contribution statement

Camille Vernier: Conceptualization, Methodology, Software, Formal analysis, Investigation, Data curation, Writing – original draft, Visualization. **Nicolas Barthes:** Methodology, Formal analysis, Investigation, Resources, Writing – review & editing. **Marie-Pierre Chapuis:** Writing – review & editing, Supervision. **Julien Foucaud:** Conceptualization, Methodology, Writing – review & editing. **Joris Huguenin:** Software, Formal analysis. **Nicolas Leménager:** Methodology, Investigation, Resources. **Cyril Piou:** Conceptualization, Software, Formal analysis, Funding acquisition, Writing – review & editing, Visualization, Supervision.

Declaration of Competing Interest

The authors declare that they have no known competing financial interests or personal relationships that could have appeared to influence the work reported in this paper.

Acknowledgments

This work was funded by the ANR-JCJC PEPPER (ANR-18-CE32-0010–01). We are grateful to Laure Benoit and Anaïs Bordes for microbiota analysis, the CBGP unit for additional funding support, the PACE platform for VOCs analyses facility and the SEPA platform for the rearing facilities. We wish to thank Koutaro Maeno for interesting discussion on the topic, Jean-Pierre Rossi for helpful discussion and revision of the manuscript, and 3 reviewers for their constructive remarks on previous versions of the manuscript.

Appendix A. Supplementary data

Supplementary data associated with this article can be found, in the online version, at: <https://doi.org/10.1016/j.jinsphys.2022.104454>.

References

- Aaby, K., Skaret, J., Røen, D., & Sønsteby, A. (2019). Sensory and instrumental analysis of eight genotypes of red raspberry (*Rubus idaeus* L.) fruits. *Journal of Berry Research*, 9, 483–498. URL: <https://content.iospress.com/articles/journal-of-berry-research/jbr190387>. DOI: 10.3233/JBR-190387. Publisher: IOS Press.
- Adams, D.R.P. (2007). Identification of essential oil components by gas chromatography/mass spectrometry, 4th edition. Allured publishing corporation Carol Stream, 456, 811.
- Ariel, G., Ayali, A., 2015. Locust Collective Motion and Its Modeling. *PLOS Computational Biology* 11, e1004522. <https://doi.org/10.1371/journal.pcbi.1004522>.
- Ariel, G., Ophir, Y., Levi, S., Ben-Jacob, E., Ayali, A., 2014. Individual Pause-and-Go Motion Is Instrumental to the Formation and Maintenance of Swarms of Marching

- Locust Nymphs. PLOS ONE 9, e101636. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0101636>.
- Arm, H., Städler, E., & Rauscher, S. (1975). The Electroantennographic Detector – a Selective and Sensitive Tool in the Gas Chromatographic Analysis of Insect Pheromones. *Zeitschrift für Naturforschung C*, 30, 722–725. DOI: 10.1515/znc-1975-11-1204. Publisher: De Gruyter.
- Bazazi, S., Buhl, J., Hale, J.J., Anstey, M.L., Sword, G.A., Simpson, S.J., Couzin, I.D., 2008. Collective Motion and Cannibalism in Locust Migratory Bands. *Curr. Biol.* 18, 735–739. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2008.04.035>. URL: <https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0960982208005216>.
- Blažević, I., Kind, T., Ji, J., & Fiehn, O. (2018). Software Tools and Approaches for Compound Identification of LC-MS/MS Data in Metabolomics. *Metabolites*, 8, 31. URL: <https://www.mdpi.com/2218-1989/8/2/31>. DOI: 10.3390/metabo8020031. Number: 2 Publisher: Multidisciplinary Digital Publishing Institute.
- Buhl, J., Sumpter, D.J.T., Couzin, I.D., Hale, J.J., Despland, E., Miller, E.R., Simpson, S.J., 2006. From Disorder to Order in Marching Locusts. *Science* 312, 1402–1406. <https://doi.org/10.1126/science.1125142>.
- Charpentier, M.J.E., Barthes, N., Proffit, M., Bessi re, J.-M., Grison, C., 2012. Critical thinking in the chemical ecology of mammalian communication: roadmap for future studies. *Funct. Ecol.* 26, 769–774. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2012.01998.x>.
- Chouk, K., Wahyudiono, Kanda H., Goto, M., 2018. Efficacy of supercritical carbon dioxide integrated hydrothermal extraction of Khmer medicinal plants with potential pharmaceutical activity. *Journal of Environmental. Chem. Eng.* 6, 2944–2956. <https://doi.org/10.1016/j.jece.2018.04.036>.
- Cullen, D.A., Cease, A.J., Latchinsky, A.V., Ayali, A., Berry, K., Buhl, J., De Keyser, R., Foquet, B., Hadrich, J.C., Matheson, T., Ott, S.R., Poot-Pech, M.A., Robinson, B.E., Smith, J.M., Song, H., Sword, G.A., Vanden Broeck, J., Verdonck, R., Verlinden, H., & Rogers, S.M. (2017). Chapter Seven - From Molecules to Management: Mechanisms and Consequences of Locust Phase Polyphenism. In H. Verlinden (Ed.), *Advances in Insect Physiology* (pp. 167–285). Academic Press volume 53 of *Insect Epigenetics*. DOI: 10.1016/bs.aip.2017.06.002.
- Despland, E., 2001. Role of Olfactory and Visual Cues in the Attraction/Repulsion Responses to Conspecifics by Gregarious and Solitary Desert Locusts. *Journal of Insect Behavior* 12.
- Dillon, R., Vennard, C., Charnley, A., 2002. A Note: Gut bacteria produce components of a locust cohesion pheromone. *J. Appl. Microbiol.* 92, 759–763. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2672.2002.01581.x>.
- Dillon, R.J., Vennard, C.T., Charnley, A.K., 2000. Exploitation of gut bacteria in the locust. *Nature* 403. <https://doi.org/10.1038/35002669>, pp. 851–851.
- Dkhili, J., Berger, U., Idrissi Hassani, L.M., Ghaout, S., Peters, R., Piou, C., 2017. Self-organized spatial structures of locust groups emerging from local interaction. *Ecol. Model.* 361, 26–40. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2017.07.020>. URL: <https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0304380017303423>.
- Dobson, H.M., 2001. Desert Locust Guidelines 4. *Control. FAO, Rome*, p. 47.
- Duranton, J.-F., & Lecoq, M. (1990). Le Criquet p lerin au Sahel. Number 6 in *Collection Acridologie op rationnelle*. Niamey [Montpellier]: Comit  permanent inter-etats de lutte contre la s cheresse au Sahel Centre AGRHYMET, DFPV CIRAD PRIFAS.
- Ellis, P.E. (1951). The Marching Behaviour of Hoppers of the African Migratory Locust (*Locusta migratoria migratorioides* R. & F.) in the Laboratory. *Anti-Locust Bulletin*, 7. URL: <https://www.cabdirect.org/cabdirect/abstract/19510500335>. Publisher: London.
- Ellis, P.E., & Ashall, C. (1957). Field Studies on diurnal Behaviour, Movement and Aggregation in the Desert Locust (*Schistocerca gregaria* Forsk l). *Anti-Locust Bulletin*, 25. URL: <https://www.cabdirect.org/cabdirect/abstract/19570500973>. Publisher: London.
- Fales, H.M., Blum, M.S., Crewe, R.M., Brand, J.M., 1972. Alarm pheromones in the genus *Manica* derived from the mandibular gland. *J. Insect Physiol.* 18, 1077–1088. [https://doi.org/10.1016/0022-1910\(72\)90142-4](https://doi.org/10.1016/0022-1910(72)90142-4).
- Fuzeau-Braesch, S., Genin, E., Jullien, R., Knowles, E., Papin, C., 1988. Composition and role of volatile substances in atmosphere surrounding two gregarious locusts, *Locusta migratoria* and *Schistocerca gregaria*. *J. Chem. Ecol.* 14, 1023–1033. <https://doi.org/10.1007/BF01018790>.
- Guo, X., Yu, Q., Chen, D., Wei, J., Yang, P., Yu, J., Wang, X., & Kang, L. (2020). 4-Vinylanisole is an aggregation pheromone in locusts. *Nature*, 584, 584–588. DOI: 10.1038/s41586-020-2610-4. Number: 7822 Publisher: Nature Publishing Group.
- Hassanali, A., Njagi, P.G., Bashir, M.O., 2005. Chemical ecology of locusts and related acridids. *Annu. Rev. Entomol.* 50, 223–245. <https://doi.org/10.1146/annurev.ento.50.071803.130345>.
- Kashima, Y., Miyazawa, M., 2014. Chemical Composition and Aroma Evaluation of Essential Oils from *Evolvulus alsinoides* L. *Chemistry & Biodiversity* 11, 396–407. <https://doi.org/10.1002/cbdv.201300234>.
- Knebel, D., Sha-ked, C., Agmon, N., Ariel, G., Ayali, A., 2021. Collective motion as a distinct behavioral state of the individual. *iScience* 24, 102299. <https://doi.org/10.1016/j.isci.2021.102299>.
- Lavy, O., Gophna, U., Gefen, E., Ayali, A., 2019. The Effect of Density-Dependent Phase on the Locust Gut Bacterial Composition. *Frontiers in Microbiology* 9, 3020. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2018.03020>.
- Lecoq, M., Foucart, A., Balan a, G., 1999. Behaviour of *Rhammatocerus schistocercoides* (Rehn, 1906) hopper bands in Mato Grosso, Brazil (Orthoptera: Acrididae: Gomphocerinae). *Annales de la Soci t  Entomologique de France* 35, 217–228. URL: <https://agritrop.cirad.fr/392089/>.
- Lin, Q., Ni, H., Wu, L., Weng, S.Y., Li, L., Chen, F., 2021. Analysis of aroma-active volatiles in an SDE extract of white tea. *Food Science & Nutrition* 9, 605–615. <https://doi.org/10.1002/fsn3.1954>.
- Loh, F.S., Awang, R.M., Omar, D., & Rahmani, M. (2011). Insecticidal properties of Citrus hystrix DC leaves essential oil against *Spodoptera litura* fabricius. *Journal of Medicinal Plants Research*, 5, 3739–3744. URL: <https://academicjournals.org/journal/JMPR/article-abstract/8084BC921528>. DOI: 10.5897/JMPR.9000813. Publisher: Academic Journals.
- Maeno, K.O., Piou, C., Ely, S.O., Mohamed, S.O., Jaavar, M.E.H., Ghaout, S., & Ebbe, M. A.O.B. (2021a). Density-dependent mating behaviors reduce male mating harassment in locusts. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 118. URL: <https://www.pnas.org/content/118/42/e2104673118>. DOI: 10.1073/pnas.2104673118. Publisher: National Academy of Sciences Section: Biological Sciences.
- Maeno, K.O., Piou, C., Kearney, M.R., Ely, S.O., Mohamed, S.O., Jaavar, M.E.H., Ebbe, M. A.O.B., 2021. A general model of the thermal constraints on the world’s most destructive locust, *Schistocerca gregaria*. *Ecological Applications* 31, e02310. <https://doi.org/10.1002/eap.2310>.
- Majchrzak, T., Wojnowski, W., Lubinska-Szczygel, M., R zańska, A., Namieśnik, J., Dymerski, T., 2018. PTR-MS and GC-MS as complementary techniques for analysis of volatiles: A tutorial review. *Anal. Chim. Acta* 1035, 1–13. <https://doi.org/10.1016/j.aca.2018.06.056>.
- Miller, R., McGinley, M., 2008. Evaluation of Background Odour in Tedlar and Nalophan Sample Bags. *Proceedings of the Water Environment Federation* 2008, 590–604. <https://doi.org/10.2175/193864708788808032>.
- Mori, K., Nakazono, Y., 1986. Synthesis of both the enantiomers of dihydroactinidiolide, a pheromone component of the red imported fire ant. *Tetrahedron* 42, 283–290. [https://doi.org/10.1016/S0040-4020\(01\)87429-9](https://doi.org/10.1016/S0040-4020(01)87429-9).
- Nizampatnam, S., Zhang, L., Chandak, R., Li, J., & Raman, B. (2022). Invariant odor recognition with ON-OFF neural ensembles. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 119. DOI: 10.1073/pnas.2023340118. Publisher: National Academy of Sciences Section: Biological Sciences.
- Obeng-Ofori, D., Torto, B., Hassanali, A., 1993. Evidence for mediation of two releaser pheromones in the aggregation behavior of the gregarious desert locust, *Schistocerca gregaria* (Forsk l) (Orthoptera: Acrididae). *J. Chem. Ecol.* 19, 1665–1676. <https://doi.org/10.1007/BF00982299>.
- Obeng-Ofori, D., Torto, B., Njagi, P.G.N., Hassanali, A., Amiani, H., 1994. Fecal volatiles as part of the aggregation pheromone complex of the desert locust, *Schistocerca gregaria* (Forsk l) (Orthoptera: Acrididae). *J. Chem. Ecol.* 20, 2077–2087. <https://doi.org/10.1007/BF02066244>.
- Pener, M.P., & Simpson, S.J. (2009). Locust Phase Polyphenism: An Update. In *Advances in Insect Physiology* (pp. 1–272). Elsevier volume 36. DOI: 10.1016/S0065-2806(08)36001-9.
- Pfeil, R.M., Mumma, R.O., 1993. Bioassay for evaluating attraction of the phorid fly, *Megaselia halterata* to compost colonized by the commercial mushroom, *Agaricus bisporus* and to 1-octen-3-ol and 3-octanone. *Entomol. Exp. Appl.* 69, 137–144. <https://doi.org/10.1111/j.1570-7458.1993.tb01736.x>.
- Piou, C., Zagaglia, G., Medina, H.E., Trumper, E., Rojo Brizuela, X., Ould Maeno, K., 2022. Band movement and thermoregulation in *Schistocerca cancellata*. *J. Insect Physiol.* 104328. <https://doi.org/10.1016/j.jinsphys.2021.104328>.
- Pluskal, T., Castillo, S., Villar-Briones, A., Oresic, M., 2010. MZmine 2: modular framework for processing, visualizing, and analyzing mass spectrometry-based molecular profile data. *BMC bioinformatics* 11, 395. <https://doi.org/10.1186/1471-2105-11-395>.
- Proffit, M., Lapeyre, B., Buatois, B., Deng, X., Arnal, P., Gouzerh, F., Carrasco, D., Hossaert-McKey, M., 2020. Chemical signal is in the blend: bases of plant-pollinator encounter in a highly specialized interaction. *Scientific Reports* 10, 10071. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-66655-w>. URL: <https://www.nature.com/articles/s41598-020-66655-w>.
- Ramachandran, R., Norris, D.M., Phillips, J.K., & Phillips, T.W. (1991). Volatiles mediating plant-herbivore-natural enemy interactions: soybean looper frass volatiles, 3-octanone and guaiacol, as kairomones for the parasitoid *Microplitis demolitor*. doi:10.1021/jf00012a044 archive Location: world Publisher: American Chemical Society.
- Revadi, S.V., Giannuzzi, V.A., Vetukuri, R.R., Walker, W.B., Becher, P.G., 2021. Larval response to frass and guaiacol: detection of an attractant produced by bacteria from *Spodoptera littoralis* frass. *J. Pest. Sci.* 94, 1105–1118. <https://doi.org/10.1007/s10340-021-01352-9>.
- Rocca, J.R., Tumlinson, J.H., Glancey, B.M., Lofgren, C.S., 1983. The queen recognition pheromone of *solenopsis invicta*, preparation of (E)-6-(1-pentenyl)-2H-pyran-2-one. *Tetrahedron Lett.* 24, 1889–1892. [https://doi.org/10.1016/S0040-4039\(00\)81798-0](https://doi.org/10.1016/S0040-4039(00)81798-0).
- Roessingh, P., Simpson, S.J., & James, S. (1993). Analysis of phase-related changes in behaviour of desert locust nymphs. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 252, 43–49. DOI: 10.1098/rspb.1993.0044.
- Shibamoto, T., Horiuchi, M., Umamo, K., 2007. Composition of the Young Green Barley and Wheat Leaves. *J. Essent. Oil Res.* 19, 134–137. <https://doi.org/10.1080/10412905.2007.9699245>.
- Stride, B., Shah, A., & Sadeed, S. (2010). Recent history of Moroccan locust control and implementation of mechanical control methods in northern Afghanistan. *International Journal of Pest Management*. DOI: 10.1080/0967087031000101098. Publisher: Taylor & Francis Group.
- Symons, P.M., Cressman, K., 2001. *Desert Locust Guidelines 1. Biology and behaviour*. FAO, Rome, p. 25.
- Syu, M.-J., 2001. Biological production of 2,3-butanediol. *Appl. Microbiol. Biotechnol.* 55, 10–18. <https://doi.org/10.1007/s002530000486>.
- Torto, B., Kirwa, H., Kihika, R., Niassy, S., 2021. Odor composition of field versus laboratory desert locust populations. *J. Insect Physiol.* 134, 104296 <https://doi.org/10.1016/j.jinsphys.2021.104296>.

- Torto, B., Njagi, P.G.N., Hassanali, A., Amiani, H., 1996. Aggregation pheromone system of nymphal gregarious desert locust, *Schistocerca gregaria* (forskål). *J. Chem. Ecol.* 22, 2273–2281. <https://doi.org/10.1007/BF02029546>.
- Torto, B., Obeng-Ofori, D., Njagi, P.G.N., Hassanali, A., Amiani, H., 1994. Aggregation pheromone system of adult gregarious desert locust *Schistocerca gregaria* (forskål). *J. Chem. Ecol.* 20, 1749–1762. <https://doi.org/10.1007/BF02059896>.
- Unelius, C.R., El-Sayed, A.M., Twidle, A.M., Stringer, L.D., Manning, L.M., Sullivan, T.E. S., Brown, R.L., Noble, A.D.L., 2014. Volatiles from green-lipped mussel as a lead to vespid wasp attractants. *J. Appl. Entomol.* 138, 87–95. <https://doi.org/10.1111/jen.12103>.
- Uvarov, B. (1977). Grasshoppers and locusts. A handbook of general acridology, Vol. 2. Behaviour, ecology, biogeography, population dynamics. Centre for Overseas Pest Research, 2. URL: <https://www.cabdirect.org/cabdirect/abstract/19786722843>. Publisher: Centre for Overseas Pest Research.
- Yacout, M., Elansary, H., Salem, M., & Ashmawy, N. (2012). Chemical composition, antibacterial and antioxidant activities of leaves essential oils from *Syzygium cumini*, (pp. 144–152).
- Zhang, L., Lecoq, M., Latchininsky, A., Hunter, D., 2019. Locust and Grasshopper Management. *Annu. Rev. Entomol.* 64, 15–34. <https://doi.org/10.1146/annurev-ento-011118-112500>.

A Supplementary materials

A.1 Inclusion of motionless individuals

Question	Dependant variable	Independant variable(s)	Statistical Test	Statistical Value	P-value
Is there a difference of activity level between males and females ?	Time needed to make the first choice	Sex	Wilcoxon rank sum test	3371	0.502
Does the number of days since 3rd instar moult impact significantly the activity level of individuals ?	Time needed to make the first choice	Number of days since 3rd instar moult (1,2 or 3)	Kruskal-Wallis rank sum	4.824	0.09
Does temperature variation impact significantly the activity level of individuals ?	Time needed to make the first choice	Temperature	Kruskal-Wallis rank sum	12.796	0.464

TAB. A.1.1 – *Statistical test results for the time needed to make the first choice when motionless individuals are included in the database. We set the time needed to make the first choice at 600s.*

A.2 Exploration of other factors of variation

We explored physiological and experimental factors that could affect behavioural results: sex of the individuals, number of days since the 3rd instar moult and the temperature in the room.

Question	Dependant variable	Independent variable(s)	Statistical Test	Statistical Value	P-value
Is one side of the arena more attractive than the other one?	Time spent on each side	Sides of the arena	Wilcoxon signed rank test	333	0.200
	First side chosen	Sides of the arena	χ^2	2	0.1573
Is activity level different between sexes?	Time needed to make the first choice	Sex	Wilcoxon rank sum test	157	0.256
Is activity level different according to number of days since last moult?	Time needed to make the first choice	Number of days since 3rd instar moult	Kruskal-Wallis rank sum test (df=2)	1.333	0.514
Is activity level different according to temperature variation?	Time needed to make the first choice	Temperature	Kruskal-Wallis rank sum test (df=8)	4.863	0.772

TAB. A.2.1 – *Statistical tests made on control individuals to explore other potential factors of variation.*

Question	Dependant variable	Independant variable(s)	Statistical Test	Statistical Value	P-value
Is activity level different between sexes?	Time needed to make the first choice	Sex	Wilcoxon rank sum test	1856	0.246
Is activity level different according to number of days since last moult?	Time needed to make the first choice	Number of days since 3rd instar moult	Kruskal-Wallis rank sum	6.943	0.031
Is activity level different according to temperature variation?	Time needed to make the first choice	Temperature	Kruskal-Wallis rank sum	14.748	0.256
Is one sex more attracted by faeces than the other one?	Time spent on faeces' odour side	Sex	Wilcoxon rank sum test	1142	0.850
Is there an effect of number of days since 3 rd instar moult on behavioural responses (faeces attractiveness)?	Time spent in faeces's odours side	Number of days since 3 rd instar moult	Kruskal-Wallis rank sum test (df=2)	1.139	0.566
Does temperature variation impact behavioural responses (faeces attractiveness)?	Time spent on faeces' odour side	Temperature	Kruskal-Wallis rank sum test (df=10)	8.388	0.591

TAB. A.2.2 – *Statistical tests made on tested individuals to explore other potential factors of variation*

A.3 Cram representation of detected VOCs

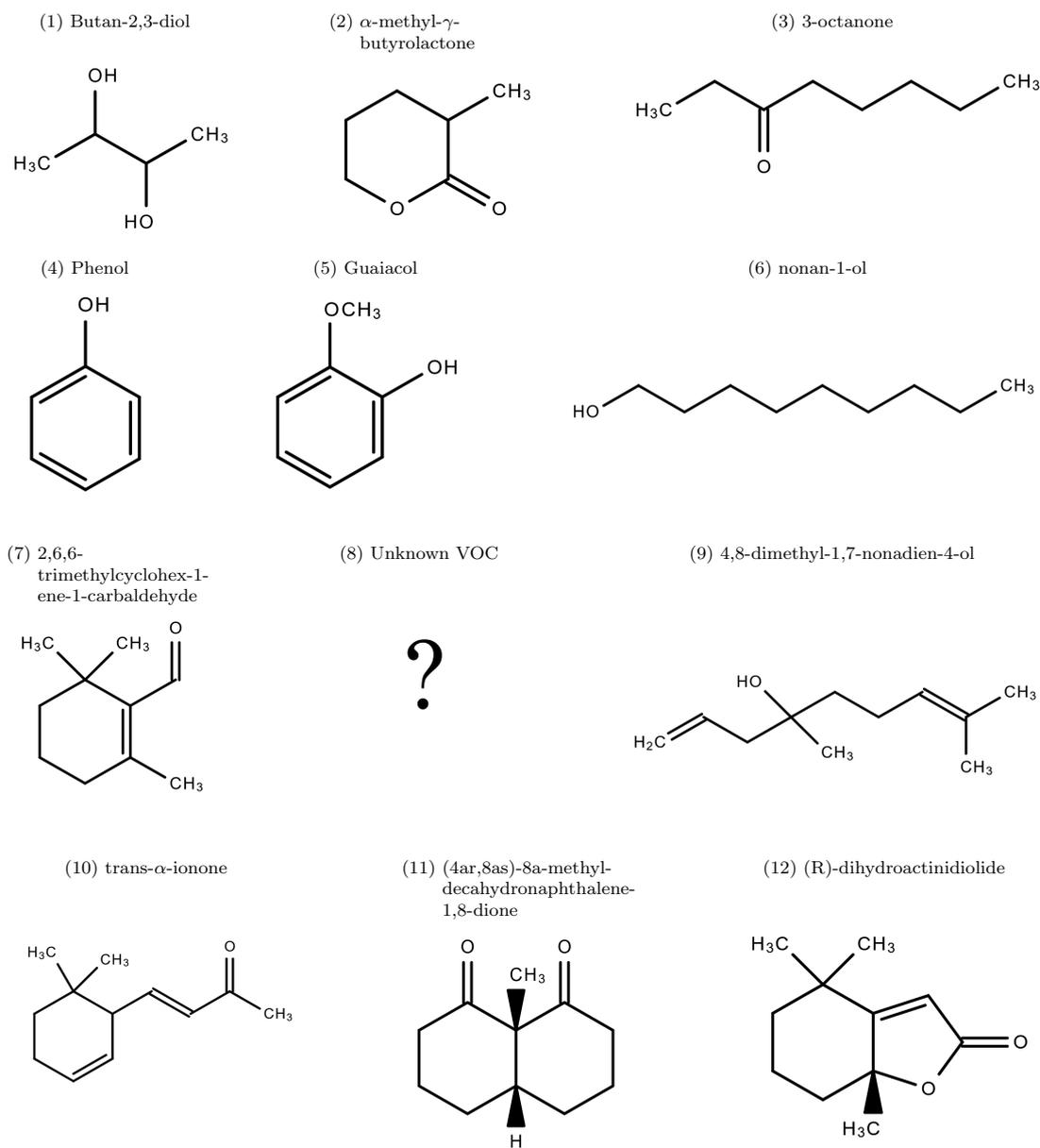


FIG. A.3.2 – Cram representation of the 11 detected VOCs.

A.4 Mass Spectra of annotated VOCs

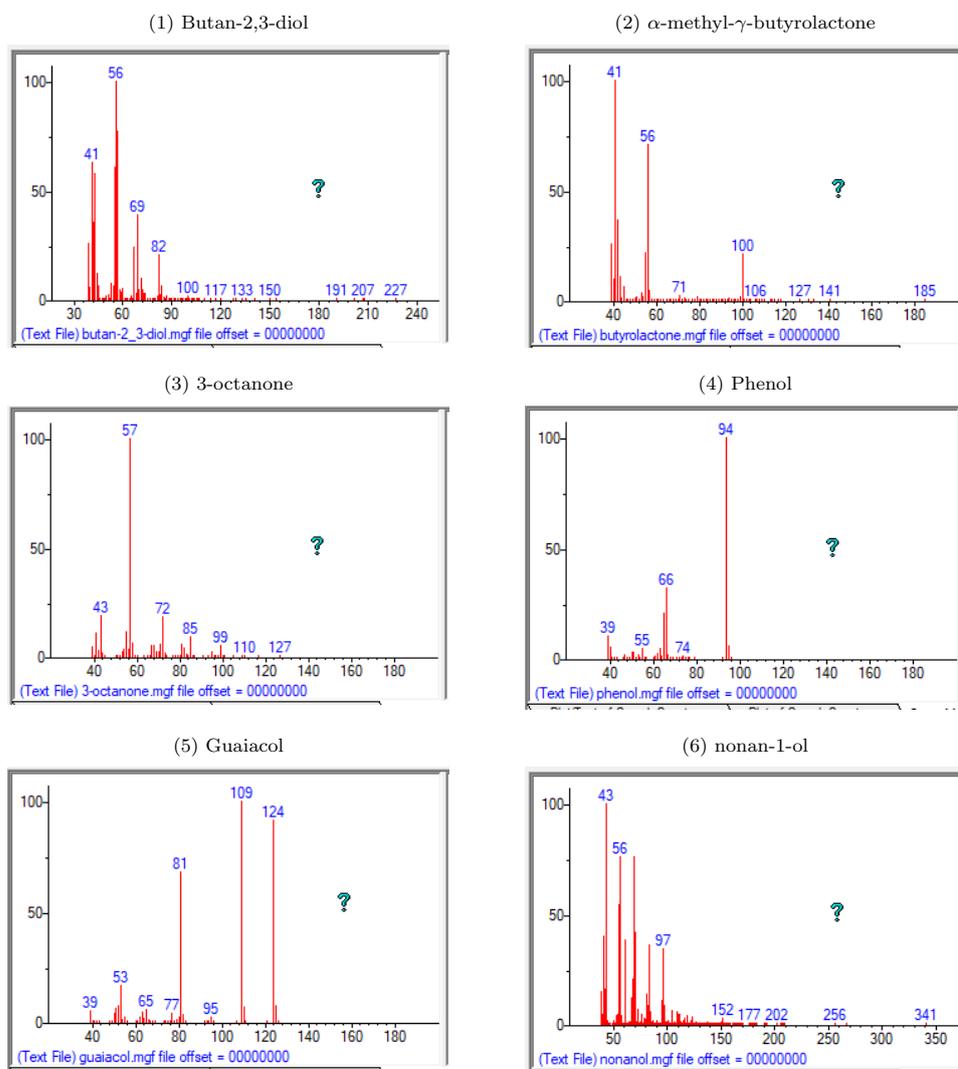
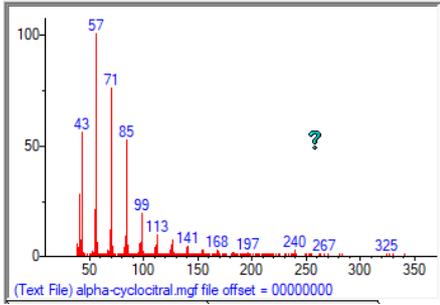
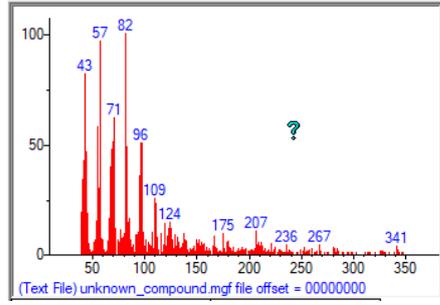


FIG. A.4.2 – Mass Spectra of the 12 annotated VOCs.

