



Université
de Toulouse

THÈSE

En vue de l'obtention du

DOCTORAT DE L'UNIVERSITÉ DE TOULOUSE

Délivré par : *l'Université Toulouse 3 Paul Sabatier (UT3 Paul Sabatier)*

Présentée et soutenue le *13/11/2015* par :

SYLVAIN TOULET

**Déplacements collectifs auto-organisés : décision
individuelle et transfert d'information**

JURY

RICHARD BON	Maître de Conférences	Directeur de thèse
OLIVIER DAUCHOT	Directeur de Recherches	Rapporteur
F.-X. DECHAUME-MONCHARMONT	Maître de Conférences	Examineur
CLAIRE DETRAIN	Directrice de Recherches	Rapporteuse
RICHARD FOURNIER	Professeur d'Université	Examineur
IRENE GIARDINA	Professeure Associée	Rapporteuse
FERNANDO PERUANI	Maître de Conférences	Directeur de thèse
ODILE PETIT	Directrice de Recherches	Examinatrice

École doctorale et spécialité :

SEVAB : Écologie, biodiversité et évolution

Unité de Recherche :

Centre de Recherches sur la Cognition Animale (UMR 5169)

Directeur(s) de Thèse :

Richard BON et Fernando PERUANI

Rapporteurs :

Olivier DAUCHOT, Claire DETRAIN et Irene GIARDINA

À mon père dont j'espère un jour égaler la sagesse.

À ma mère à qui je dois tout.

Et bien sûr à Toi sans qui je ne suis rien.

Avant-propos

"If we don't want to define ourselves by things as superficial as our appearances, we're stuck with the revolting alternative of being judged by our actions."

— Ellen DeGeneres

De nombreuses années de travail collectif ont été nécessaires pour permettre à ce manuscrit de voir le jour. Même si ce document représente l'aboutissement et la synthèse des trois dernières années correspondant au calendrier officiel de ma thèse, la genèse de ces travaux se trouve plus en amont dans le temps, en été 2009, lorsque je suis arrivé au Centre de Recherches sur la Cognition Animale pour réaliser un stage d'été. Je n'ai plus vraiment quitté le laboratoire depuis et ce sont les rencontres et les collaborations qui y sont nées qui ont permis "l'accouchement" de ce manuscrit de thèse. Je m'exprimerai donc, dans le texte qui suit à la première personne du singulier, mais aussi du pluriel. Du singulier quand je parlerai en mon nom, ou que je donnerai un avis personnel, car c'est la définition même d'une thèse que de présenter sa position sur un sujet donné. Du pluriel également, car il m'est inconcevable de présenter les travaux de ces dernières années en me les appropriant sans mentionner

le rôle majeur de mes deux directeurs de thèse, Richard Bon et Fernando Peruani, mais également de Jacques Gautrais et de toutes les personnes dont les avis et les remarques ont participé à l'élaboration et à la réalisation d'un tel travail.

J'ai de nombreux espoirs pour ce travail. J'espère tout d'abord qu'il sera lu et jugé clair et compréhensible. J'espère évidemment qu'il sera apprécié et que les différents concepts et travaux présentés présenteront un intérêt pour la communauté scientifique, notamment pour les futur-e-s étudiant-e-s de thèse qui se retrouveront confrontés aux mêmes types de thématiques. J'espère également que ce travail sera jugé comme un parti pris inachevé ou inexact car c'est ce qui est la base de la réflexion et du débat scientifique : que les propositions théoriques qui y sont formulées soient contredites et à l'origine de travaux futurs.

Je souhaite mentionner que j'ai eu beaucoup de plaisir, au cours des dernières semaines passées à rédiger ce manuscrit, à voyager dans le temps, que ce soit en me replongeant dans d'anciens cahiers pleins de notes diverses, en partant à la recherche de courriers égarés et contenant des informations essentielles ou encore en parcourant de vieux livres ou articles scientifiques. Cette synthèse de tous les travaux auxquels j'ai participé, les présente je l'espère clairement et simplement avec tout le recul qu'il m'était possible d'avoir ¹.

Je souhaite conclure cette courte note en remerciant Claire Detrain, Irene Giardina et Olivier Dauchot qui ont très gentiment accepté d'évaluer ce travail comme rapporteurs ainsi que tous les membres du jury dont je suis honoré de la présence.

1. Même s'il est probable que d'ici quelques années, je sourirai devant le manque de maturité qui transpire de ce manuscrit.

Table des matières

1	Introduction générale	1
1.1	La vie en groupe	5
1.1.1	Agrégation, coûts et bénéfices	5
1.1.2	Cohésion et déplacements collectifs	9
1.2	Utilisation de l'information	12
1.2.1	Qu'est-ce que l'information ?	12
1.2.2	Cas des comportements collectifs	19
1.3	Modélisation des déplacements collectifs	22
1.3.1	Comportements individuels et décisions collectives	22
1.3.2	Cas des transitions lors des déplacements collectifs	25
1.3.3	Effets spatiaux : hypothèses existantes	30
1.4	Objectifs de la thèse	34
2	Méthodologie générale	37
2.1	Modèle biologique	38
2.1.1	Le mouton Mérinos d'Arles (<i>Ovis aries</i>) : généralités	38

2.1.2	Particularités et avantages	39
2.2	Lieu de l'étude	39
2.3	Protocole expérimental	40
2.3.1	Phase d'entraînement	43
2.3.2	Phase d'habituation	44
2.3.3	Phase de tests	45
2.4	Acquisition des données	46
3	Imitation Combined with A Characteristic Stimulus Duration Re-	
	sults in Robust Collective Decision-making	49
3.1	Abstract	52
3.2	Introduction	53
3.3	Materials and Methods	55
3.3.1	Study area and Experiments	55
3.3.2	Sheep training	56
3.3.3	Experimental procedure	57
3.3.4	Data collection and analyses	58
3.3.5	Ethics statement	59
3.4	Results and Discussion	60
3.5	Conclusions	74
3.6	Acknowledgments	76
3.7	Supporting Information	77
3.7.1	Supplementary videos	77

3.7.2	Details on the behavior of sheep.	77
3.7.3	Statistics of the departing and stopping phases.	79
3.7.4	Details on the estimation of the experimental rates	80
3.7.5	Details on the parameter estimation.	81
3.7.6	Details on the calculation of predicted $n_M(t)$	84
3.7.7	Details on the calculation of the commitment (equation (3.3)).	88

4	A new tool to decipher metric versus topological interactions : application to sheep herds	91
4.1	Abstract	96
4.2	Introduction	96
4.3	Models	103
4.3.1	Global Perception Model	103
4.3.2	Classical Metric an Topological Models	104
4.3.3	Generalized metric and topological models and the topometric model	104
4.4	Application to sheep herds	108
4.4.1	Experiments	108
4.4.2	Observables	109
4.4.3	Comparing the outcomes of the models to experimental data .	109
4.5	Discussion	113
4.6	Material and Methods	118
4.6.1	Study area and sheep herd	118

4.6.2	Protocol of training and trials of collective motion	118
4.6.3	Data Collection and analyses	120
4.6.4	Details on the simulations	122
4.7	Aknowledgements	123

5 Vers un modèle spatio-temporel pour les départs et les arrêts collectifs **125**

5.1	Prendre en compte les effets des interactions spatiales sur les réponses individuelles	126
5.1.1	Principe	126
5.1.2	Effets des interactions locales pendant les départs	128
5.1.3	Effets des interactions locales pendant les arrêts	132
5.2	Procédure de simulation avec le modèle	133
5.2.1	État initial	133
5.2.2	Départ de l'initiateur et simulation des départs	133
5.2.3	Arrêt de l'initiateur et simulation des arrêts	134
5.2.4	Résultats des simulations	135
5.3	Ajustement des paramètres et validation du modèle	137
5.3.1	Un grand nombre de paramètres	138
5.3.2	Processus d'estimation des paramètres	139
5.3.3	Validation des valeurs des paramètres	140
5.4	Explorations du modèle	143
5.4.1	Prédire les décisions collectives	143

5.4.2	Départ d'un initiateur vers une cible : Effet de la distance à la cible	144
5.4.3	Départ de plusieurs initiateurs vers deux cibles	146
5.5	Conclusions	152
6	Discussion générale et perspectives	153
6.1	Choix du paradigme expérimental	155
6.1.1	Historique	155
6.1.2	Intérêt du protocole comparé à d'autres	155
6.2	Les stimuli pertinents lors des transitions des déplacements collectifs .	158
6.3	Durée du stimulus et décisions collectives	160
6.3.1	Mécanismes temporels de décision collective	161
6.3.2	Effet de la taille de groupe et du nombre d'individus informés	164
6.3.3	Conclusion	166
6.4	Effet des positions spatiales des individus sur les interactions	166
6.4.1	Choix de la méthode d'analyse	167
6.4.2	Choix des hypothèses métriques et topologiques	168
6.4.3	La proposition du modèle topométrique	169
6.4.4	Application aux groupes de moutons	170
6.4.5	À propos de l'hypothèse topologique	172
6.4.6	Conclusion	173
6.5	Un modèle spatio-temporel des départs et des arrêts	173
6.5.1	La question de l'estimation des paramètres	174

6.5.2	Effet du bord de l'arène	176
6.5.3	Prédictions du modèle	178
6.6	Conclusion	182
Bibliographie		209
Table des Figures		213

Chapitre 1

Introduction générale

"Life is bigger than you – if you can imagine that –. Life isn't something that you possess, it's something that you take part in and that you witness."

— Louis C.K.

L'Homme a depuis toujours – ou du moins depuis qu'il laisse trace de son existence – été fasciné par la nature qui l'entoure. Si cet intérêt a probablement émergé initialement de besoins vitaux comme la nécessité de se nourrir, ce qui implique d'améliorer les techniques de chasse, de pêche ou d'élevage, et s'est ensuite développé grâce à la capacité qu'a l'Homme d'imaginer et de représenter ce qui l'entoure, la curiosité et le besoin de compréhension de la nature sont à l'origine du développement de toutes les sciences. Depuis des millénaires, nous observons et sommes stupéfaits par les regroupements d'animaux et cherchons à comprendre et représenter comment ces groupes se forment (Fig. 1.1).



Figure 1.1 – Exemples de représentation de groupes d’animaux par l’Homme. (a) Troupeau de bisons, peinture rupestre paléolithique (env. -12000 av. J.C.), Grotte de la Covaciella, Espagne (© Locutus Borg). (b) Scène nilotique, mosaïque romaine (env. -100 av. J.C.), Maison du Faune, Pompeii (© Marie-Lan Nguyen). (c) Ruches et abeilles, tiré du *Tacuinum sanitatis* (XIV^{ème} siècle), Europe de l’Ouest. (d) Groupe de martins tristes (*Acridotheres tristis*), paravent peint et orné d’or (Époque Edo, début du XVI^{ème} siècle), Japon. (e) *"Our English Coasts or Strayed Sheep"*, huile sur toile de William Holman Hunt (1852), Tate Britain, Angleterre.

Pline l’Ancien dans les différents livres de son Histoire Naturelle tente déjà une description précise du monde qui nous entoure. Dans ce livre du premier siècle de notre ère, il décrit déjà les "troupe" de mammifères, de poissons ou encore d’insectes en essayant de comprendre leur comportement quotidien. Il écrit notamment à propos des abeilles :

Voici la règle de leur travail : pendant le jour, une garde veille aux portes comme dans les camps ; pendant la nuit on se repose, jusqu’au matin, qu’une abeille éveille les autres en bourdonnant deux ou trois fois, comme si elle sonnait de la trompette. Alors elles s’envolent toutes ensemble, si la journée doit être douce ; elles prévoient en effet les vents et les pluies, et se tiennent renfermées dans leur ruche. Quand le temps est beau (et elles ont aussi la faculté de le deviner), la troupe sort et va se mettre à l’ouvrage : les unes chargent de fleurs leurs pattes, les autres remplissent d’eau leur bouche, et de gouttes tout le duvet de leur corps.

Dans cet extrait, il adresse de nombreuses questions qui sont centrales lorsque l’on étudie le comportement d’animaux vivant en groupes et particulièrement lorsque l’on s’intéresse aux mécanismes impliqués :

- comment les animaux communiquent-ils entre eux ?
- comment les animaux extraient-ils les informations relatives à leur environnement ?
- comment les animaux s’organisent-ils pour parvenir à réaliser leurs tâches ?

Ce qui est d’autant plus intrigant à propos des groupes d’animaux est leur capacité

à se déplacer de manière cohésive et synchrone. Comprendre comment les animaux composant ces groupes, parfois très populeux, arrivent à trouver un accord sur la direction à prendre et la vitesse à adopter fait également partie des mystères qui ont toujours fasciné l'Homme. Les croyances initiales ont longtemps supposé qu'une conscience globale guidait les groupes et permettait aux animaux de se mouvoir ensemble comme une sorte de super-individu. Pline l'Ancien (encore lui) écrivait :

*Les étourneaux ont une manière de voler en troupe qui leur est propre,
et de former une sorte de peloton arrondi, chacun cherchant toujours à
se rapprocher du centre.*

Déjà et même si son analyse paraît aujourd'hui triviale, sont évoquées les idées que le comportement global d'un groupe émergeait à partir des comportements individuels des membres de ce groupe et qu'un des éléments majeurs sous-jacent aux déplacements collectifs est la nature de l'information à laquelle répondent les individus. Ce concept d'information est central dans l'étude des comportements collectifs et sera développé en détail dans la suite de ce manuscrit.

Dans l'introduction de ce manuscrit, nous adresserons la question de l'identification, de l'utilisation et du transfert de l'information lors des déplacements collectifs dans les groupes de vertébrés avec le mouton Mérinos d'Arles (*Ovis aries*) comme modèle. Nous évoquerons dans un premier temps ce qui caractérise la vie en groupe chez les animaux et ce qu'elle implique en termes évolutifs. Puis, nous prendrons le temps de définir ce qu'est l'information, et de déterminer son importance dans l'étude des groupes d'animaux. Nous insisterons notamment sur l'utilisation de l'in-

formation durant les déplacements collectifs, et les différents modèles proposés pour rendre compte des structures collectives associées.

1.1 La vie en groupe

1.1.1 Agrégation, coûts et bénéfices

La définition du groupe que l'on peut trouver dans le dictionnaire propose : *"Le groupe est un ensemble de choses, d'animaux ou de personnes, formant un tout et définis par une caractéristique commune"*. Camazine en 2001 [1] ajoute une dimension spatiale à cette définition : *"Agrégation : tout assemblage d'individus de densité supérieure aux régions avoisinantes"*. La difficulté est donc de déterminer quelle est la caractéristique commune qui permet ces assemblages d'individus. Ce n'est pas chose aisée car dans le règne du vivant, la vie en groupe se retrouve chez une très grande variété d'espèces que ce soit de bactéries, d'insectes, de poissons, d'oiseaux ou encore de mammifères [2–5]. Ce phénomène ubiquitaire dans la nature peut résulter de deux grand types de facteurs : les facteurs non sociaux et les facteurs sociaux.

En effet, dans le cas d'une agrégation non sociale, des groupes d'individus se forment sans qu'il n'y ait aucune interaction entre les individus eux-mêmes. Ces animaux peuvent se retrouver ensemble de manière passive, du fait de forces externes comme les hétérogénéités de l'environnement ou les conditions biotiques (par exemple, la formation d'agrégats de planctons du fait de l'action des courants marins). D'autre part, l'agrégation peut être active, lorsque les individus se déplacent

vers une source d'attraction, comme lorsque plusieurs espèces d'insectes cherchant l'humidité se retrouvent autour des yeux d'un gnou ou, comme lorsque les drosophiles se regroupent pour venir pondre sur les fruits qui pourrissent dans notre cuisine. Dans ces exemples d'agrégations non sociales, il semble clair que les groupes résultant de ces mécanismes peuvent être composés de manière indifférenciée d'individus appartenant à différents taxons.

À l'opposé, il est classiquement proposé que l'agrégation puisse impliquer des composantes sociales : la formation de groupes découle de l'interattraction (attraction mutuelle) réciproque – dans le sens où les individus s'influencent les uns les autres – et symétrique – dans le sens où les stimulations sont de même nature – entre individus [6, 7]. Nous pouvons cependant ajouter que les agrégats peuvent résulter d'interactions ne relevant pas de l'attraction, mais au contraire paradoxalement par le biais d'interactions de répulsion lorsque les individus évitent les autres comme dans le cas particulier des myxobactéries en mouvement [8–10]. La formation et le maintien de la cohésion des groupes peut également découler d'interactions non symétriques lorsqu'elle implique l'action d'individus "leaders" où lorsque cette asymétrie est contrainte par des interactions dépendantes d'effets spatiaux comme nous le développerons plus tard dans ce manuscrit. L'agrégation sociale implique toujours des individus d'une même espèce et émerge du fait d'interactions sociales. Par interactions sociales, on entend la réponse des individus à des stimuli émis par leurs congénères, que ce soit de manière directe ou indirecte [11]. La durée et la composition des groupes ainsi formés sont très dépendantes des espèces considérées.

Certaines comme les espèces d'insectes eusociaux (hyménoptères et termites) sont composées d'individus qui vivent en groupes sous la forme de colonies durant toute leur vie [12], ces individus étant incapables de survivre hors de la colonie. Pour d'autres taxons, les individus forment des groupes dont la composition varie dans le temps. Les individus joignent et quittent les groupes qui peuvent fusionner entre eux ou se scinder en plusieurs sous groupes comme c'est le cas chez les rennes et les éléphants [13–15].

D'un point de vue évolutif, le maintien de l'existence de la grégarité chez de nombreuses espèces animales est traditionnellement expliqué par une balance entre les coûts et les bénéfices associés [16]. En effet, différents types de coûts sont attribués au fait de vivre en groupe : lorsque des individus sont regroupés dans une zone restreinte, il est évident que cela représente un terrain favorable à la transmission des maladies, des parasites ou des infections [17]. De plus, la présence de congénères implique une augmentation des risques de compétition (intraspécifique) pour l'accès aux partenaires sexuels ou aux sites de reproduction. Par ailleurs, la compétition pour la nourriture est aussi accrue que ce soit par compétition par exploitation lorsque la ressource disponible se raréfie du fait de sa consommation par les congénères [18] ou par compétition par interférence lorsque les interactions entre les membres du groupe ont pour effet de réduire le taux d'ingestion des individus [19]. Ainsi, il apparaît qu'un individu isolé sera moins exposé à de tels risques comparé à un autre vivant au sein d'un groupe. D'un point de vue fonctionnel, ce qui est proposé pour expliquer l'existence de la vie en groupe est l'existence d'avantages

évolutifs pouvant compenser les différents coûts [20].