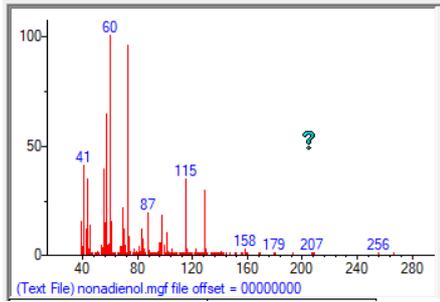
(g) 2,6,6-trimethylcyclohex-1-ene-1-carbaldehyde



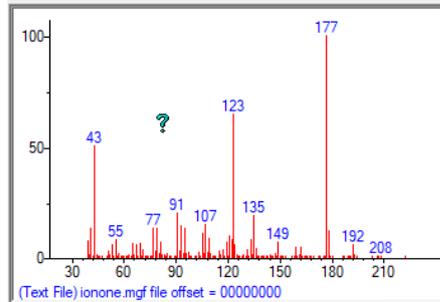
(h) Unknown VOC



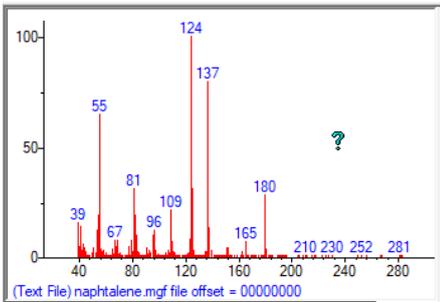
(i) 4,8-dimethyl-1,7-nonadien-4-ol



(j) trans- α -ionone



(k) (4a r ,8a s)-8a-methyl-decahydronaphthalene-1,8-dione



(l) (R)-dihydroactinidiolide

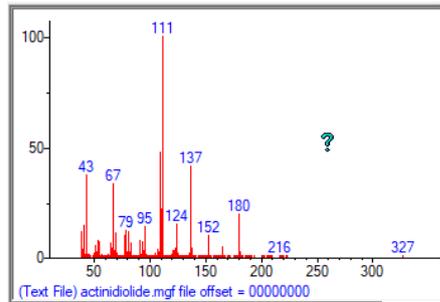


FIG. A.4.2 – Mass Spectra of the 12 annotated VOCs (end).

A.5 Presence of bacterial agents in faeces

Methods

Four batches of faeces produced by desert locust nymphs during the experiment (24h of age or more) were used to identify associated bacteria by high-throughput sequencing of a DNA amplicon coding for the 16S ribosome RNA gene. DNA was extracted using the DNeasy 96 Blood & Tissue Kit (Qiagen) instructions, with the addition of a mechanic cell lysis procedure to provide high quality microbial nucleic: after lysis by incubation overnight at 56°C, lysate was bead-beaten for 5 min with 500 mg of 0.45/0.55 mm zirconia beads Zirmil [®]Y (Saint-Gobain), in a TissueLyser II (Qiagen) at the maximum speed setting. We used universal primers to amplify a 251-bp portion of the V4 region of the 16S rRNA gene (16S-V4F:587 GTGCCAGCMGCCGCGGTAA; 16S-V4R: GGACTACHVGGGTWTCTAATCC) and a dual-index method to multiplex our samples (Kozich et al., 2013; Galan et al., 2016). Laboratory preparation for PCRs (in triplicate and including negative controls), and library preparation was performed as in Galan et al. (2016). We performed a run of 2 x 251 bp paired-end sequencing, which yielded high-quality sequencing, through the reading of each nucleotide following the assembly of reads 1 and reads 2.

We processed the paired-end sequencing data from the Illumina MiSeq system using the following approach. We preliminarily used a Shell script that allows to prepare Illumina reads (quality control, removal of primers using cutadapt v. 1.9.1 (Martin, 2011), and contiguity filtering using FLASH v. 1.2.11 (Magoč and Salzberg, 2011). Then, in FROGS pipeline (Escudie et al., 2018), we filtered sequences by length (expected value of 251b ± 10b), dereplicated sequences, removed chimeras using the algorithm of Edgar et al. implemented in VSEARCH v. 1.1.3, clustered sequences with SWARM v. 1.3.0 using a local clustering threshold using the default d-value (d = 1) (Mahé et al., 2014) and returned taxonomic affiliation for each OTU using NCBI Blast+ on Silva SSU 132 with pintail quality 100%. Finally, we filtered for false positives or incomplete taxonomic affiliations, applied data reduction by keeping only bacterial variants with at least 0.005% of the total number of reads in the abundance table, following Escudie et al. (2018), and cleaned for wheat contamination due to homology between bacterial and chloroplast 16S (Hanshaw et al., 2013).

Results

We collected *S. gregaria* faeces used in behavioural assays to identify their bacterial communities using high-throughput sequencing. Overall, PCRs generated a minimum of 4,867 reads and an average of 20,099 reads per sample after filtering, reduction, and cleaning for chloroplast variants, and all the samples reached the plateau. The 25 bacterial variants found in faeces samples represented Gammaproteobacteria and Bacteroidia classes only, 8 families and 21 genera (Table A.5.3). The Enterobacteriaceae family represent about 75 percent of reads, at least 13 genera and 13 variants.

Family	Genus	Proportion of reads	Prevalence
Enterobacteriaceae (522)	Klebsiella (343), Enterobacter (165), Buttiauxella (9), Salmonella (1), Cronobacter (1), Kluyvera (1), Escherichia-Shigella (1),	72.1%	100%
or			
Erwiniaceae (2)	Erwinia (2), Siccibacter (1)		
Enterobacteriaceae	Raoultella (54), Enterobacter (2), Citrobacter (1)	10.4%	100%
Xanthomonadaceae	Stenotrophomonas	5.1%	75%
Moraxellaceae	Acinetobacter	4.0%	100%
Enterobacteriaceae (67)	Kosakonia (33), Cronobacter (15), Salmonella (17), Enterobacter (1), Escherichia-Shigella (1)	3.1%	100%
or			
Erwiniaceae (3)	Siccibacter (3)		
Sphingobacteriaceae	Sphingobacterium	2.1%	50%
Xanthomonadaceae	Stenotrophomonas	1.3%	100%
Flavobacteriaceae	Flavobacterium	1.0%	100%
Pseudomonadaceae	Pseudomonas*	0.4%	100%
Enterobacteriaceae	Yersinia (405), Serratia (87), Rahnella (6)	0.3%	75%
Erwiniaceae (3) or	Erwinia (3)	0.1%	50%
Enterobacteriaceae (1)	Citrobacter (1)		
Xanthomonadaceae	Stenotrophomonas	0.04%	50%
Comamonadaceae	Aquabacterium	0.02%	75%

TABLE A.5.3 – Proportion of reads, prevalence among the four faeces samples and taxonomic affiliation of bacterial genera revealed by 16S metabarcoding in *S. gregaria* faeces. For the bacterial variants 1, 2 and 5, the 16S V4 region cannot discriminate among several genera of the Silva SSU 132 database (i.e., 'Multi-affiliation' in FROGS results). In these cases, the numbers of the different taxonomies in the best blast hits (i.e., with an equal score) were written in parentheses. *: five different bacterial variants blasted to the *Pseudomonas* genus (all other genera were represented by a single bacterial variant)

References

- Edgar, R. C., Haas, B. J., Clemente, J. C., Quince, C., and Knight, R. (2011). UCHIME improves sensitivity and speed of chimera detection. *Bioinformatics*, 27(16):2194–2200.
- Escudié, F., Auer, L., Bernard, M., Mariadassou, M., Cauquil, L., Vidal, K., Maman, S., Hernandez-Raquet, G., Combes, S., and Pascal, G. (2018). FROGS: Find, Rapidly, OTUs with Galaxy Solution. *Bioinformatics*, 34(8):1287–1294.
- Galan, M., Razzauti, M., Bard, E., Bernard, M., Brouat, C., Charbonnel, N., Dehne-Garcia, A., Loiseau, A., Tatar, C., Tamisier, L., Vayssier-Taussat, M., Vignes, H., and Cosson, J.-F. (2016). 16S rRNA

- Amplicon Sequencing for Epidemiological Surveys of Bacteria in Wildlife. *mSystems*, 1(4):e00032–16. Publisher: American Society for Microbiology.
- Hanshew, A. S., Mason, C. J., Raffa, K. F., and Currie, C. R. (2013). Minimization of chloroplast contamination in 16S rRNA gene pyrosequencing of insect herbivore bacterial communities. *Journal of Microbiological Methods*, 95(2):149–155.
- Kozich, J. J., Westcott, S. L., Baxter, N. T., Highlander, S. K., and Schloss, P. D. (2013). Development of a Dual-Index Sequencing Strategy and Curation Pipeline for Analyzing Amplicon Sequence Data on the MiSeq Illumina Sequencing Platform. *Applied and Environmental Microbiology*, 79(17):5112–5120. Publisher: American Society for Microbiology.
- Magoč, T. and Salzberg, S. L. (2011). FLASH: fast length adjustment of short reads to improve genome assemblies. *Bioinformatics*, 27(21):2957–2963.
- Mahé, F., Rognes, T., Quince, C., Vargas, C. d., and Dunthorn, M. (2014). Swarm: robust and fast clustering method for amplicon-based studies. *PeerJ*, 2:e593. Publisher: PeerJ Inc.
- Martin, M. (2011). Cutadapt removes adapter sequences from high-throughput sequencing reads. *EMBnet.journal*, 17(1):10–12. Number: 1.

Importance of interindividual interactions in eco-evolutionary population dynamics: The rise of demo-genetic agent-based models

Amaia Lamarins^{1,2} | Victor Fririon³ | Dorinda Folio¹ | Camille Vernier⁴ |
Léa Daupagne¹ | Jacques Labonne¹ | Mathieu Buoro¹ | François Lefèvre³ |
Cyril Piou⁴ | Sylvie Oddou-Muratorio¹

¹E2S UPPA, INRAE, ECOBIOP, Université de Pau et des Pays de l'Adour, Saint-Pée-sur-Nivelle, France

²Management of Diadromous Fish in their Environment, OFB, INRAE, Institut Agro, Univ Pau & Pays Adour/E2S UPPA, Rennes, France

³INRAE, UR 629 Ecologie des Forêts Méditerranéennes, URFM, Avignon, France

⁴CIRAD, UMR CBGP, INRAE, IRD, Montpellier SupAgro, Univ. Montpellier, Montpellier, France

Correspondence

Sylvie Oddou-Muratorio, UMR ECOBIOP, Aquapôle INRAE, 173 Route de Saint Jean de Luz 64310, Saint-Pée-sur-Nivelle, France.

Email: sylvie.muratorio@inrae.fr

Abstract

The study of eco-evolutionary dynamics, that is of the intertwining between ecological and evolutionary processes when they occur at comparable time scales, is of growing interest in the current context of global change. However, many eco-evolutionary studies overlook the role of interindividual interactions, which are hard to predict and yet central to selective values. Here, we aimed at putting forward models that simulate interindividual interactions in an eco-evolutionary framework: the demo-genetic agent-based models (DG-ABMs). Being demo-genetic, DG-ABMs consider the feedback loop between ecological and evolutionary processes. Being agent-based, DG-ABMs follow populations of interacting individuals with sets of traits that vary among the individuals. We argue that the ability of DG-ABMs to take into account the genetic heterogeneity—that affects individual decisions/traits related to local and instantaneous conditions—differentiates them from analytical models, another type of model largely used by evolutionary biologists to investigate eco-evolutionary feedback loops. Based on the review of studies employing DG-ABMs and explicitly or implicitly accounting for competitive, cooperative or reproductive interactions, we illustrate that DG-ABMs are particularly relevant for the exploration of fundamental, yet pressing, questions in evolutionary ecology across various levels of organization. By jointly modelling the effects of management practices and other eco-evolutionary processes on interindividual interactions and population dynamics, DG-ABMs are also effective prospective and decision support tools to evaluate the short- and long-term evolutionary costs and benefits of management strategies and to assess potential trade-offs. Finally, we provide a list of the recent practical advances of the ABM community that should facilitate the development of DG-ABMs.

KEYWORDS

agent-based models, demo-genetic models, DG-ABMs, eco-evolutionary dynamics, eco-genetic models

This is an open access article under the terms of the [Creative Commons Attribution](https://creativecommons.org/licenses/by/4.0/) License, which permits use, distribution and reproduction in any medium, provided the original work is properly cited.

© 2022 The Authors. *Evolutionary Applications* published by John Wiley & Sons Ltd.

1 | INTRODUCTION

Understanding and anticipating populations' response to changes in environmental and anthropogenic pressures requires conceptual and modelling approaches coupling ecological and evolutionary processes. This is largely motivated by the increasing realization that ecological and evolutionary responses of populations can occur on similar temporal scales, with potential consequences on dynamics from gene to ecosystem (Carroll et al., 2007). The burgeoning literature investigating eco-evolutionary dynamics illustrates this growing interest (Bassar et al., 2021; Dunlop et al., 2009; Oddou-Muratorio et al., 2020; Romero-Mujalli et al., 2019; Schoener, 2011).

The conceptual framework of eco-evolutionary dynamics depicts feedback loops between response processes at different levels of biological organization in a contemporary timescale (Govaert et al., 2019; Hendry, 2017; Pelletier et al., 2009). These feedback loops acknowledge that (1) genetic diversity and its architecture determine the demographic structure and population dynamics through phenotypic expression; (2) demographic structure and population dynamics determine evolutionary processes, that is genetic drift, selection and gene flow, which in turn (3) determine genetic diversity. As an illustration of such feedback, the competition between trees within a forest results in a selection process contributing to genetic evolution, while the genetic composition of the tree population drives interindividual competition and forest productivity (Pretzsch, 2021). To account for feedback loops, eco-evolutionary models must integrate inheritance mechanisms and the multiple driving forces controlling the dynamics of the distributions of heritable traits across generations (Bassar et al., 2021).

One of these key drivers of selection is the interactions between individuals within populations, as they directly or indirectly affect individual fitness at the core of any evolutionary dynamics (Maynard Smith, 1974; Webber & Vander Wal, 2018). We focus here on *within*-population interindividual interactions (i.e. competition, cooperation and mating) affecting the demographic dynamics (growth, reproduction and mortality) and ultimately individual fitness or even inclusive fitness (Box 1). In essence, the outcome of such interactions is eminently stochastic and context-dependent, and population structure itself is part of the context. It is now recognized that the structure of social networks within a population may affect natural selection and trait evolution through indirect genetic effects (traits affected by genes in other individuals, Fisher & McAdam, 2017; Kazancioğlu et al., 2012; Marjanovic et al., 2022; Wade et al., 2010). Additionally, these networks are themselves dynamic, since changing the social environment may influence an individual's later decisions in a social interaction, leading to rapid shifts in networks' structures (Farine & Whitehead, 2015). For instance, individuals are able to modify their mating tactics, which diminishes the selection they endure (Oh & Badyaev, 2010) and thus affects selection at the population level. Likewise, the distribution of phenological traits (e.g. flowering or maturation time) shapes mating opportunities within plant and animal populations and possibly leads to assortative mating (here, the positive correlation of phenology between mates). Compared with

random mating, assortative mating can either deplete or increase the genetic variance available for selection depending on whether the environment is stable or changing, with contrasted consequences on genetic adaptation (Godineau et al., 2021). Unfortunately, the interindividual interactions are usually little appreciated in eco-evolutionary models, with potential consequences on our understanding of the full range of eco-evolutionary responses.

Our objectives here are to put forward models that explicitly or implicitly account for variable within-population interindividual interactions in an eco-evolutionary framework: the demo-genetic agent-based models (DG-ABMs). After defining these models, we survey the literature to illustrate how DG-ABMs can be used to investigate fundamental issues in evolutionary ecology, as well as to assist the management of natural populations facing environmental changes.

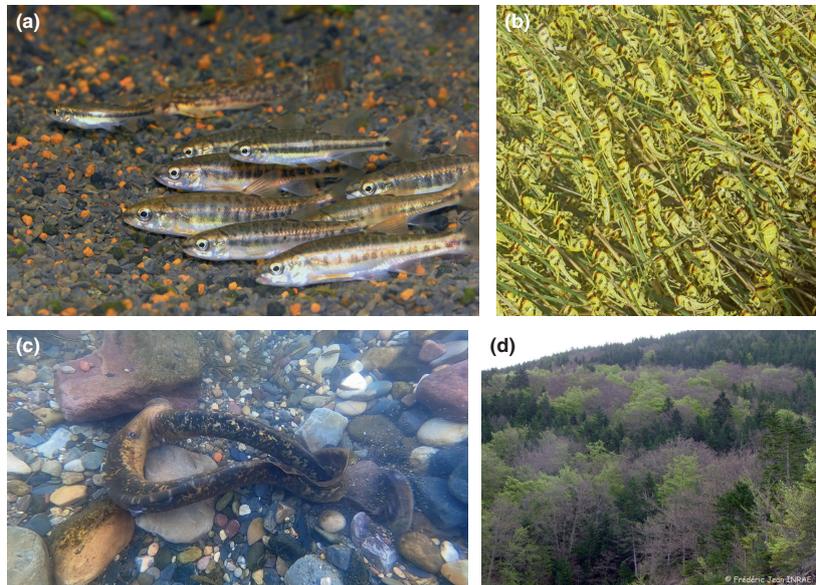
2 | HOW TO MODEL ECO-EVOLUTIONARY FEEDBACK LOOPS: FROM ANALYTICAL MODELS TO DG-ABMS

At the very core of the eco-evolutionary models is the need of specifying the genetically variable and heritable traits, their impact on the focal organism's life history and the ecological embedding that determines how life-history traits affect and are affected by environmental conditions and the demographic context (Dieckmann & Ferriere, 2004). This can be achieved by various approaches (Figure 1). First, there is a long tradition in evolutionary ecology to rely on analytical models (differential-equation and difference equation models), which offer elegant solutions and provide general knowledge on elementary eco-evolutionary feedback loops, generally at the cost of simplifying hypotheses. Among the most common analytical formalisms of eco-evolutionary feedback loops are (1) adaptive dynamics models (Dieckmann & Ferriere, 2004), which incorporate ecological realism, in particular, the notion that the success of any given strategy depends on its frequency within the population, but often bypass the complexity of genotype-phenotype relationship (for instance by assuming asexual reproduction, clonal inheritance); (2) evolutionary quantitative genetics models (Kirkpatrick & Barton, 1997; Pease et al., 1989; Slatkin, 1978), which integrate the genotype-phenotype map with population demography (e.g. density-dependence) but where other ecological changes remain independent from the population dynamics; and (3) integral projection models (Smallegange & Coulson, 2013), which use population models classically developed in population dynamics to describe the evolution of continuous characters in a quantitative genetics framework. We purposely do not mention traditional optimisation models, such as stochastic dynamic programming used to represent individual behaviour (e.g. life-history decisions) and development (e.g. growth and sexual maturity) and their consequences for population dynamics (Mangel, 2015), as these models do not specify the genetic architecture of traits, which is yet mandatory for eco-evolutionary feedback to emerge. The main limitation of the

BOX 1 Interindividual interactions involved in population eco-evolutionary dynamics

Here, we focus on interactions between conspecific individuals within a population—mainly competition, cooperation, and mating—which directly drive the processes of mortality, growth, and reproduction (e.g. Figure A, C, D below) and whose variations subsequently induce evolutionary changes. This also includes the variety of ecological interactions indirectly impacting demography, such as exchange of information (e.g. on predator, or resource availability), movement (e.g. to escape predation or competition) or group behaviour (e.g. affecting predator's avoidance or resistance, Figure A, B below).

The major reason why we focus on local (i.e. within-population), variable, conspecific interactions is that evolution is a population-specific process, primarily fuelled by differences in individual fitness arising from the response to abiotic and biotic environments, the latter including the social context. Interspecific interactions may also shape the within-population social context and contribute to evolution: for instance, the existence and strength of plant-pollinator interactions define the social context within which selfing may evolve (Katsuhara et al., 2021). Trophic interactions may contribute to the resource context within which functional traits related to resource acquisition may evolve (Kang & Thibert-Plante, 2017). On a macroevolutionary timescale, intra- and inter-specific competition for resources can drive speciation (Gavrilets et al., 2007; Weber et al., 2017). However, considering interspecific interactions without genetic variation in at least one of the partners of the interaction is not enough to model the dynamic feedback loop between ecological interactions, fitness, and the genetic composition of the population. This is particularly why predation was not considered as a focal interaction in this review: indeed, when predation is investigated from the point of view of the variation of a prey's trait conferring variable avoidance ability from the predator, or from the variation of a predator's trait conferring variable ability to catch prey, then it becomes a trait involved in competition among prey to escape predators, or among predators to optimize prey foraging and selection (e.g. Kelly & Phillips, 2019; Labonne & Hendry, 2010).



- (a) School of common minnow (*Phoxinus phoxinus*) individuals maintained in an experimental tank at INRAE, Saint-Pée-sur-Nivelle, France. Schooling behaviour in this species is supposed to be both an anti-predator and a foraging optimisation strategy (Photo: ©INRAE—Stéphane Glise)
- (b) Fifth instar hoppers of gregarious desert locust basking in the morning sun within herbaceous plants of the Mauritanian desert; grouping behaviours and bright coloration in desert locust (*Schistocerca gregaria*) are supposed to be an anti-predator strategy (Photo: ©JIRCAS—Koutaro Ould Maeno)
- (c) Sea lamprey (*Petromyzon marinus*) spawning in the Nive River (South-western France). Species from the Petromyzontidae family are semelparous, but the number of mates is highly variable among species (Photo: ©INRAE—Stéphane Glise)
- (d) Beech (*Fagus sylvatica*) trees with late and early phenologies on Mont-Ventoux, France. Phenological mismatch limits male more than female reproductive success (Photo: ©INRAE—Frédéric Jean)

above-listed analytical approaches is that they consider evolutionary and ecological processes (be they deterministic or stochastic) to be homogeneous within groups of individuals (the population or life stages), whereas group composition constantly varies in terms of phenotypes and genotypes, affecting individual decisions, linked to local and instant conditions, and their outcome at the group level (i.e. emerging effects).

Yet the question of individual heterogeneity and its effects has long preoccupied eco-evolutionary ecologists. For several decades, simulations using agent-based models (ABMs, also called individual-based models or IBMs in ecology) were used to investigate more complex scenarios and explore unexpected eco-evolutionary feedback loops, with approaches spreading on a spectrum of complexity well-described by DeAngelis and

	Analytical models	DG-ABMs
Scale	Population	Individual
Population dynamics	Uniform within population(s) or within classes of individuals	Not uniform, possible structure
Within-population variation	Simplified (e.g. two variants) or Gaussian distribution (QG), no structure	Distribution free, possible structure (e.g. spatial)
Inter-individual interactions	Uniform within population or within classes of individuals	None ↔ Not uniform, explicitly modelled
Trait-fitness relationship	Hard-coded, eventually with variable parameters	Emerging, flexible
Management practises	Mean impact, not flexible	On individuals and interactions, allows emerging effects

FIGURE 1 Different approaches to model eco-evolutionary feedback loops. This scheme summarizes the main differences between two major modelling approaches used to investigate eco-evolutionary dynamics: analytical models on the left and DG-ABMs on the right. Their main difference is that analytical models consider evolutionary and/or ecological processes to be homogeneous within groups of individuals (the population or life-stages), whereas DG-ABMs can account for phenotypic and genotypic variation in groups of individuals, its effects on individual decisions/traits linked to local and instant conditions, and their outcome at the group level (i.e. emerging effects). In particular, some (although not all) DG-ABMs model interindividual interactions, and their effects on individual fitness, which emerge in part from these interactions. QG, quantitative genetics.

Mooij (2005). On the one side of the spectrum, some ABMs were developed to validate and/or explore the predictions made with analytical models, replace these models and/or eventually nurture their future development. To keep these ABMs as simple as possible, individuals usually have a minimum number of attributes and fitness does not depend on interindividual interactions. For instance, by coupling a niche-based model with individual-based demo-genetic simulations, Cotto et al. (2020) investigated the evolutionary constraints related to alpine plant response to a changing climate. The key originality of their approach is to model individuals as spatial points across a complex climatic landscape, where the individual phenotypes are explicitly linked to climatic variables and where the optimal phenotype is prescribed by the niche-based model and varies through time. They use a classical multistage life cycle model (from seeds to adults) where individual survival and ultimately fitness increases when the multivariate phenotype is close to the optimal phenotype but is independent of the phenotype of other individuals. This typical top-down approach aims at extending classic analytical models into more complex domains with the assistance of ABMs.

On the other side of the spectrum, some ABMs employ a specific bottom-up approach to fully integrate individual interactions and their outcome over time and space within a population, the result of which will dictate the strength and direction of evolutionary processes at the population level (DeAngelis & Mooij, 2005; Huston et al., 1988). These ABMs acknowledge that individuals have inherently nonuniform interactions with each other, and that the consequences of the variation in traits mediating interindividual interactions are better described by rule-based simulations than by mathematical models. Accordingly, these approaches depict the interactions between individuals and their effects on individual fitness, accounting for the social context, and observe the resulting

dynamics in terms of distributions of heritable traits and demography. We hereafter refer to these ABMs as DG-ABMs, DG-ABMs (another possible acronym would be eco-genetic ABMs).

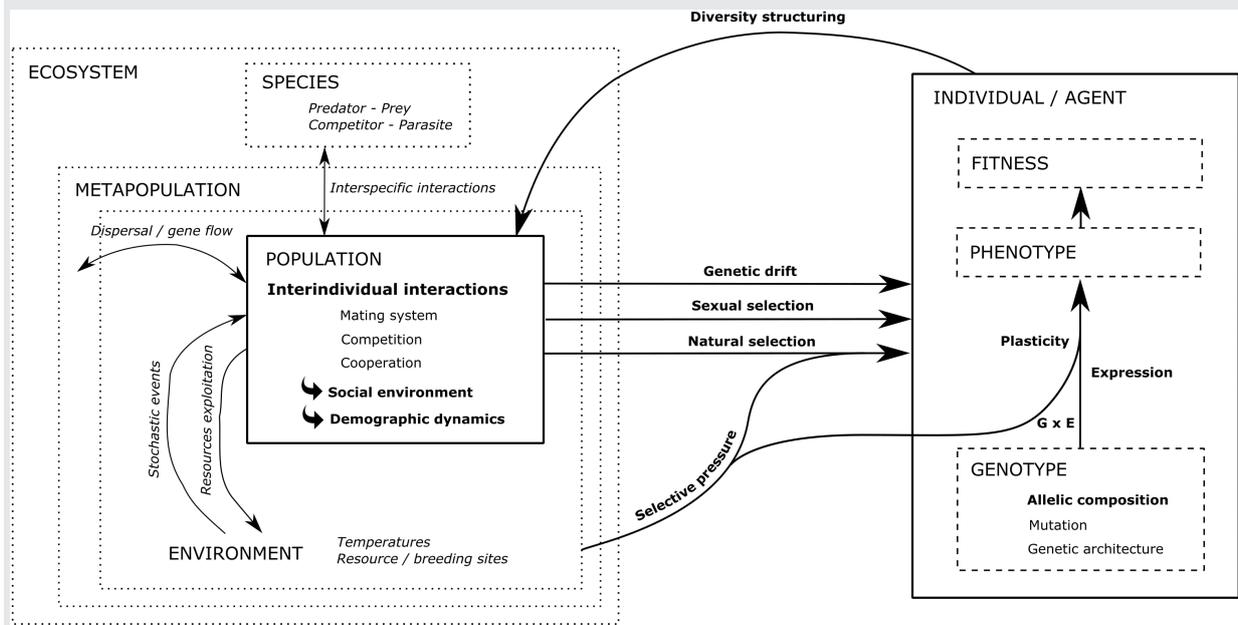
DG-ABMs can be defined as individual-based (meta) population dynamics models with heritable trait variation and phenotype-dependent interactions between individuals (Box 2). A key feature of DG-ABMs is that fitness variation emerges mechanically from interactions between individuals (as opposed to assuming a priori fitness function) and gives rise to the evolution of patterns structuring the population diversity and its dynamics (e.g. genetic architecture and spatial genetic structure). Typical examples of emerging fitness variation are spatially structured individual-based models focusing on dispersal evolution (Bach et al., 2006; Kubisch et al., 2013; Poethke et al., 2007). Indeed, these studies demonstrated that genetic structure and kin competition emerge from the spatial design of their DG-ABMs, when the genetic architecture of dispersal and competition is included (here implicitly). Hence, dispersal evolves to reduce kin competition and increase inclusive fitness, ultimately driving back kin structure within populations. This is radically different from assuming a prescribed relationship between traits and fitness, as done in analytical models and some ABMs (e.g. Cotto et al., 2020). We argue here that this bottom-up construction of fitness in DG-ABMs provides different and new insights into various fundamental and applied questions in ecology and evolution, and illustrate further our point of view by a review of the literature.