Parmi les bénéfices associés à la vie en groupe, il est proposé qu'un groupe de plusieurs individus est plus performant pour accéder à de nouvelles sources de nourriture, que ce soit pour découvrir et exploiter des ressources ou pour chasser plus efficacement [21]. De plus, être entouré de congénères facilite l'accès à des partenaires sexuels et permet donc d'augmenter le succès reproducteur des membres d'un groupe. Il a également été proposé que la présence d'autres individus pouvait avoir un effet bénéfique sur la capacité des individus à récupérer suite à une maladie, une blessure ou un événement stressant [22,23]. Enfin une des propriétés attribuées à la vie en groupe la plus communément évoquée est une réduction des risques de prédation [24,25]. Cet avantage peut être expliqué par plusieurs facteurs :

- L'effet de dilution de la prédation. Quand le prédateur a une capacité de capture de proie limitée (ce qui est très généralement le cas), la probabilité individuelle pour une proie d'être capturée diminue avec la taille de groupe [26,27]. Il faut noter que cette probabilité dépendra aussi de manière importante de la position des individus au sein du groupe : ceux situés en périphérie auront plus de "chance" d'être capturés par un prédateur [28]. Ainsi Hamilton en 1971 [29] proposait que les groupes d'animaux se forment comme des "troupeaux égoïstes" (*selfish herds*) au sein desquels chaque individu "se protège" des prédateurs en étant entouré d'autres congénères qui seront prédatés à sa place. J'ai volontairement placé la forme active entre guillemets dans la phrase précédente car, bien sûr, cette hypothèse n'implique ni une volonté ni un choix

spécifique de la part des animaux. En effet, Fels et ses collaborateurs ont démontré de manière décalée que l'on pouvait retrouver des résultats similaires avec des groupes de croutons de pain soumis à la prédation de mouettes [30].

- Une meilleure capacité de détection (*many eyes hypothesis*). Les individus d'un groupe sont capables de détecter l'attaque d'un prédateur. La présence de plusieurs individus augmente sensiblement la capacité du groupe à détecter un prédateur [31]. Avec l'augmentation de la taille de groupe, pour maintenir un même niveau de vigilance à l'échelle du groupe, le temps passé par chaque individu à surveiller l'environnement décroît, laissant plus de temps libre pour d'autres activités comme le fourragement ou le soin aux jeunes [32–34].
- L'effet de confusion. Quand un prédateur attaque des individus en groupe, le grand nombre de proies potentielles et leurs déplacements imprévisibles peuvent avoir un effet confusant pour le prédateur qui sera moins efficace pour les capturer [35, 36].

1.1.2 Cohésion et déplacements collectifs

Afin de bénéficier des avantages que nous venons d'évoquer, les animaux grégaires, même si la composition de leurs groupes est flexible, doivent maintenir une certaine cohésion sociale. Cela implique l'existence et la mise en œuvre de mécanismes de cohésion qui permettent aux individus de (i) rester à proximité des congénères, (ii) synchroniser temporellement leurs activités et (iii) prendre des décisions collectives. En effet, si les membres d'un groupe se dispersent et ne restent pas les

uns près des autres, le groupe se scinde et les individus perdront les bénéfices associés. De plus, vivre en groupe implique qu'il y ait une synchronisation temporelle des activités, car si une fraction du groupe est au repos ou en train de fourrager alors qu'une autre fraction entre en déplacement, il est fort probable que la conséquence sera la scission du groupe. Enfin, lorsque les individus d'un groupe sont confrontés à un choix, comme par exemple la direction à prendre lors d'un déplacement, il faudra que parmi toutes les alternatives disponibles, les membres du groupe en sélectionnent une. Afin que la décision collective puisse être prise, il faut qu'elle puisse émerger des décisions individuelles, il existerait donc des "lois" permettant d'unifier le groupe.

Comme évoqué plus haut, des déplacements collectifs cohésifs sont essentiels pour le maintien de la cohésion des groupes et leur permettre de subvenir aux besoins naturels des individus. Ils peuvent être classés en diverses catégories en fonction de la distance parcourue ou des activités associées. Les individus peuvent se déplacer sur de longues distances, par exemple pour atteindre une nouvelle aire à exploiter [37] ou parcourir des distances plus modestes par exemple au sein d'une même aire d'alimentation [38]. On peut distinguer les déplacements réalisés alors que les animaux sont en train de s'alimenter de ceux excluant toute autre activité¹ lors d'un mouvement directionnel vers un lieu spécifique [39]. Il faut noter que les déplacements collectifs peuvent également avoir lieu chez des espèces d'animaux non grégaires dans le cadre de migrations saisonnières [40–43]. Dans ce manuscrit, nous développerons

1. Par exemple, lorsque des herbivores se déplacent à une vitesse élevée, brouter leur est impossible.

le concept de déplacement collectif uniquement concernant les groupes grégaires.

Lorsque l'on tente de donner une définition précise du terme "déplacement collectif", une grande variété de concepts s'entremêle et rend la tâche ardue. En effet, les déplacements collectifs peuvent être classés en différentes catégories quant à leur fonction. Ils peuvent en effet avoir lieu pour éviter un prédateur, rejoindre ou éviter des congénères ou encore rejoindre des zones de repos ou de fourragement [38,44,45]. De plus, des facteurs environnementaux peuvent déclencher ces déplacements ou leur arrêt (température, déplétion de la ressource alimentaire, etc.). Le déplacement d'un groupe peut être provoqué par le départ d'un seul initiateur, mais également par un petit nombre d'individus partant en même temps [46]. Enfin, comme énoncé précédemment, les déplacements collectifs peuvent se dérouler sur des échelles très importantes comme plus modestes [39].

Petit et Bon en 2010 [47] proposent la définition suivante :

Collective movement could therefore be defined as a group of animals that decide to depart/move quite synchronously, move together in the same direction (which implies the animals have a choice between different alternatives) and maintain cohesion until the group stops moving or starts a new activity, all resulting in a change of location. It implies non-independent individual decisions to move and relies on information transfer between group members mediated by behavioural cues or signals, and social responses whose dynamics may be modulated by the ongoing collective movement itself. The environmental physical template (photo-

period, wind, trail or stream) does influence the trajectory of groups, but cannot be the main factor responsible for such movement and collective properties.

Il est clair ici que selon cette définition le déplacement collectif émerge à partir des décisions individuelles des membres du groupe. Ces décisions sont prises à partir de l'information sociale disponible et du transfert de cette information au sein du groupe par le biais de signaux ou d'indices. Beaucoup de concepts sont introduits ici et je vais, avant de les développer un peu plus, les définir et m'intéresser plus particulièrement à la notion d'*information* dans la partie qui suit.

1.2 Utilisation de l'information

Le concept d'information est un concept central en biologie et particulièrement lorsque l'on s'intéresse aux comportements collectifs et aux prises de décisions. Dans le chapitre qui suit, je vais tenter d'apporter une définition de ce qu'est l'information en biologie en détaillant les différents types d'informations auxquels sont confrontés les animaux en particulier lorsqu'ils sont en groupe et se déplacent.

1.2.1 Qu'est-ce que l'information ?

Etymologiquement parlant, le terme d'information (issu du latin *informatio*) est associé à l'action de façonner, de fabriquer, de former quelque chose. La définition que l'on peut en trouver dans différents dictionnaires est très vague car c'est un terme pertinent dans de très nombreux domaines, avec à chaque fois un sens

précis fortement dépendant du contexte. En effet, d'une manière générale, l'information correspond à la transmission des faits et des événements qui concernent notre Monde. En droit, c'est une enquête menée suite à un crime ou un délit. En informatique, on la définit comme un élément de connaissance susceptible d'être représenté à l'aide de conventions. Et en biologie? Là encore, l'information peut recouvrir de très nombreux et différents concepts. Les gènes que nous portons et transmettons à notre descendance ne sont-ils pas une information? Les chaînes de réactions moléculaires aboutissant à la libération d'un composé produit par certaines cellules de notre corps ne sont-elles pas des informations? Ce composé ne servira-t-il pas d'information à son tour pour un organe? A l'échelle qui m'intéresse dans ce travail de thèse, l'information se situe au niveau des individus. Lorsque l'on étudie le comportement animal sans utiliser d'outils tels que des électroencéphalogrammes ou d'électrophysiologie, il est difficile de déterminer si un individu a perçu ou non une information. On fait l'hypothèse que l'information peut déclencher une réponse comportementale de la part des individus receveurs et que ce changement comportemental reflète la perception de l'information. Ainsi, il est clair que lorsque j'aborde la notion de mécanismes sous-jacents aux comportements collectifs, le terme de "mécanismes sous-jacents" peut s'appliquer par exemple aux circuits neuronaux impliqués ou encore aux processus moléculaires mis en œuvre. Cependant, ici, par ce terme, je parle des mécanismes/des comportements que l'on observe au niveau de l'individu. A l'échelle d'un animal donc, l'information – d'un point de vue biologique – peut prendre de très nombreuses formes. D'une manière générale, je définirais le

terme d'information comme *une connaissance sur un sujet donné, échangée entre une source et un individu récepteur et qui diminue l'incertitude du récepteur au sujet de la source ou d'une composante de l'environnement* [48,49]. Cette définition bien que vague, permet de généraliser et de s'adapter aux différents cas que nous pouvons rencontrer, que ce soit par la grande variété de récepteurs ou de "sources" que l'on peut trouver dans la nature.

Différents types de récepteurs

Avec la grande variété d'animaux que l'on trouve dans la nature, vient une grande variété de capteurs sensoriels et de vecteurs possibles pour capter l'information. En effet, que ce soit les systèmes visuels, auditifs ou olfactifs, présents chez de très nombreuses espèces animales, les antennes, qui permettent de détecter la présence de composés chimiques et qui sont présentes chez de nombreuses espèces d'insectes [50,51] ou encore la ligne latérale présente chez de nombreuses espèces de poissons pour capter les différences de pression [52], tous ces systèmes (dont la liste faite ici est non exhaustive) permettent aux animaux de capter des informations pertinentes afin d'adapter leur réponse comportementale.

Différents types de sources

Comme il existe une grande variété de vecteurs par lesquels l'information peut transiter, il existe un très grand nombre de sources potentielles d'information. En effet, un individu peut prélever l'information directement de son environnement, par exemple en estimant la quantité ou la qualité d'une source de nourriture ou celle d'un

habitat pour la reproduction. L'information peut également avoir une provenance sociale lorsqu'elle vient d'autres individus qu'ils appartiennent à la même espèce ou non. Ainsi, la présence de congénères constitue dans certains cas une information sur la présence de compétiteurs pour une ressource donnée en un lieu donné. La présence d'individus d'autres espèces peut correspondre à une information sur la présence de proies potentielles ou à l'opposé sur la présence de prédateurs. De plus, l'accès à ces diverses informations, par exemple sur la présence d'autres individus peut se faire d'une manière directe (l'animal détecte les autres) ou de manière indirecte, lorsque les autres animaux laissent des traces de leur passage ou de leur présence, comme par exemple des déjections de prédateurs qui vont représenter une information aversive pour certaines espèces proies [53].

Différents types d'informations

On peut caractériser l'information selon ses caractéristiques en termes de disponibilité pour les individus, mais également selon la manière dont cette information est rendue disponible (Fig. 1.2).

- (a) L'information est dite privée lorsqu'elle n'est détenue et acquise que par un seul individu, comme par exemple l'information que représente la mémoire du chemin parcouru lors de la recherche de nourriture chez la fourmi *Lasius niger* [54], ou l'expérience d'avoir déjà consommé une ressource alimentaire afin d'en déterminer la qualité [55]. Cette information peut être acquise *via* des tactiques d'apprentissage de type *essais-erreurs* en interagissant avec l'environnement

physique afin d'en évaluer la qualité.

(b) L'information est dite publique lorsqu'elle désigne une information qui peut être acquise en assistant aux interactions des congénères avec l'environnement. Cela présente un avantage pour le receveur de l'information car il peut bénéficier des "erreurs" de ses congénères qui permettent d'accroître sa connaissance de l'environnement, sans en pâtir personnellement [56]. Lorsqu'un individu reçoit une information publique, elle peut avoir été émise sous la forme d'un signal ou d'un indice².

— Un signal représente un trait ou un comportement permettant de transmettre une information et ayant été sélectionné spécifiquement pour cela. Cela implique que les individus receveurs disposent d'organes et de structures sensorielles spécifiques permettant la réception et le traitement de ce signal. Le signal provoque chez l'individu receveur une réponse comportementale "adaptée" ou spécifique au signal. Parce que l'émission de ce signal représente un coût pour l'individu "source", la réponse comportementale du receveur avantagerait l'émetteur [57, 58]. Ces signaux peuvent être indirects comme lorsque les fourmis forment des pistes de phéromones lorsqu'elles vont fourrager et que leur congénères modifient leur comportement en rencontrant la piste [59]. A l'opposé, ces signaux peuvent être transmis directement d'un individu à l'autre que ce soit lorsqu'une abeille revient à la ruche après avoir découvert une source de nour-

2. *signal* et *cue* dans la littérature anglophone des sciences du comportement et en particulier en écologie comportementale

riture et informe ses congénères sur sa position en effectuant une "danse" très stéréotypée [60, 61] ou lorsqu'un gorille émet des grognements pour recruter ses congénères avant de quitter ensemble une aire de repos [62]. Lorsque le signal émis est dirigé particulièrement vers un autre individu et que les deux individus bénéficient de cette transmission d'information, on parle de communication vraie³ [63]. Notons que le signal peut parfois être destiné à des individus d'une autre espèce. Dans les cas d'aposématisme, des animaux émettent un signal d'avertissement très perceptible afin d'"avertir" les prédateurs qu'ils représentent un danger pour eux car ils sont toxiques ou mauvais à consommer. Ce signal est généralement visuel (forte coloration), sonore ou chimique [64].

— Un indice est un élément de l'environnement qui peut être utilisé par les animaux comme un guide pour les comportements à adopter [58]. Ce concept a été introduit par Lorenz en 1939 [65]. La distinction fondamentale entre un signal et un indice est que le premier a été sélectionné spécifiquement pour transmettre une information alors que la transmission d'information qui a lieu au travers d'un indice est "incidente" et non dirigée particulièrement vers un individu [66]. Un exemple permet de mieux comprendre la distinction entre un signal et un indice. Les crotales lorsqu'ils se déplacent laissent par frottement sur le sol une trace de leur passage. Cette trace contient des composés chimiques formant

3. La communication au sens large correspond à la transmission d'information depuis un émetteur à un récepteur, définition qui s'applique au delà des groupes animaux et même au delà de la biologie, voir [49].

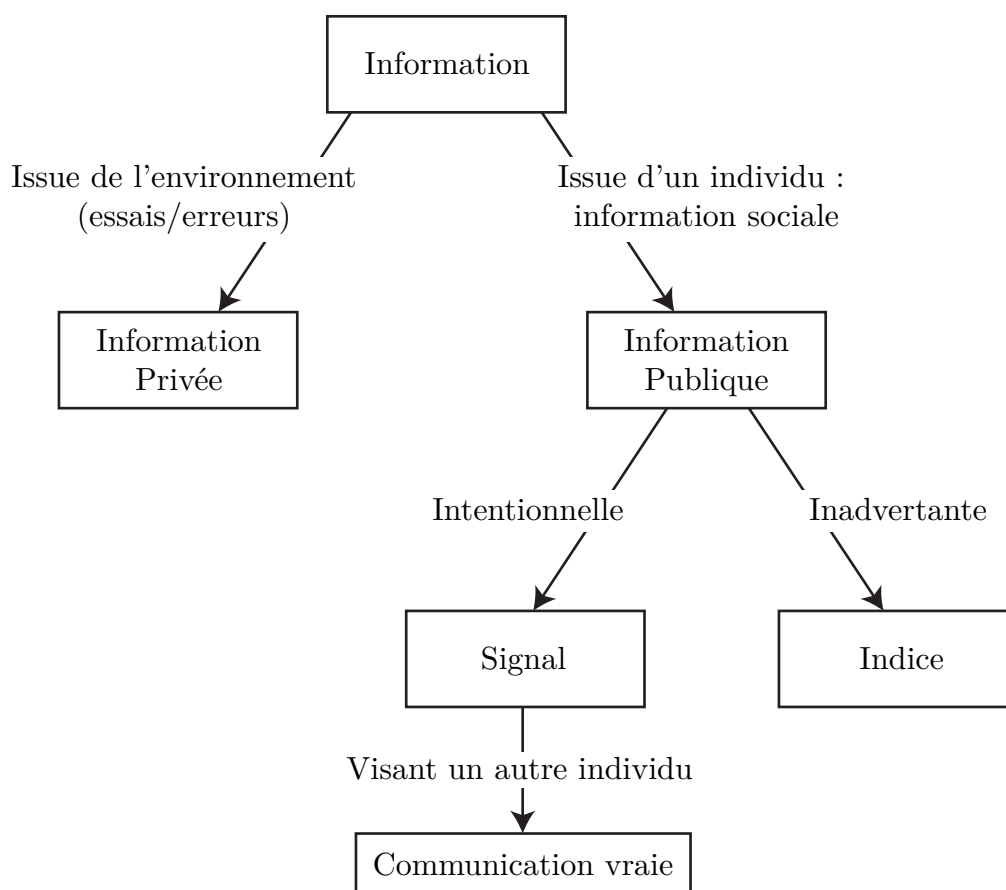


Figure 1.2 – Les différents types d'informations en éthologie. Cette figure synthétise les concepts développés dans la section 1.2.1. Adapté de [56].

une odeur. D'autres crotales peuvent utiliser cette piste chimique pour décider de l'endroit où chasser [67]. Ainsi, cette odeur qui n'a pas été sélectionnée pour indiquer la présence des crotales à leurs congénères et qui est déposée de manière incidente est utilisée par les autres et peut modifier leur réponse comportementale. Les indices ne concernent pas forcément des individus d'une même espèce et n'impliquent pas toujours un bénéfice pour les deux parties. Par exemple, les moustiques lorsqu'ils cherchent une victime sur laquelle prélever du sang pour se nourrir sont capables de détecter les gradients de CO_2 pour se diriger [68]. Or, du fait de notre activité métabolique, nous produisons du CO_2 que les moustiques peuvent utiliser comme indice pour nous localiser. Il est clair que dans ce cas, l'émission de CO_2 n'est pas un signal, personne n'étant friand des piqûres de moustiques.