3 | OBJECTIVE AND METHOD FOR THE LITERATURE REVIEW

In their recent review of individual-based modelling of eco-evolutionary dynamics, Romero-Mujalli et al. (2019) illustrated how

BOX 2 An overview of demo-genetic agent-based models (DG-ABMs), and on how they model interindividual interactions

Conceptual scheme of DG-ABMs (Figure below). Individuals (or agents) are characterized by their phenotypic traits, determined by their genotype, the environment, and interactions between them (denoted $G \times E$). The agents together define the population, hence determining its diversity and structure, where interindividual interactions shape the social environment. This social environment influences population dynamics, which ultimately drives evolutionary processes (drift, selection, gene flow). Fitness variations (e.g. survival, fecundity variation) emerge from different outcomes of interindividual interactions (e.g. mating, competition, cooperation, information exchange) and give rise to evolution of traits via the trans-generational response to selection. This framework, highlighting the feedback loop central to eco-evolutionary approaches, is the core part of DG-ABMs and is identified by solid (units)/dashed (units' properties) line boxes and bold arrows



Modelling interindividual interactions: ABMs have the general capacity to represent both *direct* interactions among agents (i.e. when one agent identifies one or more other agents and directly affects them, for example by having some kind of contest with them, eating them, or choosing them to mate) and *mediated/indirect* interactions (when one agent affects others indirectly by producing or consuming a shared resource)

The choice to model these interactions *explicitly* or *implicitly* in DG-ABMs depends on the interaction type, the degree of realism/complexity desired, and on the focal, evolvable trait(s) involved in the interaction (see Table 1 for examples of these traits). Direct reproductive interactions are most often explicitly modelled, through variable mate preference or competitiveness among potential mates (e.g. Chevalier et al., 2022), or assortative mating for a variable phenological trait (e.g. Soularue & Kremer, 2014). This is also the case of direct cooperative interactions, where the mechanisms involved (e.g. in grouping behaviour) are usually explicitly represented (de Jager et al., 2020; Van Der Post et al., 2015)

Indirect interactions such as competition for resources can be implicitly modelled through density-dependence functions. For instance, most DG-ABMs investigating fisheries-induced evolution assume that increasing density will lead to increasing competition, the competition strength also depending on individual size (Ivan & Höök, 2015; Piou & Prévost, 2012). By contrast, some DG-ABMs consider competition in an explicit prey-predator (Costa et al., 2016) or consumer-resource (Kang & Thibert-Plante, 2017) system; in these cases, the level of the resource and the consumption process at each time step are explicitly modelled, and the traits involved in the interaction can be more realistically represented (e.g. gill-raker count in Kang & Thibert-Plante, 2017)

DG-ABMs applications: DG-ABMs also offer the opportunity to study eco-evolutionary dynamics at multiple levels of organization and spatio-temporal scales. At population scale, habitat structuring and variation in the abiotic environment can be included to account for selection, stochastic events and subdivision of the social environment. These models also allow simulations of several populations' dynamics connected through dispersal with potential gene flow, such as in a metapopulation case. At a higher level, community dynamics can be modelled through interspecific interactions between individuals from directly or indirectly interacting species

ABMs have been applied to assess organisms' and populations' responses to environmental change, but overlooked whether these ABMs accounted or not for interindividual interactions. Here, we specifically reviewed DG-ABMs in which fitness variation emerges mechanically from interactions between individuals.

To that aim, we searched the Web of Science Core Collection between 1955 and 2022 for various combinations of keywords

(Figure S1). A first query using (Individual-based model* OR IBM*) AND (eco-evol* OR demo-genet* OR demogenet* OR ecogenet* OR eco-genet*) returned 138 publications. Using the terms (Agent-based model OR ABM) instead of (Individual-based model* OR IBM*), we obtained 15 publications indicating that the eco-evolutionary community has not appropriated the term ABM despite its broader meaning (e.g. Railsback & Grimm, 2019). Of all these 153

TABLE 1 Interindividual interactions and associated evolvable traits modelled in DG-ABMs

IT	Evolvable traits		
	Category	Examples	Examples of references (species/kingdom)
Competition	(1) growth/maturation	Size at emergence	Fielding (2004) (grasshopper); Ayllón et al. (2016, 2018) (trout)
		Threshold for size at migration	Piou and Prévost (2012, 2013) (salmon)
		Growth rate	Kang and Thibert-Plante (2017) (alewife); Moya-Laraño (2011) (generic); Travis et al. (2010) (plant)
	(2) abstract trait	Competitive abilities	Gascuel et al. (2015), Pontarp et al. (2015), Ward and Collins (2022) (all generic for species community)
	(4) dispersal trait	Prospecting of habitat quality	Fronhofer and Altermatt (2017), Ponchon et al. (2021) (generic)
		Dispersal distance	LaRue et al. (2019) (sea rocket); Leidinger et al. (2021) (plant)
	(5) behaviour	Movement preference	Hrycik et al. (2019) (perch)
		Drifting	Mazzucco et al. (2015) (shrimps)
(6) energy, allocation	Functional traits related to energy acquisition	Ivan and Höök (2015) (perch); Mollet et al. (2016) (plaice)	
(7) defence	Toxin production	de la Peña et al. (2011) (plant-herbivores)	
	Abstract defence	Costa et al. (2016), Urban et al. (2019) (generic)	
(8) virulence	Pathogen virulence	Papaix et al. (2018), Rimbaud et al. (2018) (plant pathogen)	
REPRODUCTION	(1) growth/maturation	Threshold for size at maturity	Ayllón et al. (2016, 2018) (trout); Piou and Prévost (2012, 2013) (salmon)
		Slope/intercept of the maturation reaction norm	Dunlop et al. (2007) (bass)
	(3) mating	Selfing or self-incompatibility	Kirchner et al. (2006), Katsuhara et al. (2021) (plant)
	Mate choice (preference, competitiveness), mate search	Berec et al. (2018), Chevalier et al. (2022) (generic); Labonne and Hendry (2010) (guppy); Nathan et al. (2019) (trout)	
Cooperation	(2) abstract trait	Mutualistic or antagonistic trait	Maliot et al. (2020) (generic)
	(5) cognitive behaviour	Grouping, schooling behaviour	Van Der Post et al. (2015) (generic); Reuter et al. (2016) (fish)
		Attachment density	de Jager et al. (2020) (mussel)

Note: To illustrate the categories of traits considered as evolvable in the reviewed DG-ABMs, we listed some examples depending on the interaction type considered (IT).

publications (Table S1), only 54 included the terms ([interindivid* OR inter-individ* OR individ*] AND interact*). After excluding reviews, technical publications, book chapters, preprint and duplicated studies (Table S2), we retained 120 publications. Finally, as we were interested in studies using a DG-ABM approach, we checked whether these 120 remaining publications (1) use an IBM; (2) simulate dynamics over multiple generations; (3) represent (direct or indirect) interactions between conspecific individuals; (4) represent individual variation in the interaction-related trait(s); and (5) consider that part of this variation is heritable. With this method, we filtered out 45 additional publications that did not satisfy these five criteria, resulting in a total of 75 publications using DG-ABMs where interindividual interactions affect fitness. Using a nonexhaustive snowball approach, we found 14 additional references cited in or citing the 75 selected publications (see Table S3 and Lamarins et al., 2022 for the final database). Note that the difficulties we encountered in

selecting studies using DG-ABMs with interindividual interactions from the WOS illustrate the need for clearer referencing based on keywords better shared by the community.

4 | SYNTHESIS OF THE LITERATURE REVIEW

In the selected 89 studies, competition was by far the most considered interaction (79 studies), followed by reproductive interactions (38 studies) and cooperative interactions (four studies only). We found 32 studies accounting for two types of interaction simultaneously.

On average, 1.9 traits (between 1 and 19 traits) per study were considered as evolvable. The nature of evolvable trait(s) depended on the interaction type, the species/kingdom considered and the

TABLE 2 Association between the category of evolvable traits considered in each DG-ABM, and the type of eco-evolutionary feedback considered

Trait category	Type of eco-evolutionary feedback					Number of studies
	Ecology-focussed	Microevolution-focussed	Macroevolution-focussed	Management-focussed	Spatial-focussed	
Growth/Maturation	6	2	3	16	3	29
Abstract trait	2	7	8			17
Dispersal	2				9	11
Mating	2	5		1		8
Cognitive behaviour	2	1	1		2	6
Defence	1	2			1	4
Energy acquisition or allocation	2	1		1		4
Virulence				2		2
Mating & growth/mat.			1	2		3
Mating & Energy acq) or allocat.		1				1
Growth/ mat. & Defence				1		1
Growth/mat. & Dispersal					1	1
Growth/mat. & Energy acq. or allocat.				1		1
Number of studies	17	19	13	24	16	89

level of generality/realism/precision of the model (following the classification of models properties of Levins, 1966). We distinguished eight categories of evolvable traits (Tables 1 and 2): (1) traits related to growth and/or maturation thresholds (36 studies); (2) traits related to mating (12 studies); (3) dispersal traits (12 studies); (4) traits related to cognitive behaviour and information exchange (six studies); (5) traits related to energy acquisition or allocation (six studies); traits related to (6) defence (five studies) or (7) virulence (two studies); (8) and finally, abstract traits—meaning that they do not correspond directly to a measurable trait—generally related to competitive ability or/and assortative mating (17 studies). We found seven studies considering two types of traits simultaneously. While some of these traits directly mediate interindividual interactions (e.g. mating traits for reproduction, behavioural traits for cooperation), most of them indirectly impact interactions. For instance, dispersal traits or movement preferences are often associated with avoidance of competition and/or predation, or mate search for reproduction (Fronhofer & Altermatt, 2017; Travis et al., 2012). Traits related to growth, maturation and energy acquisition or allocation, influence individual size, which often plays a major role in the outcome of competition.

These evolvable traits are at the core of the eco-evolutionary feedback loops in DG-ABMs, since fitness variation emerges from interactions among individuals that differ in these traits, giving rise to population dynamics in terms of both distribution of evolvable traits and demography. We distinguished five main types of eco-evolutionary feedback in the reviewed DG-ABMs (Table 2). We found 17 'Ecology-focussed' DG-ABMs, with a high level of realism in the demographic and ecological processes, and incorporating a 'dose' of evolutionary processes to gain a better understanding of the ecological/demographic behaviour. In these DG-ABMs, evolvable

traits were most often growth/maturation traits, but six other trait categories were considered. Then, we found 19 'Microevolution-focussed' DG-ABMs, with a high level of generality in the evolutionary processes, and incorporating a 'dose' of demographic and ecological processes to gain a better understanding of the evolutionary behaviour at a contemporary timescale. Similarly, there were also 13 'Macroevolution-focussed' DG-ABMs, dedicated to the understanding of speciation at a macroevolutionary timescale. In these 'Micro- or macroevolution-focussed' DG-ABMs, the evolvable trait was most often abstract, but mating traits were also often considered. Then, we identified 24 'Management-focussed' DG-ABMs, used to address how management practices interfere with eco-evolutionary feedbacks; in these DG-ABMs, evolvable traits were most often growth/maturation traits. Finally, we found 16 'Spatial-focussed' DG-ABMs, used to investigate eco-evolutionary feedback loops in a spatially explicit context (e.g. metapopulation). These DG-ABMs investigated in particular the evolution of dispersal traits.

Another characteristic of DG-ABMs is the type of inheritance framework used to model genetic variation in the evolvable traits. We found that 64 studies (71.9%) used a Mendelian inheritance process either in a population genetic framework (one locus, possibly multi-allelic, which directly determines the phenotype) or combined with a quantitative genetic framework (several loci, together with the environment, which govern trait variation). Besides, 22 studies (24.7%) used an infinitesimal quantitative genetic framework (where each offspring inherits the mean of the two parent's genetic values), and two studies (2.2%) tested for population versus quantitative genetic framework. Note that our definition of DG-ABM is larger than the one suggested by some authors (e.g. Frank & Baret, 2013), who proposed to reserve the

term 'eco-genetic' to models based on a quantitative genetics framework, and the term 'demo-genetic' to models based on a population genetics framework.

Beyond these general typologies, we illustrate below the main applications of the reviewed DG-ABMs, through selected examples.

5 | DG-ABMS TO BETTER UNDERSTAND ECO-EVOLUTIONARY FEEDBACK LOOPS

Accounting for variable within-population interindividual interactions in a bottom-up approach allows DG-ABMs to better investigate the emergence of fitness variation resulting from several complex eco-evolutionary processes and the interactions between them. Accounting for the stochastic and context-dependent outcomes of competitive, cooperative or reproductive interactions can change the predicted evolution of life-history traits compared with an approach where the relationship between traits and fitness is prescribed. Below, we emphasize relevant studies from our literature review which investigate these three types of interaction.

We start with examples of DG-ABMs considering explicit *competitive* interactions within species. Fielding (2004) investigated competition in grasshoppers and showed that contrasted optimal values of life-history traits can emerge from different types of localized interindividual interactions, that is exploitative or size-based competition. In their DG-ABM of trout population, Ayllón et al. (2016) observed the emergence of different eco-evolutionary outcomes due to explicit competitive interactions for food in a changing environment. These two DG-ABMs with explicit competitive interactions were built from well-tested demographic models, and additionally considered that the same traits (size at emergence and maturity size threshold) could evolve and interact with the spatial distribution of food resources to shape population dynamics. Most often in the reviewed DG-ABMs focussing on single species adaptive dynamics, competition is implicitly considered, for example through a density-dependence function. In a perch species, Ivan and Höök (2015) showed variable patterns of energy allocation along individual ontogeny, resulting from the interplay between plastic and adaptive responses to selection and density-dependent competition for food. Using a DG-ABM representing competition among individuals choosing different life-history tactics, Piou and Prévost (2012, 2013) showed that climate change may modify salmon population dynamics through plastic responses of individual size. These two DG-ABMs acknowledge the main role of individual size on competition, and incorporate both genetic and plastic variation into this trait to gain a better understanding of the adaptive population dynamics in future, changing environments.

Integrating behavioural interactions between individuals and eco-evolutionary feedback is logically critical to understand the evolution of sociality and *cooperation*. Van Der Post et al. (2015) investigated how grouping, a taxonomically widespread social process, co-evolved with two cooperative social behaviours: anti-predator

vigilance and foraging. In a simulation experiment where behavioural processes were specified through 19 variable traits, but not the cost and benefits of each decision strategy, they showed eco-evolutionary interactions between group size and vigilance with an evolutionary trajectory towards bigger groups and less vigilance, eventually leading to fission into small groups with high vigilance and back. Accounting for heritable interindividual differences and environmental heterogeneity in resource distribution, Reuter et al. (2016) were able to relate landscape structuration to the evolution of schooling behaviour and collective foraging in fish. Although these studies mostly focussed on how cooperation can emerge in models where costs and benefits are not explicitly specified but related to other behavioural traits, reverse strategy, where cooperation is the evolvable trait, could also be used to investigate adaptive dynamics.

Reproductive interactions are an obvious major driver of demographic dynamics, and 'Ecology-focussed' DG-ABMs are particularly suitable to investigate this issue in an eco-evolutionary framework. For instance, to explore how mating behaviour and population size jointly affect fitness components or population growth rate through Allee effects, Berec et al. (2018) considered the rate of mate search as evolvable and found different optimal values of search rates for populations at different densities, resulting in lower Allee thresholds in populations kept at lower densities. DG-ABMs are also relevant to examine the interplay between demographic processes and the mating system when self-incompatibility (Kirchner et al., 2006) or sterility (Nonaka & Kaitala, 2020) occur as a direct consequence of the genotype.

Reproductive interactions are also known to drive evolutionary dynamics (Maan & Seehausen, 2011), and explicit representation of mating interactions is important as sexual selection can sometimes oppose natural selection (Labonne & Hendry, 2010), or eventually reinforce it (Soularue & Kremer, 2014). Mate choice strongly depends on the population structure, making the outcome challenging to predict yet rarely random (Klug & Stone, 2021). DG-ABMs, by allowing to represent explicitly sexual interactions, are particularly adapted to explore the evolution of traits considering the dynamic aspects of mating systems, such as when sexual preference and competition over mating partners occur, while still accounting for natural selection (Chevalier et al., 2022; Nathan et al., 2019). In this context, growth traits, or traits related to life-history decisions such as migration or maturation, are often chosen as key traits to jointly consider size-dependent survival and reproductive interaction and their possible interactions (Ayllón et al., 2019; Piou et al., 2015). Another application is the investigation of sexual dimorphism, which can arise when a given trait is subject to different selection pressures in males versus females (or even opposing pressures in the case of sexual conflict), but has a shared genetic basis between the sexes. Höök et al. (2021) showed how sex-specific plasticity for size could evolve by looking at perch evolutionary response to environment. Kane et al. (2022) showed that optimal migration propensity differed among males and females in trout, and that populations could adapt to environmental change across a range of intersex

genetic correlations for migration propensity, which influence the magnitude of sexual conflict.

6 | EXTENDING IN SPACE, TIME AND LEVELS OF ORGANIZATION

In most examples detailed above, eco-evolutionary dynamics are modelled within a non-spatially explicit population. However, the spatial arrangement of habitats shapes animal movements or gametes propagation, and therefore also shapes social interactions and sexual networks (He et al., 2019). Since they allow fine-scale explicit representation of habitats as well as individual movements, DG-ABMs are well-suited to represent *spatial evolutionary dynamics*. Focussing on the evolution of dispersal, Fronhofer and Altermatt (2017) showed how eco-evolutionary feedback can emerge from a simple spatially explicit DG-ABM. Depending on network topology and connectivity, variable evolutionary stable dispersal strategies emerged from their model via kin competition, and lead to eco-evolutionary feedback by changing back the network's demography and genetic structure. Hrycik et al. (2019) explored the importance of environmental cues in perch vertical movement. By allowing movement rules in response to these cues to evolve, they illustrated the role of DG-ABMs in determining appropriate movement rules in spatially explicit ecological modelling. Travis et al. (2010) used a mechanistic DG-ABM approach to model the evolution of seed dispersal in plant populations, accounting for likely trade-offs between traits in a patchy landscape. Additionally, sexual selection can determine the reproductive success of immigrants in populations and thus the strength and direction of demo-genetic consequences of dispersal (e.g. demographic rescue, evolutionary rescue vs. gene swamping). For instance, Soularue and Kremer (2014) highlighted the major importance of gene flow and assortative mating in shaping the genetic differentiation between populations in a heterogeneous environment.

Interactions between conspecific individuals are at the core of DG-ABMs. In addition, considering explicitly higher levels of organization (e.g. community level) to represent *interspecific interactions* may ultimately change the evolutionary outcomes expected from single species systems (Terhorst et al., 2018; Weber et al., 2017). We found examples of such multispecies DG-ABMs used to investigate mating interactions: for instance, using an ABM in which two plant species share the same pollinators, Katsuhara et al. (2021) highlighted that the evolution of selfing without pollinator assistance (autonomous selfing) may increase population growth rates of inferior competitors and consequently favour long-term coexistence via an evolutionary rescue. Furthermore, McDonald et al. (2019) showed that the strength of intraspecific competition for mates may result from sexual interactions with heterospecifics, which may interfere with sexual selection (i.e. interspecific reproductive interference).

Most of the reviewed multispecies DG-ABMs focussed on competitive interactions, in an explicit prey-predators' or community context. For instance, Kang and Thibert-Plante (2017) illustrated that considering trophic interactions and the genetic basis of functional

traits within a single model could improve the understanding of evolutionary morphological changes in fish. Hillaert et al. (2020) showed that in a fragmented habitat, the presence of predators selects for increased herbivore movement and hence larger herbivore size. Demo-genetic models of plant-virus interactions allowed to investigate the emergence of plant viral genotypes breaking down plant qualitative resistance genes (Fabre et al., 2009). Ecological interactions at the community level may drive selection within species, and selection may affect in return the processes of species assembly at a community scale (Leidinger et al., 2021). Finally, as multispecies DG-ABMs represent both intra- and interspecific complexity, they are especially suited to address macroevolutionary consequences of interspecific interactions, such as speciation (Gavrilets et al., 2007; Weber et al., 2017). We found several examples of macroevolution-focussed DG-ABMs developed to investigate adaptive radiation, that is the rapid diversification of a single lineage into many species with a great diversity of ecological strategies (Gascuel et al., 2015; Pontarp et al., 2015; Ward & Collins, 2022). These models generally consider a limited number of abstract, phenotypic traits reflecting the competitive ability of the focal individual with all the other individuals of the local patch. The distance between these ecological phenotypes within a patch drives exploitative competition, while heritable variation of the ecological phenotype fuels the processes of local adaptation and speciation.

Overall, it appears that DG-ABMs have a large potential to address fundamental eco-evolutionary questions accounting for multiple drivers of fitness, and are increasingly used in an integrative way, allowing effects to flow up and down between organization levels.

7 | DG-ABMS TO ASSIST MANAGEMENT STRATEGIES

Another key feature of DG-ABMs is their capacity to model the effects of management practices on individuals and their interactions, together with that of other eco-evolutionary processes. Hence, by allowing emerging effects, DG-ABMs can also be efficient prospective tools to elaborate and assess management strategies. When management consists of *demographic control of populations*, in particular through individual phenotype-based choices, it can deeply impact all demographic processes and population genetic composition, and therefore the intensity and direction of the evolutionary processes (Lefèvre et al., 2013). For example, selective fishing (or harvesting) directly affects competition among surviving fish (or trees), while genetic composition determines optimal fishing (or harvesting) patterns. In particular, different DG-ABMs were used to understand how selective fishing can affect the demography and evolution of fish populations (fisheries-induced evolution), through cascading and sometimes counterintuitive effects on population demographic structure, growth and maturation thresholds (Ayllón et al., 2018; Piou et al., 2015; Wang et al., 2017; Wang & Höök, 2009). By simultaneously modelling the plastic and genetic responses of individuals, DG-ABMs can also disentangle the role of selective fishing and

environment in the observed and predicted population declines and phenotypic changes (Piou et al., 2015).

When evolutionary dynamics and *land use planning decisions* are linked, DG-ABMs also represent valuable decision support tools. For example, Papaix et al. (2018) and Rimbaud et al. (2018) used a spatially explicit demo-genetic model to assess the joint effect of crop cultivar deployment strategies in space and time and key pathogen life-history traits on epidemiological dynamics, resistance durability and long-term evolutionary control. Using a DG-ABM, Mims et al. (2019) found strong effects of spatial connectivity on demo-genetic outcomes in reintroduced bull trout populations, and allowed identification of watershed areas with higher persistence probabilities.

In the case of *hybridization* between native/wild and introduced/domesticated gene pools, DG-ABMs allow to study the impact of management on the dynamics of crossing within and between gene pools, which depends on differential social interactions (e.g. mating preference) and genetic performances (e.g. local adaptation) between gene pools (Castellani et al., 2015; Nathan et al., 2019). In this context, DG-ABMs are an effective means of developing genetic enrichment strategies in a prospective approach (which genetic resources and which deployment modalities for which risks?), and conversely of evaluating strategies aimed at preserving the local gene pool from unwanted introgression.

In these different case studies, DG-ABMs offer a relevant framework to evaluate the short- and long-term evolutionary costs and benefits of management actions and to assess potential trade-offs between them. For example, they allow to address the issue of exploiting a population or a metapopulation (e.g. fishing and wood production) while preserving its genetic value and diversity, or to determine how to minimize the risks of demo-genetic collapses of populations facing climate change. Furthermore, by controlling the social context of populations, management drives the overall ecological processes and thus affects biotic and abiotic stressors, the susceptibility of populations to these stressors, and selection intensity (Jactel et al., 2009).

8 | TAKING ADVANTAGE OF ABMS FOR DG-ABMS

The above-listed examples from our literature review illustrate the diversity of interindividual interactions, adaptive traits and ecological processes that can be investigated using DG-ABMs. This diversity is a strength but requires active strategies to better identify possible links between similar models developed to answer different questions, and to structure the community of developers and users of these models. Identified as ABMs, DG-ABMs can benefit from multiple advances in the ABM community. The flexibility of the approach ranges from very simple and generic models to very complex and specific models, depending on model assumptions and objectives (Edmonds & Moss, 2005). A wide panel of tools and methodologies are available to explore DG-ABMs (Thiele et al., 2014). The

exponential increase in genomic databases should help in the calibration/validation of DG-ABMs (Rudman et al., 2018). The use of description protocols such as Overview, Design concepts and Details protocol ensures the replicability and enhances the understanding of the models (Grimm et al., 2020). The TRACE framework (Grimm et al., 2014) is also a powerful tool for planning, documenting and assessing model development, analysis and application. Software for ABM development have increased in simplicity, quality, speed of computation and reliability and allow sharing pieces of code easily (Dufour-Kowalski et al., 2012); in particular, quantitative genetic libraries can be plugged into existing population dynamic models to describe the genetic architecture of adaptive traits (e.g. 'Genetics' library in CAPSIS Dufour-Kowalski et al., 2012; Oddou-Muratorio & Davi, 2014). Software for complex model exploration have been proposed (Reuillon et al., 2013). Complex and multi-authored models may use modelling notebooks to keep trace of all steps of conceptualisation, model development, implementation and exploration in order to enhance the confidence of end-users of DG-ABMs in the management communities (Ayllón et al., 2021). Finally, the publication of model codes on specific dissemination platforms is encouraged in the ABM community (e.g. <https://www.comses.net/codebases/>). All these recommendations should benefit the development of DG-ABMs.

Intrinsically, DG-ABMs conception requires a multidisciplinary approach integrating multiple levels of knowledge and can be used in interdisciplinary research projects as a tool of interaction among disciplines. ABMs are also used as frontier objects in several contexts (Le Page & Perrotton, 2017; Reilly et al., 2021). As such, DG-ABMs are important tools in interacting with management or other end-user communities that need to incorporate evolutionary processes in their decisions. Although this has not been done so far, DG-ABMs could even be developed as part of a participatory modelling approach (Le Page et al., 2012) to integrate the knowledge of a diverse community of experts that need to manage constantly evolving ecosystems. Finally, they should become essential to adaptive management with an evolutionary perspective (Groot & Rossing, 2011).

9 | CONCLUSION

In complement to the analytical models traditionally employed by evolutionary ecologists to investigate eco-evolutionary feedback loops, this review puts forward DG-ABMs, which are individual-based (meta)population dynamics models with heritable trait variation and phenotype-dependent interactions between individuals. Our literature review illustrates how the bottom-up construction of fitness in these DG-ABMs allows them to provide new insights into various fundamental and applied questions in ecology and evolution.

Previous reviews of the literature have indicated that ABMs in general are not used to address general questions in ecology and evolution, but have a more 'narrow' or 'pragmatic' scope (DeAngelis & Grimm, 2014). We advise modellers working on eco-evolutionary processes to carefully consider the benefits of accounting for the

effects of interactions between individuals on fitness in their approach, since it might significantly affect the direction and magnitude of evolution. This is true for theoretical investigations and for more applied objectives, since these eco-evolutionary mechanisms also operate on rather short timescales (a handful of generations). Using a dedicated term—such as DG-ABM—would facilitate a distinction between categories of modelling approaches, highlighting the specifics of eco-evolutionary models accounting for interindividual interactions and their variations, and the potential differences in their respective predictions.

ACKNOWLEDGEMENTS

This perspective manuscript was written during the meetings of the DG-ABM network, funded by ECODIV research division at INRAE. We thank Louise Chevalier, a former member of the network, as well as Miguel Navascues, a recent member of the network, for inspiring comments on this project. This study was supported by five PhD thesis allocation grants awarded to: (1) A.L. by Région Nouvelle Aquitaine and by ECODIV research division at INRAE; (2) V.F. by EU Horizon 2020 B4EST project [grant number 773383] and the French National Forests Office; (3) D.F. by CIFRE [convention No 2018/0332]; (4) C.V. by ANR-JCJC PEPPER and ANR-18-CE32-0010-01; and (5) L.D. by Univ. Pau & Pays Adour and by E2S UPPA.

CONFLICT OF INTEREST

The authors declare that they have no competing interests.

DATA AVAILABILITY STATEMENT

The database of the 89 original research studies using DG-ABMs with interindividual interactions affecting fitness is available at: <https://doi.org/10.57745/FUQGSQ>.

ORCID

Amaia Lamarins  <https://orcid.org/0000-0002-6639-9283>
 Victor Fririon  <https://orcid.org/0000-0002-0945-7897>
 Dorinda Folio  <https://orcid.org/0000-0003-1657-6621>
 Camille Vernier  <https://orcid.org/0000-0001-6504-3341>
 Léa Daupagne  <https://orcid.org/0000-0002-8832-0484>
 Jacques Labonne  <https://orcid.org/0000-0001-5953-3029>
 Mathieu Buoro  <https://orcid.org/0000-0001-7053-3767>
 François Lefèvre  <https://orcid.org/0000-0003-2242-7251>
 Cyril Piou  <https://orcid.org/0000-0002-9378-9404>
 Sylvie Oddou-Muratorio  <https://orcid.org/0000-0003-2374-8313>

REFERENCES

- Ayllón, D., Railsback, S. F., Almodóvar, A., Nicola, G. G., Vincenzi, S., Elvira, B., & Grimm, V. (2018). Eco-evolutionary responses to recreational fishing under different harvest regulations. *Ecology and Evolution*, 8, 9600–9613.
- Ayllón, D., Railsback, S. F., Gallagher, C., Augusiak, J., Baveco, H., Berger, U., Charles, S., Martin, R., Focks, A., Galic, N., Liu, C., van Loon, E. E., Nabe-Nielsen, J., Piou, C. J., Polhill, J. G., Preuss, T., Radchuk, V., Schmolke, A., Stadnicka-Michalak, J., Thorbek, P., & Grimm, V.