1.2.2 Cas des comportements collectifs

Lorsque les animaux vivent en groupes, comme nous l'avons vu précédemment, cela implique qu'ils doivent être capables de prendre des décisions collectives cohésives et donc d'adopter des comportements synchrones et similaires [69]. Se pose alors la question de savoir quelles sont les informations utilisées par les individus membres d'un groupe et comment s'effectuent les transferts d'information entre individus. Comme pour des individus solitaires, les individus en groupes peuvent utiliser l'information privée dont ils disposent, mais des décisions individuelles co-

ordonnées ne peuvent être prises que par l'utilisation d'information publique. Les membres d'un groupe bénéficient ainsi grandement de la présence des congénères qui, par leur comportement (des signaux ou des indices) enrichissent leur connaissance de l'environnement. Les comportements collectifs des groupes sont à l'origine de structures impressionnantes que ce soit les constructions collectives comme les nids des insectes sociaux [70], les formations qui apparaissent lorsque les animaux se nourrissent en groupe [71] ou encore les patterns spatio-temporels qui apparaissent chez les groupes en déplacement [72] (Fig. 1.3). La manière dont les groupes parviennent à produire de telles structures est toujours un sujet de grand intérêt. En effet, les individus dont la taille est généralement très restreinte par rapport à celle des structures qu'ils créent ne peuvent pas avoir accès à une information globale leur permettant d'adapter leur comportement. Il n'existe pas non plus d'individu "chef d'orchestre" qui va envoyer des signaux à ses congénères pour qu'ils modifient leur comportement en fonction de la tâche à réaliser.

Un concept majeur qui s'impose lorsque l'on adresse ce type de question est celui de l'auto-organisation. Ce concept propose notamment que les structures collectives complexes émergent à partir des interactions locales entre individus [1]. Ces interactions signifient qu'il existe une fonction stimulus/réponse dans laquelle le rôle des individus est majeur évidemment en ce qui concerne la réponse, mais également les stimuli.

Les individus modulent leur comportement en fonction des stimuli qu'ils perçoivent. L'occurrence de la réponse de ces individus va dépendre de l'intensité du

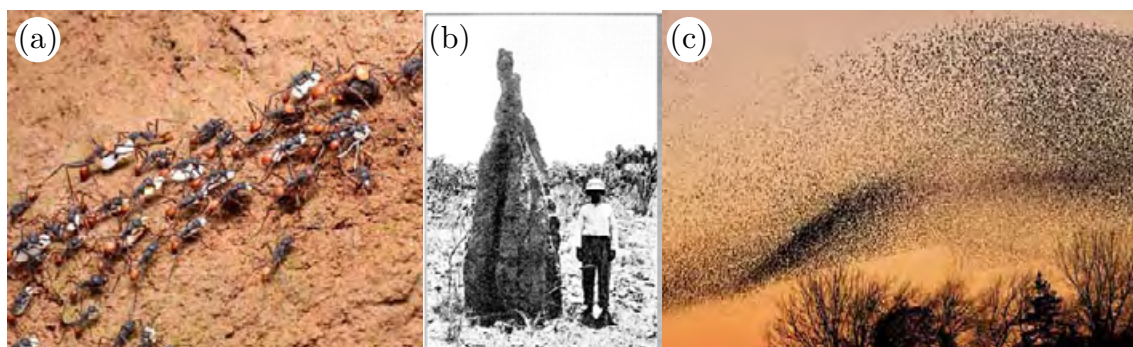


Figure 1.3 – Structures émergentes de comportements collectifs. (a) Colonne de fourmis légionnaires *Eciton burchelli* ramenant leur butin (des larves) après un raid sur un nid de guêpes (© Geoff Gallice, 2011). (b) Structure épigée d'un nid de termites sur l'île du Prince de Galles, Déroit de Torrès, Australie (extrait de *The Popular Science Monthly*, Vol. 85, 1914). (c) Vol d'étourneaux *Sturnus vulgaris* à Gretna, UK (© Walter Baxter, 2011).

stimulus. Les membres du groupe vont réagir de manière non déterministe aux stimuli.

Cependant, les individus sont eux-mêmes des agents qui produisent et modifient les stimuli. Ainsi, leurs nombreuses réponses comportementales vont modifier les stimuli pertinents qui peuvent à leur tour modifier les réponses comportementales et ainsi de suite ayant pour effet d'amplifier l'effet des stimuli sur les individus. Nous sommes donc ici dans un cas où l'information peut consister en la réponse comportementale des individus, à l'effet de ce comportement sur l'environnement ou encore simplement à leur présence.

Cette réponse individuelle va modifier à son tour l'information, permettant aux membres du groupe de se synchroniser et de mettre en place les structures complexes que l'on observe au niveau collectif. Par exemple, dans le cas des constructions collectives ou des agrégations de cadavres chez les insectes sociaux [73–75], on y

associe le principe de stigmergie [76]. Selon ce principe, la structure en construction est un stimulus pour les comportements de construction. Les individus modifient leur comportement de construction en fonction de la structure locale. Les actes de construction qui en découlent vont à leur tour modifier la structure locale. Selon ce principe d'auto-organisation, les interactions entre individus se font *via* les indices que représentent les actes de construction passés.

1.3 Modélisation des déplacements collectifs

Comme nous l'avons vu précédemment dans la partie 1.1.2, les déplacements collectifs impliquent la mise en œuvre de mécanismes particuliers qui permettent de maintenir la cohésion des groupes comme c'est le cas lorsque les animaux sont en phase d'alimentation ou au repos [77].

1.3.1 Comportements individuels et décisions collectives

Que ce soit durant les transitions entre les phases d'arrêt et les phases de déplacement ou pendant le déplacement, les règles de comportement individuel permettent aux individus de rester cohésifs et synchrones [1] et donc de prendre une décision collective sur la direction et la vitesse à adopter pour le déplacement, mais également sur quand partir et s'arrêter. L'allélomimétisme est un processus qui consiste à adopter (à imiter) le même comportement que ses congénères. Il s'agit d'un mécanisme comportemental important dans l'organisation des activités collectives [78]. Cela se traduit par l'augmentation de la probabilité d'entrer dans un état ou un

comportement donné avec le nombre de congénères dans cet état ou réalisant ce comportement et permet l'apparition de synchronie sociale. Considérer ce type de processus pour rendre compte des patterns observés lors de déplacements collectifs a été à l'origine de nombreux travaux théoriques⁴ issus de la physique. Ces études théoriques suggèrent que des règles d'interaction ou d'imitation "simples" sont suffisantes pour permettre l'émergence des structures collectives auto-organisées [79–83].

Des règles de déplacement en rapport avec les congénères, qualifiées d'interactions du type *attraction*, *répulsion* ou *alignement* sont – selon ces modèles – les règles comportementales qui permettent d'assurer la coordination durant les déplacements collectifs [84, 85]. Selon un modèle développé sur les bancs de poissons par Aoki en 1982 [86], ces interactions dépendent de la position spatiale des congénères autour d'un individu focal. Ainsi, les travaux suivants visant à modéliser les déplacements d'animaux [81, 87–89] considèrent que les réponses des individus se font sous la forme de *forces sociales* qui vont dépendre de la position des voisins (Fig. 1.4).

Donc selon ces modèles, trois règles "simples" s'appliquent :

- Si je suis proche d'un congénère, je m'en éloigne pour maintenir une distance minimale entre nous,
- Si un congénère se trouve loin de moi, je m'en approche pour qu'il ne soit pas au delà d'une distance maximale,
- Si un congénère se trouve entre les distances minimales et maximales définies avant, je m'aligne avec lui.

4. Par travail théorique, je parle du type d'études qui ont émergé récemment, notamment en physique statistique et qui sont à l'origine du développement de modèles théoriques qui visent à reproduire les phénomènes collectifs à partir de règles d'interaction entre les individus.

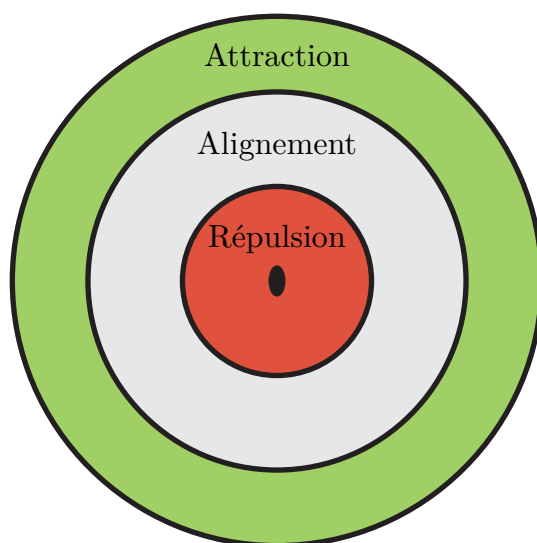


Figure 1.4 – Représentation des trois zones d'interaction. L'individu focal est représenté au centre avec autour de lui, les trois zones qui définissent sa réponse comportementale aux individus s'y trouvant. En rouge : répulsion, en gris : alignement et en vert : attraction. Adapté de [81].

Ces règles "simples" permettent, selon ces modèles, de maintenir la cohésion spatiale des groupes et de reproduire les patterns complexes observés par exemple chez les poissons [90]. J'ai placé à plusieurs reprises le mot *simple* entre guillemets car il faut noter que si les réponses individuelles apparaissent simples (*je me rapproche, je m'éloigne, je m'aligne*), elles mettent en œuvre des processus cognitifs complexes comme l'évaluation de la distance, de l'orientation ou encore de la vitesse des congénères.

La plupart des travaux théoriques qui traitent des déplacements collectifs s'intéressent à des groupes déjà en mouvement ce qui ne représente qu'une partie du phénomène, rares étant les espèces qui sont tout le temps en mouvement excepté

certaines espèces de poissons [47]. Ces modèles infèrent aussi la plupart du temps les comportements individuels à partir des observations collectives, ce qui pose le problème de la validation. Des mécanismes individuels différents pouvant produire des résultats collectifs identiques. Pour aborder des phénomènes où les comportements individuels allélomimétiques sont prépondérants, il semble crucial pour quantifier ces processus de posséder des relevés comportementaux individuels. Cela est primordial en particulier lorsque l'on s'intéresse aux transitions entre les phases d'arrêt et de mouvement (départs et arrêts collectifs).

1.3.2 Cas des transitions lors des déplacements collectifs

Les transitions entre l'arrêt et le mouvement sont des instants cruciaux pour le maintien de la cohésion des groupes. Quand un individu initie un changement d'état comportemental, il faut que ce changement d'état puisse "contagier" tous les membres du groupe pour qu'une transition collective d'état s'opère [91]. De nombreux travaux ont été consacrés à la caractérisation de l'individu initiateur couramment appelé le *leader*.

Concept de leadership

Ce concept a été discuté dans des phénomènes qui vont au-delà des déplacements collectifs. On peut simplement considérer que le leader est le premier individu du groupe à changer d'activité [92]. En ce qui concerne les déplacements collectifs, considérer qu'un leader n'existe que parce qu'il est suivi par ses congénères relève

de la tautologie [93], mais un leader ne peut être considéré comme tel que s'il est suivi, c'est-à-dire qu'il soit imité par ses congénères dans un court laps de temps. Le leader peut être défini comme un individu qui a une probabilité plus importante que ses congénères d'initier un déplacement [79] et de déclencher un suivi. Aussi, il peut correspondre à un individu qui a un seuil de réponse plus bas aux changements environnementaux ou à des stimuli internes, ce qui le conduit à y répondre en premier [94]. De nombreux facteurs peuvent être à l'origine de l'émergence de leaders, comme l'existence de relations de dominance au niveau du groupe, l'âge, le sexe ou la condition physique [95–97]. Deux types de concepts de leadership sont considérés :

- le leadership constant selon lequel un seul individu dominant initie et dirige les déplacements du groupe [69, 98],
- le leadership distribué selon lequel chaque individu peut potentiellement être leader, cela pouvant dépendre ou non des conditions, la variabilité individuelle représente un avantage adaptatif car elle augmente le nombre de réponses possibles à l'échelle du groupe [95, 99, 100].

Quand le leader a initié un déplacement, les autres membres du groupe sont confrontés à un choix : suivre ou ne pas suivre. Maintenir la cohésion du groupe implique l'existence de mécanismes permettant à partir des décisions individuelles d'unifier la réponse collective, c'est-à-dire d'atteindre un consensus.

Décisions collectives

Lorsqu'un individu monopolise la décision d'initier et est suivi dans tous les cas, la décision est qualifiée de despotique, le consensus ne dépend pas des décisions des suiveurs. À l'opposé, la décision collective est qualifiée de démocratique si elle émerge des décisions individuelles pour atteindre un consensus [101].

Ainsi, le consensus peut être de plusieurs types [69] :

- le consensus est non partagé lorsqu'il est imposé par un seul individu par exemple le mâle dominant chez les gorilles,
- le consensus est partiellement partagé quand seulement une partie du groupe prend part à la décision collective comme chez les macaques rhésus [102],
- le consensus est également partagé quand tous les membres du groupe prennent part équitablement à la décision, comme chez les macaques tonkin [102].

Des auteurs ont introduit la notion de "vote", considérant que la décision collective est prise par le biais d'intégration de signaux jusqu'à atteindre un seuil d'intensité. D'autres emploient le concept de quorum lorsqu'il est nécessaire d'atteindre un nombre minimum d'individus ayant répondu pour déclencher une transition d'état collective [103–105].

De nombreux travaux ont été réalisés afin de déterminer et de comprendre les règles impliquées dans les prises de décisions collectives [106–108]. Il faut noter que certaines variables peuvent influencer le suivi comme par exemple la vitesse de l'initiateur, le fait qu'il fasse des pauses, qu'il se retourne durant l'initiation ou encore l'existence d'initiations précédentes ou la structure spatiale du groupe au

moment du départ [47].

Modèle des transitions chez le mouton

Durant son travail de thèse en 2010, Marie-Hélène Pillot s'est intéressée aux mécanismes impliqués dans les transitions arrêt-déplacement chez le mouton Merinos d'Arles (*Ovis aries*) et aux stimuli sociaux impliqués dans la décision individuelle à suivre, menant à la décision collective de se déplacer de manière cohésive. Son travail repose sur la réalisation d'expériences sur le terrain en conditions contrôlées et consistant à provoquer le départ d'un individu dans des groupes de 2, 4, 6 et 8 moutons et d'observer le comportement de suivi. En associant les données expérimentales obtenues à une démarche de modélisation individu-centré, ses travaux ont permis de proposer un modèle social de décision qui fait le lien entre les règles individuelles de comportement et les observations de mouvement au niveau collectif [109]. Ses travaux ont permis de montrer que la décision individuelle de suivre (représentée par le taux de suivi individuel μ) est influencée à la fois par le nombre d'individus partis (D) – qui stimulent le départ – et par le nombre d'individus non-partis (S) – qui inhibent le départ – (voir Eq. (1.1)).

$$\mu = \alpha \frac{D^\beta}{S^\gamma} \tag{1.1}$$

avec α , β et γ des paramètres qui modulent l'effet des individus partis et non-partis sur la décision individuelle de suivre. Ainsi, au niveau individuel, le taux de départ augmente avec le nombre d'individus partis, mais à rang de départ égal (*i.e.*

pour un nombre de D égal), lorsque la taille de groupe augmente (*i.e.* lorsque le nombre de S augmente), ce taux diminue (Fig. 1.5 (a)). Estimer les différents paramètres pour que l'équation (1.1) s'ajuste aux taux expérimentaux permet ensuite de comparer les prédictions du modèle sur des observables collectives, dans son travail, la latence minimale – du premier suiveur – et la latence maximale – du dernier suiveur – (Fig. 1.5 (b) et (c)).

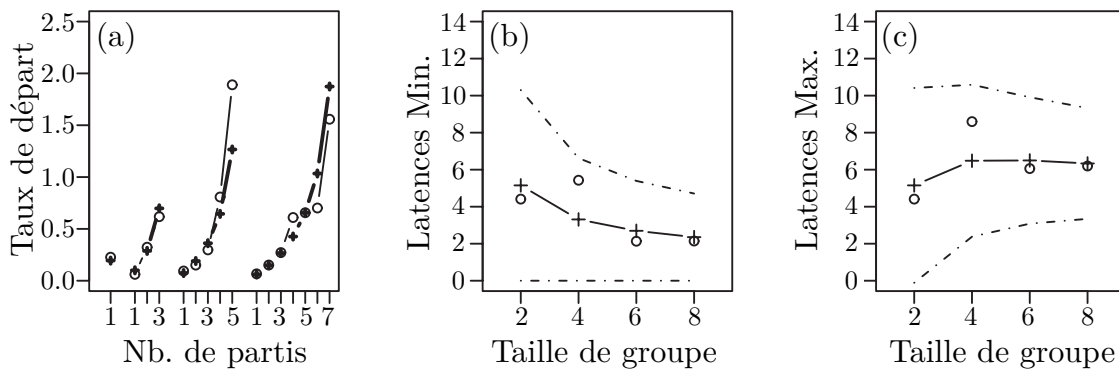


Figure 1.5 – Comparaison du modèle de Pillot *et al.* avec les données expérimentales. (a) Fitting des taux individuels donnés par le modèle par l'équation (1.1) (croix) sur les taux de suivi individuels expérimentaux (cercles vides) pour des tailles de 2, 4, 6 et 8 individus. Comparaison des prédictions du modèle (croix) et des (b) latences minimales et (c) maximales (cercles vides) en fonction de la taille de groupe.

Ce travail a permis d'identifier les stimuli pertinents lorsque des individus dans un groupe en alimentation, en déplacement nul ou lent, sont confrontés au départ d'un individu. La réponse des individus modulée par les individus partis et non-partis permet au groupe de maintenir la cohésion (tous les individus suivent). Il faut noter qu'étant basé sur des résultats obtenus avec des groupes de tailles restreintes (jusqu'à 8), ce modèle considère que les individus ont une perception globale des groupes, c'est-à-dire qu'ils ont accès à l'information produite par tous les individus *i.e.* leur

état comportemental. C'est ici un exemple de comportement collectif auto-organisé, chaque individu par son état et sa réponse comportementale (parti ou non parti) va modifier l'information et donc le stimulus ce qui va à son tour modifier la réponse des individus du réservoir (ceux qui peuvent partir), le phénomène s'arrêtant lorsque ce réservoir est "vide" (tout le groupe est parti).

D'autres modèles peuvent, lorsque les tailles de groupes sont plus importantes, considérer que les individus n'ont accès qu'à une partie de l'information que représente tous les individus du groupe. Les individus distants ou cachés ne peuvent être source d'information, s'ensuit l'existence d'effets spatiaux sur l'information elle-même qui vont influencer les décisions individuelles.