- (2021). Keeping modelling notebooks with TRACE: Good for you and good for environmental research and management support. *Environmental Modelling & Software*, 136, 104932.
- Ayllón, D., Railsback, S. F., Harvey, B. C., García Quirós, I., Nicola, G. G., Elvira, B., & Almodóvar, A. (2019). Mechanistic simulations predict that thermal and hydrological effects of climate change on Mediterranean trout cannot be offset by adaptive behaviour, evolution, and increased food production. *Science of the Total Environment*, 693, 133648.
- Ayllón, D., Railsback, S. F., Vincenzi, S., Groeneveld, J., Almodóvar, A., & Grimm, V. (2016). InSTREAM-gen: Modelling eco-evolutionary dynamics of trout populations under anthropogenic environmental change. *Ecological Modelling*, 326, 36–53.
- Bach, L. A., Thomsen, R., Pertoldi, C., & Loeschcke, V. (2006). Kin competition and the evolution of dispersal in an individual-based model. *Ecological Modelling*, 192, 658–666.
- Bassar, R. D., Coulson, T., Travis, J., & Reznick, D. N. (2021). Towards a more precise—And accurate—View of eco-evolution. *Ecology Letters*, 24, 623–625.
- Berec, L., Kramer, A. M., Bernhauerová, V., & Drake, J. M. (2018). Density-dependent selection on mate search and evolution of Allee effects. *The Journal of Animal Ecology*, 87, 24–35.
- Carroll, S. P., Hendry, A. P., Reznick, D. N., & Fox, C. W. (2007). Evolution on ecological time-scales. *Functional Ecology*, 21, 387–393.
- Castellani, M., Heino, M., Gilbey, J., Araki, H., Svåsand, T., & Glover, K. A. (2015). IBSEM: An individual-based Atlantic Salmon population model. *PLoS One*, 10, e0138444.
- Chevalier, L., De Coligny, F., & Labonne, J. (2022). A demogenetic individual based model for the evolution of traits and genome architecture under sexual selection. *Peer Community Journal*, 2, 1–36.
- Costa, M., Hauzy, C., Loeuille, N., & Méléard, S. (2016). Stochastic eco-evolutionary model of a prey-predator community. *Journal of Mathematical Biology*, 72, 573–622.
- Cotto, O., Schmid, M., & Guillaume, F. (2020). Nemo-age: Spatially explicit simulations of eco-evolutionary dynamics in stage-structured populations under changing environments. *Methods in Ecology and Evolution*, 11, 1227–1236.
- de Jager, M., van de Koppel, J., Weerman, E. J., & Weissing, F. J. (2020). Patterning in mussel beds explained by the interplay of multi-level selection and spatial self-organization. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 8, 1–11.
- DeAngelis, D. L., & Grimm, V. (2014). Individual-based models in ecology after four decades. *F1000Prime Reports*, 6, 39. <https://doi.org/10.12703/P6-39>
- DeAngelis, D. L., & Mooij, W. M. (2005). Individual-based modeling of ecological and evolutionary processes. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 36, 147–168.
- de la Peña, E., D'hondt, B., & Bonte, D. (2011). Landscape structure, dispersal and the evolution of antagonistic plant-herbivore interactions. *Ecography*, 34, 480–487. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2010.06524.x>
- Dieckmann, U., & Ferriere, R. (2004). Adaptive dynamics and evolving biodiversity. In R. Ferriere & U. Dieckmann (Eds.), *Evolutionary conservation biology* (pp. 188–224). Cambridge University Press.
- Dufour-Kowalski, S., Courbaud, B., Dreyfus, P., Meredieu, C., & de Coligny, F. (2012). Capsis: An open software framework and community for forest growth modelling. *Annals of Forest Science*, 69, 221–233.
- Dunlop, E. S., Heino, M., & Dieckmann, U. (2009). Eco-genetic modeling of contemporary life-history evolution. *Ecological Applications*, 19, 1815–1834.
- Dunlop, E. S., Shuter, B. J., & Dieckmann, U. (2007). Demographic and evolutionary consequences of selective mortality: Predictions from an eco-genetic model for smallmouth bass. *Transactions of the American Fisheries Society*, 136, 749–765. <https://doi.org/10.1577/T06-126.1>

- Edmonds, B., & Moss, S. (2005). From KISS to KIDS—An 'anti-simplistic' modelling Approach. In P. Davidsson, B. Logan, & R. Takadama (Eds.), *Multi-agent and multi-agent-based simulation* (pp. 130–144). Springer University Press.
- Fabre, F., Bruchou, C., Palloix, A., & Moury, B. (2009). Key determinants of resistance durability to plant viruses: Insights from a model linking within- and between-host dynamics. *Virus Research*, *141*, 140–149.
- Farine, D. R., & Whitehead, H. (2015). Constructing, conducting and interpreting animal social network analysis. *The Journal of Animal Ecology*, *84*, 1144–1163.
- Fielding, D. J. (2004). Intraspecific competition and spatial heterogeneity alter life history traits in an individual-based model of grasshoppers. *Ecological Modelling*, *175*, 169–187.
- Fisher, D. N., & McAdam, A. G. (2017). Social traits, social networks and evolutionary biology. *Journal of Evolutionary Biology*, *30*, 2088–2103.
- Frank, B. M., & Baret, P. V. (2013). Simulating brown trout demogenetics in a river/nursery brook system: The individual-based model DemGenTrout. *Ecological Modelling*, *248*, 184–202.
- Fronhofer, E. A., & Altermatt, F. (2017). Classical metapopulation dynamics and eco-evolutionary feedbacks in dendritic networks. *Ecography*, *40*, 1455–1466.
- Gascuel, F., Ferriere, R., Aguilée, R., & Lambert, A. (2015). How ecology and landscape dynamics shape phylogenetic trees. *Systematic Biology*, *64*, 590–607. <https://doi.org/10.1093/sysbio/syv014>
- Gavrilets, S., Vose, A., Barluenga, M., Salzburger, W., & Meyer, A. (2007). Case studies and mathematical models of ecological speciation. 1. Cichlids in a crater lake. *Molecular Ecology*, *16*, 2893–2909.
- Godineau, C., Ronce, O., & Devaux, C. (2021). Assortative mating can help adaptation of flowering time to a changing climate: Insights from a polygenic model. *Journal of Evolutionary Biology*, *35*, 1–18.
- Govaert, L., Fronhofer, E. A., Lion, S., Eizaguirre, C., Bonte, D., Egas, M., Hendry, A. P., de Brito-Martins, A., Melián, C. J., Raeymaekers, J. A. M., Ratikainen, I. I., Saether, B. E., Schweitzer, J. A., & Matthews, B. (2019). Eco-evolutionary feedbacks—Theoretical models and perspectives. *Functional Ecology*, *33*, 13–30.
- Grimm, V., Augusiak, J., Focks, A., Frank, B. M., Gabsi, F., Johnston, A. S. A., Liu, C., Martin, B. T., Meli, M., Radchuk, V., Thorbek, P., & Railsback, S. F. (2014). Towards better modelling and decision support: Documenting model development, testing, and analysis using TRACE. *Ecological Modelling*, *280*, 129–139.
- Grimm, V., Railsback, S. F., Vincenot, C. E., Berger, U., Gallagher, C., DeAngelis, D. L., Edmonds, B., Ge, J., Giske, J., Groeneveld, J., Johnston, A. S. A., Milles, A., Nabe-Nielsen, J., Polhill, J. G., Radchuk, V., Rohwäder, M. S., Stillman, R. A., Thiele, J. C., & Ayllón, D. (2020). The ODD protocol for describing agent-based and other simulation models: A second update to improve clarity, replication, and structural realism. *Journal of Artificial Societies and Social Simulation*, *23*. <https://doi.org/10.18564/jasss.4259>
- Groot, J. C. J., & Rossing, W. A. H. (2011). Model-aided learning for adaptive management of natural resources: An evolutionary design perspective. *Methods in Ecology and Evolution*, *2*, 643–650.
- He, P., Maldonado-Chaparro, A. A., & Farine, D. R. (2019). The role of habitat configuration in shaping social structure: A gap in studies of animal social complexity. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, *73*, 9. <https://doi.org/10.1007/s00265-018-2602-7>
- Hendry, A. P. (2017). *Eco-evolutionary dynamics*. Princeton University Press.
- Hillaert, J., Vandegehuchte, M. L., Hovestadt, T., & Bonte, D. (2020). Habitat loss and fragmentation increase realized predator-prey body size ratios. *Functional Ecology*, *34*, 534–544.
- Höök, T. O., Svanbäck, R., & Eklöv, P. (2021). Sex-specific plasticity in a trophic polymorphic aquatic predator: A modeling approach. *Oecologia*, *195*, 341–354.
- Hrycik, A. R., Collingsworth, P. D., Sesterhenn, T. M., Goto, D., & Höök, T. O. (2019). Movement rule selection through eco-genetic modeling: Application to diurnal vertical movement. *Journal of Theoretical Biology*, *478*, 128–138.
- Huston, M., DeAngelis, D., & Post, W. (1988). New computer models unify ecological theory: Computer simulations show that many ecological patterns can be explained by interactions among individual organisms. *Bioscience*, *38*, 682–691.
- Ivan, L. N., & Höök, T. O. (2015). Energy allocation strategies of young temperate fish: An eco-genetic modeling approach. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, *72*, 1243–1258.
- Jactel, H., Nicoll, B. C., Branco, M., Gonzalez-Olabarria, J. R., Grodzki, W., Långström, B., Moreira, F., Netherer, S., Orazio, C., Piou, D., Santos, H., Schelhaas, M. J., Tojic, K., & Vodde, F. (2009). The influences of forest stand management on biotic and abiotic risks of damage. *Annals of Forest Science*, *66*, 1–18.
- Kane, A., Ayllón, D., O'Sullivan, R. J., McGinnity, P., & Reed, T. E. (2022). Escalating the conflict? Intersex genetic correlations influence adaptation to environmental change in facultatively migratory populations. *Evolutionary Applications*, *15*, 773–789.
- Kang, J. k., & Thibert-Plante, X. (2017). Eco-evolution in size-structured ecosystems: Simulation case study of rapid morphological changes in alewife. *BMC Evolutionary Biology*, *17*, 58.
- Katsuhara, K. R., Tachiki, Y., Iritani, R., & Ushimaru, A. (2021). The eco-evolutionary dynamics of prior selfing rates promote coexistence without niche partitioning under conditions of reproductive interference. *Journal of Ecology*, *109*, 3916–3928.
- Kazancioğlu, E., Klug, H., & Alonzo, S. H. (2012). The evolution of social interactions changes predictions about interacting phenotypes. *Evolution*, *66*, 2056–2064.
- Kelly, E., & Phillips, B. (2019). How many and when? Optimising targeted gene flow for a step change in the environment. *Ecology Letters*, *22*, 447–457.
- Kirchner, F., Robert, A., & Colas, B. (2006). Modelling the dynamics of introduced populations in the narrow-endemic *Centaurea corymbosa*: A demo-genetic integration. *Journal of Applied Ecology*, *43*, 1011–1021.
- Kirkpatrick, M., & Barton, N. H. (1997). Evolution of a species' range. *The American Naturalist*, *150*, 1–23.
- Klug, H., & Stone, L. (2021). More than just noise: Chance, mating success, and sexual selection. *Ecology and Evolution*, *11*, 6326–6340.
- Kubisch, A., Fronhofer, E. A., Poethke, H. J., & Hovestadt, T. (2013). Kin competition as a major driving force for invasions. *The American Naturalist*, *181*, 700–706.
- Labonne, J., & Hendry, A. P. P. (2010). Natural and sexual selection giveh and taketh away reproductive barriers: Models of population divergence in guppies. *The American Naturalist*, *176*, 26–39.
- Lamarins, A., Fririon, V., Folio, D., Vernier, C., Daupagne, L., Labonne, J., Buoro, M., Lefèvre, F., Piou, C., & Murtorio, S. (2022). Database of the literature on demo-genetic agent-based models (DG-ABMs) simulating interindividual interactions. Recherche Data Gouv, V2. <https://doi.org/10.57745/FUQGSG>
- LaRue, E. A., Emery, N. C., Briley, L., & Christie, M. R. (2019). Geographic variation in dispersal distance facilitates range expansion of a lake shore plant in response to climate change. *Diversity and Distributions*, *25*(9), 1429–1440. <https://doi.org/10.1111/ddi.12951>
- Le Page, C., Becu, N., Bommel, P., & Bousquet, F. (2012). Participatory agent-based simulation for renewable resource management: The role of the Cormas simulation platform to nurture a Community of Practice. *Journal of Artificial Societies and Social Simulation*, *15*, 10.
- Le Page, C., & Perrotton, A. (2017). KILT: A modelling approach based on participatory agent-based simulation of stylized socio-ecosystems to stimulate social learning with local stakeholders. In *Autonomous Agents and Multiagent Systems. Lecture notes in computer science* (Vol. 10643, pp. 31–44). Springer

- Lefèvre, F., Boivin, T., Bontemps, A., Courbet, F., Davi, H., Durand-Gillmann, M., Fady, B., Gauzere, J., Gidoïn, C., Karam, M. J., Lalagüe, H., Oddou-Muratorio, S., & Pichot, C. (2013). Considering evolutionary processes in adaptive forestry. *Annals of Forest Science*, *71*, 723–739.
- Leidinger, L., Vedder, D., & Cabral, J. S. (2021). Temporal environmental variation may impose differential selection on both genomic and ecological traits. *Oikos*, *130*, 1100–1115.
- Levins, R. (1966). The strategy of model building in population biology. *American Scientist*, *54*, 421–431.
- Maan, M. E., & Seehausen, O. (2011). Ecology, sexual selection and speciation. *Ecology Letters*, *14*, 591–602.
- Mangel, M. (2015). Stochastic dynamic programming illuminates the link between environment, physiology, and evolution. *Bulletin of Mathematical Biology*, *77*, 857–877.
- Maliet, O., Loeuille, N., & Morlon, H. (2020). An individual-based model for the eco-evolutionary emergence of bipartite interaction networks. *Ecology Letters*, *23*(11), 1623–1634. <https://doi.org/10.1111/ele.13592>
- Marjanovic, J., Mulder, H. A., Rönnegård, L., Koning, D., & Bijma, P. (2022). Capturing indirect genetic effects on phenotypic variability: Competition meets canalization. *Evolutionary Applications*, *15*, 1–12.
- Maynard Smith, J. (1974). The theory of games and the evolution of animal conflicts. *Journal of Theoretical Biology*, *47*, 209–221.
- Mazzucco, R., Nguyen, T. V., Kim, D.-H., Chon, T.-S., & Dieckmann, U. (2015). Adaptation of aquatic insects to the current flow in streams. *Ecological Modelling*, *309*, 143–152. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2015.04.019>
- McDonald, G. C., Gardner, A., & Pizzari, T. (2019). Sexual selection in complex communities: Integrating interspecific reproductive interference in structured populations. *Evolution*, *73*, 1025–1036.
- Mims, M. C., Day, C. C., Burkhart, J. J., Fuller, M. R., Hinkle, J., Bearlin, A., Dunham, J. B., DeHaan, P. W., Holden, Z. A., & Landguth, E. E. (2019). Simulating demography, genetics, and spatially explicit processes to inform reintroduction of a threatened char. *Ecosphere*, *10*, e02589.
- Mollet, F. M., Dieckmann, U., & Rijnsdorp, A. D. (2016). Reconstructing the effects of fishing on life-history evolution in North Sea plaice *Pleuronectes platessa*. *Marine Ecology Progress Series*, *542*, 195–208. <https://doi.org/10.3354/meps11441>
- Moya-Laraño, J. (2011). Genetic variation, predator–prey interactions and food web structure. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, *366*(1569), 1425–1437. <https://doi.org/10.1098/rstb.2010.0241>
- Nathan, L. R., Mamoozadeh, N., Tumas, H. R., Gunselman, S., Klass, K., Metcalfe, A., Edge, C., Waits, L. P., Spruell, P., Lowery, E., Connor, E., Bearlin, A. R., Fortin, M. J., & Landguth, E. (2019). A spatially-explicit, individual-based demogenetic simulation framework for evaluating hybridization dynamics. *Ecological Modelling*, *401*, 40–51.
- Nonaka, E., & Kaitala, V. (2020). The effects of functional response and host abundance fluctuations on genetic rescue in parasitoids with single-locus sex determination. *Ecology and Evolution*, *10*, 13030–13043.
- Oddou-Muratorio, S., & Davi, H. (2014). Simulating local adaptation to climate of forest trees with a physio-demo-genetics model. *Evolutionary Applications*, *7*, 453–467.
- Oddou-Muratorio, S., Hendrik, D., & Lefèvre, F. (2020). Integrating evolutionary, demographic and ecophysiological processes to predict the adaptive dynamics of forest tree populations under global change. *Tree Genetics & Genomes*, *16*, 1–22.
- Oh, K. P., & Badyaev, A. V. (2010). Structure of social networks in a passerine bird: Consequences for sexual selection and the evolution of mating strategies. *The American Naturalist*, *176*, E80–E89.
- Papaix, J., Rimbaud, L., Burdon, J. J., Zhan, J., & Thrall, P. H. (2018). Differential impact of landscape-scale strategies for crop cultivar deployment on disease dynamics, resistance durability and long-term evolutionary control. *Evolutionary Applications*, *11*, 705–717.
- Pease, C. M., Lande, R., & Bull, J. J. (1989). A model of population growth, dispersal and evolution in a changing environment. *Ecology*, *70*, 1657–1664.
- Pelletier, F., Garant, D., & Hendry, A. P. (2009). Eco-evolutionary dynamics. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, *364*, 1483–1489.
- Piou, C., & Prévost, E. (2012). A demo-genetic individual-based model for Atlantic salmon populations: Model structure, parameterization and sensitivity. *Ecological Modelling*, *231*, 37–52.
- Piou, C., & Prévost, E. (2013). Contrasting effects of climate change in continental vs. oceanic environments on population persistence and microevolution of Atlantic salmon. *Global Change Biology*, *19*, 711–723.
- Piou, C., Taylor, M. H., Papaix, J., & Prévost, E. (2015). Modelling the interactive effects of selective fishing and environmental change on Atlantic salmon demogenetics. *Journal of Applied Ecology*, *52*, 1629–1637.
- Poethke, H. J., Pfenning, B., & Hovestadt, T. (2007). The relative contribution of individual and kin selection to the evolution of density-dependent dispersal rates. *Evolutionary Ecology Research*, *9*, 41–50.
- Ponchon, A., Scarpa, A., Bocedi, G., Palmer, S. C. F., & Travis, J. M. J. (2021). Prospecting and informed dispersal: Understanding and predicting their joint eco-evolutionary dynamics. *Ecology and Evolution*, *11*(21), 15289–15302. <https://doi.org/10.1002/ece3.8215>
- Pontarp, M., Ripa, J., & Lundberg, P. (2015). The biogeography of adaptive radiations and the geographic overlap of sister species. *American Naturalist*, *186*(5), 565–581. <https://doi.org/10.1086/683260>
- Pretzsch, H. (2021). Genetic diversity reduces competition and increases tree growth on a Norway spruce (*Picea abies* [L.] KARST.) provenance mixing experiment. *Forest Ecology and Management*, *497*, 119498.
- Railsback, S. F., & Grimm, V. (2019). *Agent-based and individual-based modeling: A practical introduction*. Princeton University Press.
- Reilly, A. C., Dillon, R. L., & Guikema, S. D. (2021). Agent-based models as an integrating boundary object for interdisciplinary research. *Risk Analysis*, *41*, 1087–1092.
- Reuillon, R., Leclaire, M., & Rey-Coyrehourcq, S. (2013). OpenMOLE, a workflow engine specifically tailored for the distributed exploration of simulation models. *Future Generation Computer Systems*, *29*, 1981–1990.
- Reuter, H., Kruse, M., Rovellini, A., & Breckling, B. (2016). Evolutionary trends in fish schools in heterogeneous environments. *Ecological Modelling*, *326*, 23–35.
- Rimbaud, L., Papaix, J., Barrett, L. G., Burdon, J. J., & Thrall, P. H. (2018). Mosaics, mixtures, rotations or pyramiding: What is the optimal strategy to deploy major gene resistance? *Evolutionary Applications*, *11*, 1791–1810.
- Romero-Mujalli, D., Jeltsch, F., & Tiedemann, R. (2019). Individual-based modeling of eco-evolutionary dynamics: State of the art and future directions. *Regional Environmental Change*, *19*, 1–12.
- Rudman, S. M., Barbour, M. A., Csilléry, K., Gienapp, P., Guillaume, F., Hairston, N. G., Hendry, A. P., Lasky, J. R., Rafajlović, M., Räsänen, K., Schmidt, P. S., Seehausen, O., Therikildsen, N. O., Turcotte, M. M., & Levine, J. M. (2018). What genomic data can reveal about eco-evolutionary dynamics. *Nature Ecology and Evolution*, *2*, 9–15.
- Schoener, T. W. (2011). The newest synthesis: Understanding the interplay of evolutionary and ecological dynamics. *Science*, *331*, 426–429.
- Slatkin, M. (1978). Spatial patterns in the distributions of polygenic characters. *Journal of Theoretical Biology*, *70*, 213–228.
- Smallegange, I. M., & Coulson, T. (2013). Towards a general, population-level understanding of eco-evolutionary change. *Trends in Ecology & Evolution*, *28*, 143–148.

- Soularue, J.-P., & Kremer, A. (2014). Evolutionary responses of tree phenology to the combined effects of assortative mating, gene flow and divergent selection. *Heredity*, *113*, 485–494.
- Terhorst, C. P., Zee, P. C., Heath, K. D., Miller, T. E., Pastore, A. I., Patel, S., Schreiber, S. J., Wade, M. J., & Walsh, M. R. (2018). Evolution in a community context: Trait responses to multiple species interactions. *The American Naturalist*, *191*, 368–380.
- Thiele, J. C., Kurth, W., & Grimm, V. (2014). Facilitating parameter estimation and sensitivity analysis of agent-based models: A cookbook using NetLogo and 'R'. *Journal of Artificial Societies and Social Simulation*, *17*, 11.
- Travis, J. M. J., Mustin, K., Bartoń, K. A., Benton, T. G., Clobert, J., Delgado, M. M., Dytham, C., Hovestadt, T., Palmer, S. C. F., van Dyck, H., & Bonte, D. (2012). Modelling dispersal: An eco-evolutionary framework incorporating emigration, movement, settlement behaviour and the multiple costs involved. *Methods in Ecology and Evolution*, *3*, 628–641.
- Travis, J. M. J., Smith, H. S., & Ranwala, S. M. W. (2010). Towards a mechanistic understanding of dispersal evolution in plants: Conservation implications. *Diversity and Distributions*, *16*, 690–702.
- Urban, M. C., Scarpa, A., Travis, J. M. J., & Bocedi, G. (2019). Maladapted prey subsidize predators and facilitate range expansion. *American Naturalist*, *194*(4), 590–612. <https://doi.org/10.1086/704780>
- Van Der Post, D. J., Verbrugge, R., & Hemelrijk, C. K. (2015). The evolution of different forms of sociality: Behavioral mechanisms and eco-evolutionary feedback. *PLoS One*, *10*, 1–19.
- Wade, M. J., Bijma, P., Ellen, E. D., & Muir, W. (2010). Group selection and social evolution in domesticated animals. *Evolutionary Applications*, *3*, 453–465.
- Wang, H. Y., Chen, Y. S., Hsu, C. C., & Shen, S. F. (2017). Fishing-induced changes in adult length are mediated by skipped-spawning. *Ecological Applications*, *27*, 274–284.
- Wang, H. Y., & Höök, T. O. (2009). Eco-genetic model to explore fishing-induced ecological and evolutionary effects on growth and maturation schedules. *Evolutionary Applications*, *2*, 438–455.
- Ward, B. A., & Collins, S. (2022). Rapid evolution allows coexistence of highly divergent lineages within the same niche. *Ecology Letters*, *25*(8), 1839–1853. <https://doi.org/10.1111/ele.14061>
- Webber, Q. M. R., & Vander Wal, E. (2018). An evolutionary framework outlining the integration of individual social and spatial ecology. *The Journal of Animal Ecology*, *87*, 113–127.
- Weber, M. G., Wagner, C. E., Best, R. J., Harmon, L. J., & Matthews, B. (2017). Evolution in a community context: On integrating ecological interactions and macroevolution. *Trends in Ecology & Evolution*, *32*, 291–304.

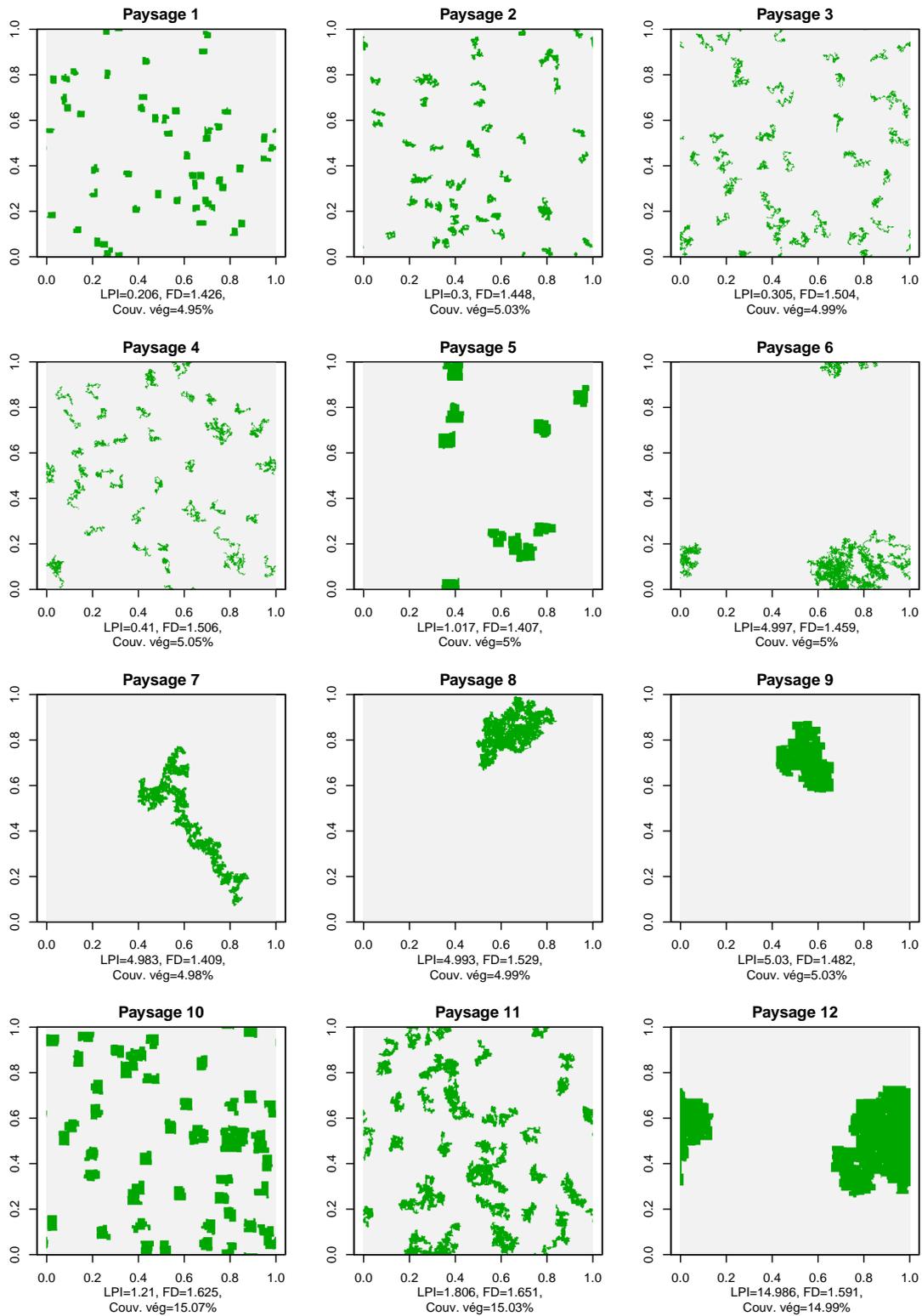
SUPPORTING INFORMATION

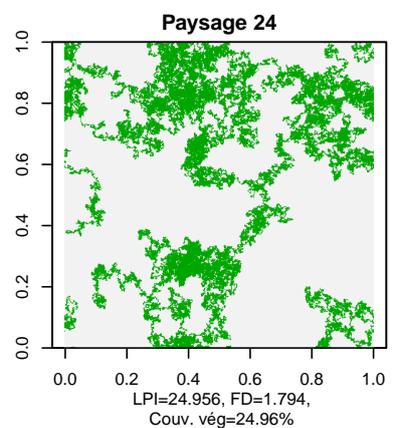
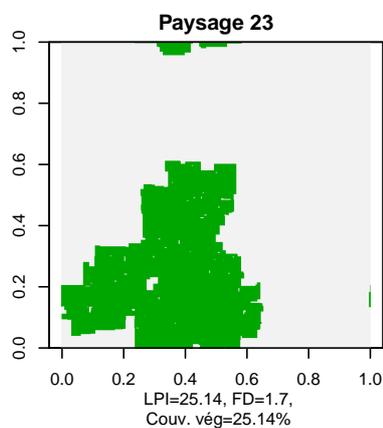
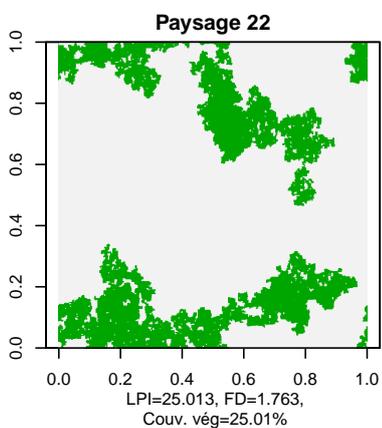
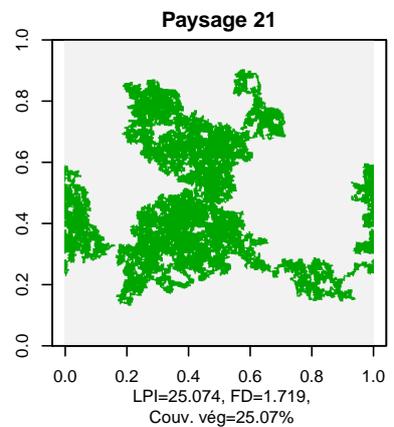
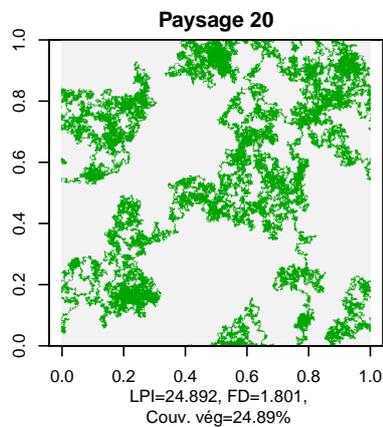
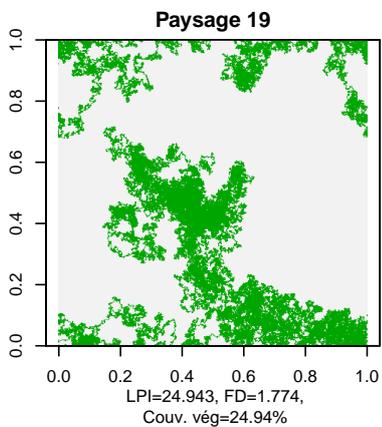
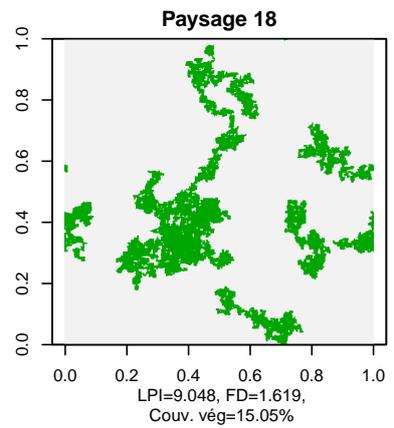
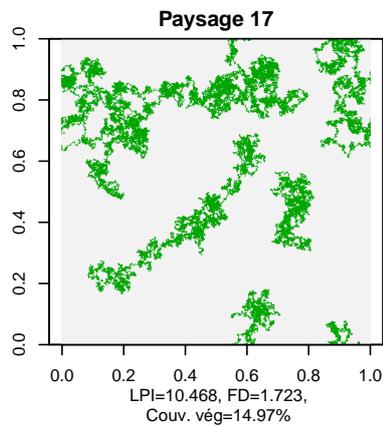
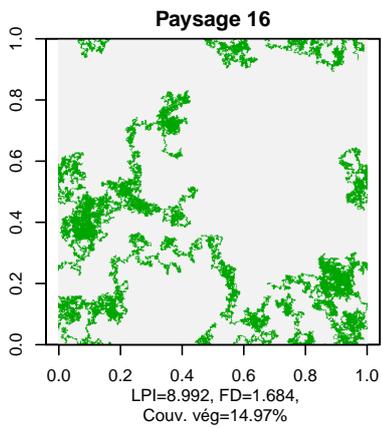
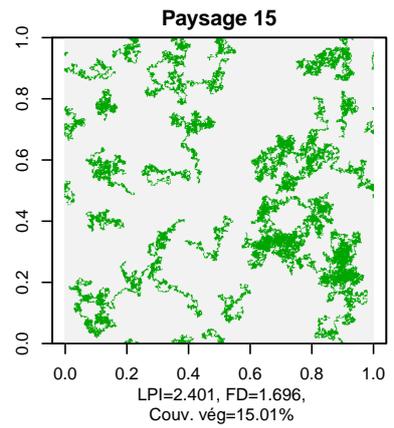
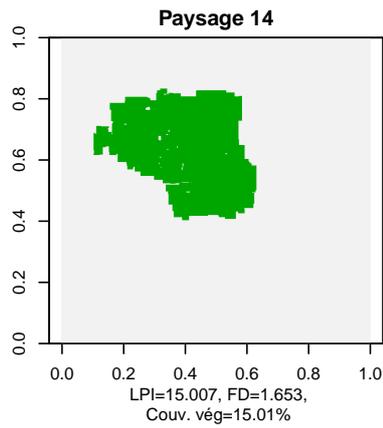
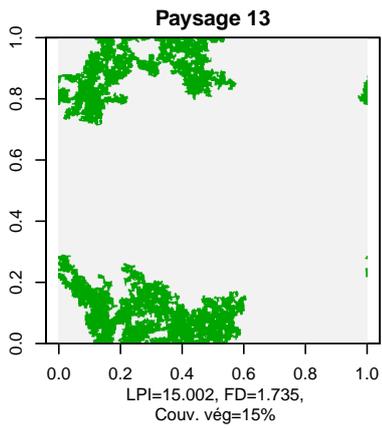
Additional supporting information can be found online in the Supporting Information section at the end of this article.

How to cite this article: Lamarins, A., Fririon, V., Folio, D., Vernier, C., Daupagne, L., Labonne, J., Buoro, M., Lefèvre, F., Piou, C., & Oddou-Muratorio, S. (2022). Importance of interindividual interactions in eco-evolutionary population dynamics: The rise of demo-genetic agent-based models. *Evolutionary Applications*, *00*, 1–14. <https://doi.org/10.1111/eva.13508>

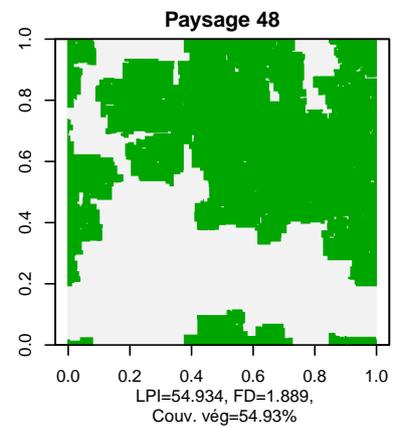
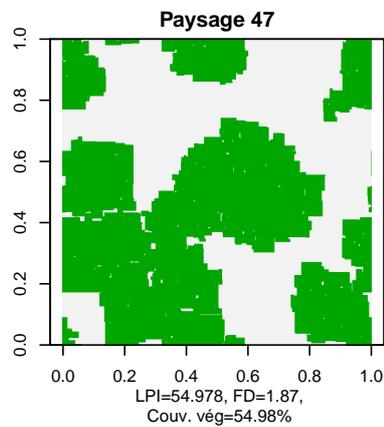
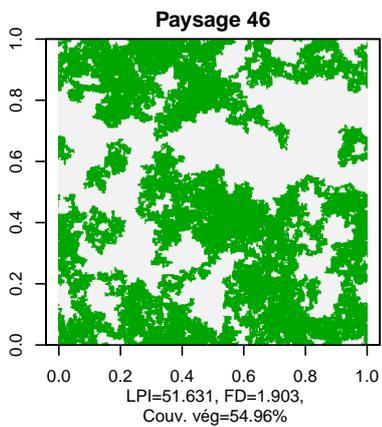
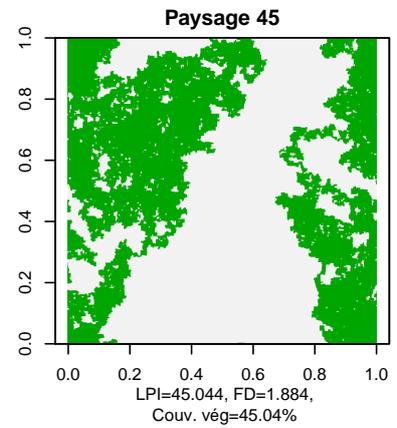
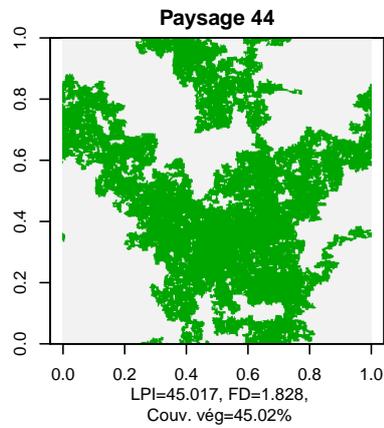
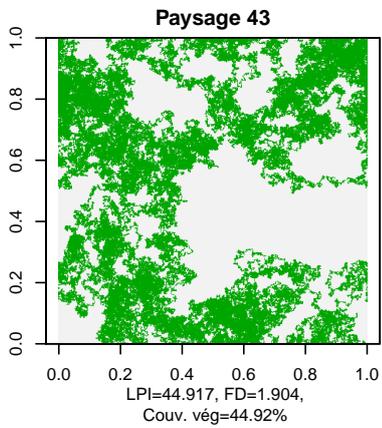
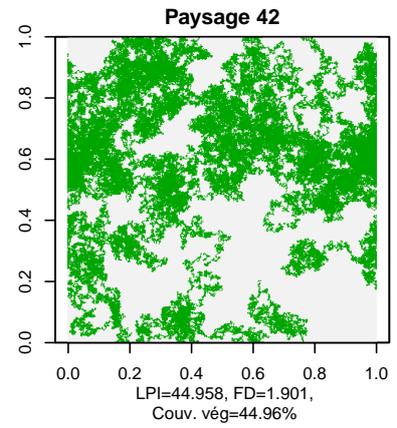
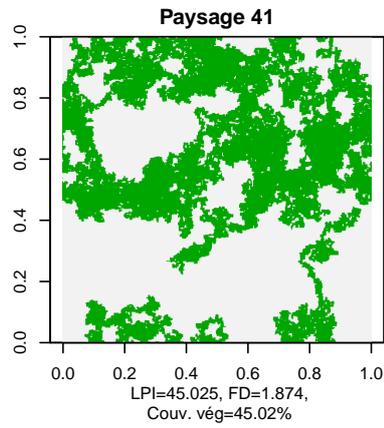
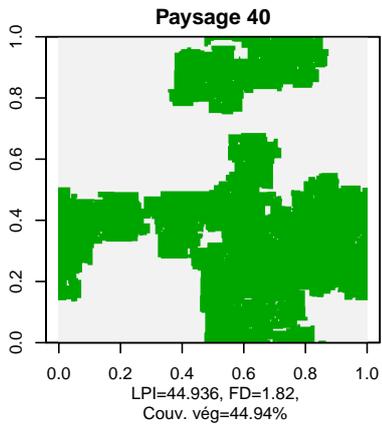
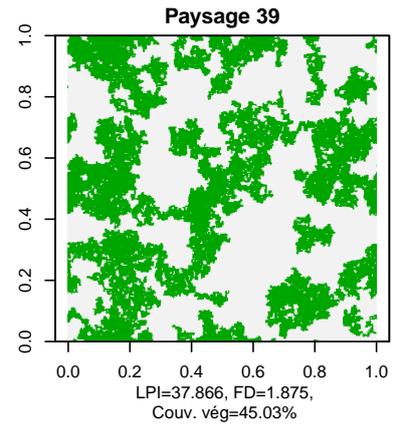
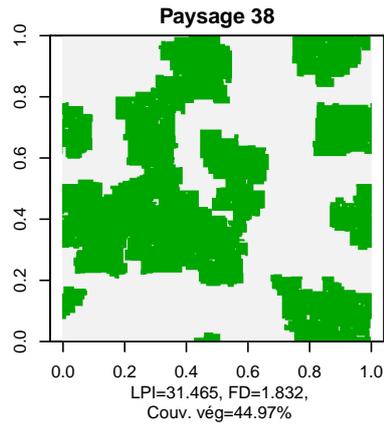
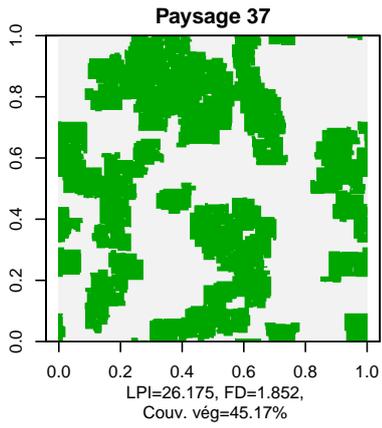
B Chapitre 2 - Modèle d'interactions locales

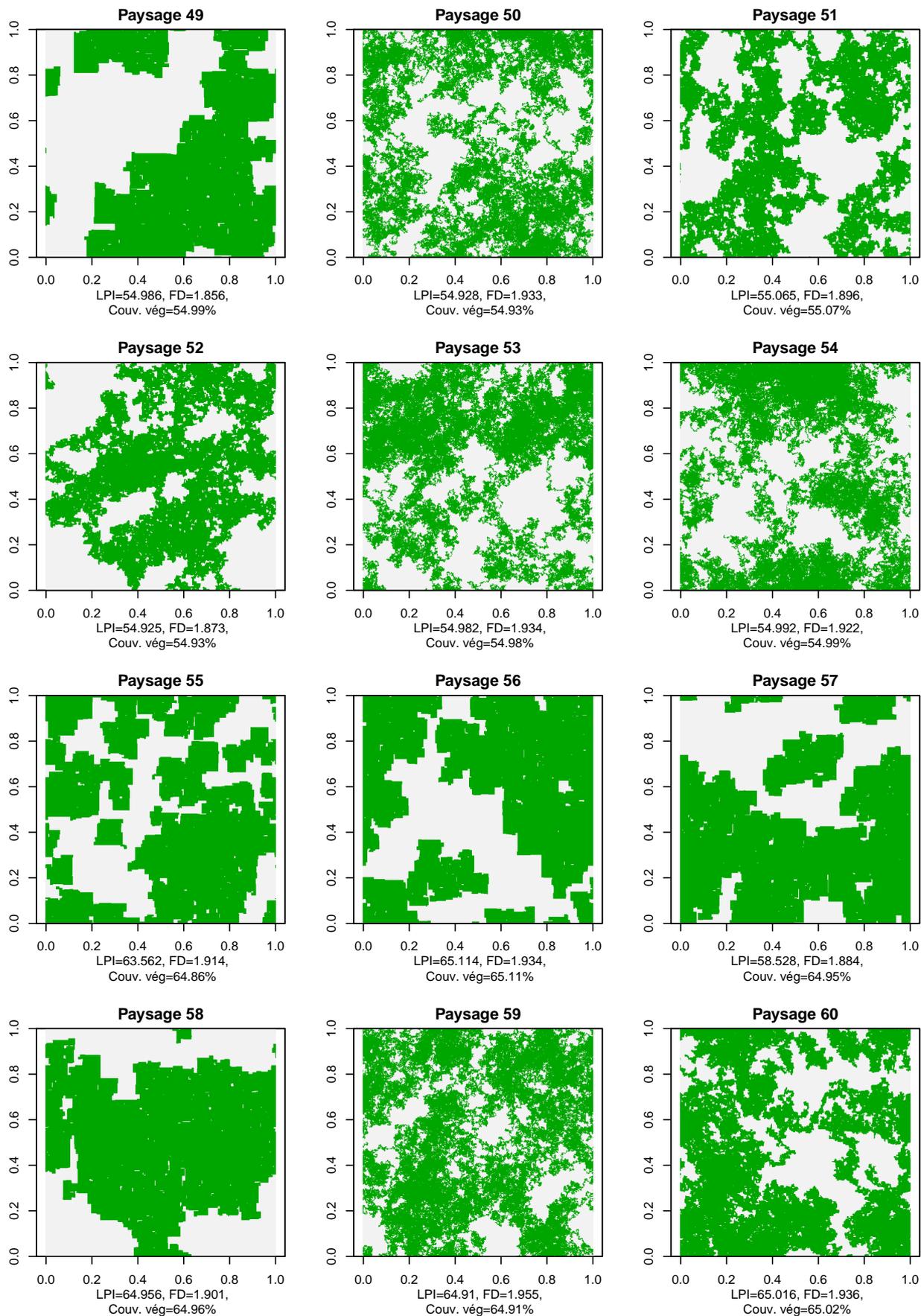
B.1 Paysages générés pour l'exploration

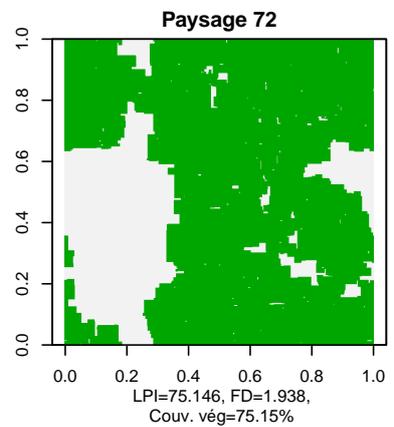
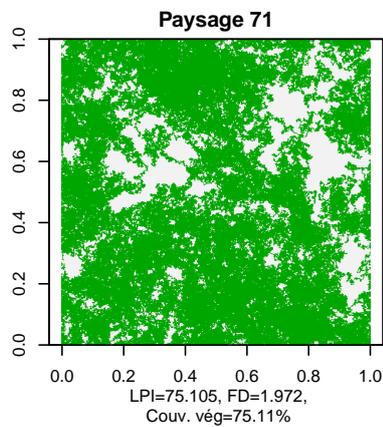
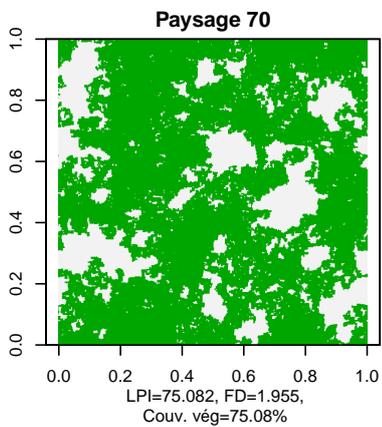
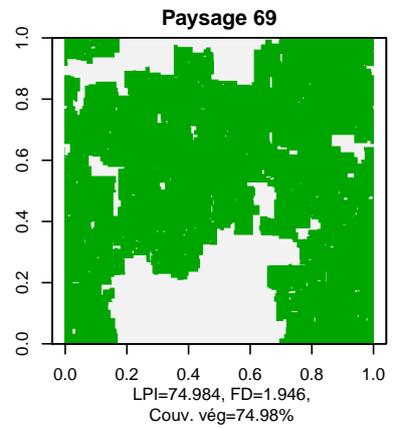
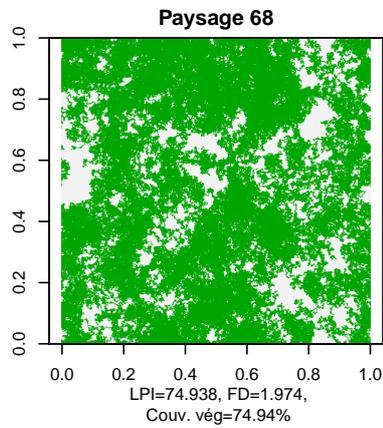
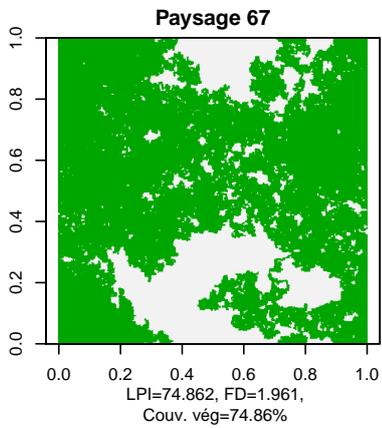
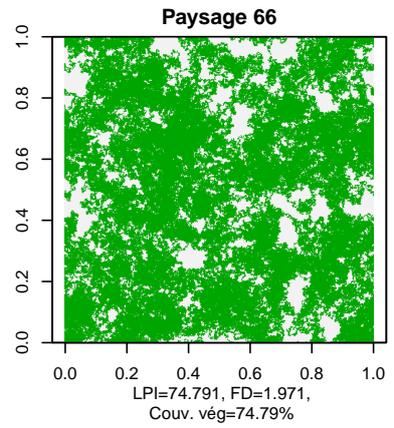
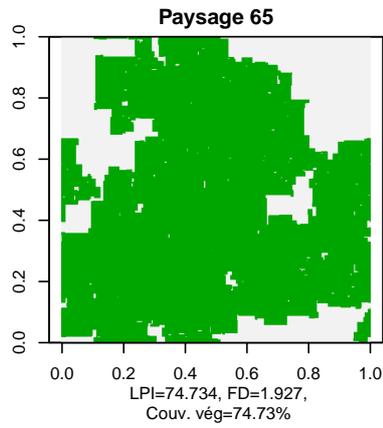
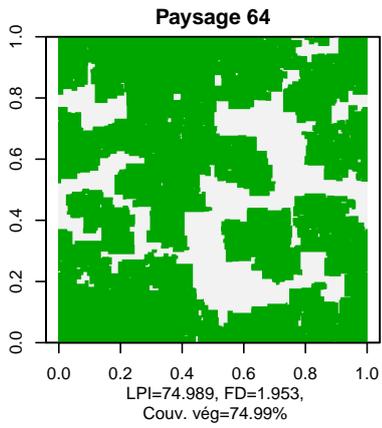
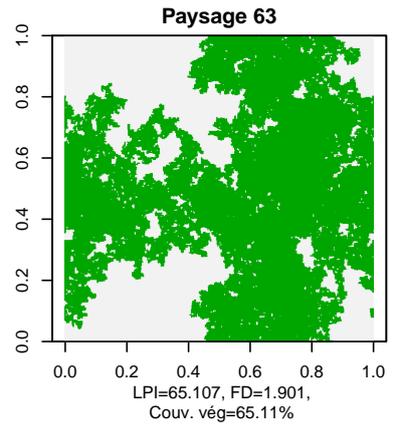
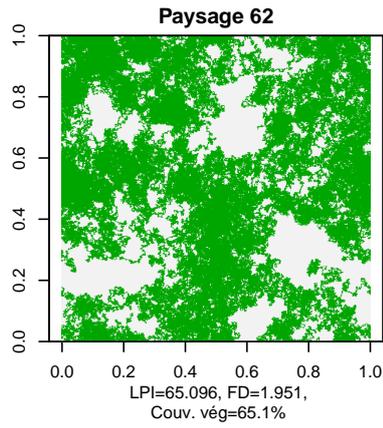
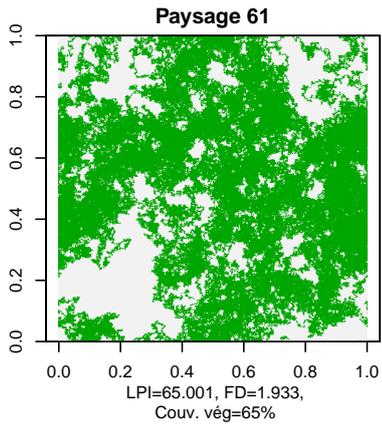


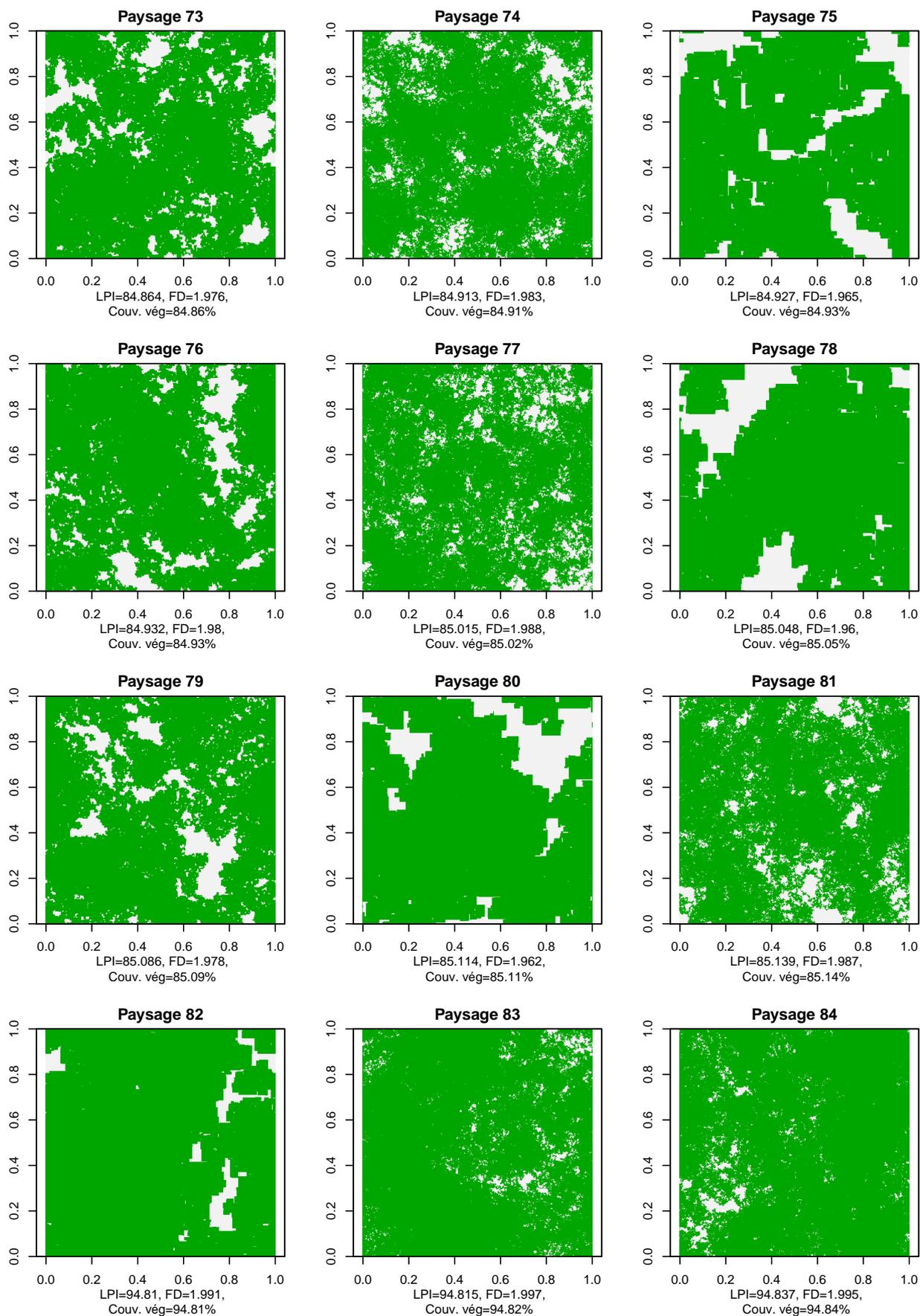


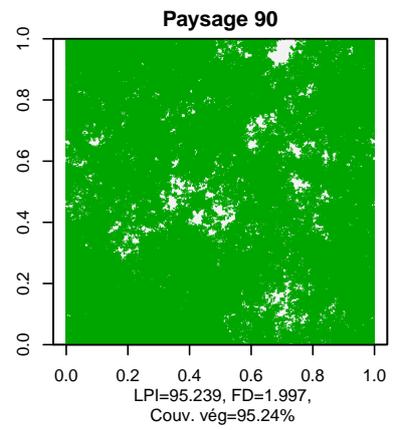
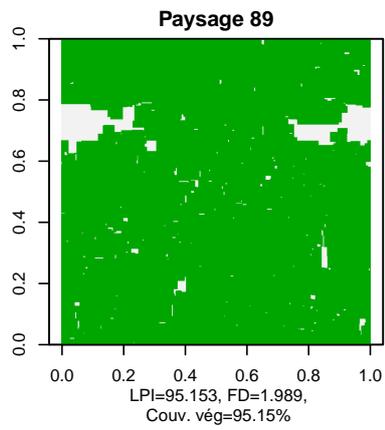
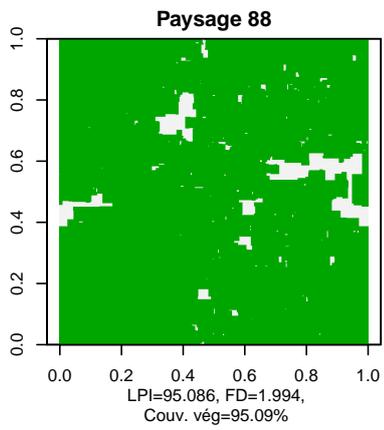
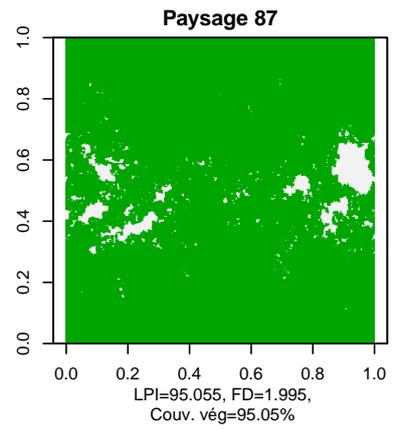
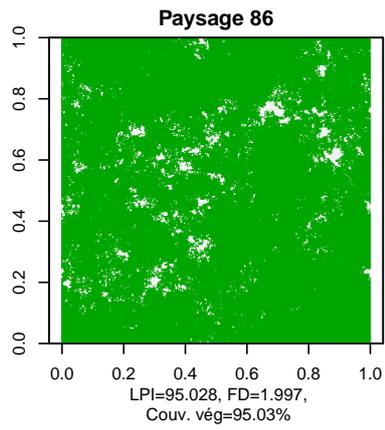
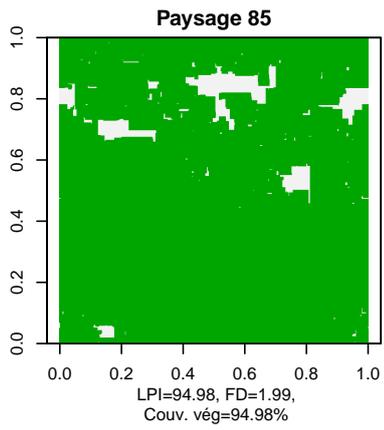