1.3.3 Effets spatiaux : hypothèses existantes

Quand les individus se déplacent ensemble dans des groupes très peuplés tels que ce que l'on observe chez de très nombreuses espèces de poissons, d'oiseaux ou de mammifères (Fig. 1.6), il est difficile d'imaginer qu'un individu au sein du groupe puisse percevoir tous les membres du groupe et utiliser l'information de tous ses congénères pour prendre une décision.

Ainsi, de nombreux modèles théoriques ont été proposés pour rendre compte des effets spatiaux qui peuvent rentrer en compte lorsqu'un grand nombre d'individus peuvent interagir. Quand beaucoup de congénères se trouvent autour d'un individu donné (que nous appellerons *individu focal*), la plupart des modèles font l'hypothèse qu'il existe un nombre restreint de voisins avec lesquels l'individu focal interagit

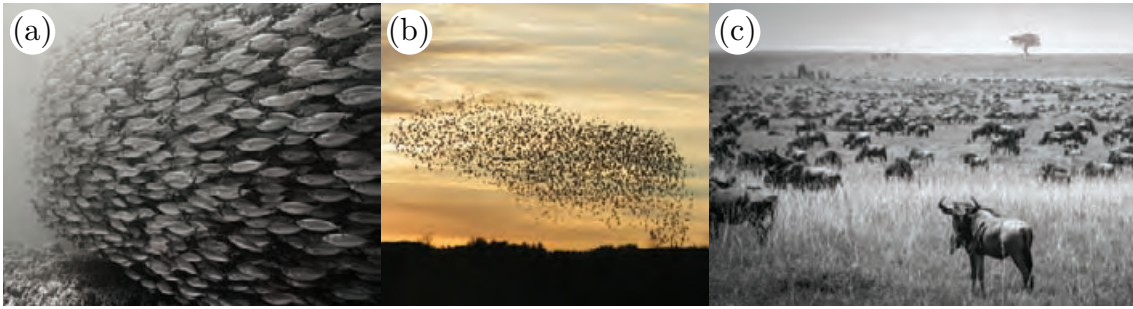


Figure 1.6 – Illustrations de grands groupes d'animaux. (a) Banc de pêche-cavales (*Selar crumenophthalmus*) dans les récifs de l'île de Kona à Hawaï (© Steve Dunleavy, 2010). (b) Vol d'étourneaux (*Sturnus vulgaris*) formant un "Soleil noir" (*sort sol* en danois) au-dessus du lac de Silkeborg au Danemark (© Christoffer A. Rasmussen, 2005). (c) Troupeau de gnous à queue noire (*Connochaetes taurinus*) dans la province de Nyanza au Kenya (© Brad Knabel, 2013).

(nous les appellerons *voisins influents*). L'enjeu des modèles prenant en compte des effets spatiaux est de déterminer comment définir les voisins influents. De nombreux travaux, théoriques pour la plupart, ont été menés ces dernières années pour proposer des règles d'interaction locale permettant d'identifier qui sont les voisins influents dans un groupe. Les principales hypothèses spatiales sont :

- L'hypothèse "métrique" : selon cette hypothèse, les voisins influents sont définis en fonction de leur distance absolue (la distance métrique) autour de l'individu focal [82, 86, 110, 111]. Ainsi, les voisins influents sont ceux qui se trouvent dans le disque défini par un rayon R autour de l'individu focal (Fig. 1.7 (a)). De fait, en fonction de la structure et de la configuration spatiale du groupe, le nombre de voisins influents varie avec la densité d'individus dans les groupes.
- L'hypothèse "topologique" : selon cette hypothèse, les voisins influents sont définis en fonction de leur distance relative (la distance topologique) par rapport à l'individu focal [84, 112–114]. Les voisins influents sont les K plus proches

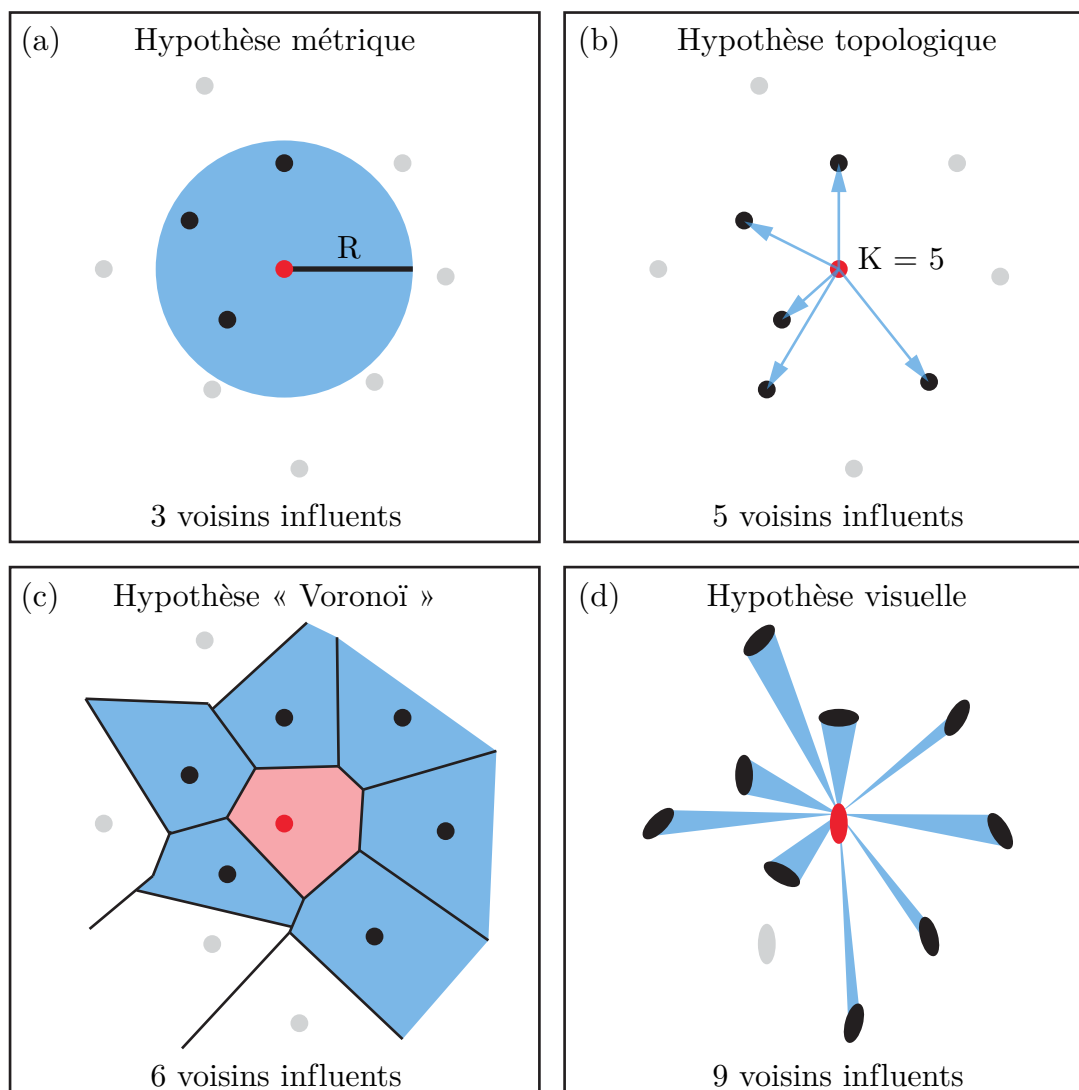


Figure 1.7 – Les différentes hypothèses d'interaction locale. (a) Selon l'hypothèse métrique, les voisins influents sont définis comme ceux inclus dans le disque de rayon R (représenté en bleu) autour de l'individu focal (en rouge); dans cet exemple, 3 sont influents (représentés en noir), alors que les 7 individus représentés en gris sont les membres du groupes qui ne sont pas des voisins influents. (b) Selon l'hypothèse topologique, ici, les voisins influents sont les $K = 5$ individus les plus proches de l'individu focal. (c) Sous l'hypothèse Voronoï, les voisins sont ceux qui composent la première couronne du pavage (représentée en bleu) autour de l'individu focal (représentée en rouge). Cette construction définit 6 voisins influents. (d) L'hypothèse "champ visuel", les voisins influents sont ceux qui se trouvent dans le champ de vision de l'individu focal. Ici, on peut définir 9 voisins influents. Il faut noter que pour clarifier la représentation, les individus sont représentés non plus comme des points, mais comme des corps disposant d'une "longueur" qui peuvent donc masquer leurs congénères.

voisins autour de l'individu focal et sont définis indépendamment de leur distance absolue (Fig. 1.7 (b)). Ainsi, quelle que soit la configuration des groupes, le nombre de voisins influents est fixe et indépendant de la densité et donc de la distance (il sera toujours égal à K). Une variante de l'hypothèse topologique consiste à les définir comme les individus situés dans la première couronne de voisins. Celle-ci est définie par décomposition de l'espace grâce à la technique du pavage Voronoï qui est utilisée lorsque l'on cherche à partitionner l'espace en zones d'influence [115–118]. Selon cette définition, le nombre de voisins influents n'est pas fixe, mais ils sont définis indépendamment de leur distance métrique à l'individu focal (Fig. 1.7 (c)).