B.2 Résultats pour l'énergie moyenne accumulée pour les paysages avantagent les grégaires selon le critère C1

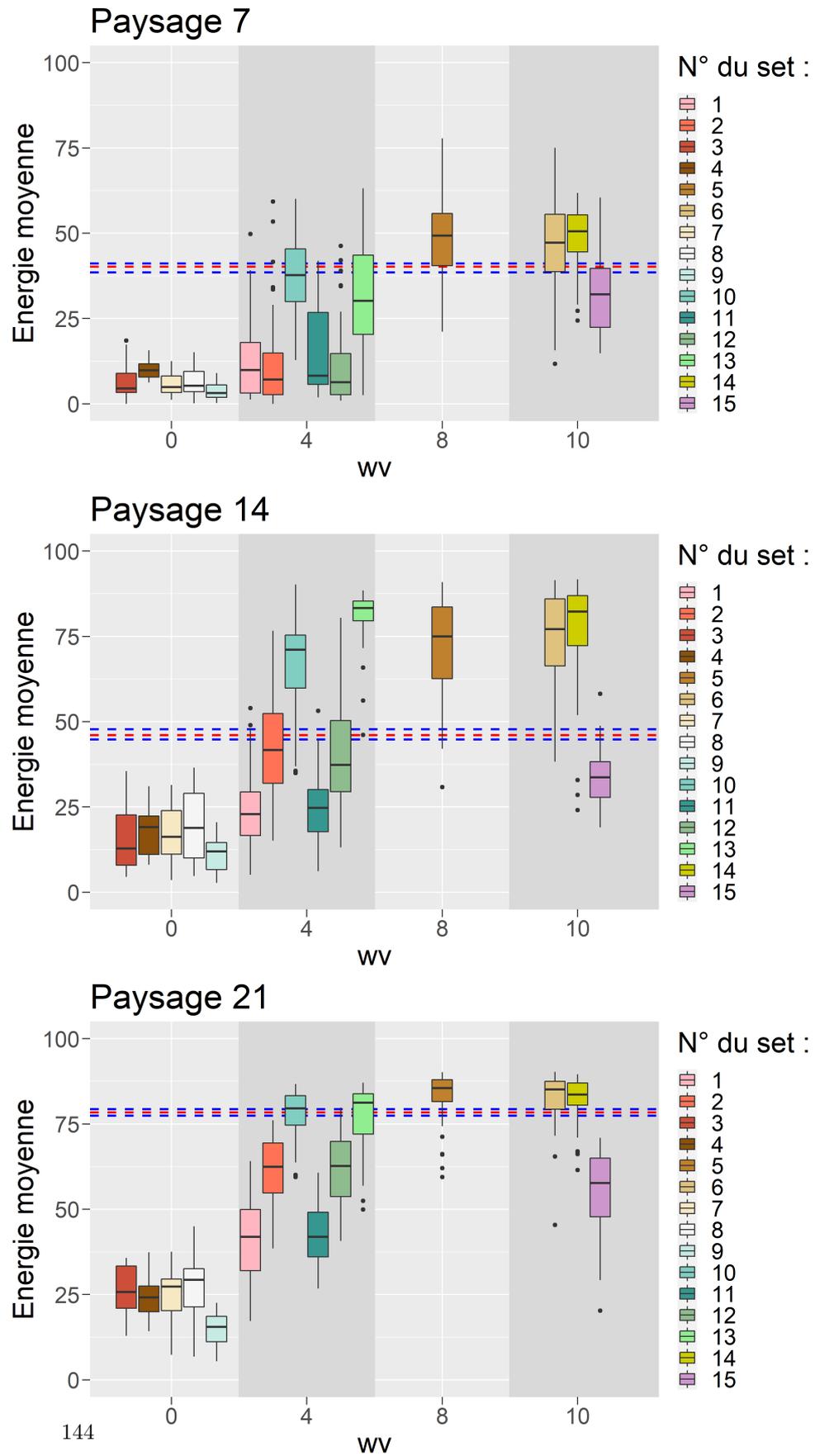


FIG. B.1

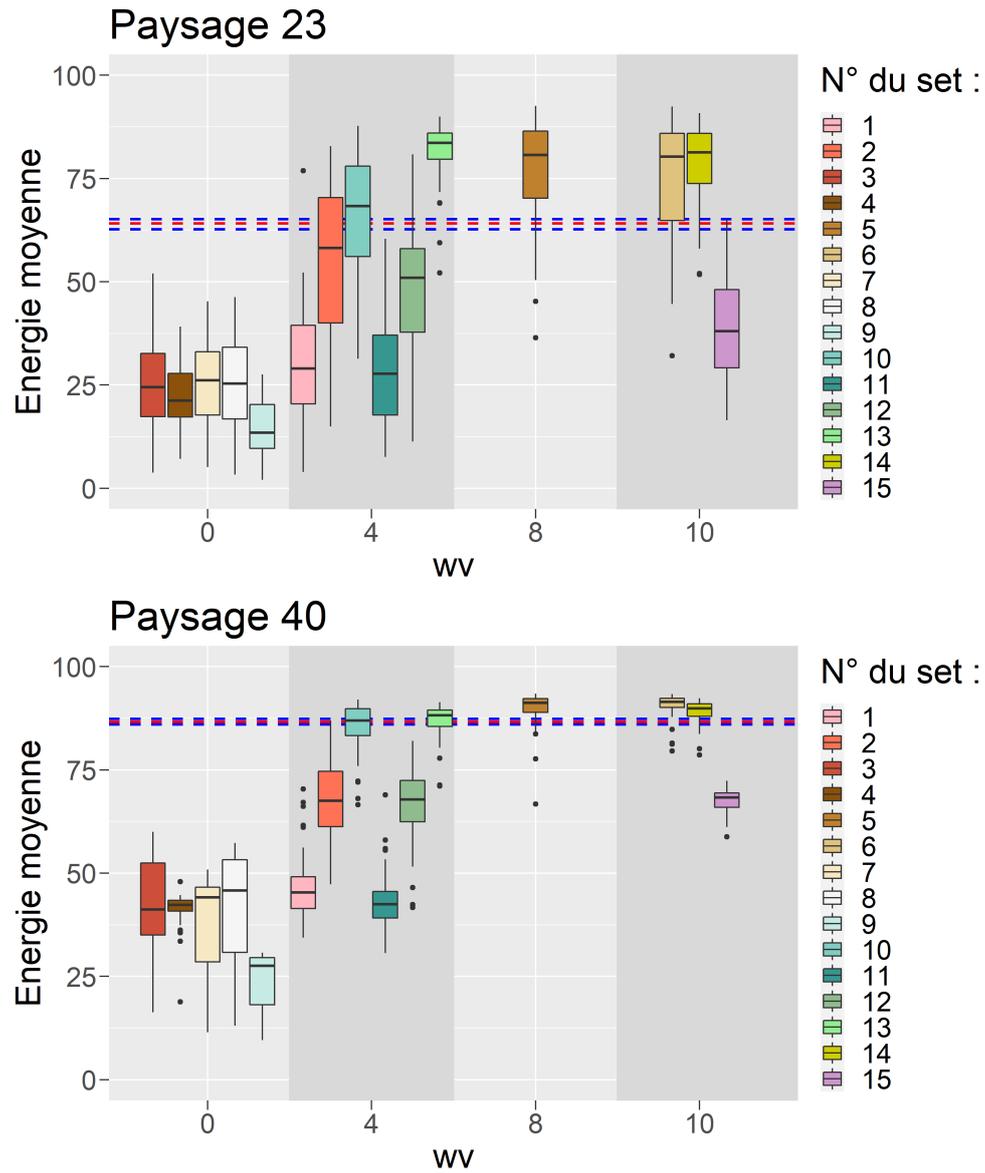


FIG. B.1 – Les lignes rouge et bleues en pointillés représentent respectivement la médiane et les premiers et 3ème quartiles de l'énergie moyenne des solitaires pour les jeux de paramètres 3, 5, 6 et 10.

C Chapitre 3 - Étude comportementale de l'attractivité des odeurs de fèces

C.1 Inclusion des individus immobiles

Question	Variable dépendante	Variable(s) indépendante(s)	Test statistique	Valeur statistique	P-value
Y a-t-il une différence de niveau d'activité entre les mâles et les femelles ?	Temps nécessaire pour faire le premier choix	Sexe	Test de la somme des rangs de Wilcoxon	3386	0.605
Le nombre de jours après la mue a-t-il un impact significatif sur le niveau d'activité des individus ?	Temps nécessaire pour faire le premier choix	Nombre de jours après la mue (1,2 ou 3)	Test de la somme des rangs de Kruskal-Wallis	4.580	0.1013
Les variations de température ont-elles un impact significatif sur le niveau d'activité des individus ?	Temps nécessaire pour faire le premier choix	Température	Test de la somme des rangs de Kruskal-Wallis	2.777	0.250

TAB. C.1 – Résultats des tests statistiques pour le temps nécessaire pour faire le premier choix lorsque des individus immobiles sont inclus dans la base de données. Nous avons fixé le temps nécessaire pour faire le premier choix à 600s.

C.2 Exploration d'autres facteurs de variation

Nous avons exploré les facteurs physiologiques et expérimentaux qui pourraient affecter les résultats comportementaux : le sexe des individus, le nombre de jours depuis la mue du stade L3 et la température de la pièce.

Question	Variable dépendante	Variable(s) indépendante(s)	Test statistique	Valeur statistique	P-value
Un des côtés de l'arène est-il plus attractif que l'autre ?	Temps passé sur chaque côté	Côtés de l'arène	Test de rang signé de Wilcoxon	333	0.200
	Premier côté choisi	Côtés de l'arène	χ^2	2	0.1573
Le niveau d'activité est-il différent selon le sexe ?	Temps nécessaire pour faire le premier choix	Sexe	Test de la somme des rangs de Wilcoxon	157	0.256
Le niveau d'activité varie-t-il en fonction du nombre de jours écoulés depuis la dernière mue ?	Temps nécessaire pour faire le premier choix	Nombre de jours écoulés depuis la mue L3	Test de la somme des rangs de Kruskal-Wallis (df=2)	1.333	0.514
Le niveau d'activité diffère-t-il en fonction de la variation de température ?	Temps nécessaire pour faire le premier choix	Température	Test de la somme des rangs de Kruskal-Wallis (df=8)	4.863	0.772

TAB. C.1 – Tests statistiques effectués sur les individus contrôles pour explorer d'autres facteurs potentiels de variation.

Question	Variable dépendante	Variable(s) indépendante(s)	Test statistique	Valeur statistique	P-value
Le niveau d'activité est-il différent selon le sexe ?	Temps nécessaire pour faire le premier choix	Sexe	Test de la somme des rangs de Wilcoxon	1807	0.201
Le niveau d'activité est-il différent selon le nombre de jours écoulés depuis la dernière mue ?	Temps nécessaire pour faire le premier choix	Nombre de jours depuis la mue L3	Test de la somme des rangs de Kruskal-Wallis	7.441	0.024
Le niveau d'activité varie-t-il en fonction de la variation de la température ?	Temps nécessaire pour faire le premier choix	Température	Somme des rangs de Kruskal-Wallis	14.91	0.246
Un sexe est-il plus attiré par les fèces que l'autre ?	Temps passé du côté de l'odeur des fèces	Sexe	Test de la somme des rangs de Wilcoxon	1140.5	0.754
Y a-t-il un effet du nombre de jours écoulés depuis la mue du stade L3 sur les réponses comportementales (attractivité des fèces) ?	Temps passé du côté des odeurs des fèces	Nombre de jours depuis la mue du stade L3	Test de la somme des rangs de Kruskal-Wallis (df=2)	0.727	0.695
La variation de température a-t-elle un impact sur les réponses comportementales (attractivité des fèces) ?	Temps passé du côté de l'odeur des fèces	Température	Test de la somme des rangs de Kruskal-Wallis (df=10)	9.191	0.514

TAB. C.2 – Tests statistiques effectués sur les individus testés afin d'explorer d'autres facteurs potentiels de variation.

C.3 Représentation de Cram des COVs détectés dans les fèces

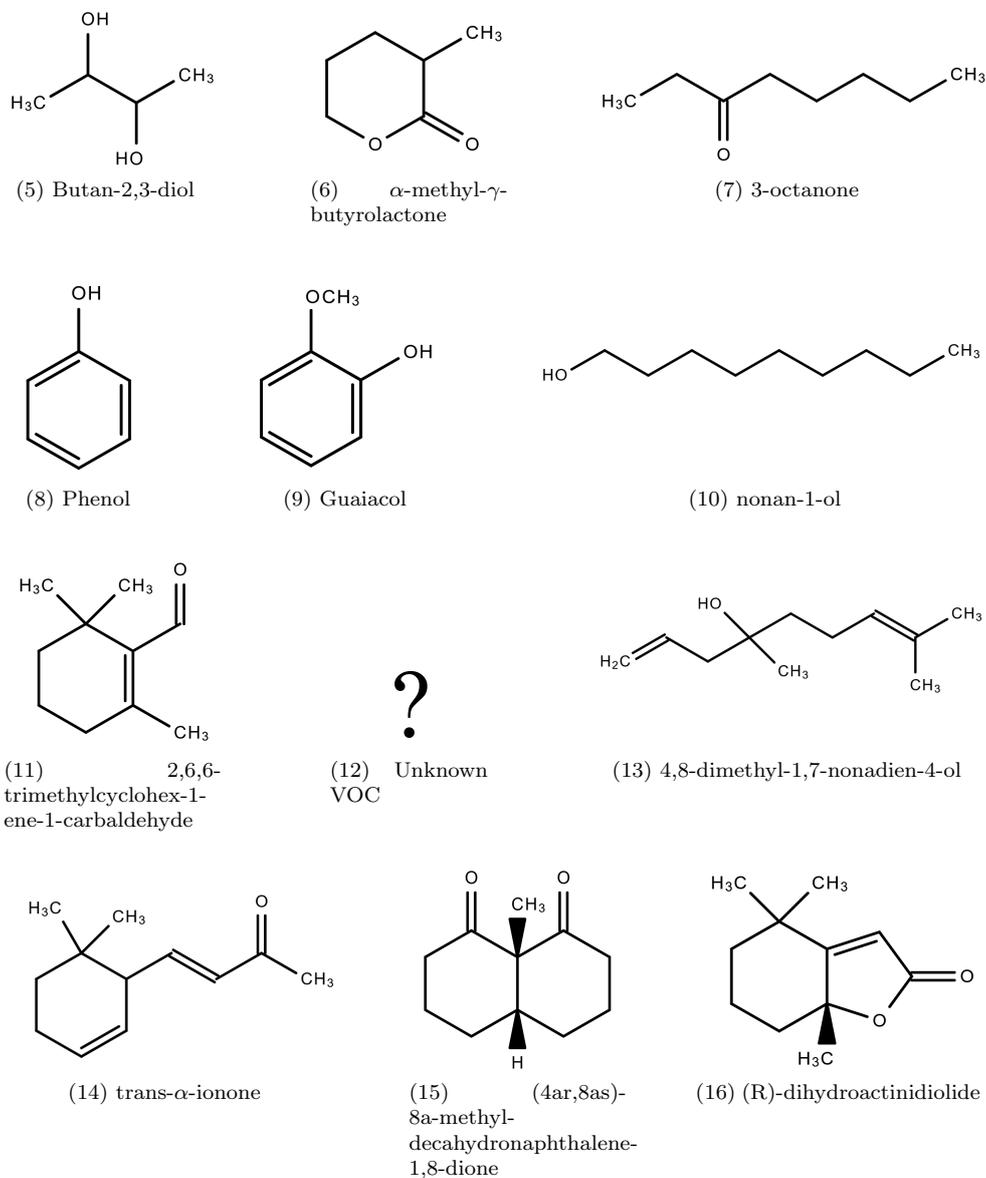


FIG. C.2 – Représentation de Cram des 11 COVs détectés dans les fèces.

C.4 Analyse du microbiote présent dans les fèces

Les analyses de microbiote ont été effectuées par Laure Benoît, Anaïs Bordes et Marie-Pierre Chapuis.

Méthodes

Quatre lots de fèces (âgées de 24h ou plus) produits par des nymphes au stade L3 du criquet pèlerin ont été utilisés pour identifier les bactéries associées par séquençage à haut débit d'un amplicon d'ADN codant pour le gène de l'ARN ribosomique 16S. L'ADN a été extrait à l'aide du kit DNeasy 96 Blood & Tissue Kit (Qiagen), avec l'ajout d'une procédure de lyse cellulaire mécanique pour fournir des acides nucléiques microbiens de haute qualité: après lyse par incubation pendant la nuit à 56°C, le lysat a été battu pendant 5 min avec 500 mg de 0.45/0.55 mm perles de zircone Zirmil (®)Y (Saint-Gobain), dans un TissueLyser II (Qiagen) à sa vitesse maximale. Des amorces universelles ont été utilisées pour amplifier une portion de 251-bp de la région V4 du gène de l'ARNr 16S. (16S-V4F:587 GTGCCAGCMGCCGCGGTAA; 16S-V4R: GGACTACHVGGGTWTCTAATCC) et une méthode à double index pour multiplexer les échantillons (Kozich et al., 2013; Galan et al., 2016). La préparation du laboratoire pour les PCR (en trois exemplaires et incluant les contrôles négatifs) et la préparation de la bibliothèque ont été effectuées de manière identique à Galan et al. (2016). Un run de 2 x 251 bp séquençages en paires a été effectué, ce qui a permis un séquençage de haute qualité par la lecture de chaque nucléotide après l'assemblage des reads 1 et 2.

Les données de séquençage en paires provenant du système Illumina MiSeq ont été traitées en suivant l'approche suivante. Un script Shell a été utilisé de manière préliminaire pour préparer les lectures Illumina. (contrôle de qualité, élimination des amorces en utilisant cutadapt v. 1.9.1 (Martin, 2011), et le filtrage de contiguïté en utilisant FLASH v. 1.2.11 (Magoč and Salzberg, 2011). Ensuite, dans le pipeline FROGS (Escudé et al., 2018) les séquences ont été filtrées en fonction de leur longueur (valeur attendue de 251b ± 10b), dérépliquées, et les chimères éliminées en utilisant l'algorithme de Edgar et al. implémenté dans VSEARCH v. 1.1.3, groupé les séquences avec SWARM v. 1.3.0 en utilisant un seuil de clustering local en utilisant la valeur par défaut (d = 1) (Mahé et al., 2014) et retourné l'affiliation taxonomique pour chaque UTO en utilisant NCBI Blast+ sur Silva SSU 132 avec une qualité pintail de 100%. Enfin, les faux-positifs et les affiliations taxonomiques incomplètes ont été filtrés, une réduction des données a été appliquée pour ne garder que les variants bactériens ayant au moins 0.005% du nombre total de reads dans la table d'abondance, d'après Escudé et al. (2018), et un nettoyage a été fait pour la contamination du blé, en raison de l'homologie entre le 16S de bactérie et de chloroplaste (Hanshew et al., 2013).

Résultats

Nous avons collecté des fèces de *S. gregaria* utilisées lors des tests comportementaux afin d'identifier leurs communautés bactériennes en utilisant le séquençage à haut débit. Dans l'ensemble, les PCR ont généré un minimum de 4 867 reads et une moyenne de 20 099 reads par échantillon après filtrage, réduction et nettoyage pour les variants de chloroplastes, et tous les échantillons ont atteint le plateau. Les 25 va-

riants bactériens trouvés dans les échantillons de fèces représentaient uniquement les classes Gammaproteobacteria et Bacteroidia, 8 familles et 21 genres (Tableau C.3). La famille des Enterobacteriaceae représente environ 75% des reads, au moins 13 genres et 13 variants.

Famille	Genre	Proportion de reads	Prévalence
Enterobacteriaceae (522)	Klebsiella (343), Enterobacter (165), Buttiauxella (9), Salmonella (1), ou Cronobacter (1), Kluyvera (1), Escherichia-Shigella (1), Erwiniaceae (2)	72.1%	100%
Enterobacteriaceae	Raoultella (54), Enterobacter (2), Citrobacter (1)	10.4%	100%
Xanthomonadaceae	Stenotrophomonas	5.1%	75%
Moraxellaceae	Acinetobacter	4.0%	100%
Enterobacteriaceae (67)	Kosakonia (33), Cronobacter (15), ou Salmonella (17), Enterobacter (1), Escherichia-Shigella (1)	3.1%	100%
Erwiniaceae (3)	Siccibacter (3)		
Sphingobacteriaceae	Sphingobacterium	2.1%	50%
Xanthomonadaceae	Stenotrophomonas	1.3%	100%
Flavobacteriaceae	Flavobacterium	1.0%	100%
Pseudomonadaceae	Pseudomonas*	0.4%	100%
Enterobacteriaceae	Yersinia (405), Serratia (87), Rahnella (6)	0.3%	75%
Erwiniaceae (3) ou Enterobacteriaceae (1)	Erwinia (3) Citrobacter (1)	0.1%	50%
Xanthomonadaceae	Stenotrophomonas	0.04%	50%
Comamonadaceae	Aquabacterium	0.02%	75%

TAB. C.3 – Proportion de reads, prévalence parmi les quatre échantillons de fèces et affiliation taxonomique des genres bactériens révélés par métabarcoding 16S dans les fèces de *S. gregaria*. Pour les variantes bactériennes 1, 2 et 5, la région 16S V₄ ne permet pas de discriminer entre plusieurs genres de la base de données Silva SSU 132 (i.e. 'Multi-affiliation' dans les résultats FROGS). Dans ce cas, le nombre de différentes taxonomies ayant obtenu les meilleurs scores d'alignement blast (i.e., avec un score égal) sont écrites entre parenthèses.*: 5 différents variants bactériens ont blasté avec le genre *Pseudomonas* (tous les autres genres sont représentés par un unique variant bactérien)

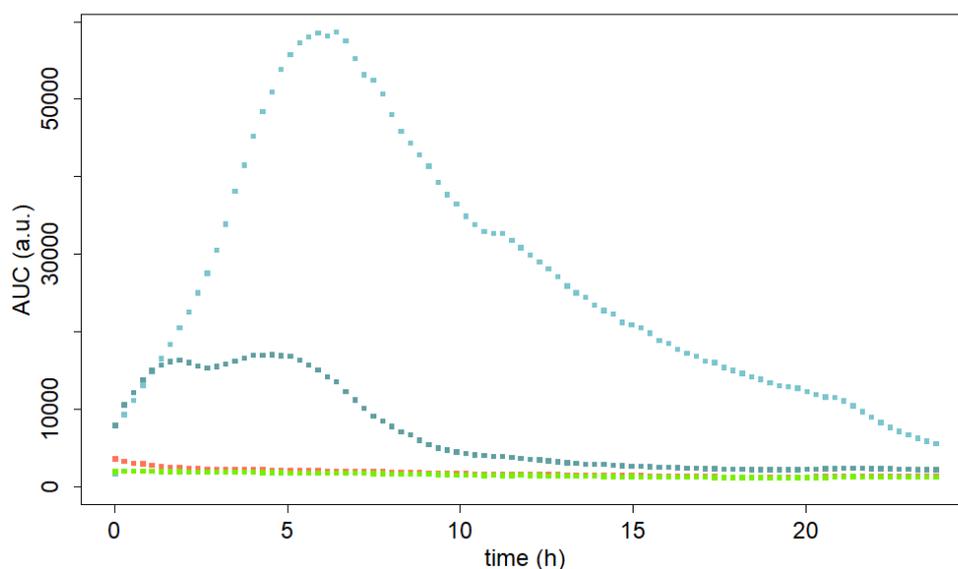


FIG. C.3 – Résultats préliminaires d'analyses par PTR-MS des émissions de gaiacol provenant de deux échantillons de fèces de larves du criquet pèlerin au stade L5 (en bleu) et un échantillon de fèces de L3 (en rouge). La courbe verte représente les échantillons témoins. La PTR-MS nécessite une quantité importante de fèces pour détecter les COVs. Dans cette analyse préliminaire, la quantité de fèces de L3 était insuffisante pour permettre de suivre la dégradation du gaiacol au cours du temps. La différence d'intensité des pics entre les deux échantillons de fèces de L5 s'explique également par la différence de quantité de fèces des deux échantillons (le premier échantillon, représenté par la courbe bleu clair, contenait 2 fois plus de fèces que le second).

D Chapitre 4

D.1 Protocole ODD du modèle démogénétique à base d'agent en cours de développement (en anglais)

The description of this model follows the ODD (Overview, Design concepts, and Details) protocol, described by (Grimm et al., 2006, 2010, 2020). We will specify for each part whether it concerns model 1 or model 2. By default, if nothing is specified, the part concerns both models.

Purpose

The aim of this model is to assess how spatial and temporal variability in vegetation may influence the evolution of locust a phase polyphenism characteristic. This model is a multi-level model composed of a demogenetic model (**model 1**) and a local interaction model (**model 2**).

Entities, state variables and scales

Entities

This model has two types of agents: locusts and vegetation cells.

In **both models**, locusts are characterised by their position $p = (x, y)$, orientation h , age A , speed s , energy state E gregarisation threshold G , and total number of neighbours N .

In **model 2**, locusts are also characterised by their number of neighbours in each of the perception zones: n_a (attraction zone), n_o (alignment zone) and n_r (repulsion zone), their group number num_g (for gregarious only), their attraction vector to the vegetation $d_v = (x_v, y_v)$, their force vectors of the collective movements: attraction d_a , alignment d_o and repulsion d_r , and finally by the final direction d_i , equal to the weighted sum of the 4 force vectors mentioned above and corresponding to the direction that will be taken by the individual at the next time step.

In **both models**, vegetation cells are characterised by their position $p = (x, y)$ and the amount of resource they contain K .

Temporal units

Model 1: one step equals 10 days in order to create a new generation every 9 steps (= 90 days). The model stops after 90 000 steps (10 000 generations), that corresponds approximately to 2500 years.

Model 2: one step equals 10 s. The model stops after 10 000 steps that corresponds approximately to 3h for the locust agents.

Spatial units

In both models, the world is considered as a torus of 1000 x 1000 patches.

Model 1 : one patch of the represents a 100m x 100m. The whole world represents a 100 x 100 km area.

Model 2 : one patch represents 10 cm. The whole world represents a 100 x 100 m area.

Process overview and scheduling

Model 1 : The model 1 is based on 8 sub-models that represent all the actions that a locust can do in one time step: (M1-1) grow up, (M1-2) detect neighbours, (M1-3), update phase, (M1-4) eat (if required conditions are checked), else: model 2 starts to represent local interactions between individuals (M1-5), and model 1 stops until the end of model 2 (10 000 steps). Then, back in model 1, locust either move (M1-6) or die (M1-8), if energy state is too low. If the locust is an adult and if its energy threshold is high enough to allow reproduction, it will reproduce (M1-7) and then die (M1-8). Else, it will just die (M1-8). Fig. D.4 shows the activity diagram of a locust at each time step of model 1.

Model 2 : The model is based on 5 sub-models that represent the different activities of a locust larva: (M2-1) eating, (M2-2) detecting its neighbours, (M2-3) taking a direction, (M2-4) adapting its speed and (M2-5) moving (see activity diagram in Fig. D.5). At each time step, the locust first eats if it is able to do so, i.e. if it is on a cell containing vegetation and if it is not already in the digestive phase (i.e. if $t = 0$). Then, it detects its neighbours perceived in each of the zones of its radius of vision (attraction, alignment and repulsion), then it calculates its new direction and its speed according to the position of its neighbours and the vegetation. It then moves towards its new direction.

Design concepts

Emergence

Collective motion, evolution of the gregarization value G and attraction, repulsion and alignment forces (d_a, d_v, d_r, d_o) emerge from ecological processes (interactions between nymphs) and evolutionary processes (inheritance of traits through reproduction).

Adaptation

In **both models**, locusts move according to vegetation around. Furthermore, a gregarious locust adapts its movements to those of its neighbours. Solitary individuals are only attracted by patches with more resources whereas gregarious individuals find a compromise between being attracted by vegetation and being attracted by their neighbours, and they adapt their movement according to this compromise.

Objectives

In **both models**, the objectives of a locust is to increase the quantity of resources he eats during his life. The number of descendants is proportional to this energy value

E. Mate competition and sexual selection are not represented explicitly but implicitly through the fitness computation.

Sensing

Model 1 : locusts detect the 8 neighbouring patches around them.

Model 2 : locusts have a circular perception zone that allows them to detect other agents in the model (locusts and vegetation cells), except for those located behind them in their blind zone of angle α (see Fig 2.2). The perception zone is based on the 3-zone model of Couzin et al. (2002), i.e. composed of three concentric non-overlapping sub-parts: a repulsion zone, an alignment zone and an attraction zone (see Fig 2.2).

Interaction

Locusts interact with each other and with vegetation cells. When an individual is on a vegetation cell, he eats it by decreasing its K value. In parallel the energy state E of the locust increase.

Stochasticity

The initial positions and orientations of the locusts are stochastic (see section D.1 for more details on the initialization). Random noise is added to the direction taken by the individuals at each time step $(0, \sigma)$.

Initialization

Model 1 : Locusts agents are randomly initialised in the world (i.e. position and heading have got random values). Energy state is set to 0. Gregarization threshold can be initialized at a given value.

Vegetation cells are initialized according to the setup options chosen (to be completed).

Model 2 : At the initialization, the phase status of individuals remains fixed for the duration of the simulation. Solitarious locusts are randomly distributed in the generated world (following a uniform distribution) while gregarious locusts are grouped in the centre of the model so that they can collectively start foraging as soon as the simulation is launched. To generate the gregarious group, individuals are initialized in the centre of the landscape, with a random orientation. They then move a distance $d \sim U [0, \sqrt{\frac{n}{\pi}}]$, with n the number of gregarious individuals. The generated group is then circular, with an average distance to the nearest neighbour equal to 0.5. The gregarious and solitarious agents will then update the list of their perceived neighbours and calculate their direction vector d_i . The speed of the locust is set to 1, its minimum value. The values associated with the parameters of the radius of vision (radius R_r, R_o, R_a , angle α of the blind zone, and weights associated with each of the forces w_a, w_o, w_v and w_r) are fixed and are not modified during the simulation. They are identical for all agents (no inter-individual variations). The energy state value is transferred from model 1. All other parameters (digestive status t , membership group number num_g and force vector values d_a, d_v, d_o and d_r) are set to 0.

The number of vegetation cells in model 2 is equal to the K value of those of the model 1. Each vegetation cell in the model 2 have $K = 1$ ressources. The initialization of the cells can be done in two ways: (1) either by manually assigning a value of K to all the cells (0 for a bare cell and 1 for a vegetated cell); (2) or by importing a previously generated landscape.

Sub-models

In this section, the different sub-models of both models (1 & 2) are described.

Model 1:

M1-1 Grow-up

At each step, an individual increases its age A by 10 days:

$$A \leftarrow A + 10 \quad (12)$$

M1-2 Detect neighbours

Every locust detect its neighbours, defined as the other locusts located in the same patch of the world. This submodel update the number of neighbours N of every locust.

M1-3 Update phase

If the number of neighbours is higher than the gregarious threshold ($N \geq G$), the locust becomes gregarious. Else, it becomes solitary.

M1-4 Interact

If the amount of food in a patch is not enough to allow every locust to survive (i.e., if $K/N < E0$ making equal sharing of the resource impossible), OR if all individuals don't belong to the same phase (i.e. if there is solitary and gregarious individuals in the same patch), it is necessary to launch model 2 to represent competition for food between individuals. Model 1 stops and a simulation will be launched on model 2 with all the individuals of the patch concerned.

M1-5 Eat

If the amount of food in a patch is enough to allow every locust to survive ($K/N \geq E0$, making equal sharing of the resource possible) AND if all individuals belong to the same phase (all gregarious or all solitary), all neighbours equally share the K resources of the patch and increase their energy value :

$$E \leftarrow E + K/N \quad (13)$$

M1-6 Move

After eating, if the individual energy state is higher than the survival state ($E > E_0$), he will move. Movement of a gregarious agent will be dependent on the locations and directions of its neighbours whereas solitarious move independently. All gregarious locusts in the same patch will move to one of the 8 neighbouring patches. They will chose the patch with the higher number of ressources K . If every patch is empty, they will chose the patch in front of them.

M1-7 Reproduce

If $E \geq E_1$ and $A = 9$, the individual can reproduce. The number of offsprings depends on E and on the phase. Based on literature, we consider that the mean number of offspring a gregarious or a solitarious will produce is 75 or 115 eggs, respectively (Maeno and Tanaka, 2008). After reproduction, the adults disappear from the model and a new generation is born in the same place. According to a given mutation rate μ , the new generation of locusts will inherit the gregarization value of their parents, with a probability of μ that G increases or decreases by 1. For reasons of simplicity, we limit ourselves for the moment to the study of the evolution of G , but other values than G could also be subject to mutation in next versions of the model

M1-8 Die

A locust can die for two reasons: (1) if it didn't have enough energy: $E \leq E_0$ where E_0 is the minimum value for survival, or (2) if he become an adult: $A = 90$. Then, depending on its energy state E , he reproduces or not, and then die. We choose to consider that adults die because they don't belong to the same spatial scales than hoppers. Indeed, they can cross higher distances in a few time by flying. We can consider that adults move in another area after reproducing and then disappear from the model.

Model 2:

The sub-models of model 2 are described in Chapter 2, section 2.2.7.

UML diagrams

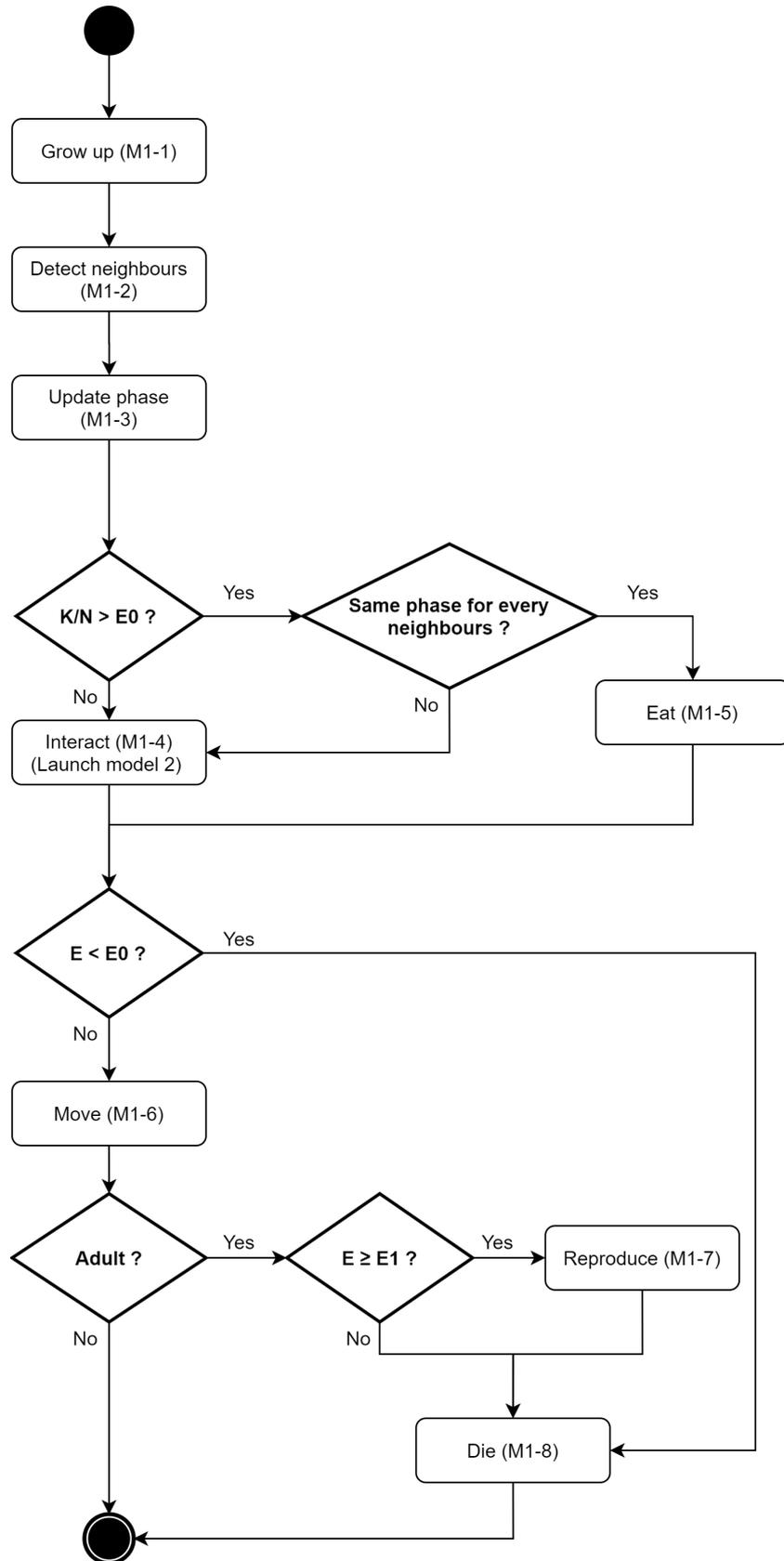


FIG. D.4 – Activity diagram proposition for the demogenetic model 1 of the multi-level agent-based model to study gregarization threshold evolution in locusts

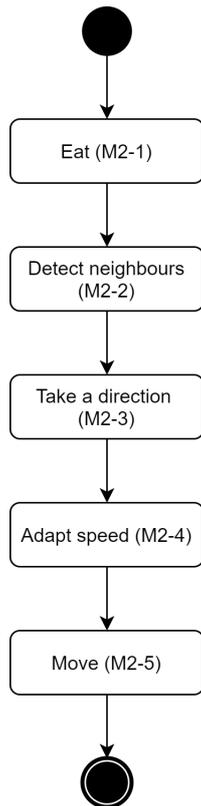


FIG. D.5 – *Activity diagram proposition for the model 2 of local interaction of the multi-level agent-based model to study gregarization threshold evolution in locusts*

Bibliographie

- Aaby, K., Skaret, J., Røen, D., and Sønsteby, A. (2019). Sensory and instrumental analysis of eight genotypes of red raspberry (*Rubus idaeus* L.) fruits. *Journal of Berry Research*, 9(3):483–498. Publisher: IOS Press.
- Adams, D. R. P. (2007). Identification of essential oil components by gas chromatography/mass spectrometry, 4th edition. *Allured publishing corporation Carol Stream*, 456:811.
- Albrecht, F. O., Verdier, M., and Blackith, R. E. (1959). Maternal Control of Ovariole Number in the Progeny of the Migratory Locust. *Nature*, 184(4680):103–104. Number: 4680 Publisher: Nature Publishing Group.
- Aoki, I. (1982). A Simulation Study on the Schooling Mechanism in Fish. *Nippon Suisan Gakkaishi*, 48(8):1081–1088.
- Ariel, G. and Ayali, A. (2015). Locust Collective Motion and Its Modeling. *PLOS Computational Biology*, 11(12):e1004522.
- Ariel, G., Ophir, Y., Levi, S., Ben-Jacob, E., and Ayali, A. (2014). Individual Pause-and-Go Motion Is Instrumental to the Formation and Maintenance of Swarms of Marching Locust Nymphs. *PLOS ONE*, 9(7):e101636.
- Arn, H., Städler, E., and Rauscher, S. (1975). The Electroantennographic Detector — a Selective and Sensitive Tool in the Gas Chromatographic Analysis of Insect Pheromones. *Zeitschrift für Naturforschung C*, 30(11-12):722–725. Publisher: De Gruyter.
- Ayali, A. (2019). The puzzle of locust density-dependent phase polyphenism. *Current Opinion in Insect Science*, 35:41–47.
- Bach, L. A., Thomsen, R., Pertoldi, C., and Loeschcke, V. (2006). Kin competition and the evolution of dispersal in an individual-based model. *Ecological Modelling*, 192(3):658–666.
- Baddeley, A. and Turner, R. (2005). spatstat: An R Package for Analyzing Spatial Point Patterns. *Journal of Statistical Software*, 12:1–42.
- Bassar, R. D., Coulson, T., Travis, J., and Reznick, D. N. (2021). Towards a more precise – and accurate – view of eco-evolution. *Ecology Letters*, 24(4):623–625.
- Bazazi, S., Bartumeus, F., Hale, J. J., and Couzin, I. D. (2012). Intermittent Motion in Desert Locusts: Behavioural Complexity in Simple Environments. *PLoS Computational Biology*, 8(5):e1002498.
- Bazazi, S., Buhl, J., Hale, J. J., Anstey, M. L., Sword, G. A., Simpson, S. J., and Couzin, I. D. (2008). Collective Motion and Cannibalism in Locust Migratory Bands. *Current Biology*, 18(10):735–739.

- Bazazi, S., Romanczuk, P., Thomas, S., Schimansky-Geier, L., Hale, J. J., Miller, G. A., Sword, G. A., Simpson, S. J., and Couzin, I. D. (2011). Nutritional state and collective motion: from individuals to mass migration. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 278(1704):356–363.
- Bednekoff, P. A. (1996). Risk-Sensitive Foraging, Fitness, and Life Histories: Where Does Reproduction Fit into the Big Picture? *American Zoologist*, 36(4):471–483.
- Bengtsson, J. (2008). Aggregation in non-social insects. *Växtskyddsbiologi, Sveriges lantbruksuniversitet*, page 18.
- Blaženović, I., Kind, T., Ji, J., and Fiehn, O. (2018). Software Tools and Approaches for Compound Identification of LC-MS/MS Data in Metabolomics. *Metabolites*, 8(2):31. Number: 2 Publisher: Multidisciplinary Digital Publishing Institute.
- Bossdorf, O., Richards, C. L., and Pigliucci, M. (2008). Epigenetics for ecologists. *Ecology Letters*, 11(2):106–115. _eprint: <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/pdf/10.1111/j.1461-0248.2007.01130.x>.
- Bouaïchi, A., Simpson, S. J., and Roessingh, P. (1996). The influence of environmental microstructure on the behavioural phase state and distribution of the desert locust *Schistocerca gregaria*. *Physiological Entomology*, 21(4):247–256. _eprint: <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/pdf/10.1111/j.1365-3032.1996.tb00862.x>.
- Buhl, J., Sumpter, D. J. T., Couzin, I. D., Hale, J. J., Despland, E., Miller, E. R., and Simpson, S. J. (2006). From Disorder to Order in Marching Locusts. *Science*, 312(5778):1402–1406.
- Buhl, J., Sword, G. A., Clissold, F. J., and Simpson, S. J. (2011). Group structure in locust migratory bands. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 65(2):265–273.
- Caraco, T. (1980). On Foraging Time Allocation in a Stochastic Environment. *Ecology*, 61(1):119–128.
- Caraco, T. (1981). Risk-Sensitivity and Foraging Groups. *Ecology*, 62(3):527–531. _eprint: <https://esajournals.onlinelibrary.wiley.com/doi/pdf/10.2307/1937716>.
- Caraco, T., Martindale, S., and Whittam, T. S. (1980). An empirical demonstration of risk-sensitive foraging preferences. *Animal Behaviour*, 28(3):820–830.
- Caraco, T., Uetz, G. W., Gillespie, R. G., and Giraldeau, L.-A. (1995). Resource Consumption Variance Within and Among Individuals: On Coloniality in Spiders. *Ecology*, 76(1):196–205.
- Carroll, S. P., Hendry, A. P., Reznick, D. N., and Fox, C. W. (2007). Evolution on ecological time-scales. *Functional Ecology*, 21(3):387–393. _eprint: <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/pdf/10.1111/j.1365-2435.2007.01289.x>.
- Chapuis, M.-P., Crespin, L., Estoup, A., Augé-Sabatier, A., Foucart, A., Lecoq, M., and Michalakis, Y. (2010). Parental crowding influences life-history traits in *Locusta migratoria* females. *Bulletin of Entomological Research*, 100(1):9–17. Publisher: Cambridge University Press.
- Chapuis, M.-P., Estoup, A., Augé-Sabatier, A., Foucart, A., Lecoq, M., and Michalakis, Y. (2008). Genetic variation for parental effects on the propensity to gregarise in *Locusta migratoria*. *BMC Evolutionary Biology*, 8(1):37.
- Chapuis, M.-P., Péliissié, B., Piou, C., Chardonnet, F., Pagès, C., Foucart, A., Chapuis, E., and Jourdan-Pineau, H. (2021). Additive genetic variance for traits least related to fitness increases with environmental stress in the desert lo-

- cust, *Schistocerca gregaria*. *Ecology and Evolution*, 11(20):13930–13947. eprint: <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/pdf/10.1002/ece3.8099>.
- Charmantier, A., McCleery, R. H., Cole, L. R., Perrins, C., Kruuk, L. E. B., and Sheldon, B. C. (2008). Adaptive Phenotypic Plasticity in Response to Climate Change in a Wild Bird Population. *Science*, 320(5877):800–803.
- Charpentier, M. J. E., Barthes, N., Proffit, M., Bessi ere, J.-M., and Grison, C. (2012). Critical thinking in the chemical ecology of mammalian communication: roadmap for future studies. *Functional Ecology*, 26(4):769–774.
- Chhouk, K., Wahyudiono, Kanda, H., and Goto, M. (2018). Efficacy of supercritical carbon dioxide integrated hydrothermal extraction of Khmer medicinal plants with potential pharmaceutical activity. *Journal of Environmental Chemical Engineering*, 6(2):2944–2956.
- Clark, C. W. and Mangel, M. (1984). Foraging and Flocking Strategies: Information in an Uncertain Environment. *The American Naturalist*, 123(5):626–641. Publisher: The University of Chicago Press.
- Clark, P. J. and Evans, F. C. (1954). Distance to Nearest Neighbor as a Measure of Spatial Relationships in Populations. *Ecology*, 35(4):445–453.
- Collett, M., Despland, E., Simpson, S. J., and Krakauer, D. C. (1998). Spatial scales of desert locust gregarization. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 95(22):13052–13055.
- Couzin, I. D. and Franks, N. R. (2003). Self-organized lane formation and optimized traffic flow in army ants. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 270(1511):139–146. Publisher: Royal Society.
- Couzin, I. D., Krause, J., James, R., Ruxton, G. D., and Franks, N. R. (2002). Collective Memory and Spatial Sorting in Animal Groups. *Journal of Theoretical Biology*, 218(1):1–11.
- Cullen, D. A., Cease, A. J., Latchininsky, A. V., Ayali, A., Berry, K., Buhl, J., De Keyser, R., Foquet, B., Hadrich, J. C., Matheson, T., Ott, S. R., Poot-Pech, M. A., Robinson, B. E., Smith, J. M., Song, H., Sword, G. A., Vanden Broeck, J., Verdonck, R., Verlinden, H., and Rogers, S. M. (2017). Chapter Seven - From Molecules to Management: Mechanisms and Consequences of Locust Phase Polyphenism. In Verlinden, H., editor, *Advances in Insect Physiology*, volume 53 of *Insect Epigenetics*, pages 167–285. Academic Press.
- Davey, P. M. (1954). Quantities of Food eaten by the Desert Locust, *Schistocerca gregaria* (Forsk.), in Relation to Growth. *Bulletin of Entomological Research*, 45(3):539–551.
- Dean, G. J. W. (1967). Observations on the Structure of Hopper Bands and Movement of Hoppers of the Red Locust (*Nomadacris septemfasciata* Serville). *Journal of the Entomological Society of Southern Africa*, 30(1):01–17. Publisher: Entomological Society of South Africa (ESSA).
- DeAngelis, D. and Mooij, W. (2005). Individual-Based Modeling of Ecological and Evolutionary Processes 1. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.*, 36:147–68.
- Despland, E. (2001). Role of Olfactory and Visual Cues in the Attraction/Repulsion Responses to Conspecifics by Gregarious and Solitarious Desert Locusts. *Journal of Insect Behavior*, page 12.

- Despland, E. (2003). Fractal BlackwellPublishingLtd. index captures the role of vegetation clumping in locust swarming. *Functional Ecology*, page 8.
- Despland, E., Rosenberg, J., and Simpson, S. J. (2004). Landscape structure and locust swarming: a satellite's eye view. *Ecography*, page 11.
- Despland, E. and Simpson, S. J. (2000). Small-scale vegetation patterns in the parental environment influence the phase state of hatchlings of the desert locust. *Physiological Entomology*, 25(1):74–81. eprint: <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/pdf/10.1046/j.1365-3032.2000.00166.x>.
- Despland, E. and Simpson, S. J. (2005). Food choices of solitary and gregarious locusts reflect cryptic and aposematic antipredator strategies. *Animal Behaviour*, 69(2):471–479.
- Dillon, R., Vennard, C., and Charnley, A. (2002). A Note: Gut bacteria produce components of a locust cohesion pheromone. *Journal of Applied Microbiology*, 92(4):759–763.
- Dillon, R. J., Vennard, C. T., and Charnley, A. K. (2000). Exploitation of gut bacteria in the locust. *Nature*, 403(6772):851–851.
- Dkhili, J., Berger, U., Idrissi Hassani, L. M., Ghaout, S., Peters, R., and Piou, C. (2017). Self-organized spatial structures of locust groups emerging from local interaction. *Ecological Modelling*, 361:26–40.
- Dkhili, J., Maeno, K. O., Idrissi Hassani, L. M., Ghaout, S., and Piou, C. (2019). Effects of starvation and Vegetation Distribution on Locust Collective Motion. *Journal of Insect Behavior*.
- Dobson, H. M. (2001). Desert Locust Guidelines 4. Control. *FAO, Rome*, page 47.
- Duranton, J.-F. and Lecoq, M. (1990). *Le Criquet pèlerin au Sahel*. Number 6 in Collection Acridologie opérationnelle. Comité permanent inter-etats de lutte contre la sécheresse au Sahel Centre AGRHYMET, DFPV CIRAD PRIFAS, Niamey [Montpellier].
- Edgar, R. C., Haas, B. J., Clemente, J. C., Quince, C., and Knight, R. (2011). UCHIME improves sensitivity and speed of chimera detection. *Bioinformatics*, 27(16):2194–2200.
- Egert-Berg, K., Hurme, E. R., Greif, S., Goldstein, A., Harten, L., Herrera M., L. G., Flores-Martínez, J. J., Valdés, A. T., Johnston, D. S., Eitan, O., Borisssov, I., Shipley, J. R., Medellín, R. A., Wilkinson, G. S., Goerlitz, H. R., and Yovel, Y. (2018). Resource Ephemerality Drives Social Foraging in Bats. *Current Biology*, 28(22):3667–3673.e5.
- Ellis, P. E. (1951). The Marching Behaviour of Hoppers of the African Migratory Locust (*Locusta migratoria migratorioides* R. & F.) in the Laboratory. *Anti-Locust Bulletin*, 7. Publisher: London.
- Ellis, P. E. (1953). Social aggregation and gregarious behaviour in hoppers of *Locusta migratoria migratorioides* (R. & F.). *Behaviour*, pages 225–260. Publisher: JSTOR.
- Ellis, P. E. (1959). Some factors influencing phase characters in the nymphs of the locust, *Locusta migratoria migratorioides* (R. and F.). *Insectes Sociaux*, 6(1):21–39.
- Ellis, P. E. and Ashall, C. (1957). Field Studies on diurnal Behaviour, Movement and Aggregation in the Desert Locust (*Schistocerca gregaria* Forskål). *Anti-Locust Bulletin*, 25(25). Publisher: London.

- Emlen, J. T. (1952). Flocking Behavior in Birds. *The Auk*, 69(2):160–170. Publisher: American Ornithological Society.
- Escudié, F., Auer, L., Bernard, M., Mariadassou, M., Cauquil, L., Vidal, K., Maman, S., Hernandez-Raquet, G., Combes, S., and Pascal, G. (2018). FROGS: Find, Rapidly, OTUs with Galaxy Solution. *Bioinformatics*, 34(8):1287–1294.
- Fales, H. M., Blum, M. S., Crewe, R. M., and Brand, J. M. (1972). Alarm pheromones in the genus *Manica* derived from the mandibular gland. *Journal of Insect Physiology*, 18(6):1077–1088.
- Fielding, D. J. (2004). Intraspecific competition and spatial heterogeneity alter life history traits in an individual-based model of grasshoppers. *Ecological Modelling*, 175(2):169–187.
- Fronhofer, E. A., Liebig, J., Mitesser, O., and Poethke, H. J. (2018). Eusociality outcompetes egalitarian and solitary strategies when resources are limited and reproduction is costly. *Ecology and Evolution*, page ece3.4737.
- Fronhofer, E. A., Pasurka, H., Mitesser, O., and Poethke, H. J. (2011). Scarce resources, risk sensitivity, and egalitarian resource sharing. *Evolutionary Ecology Research*, 13:253–267.
- Fuzeau-Braesch, S., Genin, E., Jullien, R., Knowles, E., and Papin, C. (1988). Composition and role of volatile substances in atmosphere surrounding two gregarious locusts, *Locusta migratoria* and *Schistocerca gregaria*. *Journal of Chemical Ecology*, 14(3):1023–1033.
- Galan, M., Razzauti, M., Bard, E., Bernard, M., Brouat, C., Charbonnel, N., Dehne-Garcia, A., Loiseau, A., Tatard, C., Tamisier, L., Vayssier-Taussat, M., Vignes, H., and Cosson, J.-F. (2016). 16S rRNA Amplicon Sequencing for Epidemiological Surveys of Bacteria in Wildlife. *mSystems*, 1(4):e00032–16. Publisher: American Society for Microbiology.
- Georgiou, F., Buhl, J., Green, J. E. F., Lamichhane, B., and Thamwattana, N. (2021). Modelling locust foraging: How and why food affects group formation. *PLOS Computational Biology*, 17(7):e1008353. Publisher: Public Library of Science.
- Georgiou, F., Buhl, J., Green, J. E. F., Lamichhane, B., and Thamwattana, N. (2022). Modelling foraging competition between solitary and gregarious organisms in increasingly heterogeneous environments. *Journal of Insect Physiology*, page 104443.
- Giardina, I. (2008). Collective behavior in animal groups: Theoretical models and empirical studies. *HFSP Journal*, 2(4):205–219. Publisher: Taylor & Francis eprint: <https://doi.org/10.2976/1.2961038>.
- Govaert, L., Fronhofer, E. A., Lion, S., Eizaguirre, C., Bonte, D., Egas, M., Hendry, A. P., De Brito Martins, A., Melián, C. J., and Raeymaekers, J. A. (2019). Eco-evolutionary feedbacks—Theoretical models and perspectives. *Functional Ecology*, 33(1):13–30. Publisher: Wiley Online Library.
- Griffith, J. A., Martinko, E. A., and Price, K. P. (2000). Landscape structure analysis of Kansas at three scales. *Landscape and Urban Planning*, 52(1):45–61.
- Grimm, V., Berger, U., Bastiansen, F., Eliassen, S., Ginot, V., Giske, J., Goss-Custard, J., Grand, T., Heinz, S. K., Huse, G., Huth, A., Jepsen, J. U., Jørgensen, C., Mooij, W. M., Müller, B., Pe'er, G., Piou, C., Railsback, S. F., Robbins, A. M., Robbins, M. M., Rossmanith, E., Rügen, N., Strand, E., Souissi, S., Stillman, R. A., Vabø,

- R., Visser, U., and DeAngelis, D. L. (2006). A standard protocol for describing individual-based and agent-based models. *Ecological Modelling*, 198(1):115–126.
- Grimm, V., Berger, U., DeAngelis, D. L., Polhill, J. G., Giske, J., and Railsback, S. F. (2010). The ODD protocol: A review and first update. *Ecological Modelling*, 221(23):2760–2768.
- Grimm, V., Railsback, S. F., Vincenot, C. E., Berger, U., Gallagher, C., Deangelis, D. L., Edmonds, B., Ge, J., Giske, J., Groeneveld, J., Johnston, A. S. A., Milles, A., Nabe-Nielsen, J., Polhill, J. G., Radchuk, V., Rohwäder, M. S., Stillman, R. A., Thiele, J. C., and Ayllón, D. (2020). The ODD protocol for describing agent-based and other simulation models: A second update to improve clarity, replication, and structural realism. *Journal of Artificial Societies and Social Simulation*, 23(2). Number: 2.
- Grimm, V., Revilla, E., Berger, U., Jeltsch, F., Mooij, W. M., Railsback, S. F., Thulke, H.-H., Weiner, J., Wiegand, T., and DeAngelis, D. L. (2005). Pattern-oriented modeling of agent-based complex systems: lessons from ecology. *Science (New York, N.Y.)*, 310(5750):987–991.
- Grinsted, L., Deutsch, E. K., Jimenez-Tenorio, M., and Lubin, Y. (2019). Evolutionary drivers of group foraging: A new framework for investigating variance in food intake and reproduction. *Evolution*, 73(10):2106–2121.
- Guo, X., Yu, Q., Chen, D., Wei, J., Yang, P., Yu, J., Wang, X., and Kang, L. (2020). 4-Vinylanisole is an aggregation pheromone in locusts. *Nature*, 584(7822):584–588. Number: 7822 Publisher: Nature Publishing Group.
- Guttal, V., Romanczuk, P., Simpson, S. J., Sword, G. A., and Couzin, I. D. (2012). Cannibalism can drive the evolution of behavioural phase polyphenism in locusts. *Ecology Letters*, 15(10):1158–1166.
- Hamilton, W. D. (1964). The genetical evolution of social behaviour. II. *Journal of theoretical biology*, 7(1):17–52. Publisher: Elsevier.
- Hancock, P. A., Milner-Gulland, E. J., and Keeling, M. J. (2006). Modelling the many-wrongs principle: The navigational advantages of aggregation in nomadic foragers. *Journal of Theoretical Biology*, 240(2):302–310.
- Hanshew, A. S., Mason, C. J., Raffa, K. F., and Currie, C. R. (2013). Minimization of chloroplast contamination in 16S rRNA gene pyrosequencing of insect herbivore bacterial communities. *Journal of Microbiological Methods*, 95(2):149–155.
- Hassanali, A., Njagi, P. G., and Bashir, M. O. (2005). Chemical ecology of locusts and related acridids. *Annual Review of Entomology*, 50(1):223–245.
- Hemelrijk, C. K. and Kunz, H. (2005). Density distribution and size sorting in fish schools: an individual-based model. *Behavioral Ecology*, 16(1):178–187.
- Huston, M., DeAngelis, D., and Post, W. (1988). New Computer Models Unify Ecological Theory: Computer simulations show that many ecological patterns can be explained by interactions among individual organisms. *BioScience*, 38(10):682–691.
- Joshi, J., Couzin, I. D., Levin, S. A., and Guttal, V. (2017). Mobility can promote the evolution of cooperation via emergent self-assortment dynamics. preprint, Evolutionary Biology.
- Kashima, Y. and Miyazawa, M. (2014). Chemical Composition and Aroma Evaluation

- of Essential Oils from *Evolvulus alsinoides* L. *Chemistry & Biodiversity*, 11(3):396–407.
- Kennedy, J. S. (1939). The Behaviour of the Desert Locust (*Schistocerca gregaria* (forsk.)) (Orthopt.) in an Outbreak Centre. *Transactions of the Royal Entomological Society of London*, 89(10):385–542. eprint: <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/pdf/10.1111/j.1365-2311.1939.tb00735.x>.
- Kennedy, J. S. and Moorhouse, J. E. (1969). Laboratory Observations on Locust Responses to Wind-Borne Grass Odour. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 12(5):487–503.
- Knebel, D., Sha-ked, C., Agmon, N., Ariel, G., and Ayali, A. (2021). Collective motion as a distinct behavioral state of the individual. *iScience*, 24(4):102299.
- Kozich, J. J., Westcott, S. L., Baxter, N. T., Highlander, S. K., and Schloss, P. D. (2013). Development of a Dual-Index Sequencing Strategy and Curation Pipeline for Analyzing Amplicon Sequence Data on the MiSeq Illumina Sequencing Platform. *Applied and Environmental Microbiology*, 79(17):5112–5120. Publisher: American Society for Microbiology.
- Krause, J., Krause, P. o. F. B. a. E. J., Ruxton, G. D., and Ruxton, G. (2002). *Living in Groups*. OUP Oxford. Google-Books-ID: HAoUFfVFtMcC.
- Kubisch, A., Fronhofer, E. A., Poethke, H. J., Hovestadt, T., Rice, A. E. S. H., and Day, E. T. (2013). Kin Competition as a Major Driving Force for Invasions. *The American Naturalist*, 181(5):700–706. Publisher: [The University of Chicago Press, The American Society of Naturalists].
- Lavy, O., Gophna, U., Gefen, E., and Ayali, A. (2019). The Effect of Density-Dependent Phase on the Locust Gut Bacterial Composition. *Frontiers in Microbiology*, 9:3020.
- Le Gall, M., Overson, R., and Cease, A. (2019). A Global Review on Locusts (Orthoptera: Acrididae) and Their Interactions With Livestock Grazing Practices. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 7.
- Lea, A. (1935). The Red Locust in Natal. *South African Sugar Journal.*, 19:41–107.
- Lecoq, M., Foucart, A., and Balança, G. (1999). Behaviour of *Rhammatocerus schistocercoides* (Rehn, 1906) hopper bands in Mato Grosso, Brazil (Orthoptera: Acrididae: Gomphocerinae). *Annales de la Société Entomologique de France*, 35:217–228.
- Lei, L., Escobedo, R., Sire, C., and Theraulaz, G. (2020). Computational and robotic modeling reveal parsimonious combinations of interactions between individuals in schooling fish. *PLOS Computational Biology*, 16(3):e1007194. Publisher: Public Library of Science.
- Lihoreau, M., Charleston, M. A., Senior, A. M., Clissold, F. J., Raubenheimer, D., Simpson, S. J., and Buhl, J. (2017). Collective foraging in spatially complex nutritional environments. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 372(1727):20160238.
- Lin, Q., Ni, H., Wu, L., Weng, S. Y., Li, L., and Chen, F. (2021). Analysis of aromatic volatiles in an SDE extract of white tea. *Food Science & Nutrition*, 9(2):605–615.
- Loh, F. S., Awang, R. M., Omar, D., and Rahmani, M. (2011). Insecticidal properties

- of *Citrus hystrix* DC leaves essential oil against *Spodoptera litura fabricius*. *Journal of Medicinal Plants Research*, 5(16):3739–3744. Publisher: Academic Journals.
- Maeno, K. and Tanaka, S. (2008). Maternal effects on progeny size, number and body color in the desert locust, *Schistocerca gregaria*: Density- and reproductive cycle-dependent variation. *Journal of Insect Physiology*, 54(6):1072–1080.
- Maeno, K. O., Piou, C., Ely, S. O., Mohamed, S. O., Jaavar, M. E. H., Ghaout, S., and Ebbe, M. A. O. B. (2021a). Density-dependent mating behaviors reduce male mating harassment in locusts. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 118(42). Publisher: National Academy of Sciences Section: Biological Sciences.
- Maeno, K. O., Piou, C., Kearney, M. R., Ely, S. O., Mohamed, S. O., Jaavar, M. E. H., and Ebbe, M. A. O. B. (2021b). A general model of the thermal constraints on the world’s most destructive locust, *Schistocerca gregaria*. *Ecological Applications*, 31(4):e02310.
- Magoč, T. and Salzberg, S. L. (2011). FLASH: fast length adjustment of short reads to improve genome assemblies. *Bioinformatics*, 27(21):2957–2963.
- Mahé, F., Rognes, T., Quince, C., Vargas, C. d., and Dunthorn, M. (2014). Swarm: robust and fast clustering method for amplicon-based studies. *PeerJ*, 2:e593. Publisher: PeerJ Inc.
- Majchrzak, T., Wojnowski, W., Lubinska-Szczygeł, M., Róžańska, A., Namieśnik, J., and Dymerski, T. (2018). PTR-MS and GC-MS as complementary techniques for analysis of volatiles: A tutorial review. *Analytica Chimica Acta*, 1035:1–13.
- Mandelbrot, B. B. (1982). *The Fractal Geometry of Nature*. W.H. Freeman, San Francisco, revised edition edition. OCLC: 7876824.
- Martin, M. (2011). Cutadapt removes adapter sequences from high-throughput sequencing reads. *EMBnet.journal*, 17(1):10–12. Number: 1.
- Maynard Smith, J. (1974). The theory of games and the evolution of animal conflicts. *Journal of Theoretical Biology*, 47(1):209–221.
- McGarigal, K. (1995). *FRAGSTATS: Spatial Pattern Analysis Program for Quantifying Landscape Structure*. U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Pacific Northwest Research Station. Google-Books-ID: FsI.GzPd5UUC.
- McGarigal, K. (2015). FRAGSTATS help. *University of Massachusetts: Amherst, MA, USA*, 182.
- McNamara, J. M. and Houston, A. I. (1992). Risk-sensitive foraging: A review of the theory. *Bulletin of Mathematical Biology*, 54(2):355–378.
- Miller, R. and McGinley, M. (2008). Evaluation of Background Odour in Tedlar and Nalophan Sample Bags. *Proceedings of the Water Environment Federation*, 2008:590–604.
- Mori, K. and Nakazono, Y. (1986). Synthesis of both the enantiomers of dihydroactinidiolide. a pheromone component of the red imported fire ant. *Tetrahedron*, 42(1):283–290.
- Morvan, G. (2013). Multi-level agent-based modeling - A literature survey. arXiv:1205.0561 [cs].
- Nauta, J., Simoens, P., and Khaluf, Y. (2022). Group size and resource fractality drive multimodal search strategies: A quantitative analysis on group foraging. *Physica A: Statistical Mechanics and its Applications*, 590:126702.

- Nicholson, A. (1954). An outline of the dynamics of animal populations. *Australian Journal of Zoology*, 2(1):9.
- Nizampatnam, S., Zhang, L., Chandak, R., Li, J., and Raman, B. (2022). Invariant odor recognition with ON-OFF neural ensembles. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 119(2). Publisher: National Academy of Sciences Section: Biological Sciences.
- Norris, M. J. (1952). *Reproduction in the Desert Locust... in Relation to Density and Phase*. Anti-Locust Research Centre.
- Obeng-Ofori, D., Torto, B., and Hassanali, A. (1993). Evidence for mediation of two releaser pheromones in the aggregation behavior of the gregarious desert locust, *Schistocerca gregaria* (Forsk.) (Orthoptera: Acrididae). *Journal of Chemical Ecology*, 19(8):1665–1676.
- Obeng-Ofori, D., Torto, B., Njagi, P. G. N., Hassanali, A., and Amiani, H. (1994). Fecal volatiles as part of the aggregation pheromone complex of the desert locust, *Schistocerca gregaria* (Forsk.) (Orthoptera: Acrididae). *Journal of Chemical Ecology*, 20(8):2077–2087.
- Patton, D. R. (1975). A diversity index for quantifying habitat edge. *Wildlife Society Bulletin (1973-2006)*, 3(4):171–173. Publisher: JSTOR.
- Pelletier, F., Garant, D., and Hendry, A. (2009). Eco-evolutionary dynamics. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 364(1523):1483–1489. Publisher: Royal Society.
- Pelletier, F., Réale, D., Garant, D., Coltman, D. W., and Festa-Bianchet, M. (2007). Selection on Heritable Seasonal Phenotypic Plasticity of Body Mass. *Evolution*, 61(8):1969–1979.
- Pener, M. P. and Simpson, S. J. (2009). Locust Phase Polyphenism: An Update. In *Advances in Insect Physiology*, volume 36, pages 1–272. Elsevier.
- Pepper, J. W. and Smuts, B. B. (2000). The evolution of cooperation in an ecological context: an agent-based model. *Dynamics in Human and Primate Societies: Agent-Based Modeling of Social and Spatial Processes*, pages 45–76. Publisher: Oxford: Oxford University Press.
- Pfeil, R. M. and Mumma, R. O. (1993). Bioassay for evaluating attraction of the phorid fly, *Megaselia halterata* to compost colonized by the commercial mushroom, *Agaricus bisporus* and to 1-octen-3-ol and 3-octanone. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 69(2):137–144.
- Piou, C., Zagaglia, G., Medina, H. E., Trumper, E., Rojo Brizuela, X., and Ould Maeno, K. (2022). Band movement and thermoregulation in *Schistocerca cancellata*. *Journal of Insect Physiology*, page 104328.
- Pitcher, T. J. (1983). Heuristic definitions of fish shoaling behaviour. *Animal Behaviour*, 31:611–613. Place: Netherlands Publisher: Elsevier Science.
- Pluskal, T., Castillo, S., Villar-Briones, A., and Oresic, M. (2010). MZmine 2: modular framework for processing, visualizing, and analyzing mass spectrometry-based molecular profile data. *BMC bioinformatics*, 11:395.
- Poethke, H. J. and Liebig, J. (2008). Risk-sensitive foraging and the evolution of cooperative breeding and reproductive skew. *BMC Ecology*, 8(1):2.
- Poethke, H. J., Pfenning, B., and Hovestadt, T. (2007). The relative contribution of

- individual and kin selection to the evolution of density-dependent dispersal rates. *Evolutionary Ecology Research*, 9(1):41–50.
- Proffitt, M., Lapeyre, B., Buatois, B., Deng, X., Arnal, P., Gouzerh, F., Carrasco, D., and Hossaert-McKey, M. (2020). Chemical signal is in the blend: bases of plant-pollinator encounter in a highly specialized interaction. *Scientific Reports*, 10(1):10071.
- Railsback, S. F. and Grimm, V. (2019). *Agent-based and individual-based modeling: a practical introduction*. Princeton university press.
- Ramachandran, R., Norris, D. M., Phillips, J. K., and Phillips, T. W. (1991). Volatiles mediating plant-herbivore-natural enemy interactions: soybean looper frass volatiles, 3-octanone and guaiacol, as kairomones for the parasitoid *Microplitis demolitor*. Archive Location: world Publisher: American Chemical Society.
- Real, L. and Caraco, T. (1986). Risk and Foraging in Stochastic Environments. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 17:371–390. Publisher: Annual Reviews.
- Real, L. A. (1980). Fitness, Uncertainty, and the Role of Diversification in Evolution and Behavior. *The American Naturalist*, 115(5):623–638. Publisher: The University of Chicago Press.
- Reed, T. E., Waples, R. S., Schindler, D. E., Hard, J. J., and Kinnison, M. T. (2010). Phenotypic plasticity and population viability: the importance of environmental predictability. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 277(1699):3391–3400. Publisher: The Royal Society.
- Reuter, H., Kruse, M., Rovellini, A., and Breckling, B. (2016). Evolutionary trends in fish schools in heterogeneous environments. *Ecological Modelling*, 326:23–35.
- Revadi, S. V., Giannuzzi, V. A., Vetukuri, R. R., Walker, W. B., and Becher, P. G. (2021). Larval response to frass and guaiacol: detection of an attractant produced by bacteria from *Spodoptera littoralis* frass. *Journal of Pest Science*, 94(4):1105–1118.
- Reynolds, A. M., Sword, G. A., Simpson, S. J., and Reynolds, D. R. (2009). Predator Percolation, Insect Outbreaks, and Phase Polyphenism. *Current Biology*, 19(1):20–24.
- Reynolds, C. W. (1987). Flocks, Herds, and Schools: A Distributed Behavioral Model. *Computer Graphics*, page 10.
- Rocca, J. R., Tumlinson, J. H., Glancey, B. M., and Lofgren, C. S. (1983). The queen recognition pheromone of *solenopsis invicta*, preparation of (E-6-(1-pentenyl)-2H-pyran-2-one. *Tetrahedron Letters*, 24(18):1889–1892.
- Roessingh, P., Simpson, S. J., and James, S. (1993). Analysis of phase-related changes in behaviour of desert locust nymphs. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 252(1333):43–49.
- Roffey and Magor (2003). Desert Locust population dynamics parameters. *Technical Series - Desert Locust Field Reserch Stations (FAO)*, page 35.
- Rogers, S. M., Matheson, T., Despland, E., Dodgson, T., Burrows, M., and Simpson, S. J. (2003). Mechanosensory-induced behavioural gregarization in the desert locust *Schistocerca gregaria*. *Journal of Experimental Biology*, 206(22):3991–4002.
- Rossi, J. P. and van Halder, I. (2010). Towards indicators of butterfly biodiversity based on a multiscale landscape description. *Ecological Indicators*, 10(2):452–458.

- Sachs, J. L., Mueller, U. G., Wilcox, T. P., and Bull, J. J. (2004). The Quarterly Review of Biology. *THE QUARTERLY REVIEW OF BIOLOGY*, 79.
- Schoener, T. W. (2011). The Newest Synthesis: Understanding the Interplay of Evolutionary and Ecological Dynamics. *Science*, 331(6016):426–429.
- Seidelmann, K. and Ferenz, H.-J. (2002). Courtship inhibition pheromone in desert locusts, *Schistocerca gregaria*. *Journal of Insect Physiology*, 48(11):991–996.
- Shibamoto, T., Horiuchi, M., and Umamo, K. (2007). Composition of the Young Green Barley and Wheat Leaves. *Journal of Essential Oil Research*, 19(2):134–137.
- Sinclair, A. R. E. (1977). The African buffalo; a study of resource limitation of populations. *University of Chicago Press, Chicago, USA*. Publisher: Chicago, Ill.(USA) Univ. of Chicago Press.
- Smaldino, P. E., Schank, J. C., and McElreath, R. (2013). Increased Costs of Cooperation Help Cooperators in the Long Run. *The American Naturalist*, 181(4):451–463.
- Song, H. (2011). Density-Dependent Phase Polyphenism in Nonmodel Locusts: A Minireview. *Psyche: A Journal of Entomology*, 2011:1–16.
- Stride, B., Shah, A., and Sadeed, S. (2010). Recent history of Moroccan locust control and implementation of mechanical control methods in northern Afghanistan. *International Journal of Pest Management*. Publisher: Taylor & Francis Group.
- Sword, G. A., Lorch, P. D., and Gwynne, D. T. (2005). Migratory bands give crickets protection. *Nature*, 433(7027):703–703.
- Symmons, P. M. and Cressman, K. (2001). Desert Locust Guidelines 1. Biology and behaviour. *FAO, Rome*, page 25.
- Syu, M.-J. (2001). Biological production of 2,3-butanediol. *Applied Microbiology and Biotechnology*, 55(1):10–18.
- Talukdar, S., Eibek, K. U., Akhter, S., Ziaul, S., Towfiqul Islam, A. R. M., and Mallick, J. (2021). Modeling fragmentation probability of land-use and land-cover using the bagging, random forest and random subspace in the Teesta River Basin, Bangladesh. *Ecological Indicators*, 126:107612.
- Tirard, C., Abbadie, L., Laloi, D., and Koubbi, P. (2016). *Ecologie*. Dunod.
- Tisue, S. and Wilensky, U. (1999). Center for Connected Learning and Computer-Based Modeling Northwestern University, Evanston, Illinois. *NetLogo: A Simple Environment for Modeling Complexity*, Citeseer. Publisher: Citeseer.
- Torto, B., Kirwa, H., Kihika, R., and Niassy, S. (2021). Odor composition of field versus laboratory desert locust populations. *Journal of Insect Physiology*, 134:104296.
- Torto, B., Njagi, P. G. N., Hassanali, A., and Amiani, H. (1996). Aggregation pheromone system of nymphal gregarious desert locust, *Schistocerca gregaria* (forskal). *Journal of Chemical Ecology*, 22(12):2273–2281.
- Torto, B., Obeng-Ofori, D., Njagi, P. G. N., Hassanali, A., and Amiani, H. (1994). Aggregation pheromone system of adult gregarious desert locust *Schistocerca gregaria* (forskal). *Journal of Chemical Ecology*, 20(7):1749–1762.
- Tsyplenkov, E. (1953). Migration of the asiatic locusta and their dependence on temperature and other conditions. *Diss. Leningrad. Inst. Zashch. Rast.*
- Unelius, C. R., El-Sayed, A. M., Twidle, A. M., Stringer, L. D., Manning, L. M., Sullivan, T. E. S., Brown, R. L., and Noble, A. D. L. (2014). Volatiles from green-

- lipped mussel as a lead to vespid wasp attractants. *Journal of Applied Entomology*, 138(1-2):87–95.
- Uvarov, B. (1921). A revision of the genus *Locusta*, L.(= *Pachytylus*, Fieb.), with a new theory as to the periodicity and migrations of locusts. *Bulletin of entomological Research*, 12(2):135–163. Publisher: Cambridge University Press.
- Uvarov, B. (1966). Grasshoppers and locusts. A handbook of general acridology. Volume I. Anatomy, physiology, development, phase polymorphism, introduction to taxonomy. *Centre for Overseas Pest Research*, 1(25).
- Uvarov, B. (1977). Grasshoppers and locusts. A handbook of general acridology Vol. 2. Behaviour, ecology, biogeography, population dynamics. *Centre for Overseas Pest Research*, 2. Publisher: Centre for Overseas Pest Research.
- Vasil'ev, K. (1962). Italian locust (*Calliptamus italicus*) in Central Kazakhstan. *Proc. All-Union Institute for Plant Protection*, 7:123–190.
- Vicsek, T. and Zafeiris, A. (2012). Collective motion. *Physics Reports*, 517(3-4):71–140.
- Webber, Q. M. R. and Vander Wal, E. (2018). An evolutionary framework outlining the integration of individual social and spatial ecology. *Journal of Animal Ecology*, 87(1):113–127. _eprint: <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/pdf/10.1111/1365-2656.12773>.
- Wei, J., Shao, W., Cao, M., Ge, J., Yang, P., Chen, L., Wang, X., and Kang, L. (2019). Phenylacetone nitrile in locusts facilitates an antipredator defense by acting as an olfactory aposematic signal and cyanide precursor. *Science Advances*, 5(1):eaav5495. Publisher: American Association for the Advancement of Science Section: Research Article.
- West, S. A., Griffin, A. S., and Gardner, A. (2007). Social semantics: altruism, cooperation, mutualism, strong reciprocity and group selection. *Journal of Evolutionary Biology*, 20(2):415–432. _eprint: <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/pdf/10.1111/j.1420-9101.2006.01258.x>.
- Wilson, K., Thomas, M. B., Blanford, S., Doggett, M., Simpson, S. J., and Moore, S. L. (2002). Coping with crowds: Density-dependent disease resistance in desert locusts. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 99(8):5471–5475.
- Wu, J. and Lu, J. (2019). Landscape patterns regulate non-point source nutrient pollution in an agricultural watershed. *Science of The Total Environment*, 669:377–388.
- Yacout, M., Elansary, H., Salem, M., and Ashmawy, N. (2012). Chemical composition, antibacterial and antioxidant activities of leaves essential oils from *Syzygium cumini*, pages 144–152.
- Yule, W. . H. L. J. (1959). Observations on migration of hopper bands of the red locust (*Nomadacris septemfasciata* Serville) in an outbreak area. *Journal of the Entomological Society of Southern Africa*, 22(1):233–244. Publisher: Entomological Society of South Africa (ESSA).
- Zhang, L., Lecoq, M., Latchininsky, A., and Hunter, D. (2019). Locust and Grasshopper Management. *Annual Review of Entomology*, 64(1):15–34.

*Des fèces pour les gouverner tous, un locuste pour les trouver.
Des fèces pour les amener tous et dans les ténèbres les lier.*

- Le Seigneur des Locustes, La Grégarité de l'Anneau.

Résumé : Le polyphénisme de phase est une forme extrême de plasticité phénotypique densité-dépendante exprimée par une vingtaine d'espèces de criquets de la famille des Acrididae, nommées *locustes*. Les locustes présentent deux phénotypes extrêmes : la “phase solitaire” et la “phase grégaire”, possédant des caractéristiques très différentes. Les deux phases se distinguent notamment par leur mode de vie : les locustes solitaires vont adopter un comportement sédentaire et cryptique, tandis que les grégaires vont se rassembler et se déplacer de manière coordonnée sur de longues distances, sous forme de bandes de larves ou d'essaims d'imagos dévastateurs. Dans cette thèse, nous nous intéressons à cet aspect particulier du polyphénisme de phase : les mouvements collectifs des individus grégaires, que nous étudierons sous différentes échelles spatio-temporelles.

Une première partie de ces travaux de thèse vise à explorer l'impact de la variabilité spatiale de la ressource sur la recherche collective de nourriture à une échelle spatio-temporelle courte, correspondant à la distance parcourue par une bande larvaire grégaire en quelques heures de marche (< 100 m). Pour cela, nous avons développé un modèle à base d'agents, permettant de représenter les interactions locales entre individus et avec la végétation, à une échelle temporelle de l'ordre de 10s. Sur une grande variété de paysages, nous avons étudié sous quelles conditions le groupe sera avantage par rapport à des larves solitaires en terme de recherche de nourriture. Nos résultats soulignent l'importance de l'alignement au sein du groupe pour optimiser la recherche de nourriture, et montrent que certains paysages où la ressource est agrégée et peu abondante (occupant moins de 40% de l'espace) avantagent les grégaires.

Une seconde partie explore l'hypothèse d'un effet attractif des fèces sur les locustes grégaires, qui pourrait notamment permettre aux larves grégaires s'étant perdues de retrouver facilement la trace du groupe. Un tel effet pourrait assurer une meilleure cohésion du groupe sur une échelle spatio-temporelle plus grande (de l'ordre de la journée, pour une distance supérieure à 100m). Pour cela, nous avons réalisé des tests olfactifs comportementaux en laboratoire sur des larves au stade L3 du criquet pèlerin, *Schistocerca gregaria*, en présence de fèces de plusieurs classes d'âge (1h ou 24h). Nous avons également effectué des analyses chimiques (GC-MS) afin d'explorer quels composés organiques volatils étaient émis par les fèces de larves de locustes. Nos résultats montrent un effet attractif des fèces de 1h et de 24h sur les larves, suggérant que l'effet pourrait durer au moins sur une journée et ainsi permettre à des individus retardataires de retrouver la trace du groupe.

Nous discutons enfin des implications possibles de ces résultats dans le contexte de l'émergence du polyphénisme de phase des locustes et des perspectives pour de futures études sur le sujet. Au vu de nos résultats de modélisation, et sachant qu'un environnement variable favorise l'apparition de plasticité phénotypique, la variabilité de la ressource pourrait être un des facteurs favorisant l'émergence du polyphénisme de phase. Des modèles d'optimum évolutif pourraient démontrer l'intérêt du polyphénisme, permettant de vivre isolé ou en groupe en fonction de la variabilité de la ressource. Des modèles à base d'agent démogénétique permettraient d'étudier l'influence de la variabilité spatiale et temporelle de la ressource sur l'émergence et l'évolution du polyphénisme de phase, au travers du seuil de grégarisation des locustes. La prise en compte de l'effet attractif des fèces, assurant une meilleure cohésion du groupe, pourrait avoir des implications sur les résultats d'un tel modèle. Ces futurs travaux permettraient de vérifier si l'évolution du polyphénisme de phase résulte d'interactions à des échelles spatio-temporelles variables.

Mots-clés : Plasticité phénotypique, polyphénisme de phase, locustes, mouvements collectifs, modélisation à base d'agents, tests olfactométriques

Abstract: Phase polyphenism is an extreme form of density-dependent phenotypic plasticity expressed by about 20 species of grasshoppers of the Acrididae family, named *locusts*. Locusts present two extreme phenotypes: the “solitarious phase” and the “gregarious phase”, showing very different characteristics. The two phases are distinguished in particular by their way of life: solitarious locusts will adopt a sedentary and cryptic behaviour, while the gregarious ones will gather and move in a coordinated way over long distances, as devastating bands of nymph or swarms of imagos. In this thesis, we focus on this particular aspect of phase polyphenism: the collective movements of gregarious individuals, which we will study under different spatio-temporal scales.

The first part of this thesis aims to explore the impact of spatial variability of resources on collective foraging at a short spatiotemporal scale, corresponding to the distance covered by a gregarious nymphs band in a few hours of walking (< 100 m). For this purpose, we developed an agent-based model, allowing to represent local interactions between individuals and with vegetation, at a temporal scale of 10s. On a large variety of landscapes, we studied under which conditions the group will have an advantage over solitarious nymphs in terms of foraging. Our results highlight the importance of alignment within the band to optimize foraging, and show that certain landscapes where the resource is aggregated and sparse (occupying less than 40% of space) favor gregarious individuals.

A second part explores the hypothesis of an attractive effect of faeces on gregarious locusts, which could notably allow gregarious nymphs that got lost to easily find the group's trace. Such an effect could ensure a better cohesion of the group on a larger spatio-temporal scale (of the order of the day, for a distance higher than 100m). To this end, we performed behavioural olfactory assays in the laboratory on L3-stage nymphs of the desert locust, *Schistocerca gregaria*, in the presence of faeces from several age classes (1h or 24h). We also performed chemical analyses (GC-MS) to explore which volatile organic compounds were emitted from nymphs faeces. Our results show an attractive effect of the 1h and 24h faeces on the nymphs, suggesting that the effect could last for at least one day and thus allow latecomers individuals to find the group's trace.

Finally, we discuss the possible implications of these results in the context of the emergence of locusts' phase polyphenism, and prospects for future studies on the subject at higher spatiotemporal scales. Given our modeling results, and knowing that a variable environment favors the emergence of phenotypic plasticity, resource variability could be one of the factors favoring the emergence of phase polyphenism. Evolutionary optimum models could demonstrate the benefits of polyphenism, allowing to live isolated or in groups according to the variability of the resources. Demogenetic agent-based models would allow to study the influence of spatial and temporal variability of the resource on the emergence and evolution of phase polyphenism, through the locust gregarization threshold. Taking into account the attractive effect of feces, ensuring better group cohesion, could have implications on the results of such a model. This future work would test whether the evolution of phase polyphenism results from interactions at varying spatiotemporal scales.

Keywords : Phenotypic plasticity, phase polyphenism, locusts, collective movements, agent-based modeling, olfactometric testing