- L'hypothèse visuelle : selon cette hypothèse, les voisins influents sont définis en fonction du champ visuel de l'individu focal [119]. Ainsi, seuls les congénères qui occupent une aire angulaire sur la rétine supérieure à un seuil défini sont des voisins influents (Fig. 1.7 (d)). Cette définition plus proche de la biologie et de la physiologie animale permet de prendre en compte les effets d'obstruction et d'éloignement qui existent dans des groupes avec beaucoup d'individus. Il faut noter que ce modèle a été développé et mis en œuvre chez les poissons en considérant le système en deux dimensions et à notre connaissance, personne ne l'a encore implémenté dans un système tridimensionnel.

1.4 Objectifs de la thèse

C'est dans l'héritage des travaux réalisés précédemment sous la direction de Richard Bon, Jacques Gautrais et Jean-Louis Deneubourg, notamment par Jeanne Gouello, Julien Bensalem et bien sûr Marie-Hélène Pillot, que se place le travail de ma thèse : l'étude des mécanismes individuels qui sont à l'origine des caractéristiques collectives durant les transitions des déplacements collectifs chez le mouton. Après que les stimuli sociaux qui sont à l'origine des dynamiques de départ dans des groupes de moutons de petite taille aient été mis en évidence, nous avons décidé d'approfondir la question en travaillant avec des groupes de plus grandes tailles. La problématique générale est donc de déterminer si les stimuli sociaux mis en évidence précédemment sont toujours pertinents et suffisants lorsque le nombre d'individus augmente. Il nous semble crucial de considérer qu'il existe des effets spatiaux modulant les interactions entre individus. L'objectif ici est donc également de déterminer quelle est la nature de telles interactions locales dans notre système d'étude. L'enjeu final consiste donc à prendre en compte les potentiels effets spatiaux à l'œuvre pour les combiner aux règles de décisions individuelles afin d'être en mesure de proposer un modèle des déplacements collectifs rendant compte des dynamiques de départs, d'arrêts et les potentiels effets spatiaux impliqués dans les interactions.

Dans le chapitre suivant, je détaillerai le protocole expérimental que nous avons utilisé pour répondre à notre objectif en réalisant des expériences similaires à celles de Pillot *et al.* avec des tailles de groupes plus importantes (jusqu'à 32 individus). Je présenterai également succinctement le lieu où nous avons réalisé les expériences

ainsi que le modèle d'étude que nous avons utilisé : le mouton Mérinos d'Arles.

Le chapitre 3 présente sous la forme d'un article scientifique les analyses qui ont consisté à approfondir le modèle social de Pillot *et al.* [109], afin de prendre en compte les deux types de transitions impliquées durant les déplacements collectifs, c'est-à-dire les départs et les arrêts collectifs. De plus, dans ce travail, nous montrons que c'est la combinaison du mimétisme comportemental et de la durée du stimulus qui permet de rendre compte des décisions collectives nouvelles qui apparaissent dans les groupes de 32.

Dans le chapitre 4, toujours présenté sous la forme d'un article scientifique, nous allons détailler le travail effectué pour déterminer la nature des interactions locales impliquées dans les transitions des déplacements collectifs. Pour cela, nous avons confronté nos résultats expérimentaux aux modèles existants pour rendre compte des interactions locales afin de vérifier quelle hypothèse est la plus adaptée au modèle biologique qu'est le mouton. Cela nous a permis de proposer un nouveau type de modèle qualifié de généralisé qui prend en compte des composantes métriques et topologiques. Ce modèle peut être utilisé facilement comme un outil de décision adapté à de nombreux modèles biologiques présentant des comportements collectifs impliquant des interactions locales.

Dans le dernier chapitre de résultats, nous proposons un modèle de comportement individu centré permettant de rendre compte des déplacements collectifs tant d'un point de vue temporel que spatial et découlant des résultats des deux chapitres précédents. L'utilisation du modèle ouvre de nouvelles perspectives en permettant

de faire des prédictions sur l'évolution des décisions collectives, par exemple lorsque la taille de groupe augmente, mais également lorsque les groupes sont confrontés à un choix, par exemple sur la direction à adopter lorsqu'il y a un conflit. Ce travail permet d'ouvrir de nouvelles pistes à explorer afin de mieux comprendre les mécanismes impliqués dans les prises de décisions collectives qui émergent à partir des comportements mimétiques et des décisions individuelles.

Chapitre 2

Méthodologie générale

"Confidence is what you have before you understand the problem."

— Woody Allen

Afin de traiter les questions que je viens d'évoquer dans l'introduction de ce manuscrit, nous avons réalisé des expérimentations de terrain sur le mouton Mérinos d'Arles. Dans ce chapitre, j'aborderai les caractéristiques du modèle biologique, puis je présenterai rapidement le lieu où nous avons réalisé les expériences. Ensuite, je détaillerai la méthodologie générale mise en œuvre pour les expérimentations, le protocole que nous avons mis en œuvre et enfin, j'expliquerai comment nous avons relevé et analysé les données acquises sur le terrain.

2.1 Modèle biologique

2.1.1 Le mouton Mérinos d'Arles (*Ovis aries*) : généralités

Le mouton Mérinos d'Arles est une race élevée principalement pour la viande et la production de laine. Cette race a été améliorée pendant le XIX^{ème} siècle, par croisement de brebis de race Cravenne d'Arles et de béliers Mérinos originaires d'Espagne grâce à la bergerie impériale d'Arles qui a été à l'origine du développement de cette race dans la région de Crau à partir de 1804. L'apport du Mérinos d'Espagne avait pour principal objectif de créer une race produisant une laine de qualité en grande quantité. En 1921, le syndicat des éleveurs de Mérinos d'Arles est créé et à partir de 1928, la sélection de la race est confiée au domaine du Merle. La race est officiellement reconnue par le ministère de l'agriculture en 1980 [120].

Cette race est de nos jours, principalement présente en région Provence-Alpes-Côte d'Azur et notamment dans la région de Crau qui comporte plus de la moitié des 250000 brebis que compte la race en France. C'est, en terme d'effectif, la première race de Mérinos européenne.

Le Mérinos d'Arles est un mouton de taille modérée – les brebis pèsent en moyenne 50 kg – et la toison caractéristique très abondante recouvre presque l'intégralité du corps (Fig. 2.1 (a)). Les béliers sont plus imposants ; ils pèsent en moyenne 80 kg et peuvent être dotés d'impressionnantes cornes enroulées en spirale (Fig. 2.1 (b)).



Figure 2.1 – Le mouton Mérinos d'Arles (*Ovis aries*). (a) Brebis adultes avec leurs agneaux au pâturage. (b) Béliers en bergerie.

2.1.2 Particularités et avantages

La race Mérinos d'Arles est réputée pour sa rusticité. Les moutons Mérinos sont très résistants aux variations importantes de température et sont adaptés à la transhumance entre la région de Crau et les zones d'estives en montagne. Ce sont des animaux très grégaires comparés à d'autres races de mouton [121], ce qui les rend très facilement manipulables et adaptés aux études expérimentales sur les comportements collectifs. Nos expériences ont été menées uniquement avec des brebis adultes. Nous avons contrôlé l'âge et les liens de parenté des individus utilisés pour nos expériences car ces facteurs sont connus pour avoir une influence sur le comportement, la répartition spatiale et les interactions entre individus [122, 123].

2.2 Lieu de l'étude

Nos expériences ont été réalisées au domaine du Merle, une ferme expérimentale appartenant à l'École SupAgro de Montpellier. Ce domaine est situé dans la plaine

de la Crau, à proximité de Salon-de-Provence et au pied des Alpilles (5,74 ° E et 48,5 ° N), une région au relief particulièrement plat, située dans l'ancien delta de la Durance. Les pâturages disponibles sont d'une superficie de 400 hectares, dont 250 ha de coussouls, le paysage typique de la région de Crau qui se compose de steppes de pelouses sèches – milieu unique en France – et 150 ha de prairies irriguées grâce à un réseau de canaux financés et construits au XVI^{ème} siècle par un gentilhomme et ingénieur local Adam de Craponne. Ces prairies sur lesquelles les brebis paissent en hiver sont irriguées au printemps sont exploitées en été pour supporter une production foin de Crau AOP Appellation d'Origine Protégée (Fig. 2.2). Nos expériences ont été menées sur ces pâtures qui disposent idéalement d'un couvert herbacé homogène et plan. Le domaine dispose également de cinq bergeries dotées d'installations adaptées à l'expérimentation et d'un troupeau de 1500 brebis de race Mérinos d'Arles. Le troupeau du domaine exploite durant l'estive, d'avril à septembre, un alpage d'environ 1500 ha (dont 160 ha en propriété) situé à Saint Martin d'Entraunes (06) dans le Parc National du Mercantour.

2.3 Protocole expérimental

Les expériences réalisées lors de mon stage de Master 2 en 2011 avec l'aide de Rodolphe Violleau et analysées pour ce travail de thèse ont pour objectif de provoquer des déplacements collectifs dans des troupeaux de moutons. Le principe est simple : provoquer le départ contrôlé d'un individu entraîné à quitter le groupe et enregistrer la réponse des individus naïfs qui composent le groupe. L'objectif



Figure 2.2 – Paysage typique de la crau au niveau du Domaine du Merle. Au premier plan, les prairies irriguées dites de *Crau humide*, au second plan la steppe typique de la région dite de *Crau sèche* et en arrière plan, les Alpilles où les brebis du domaine passent quelques mois au printemps.

consiste à provoquer un déplacement, un éloignement du groupe, comme cela survient fréquemment dans la nature. Ce protocole a été développé et mis en œuvre dans l'équipe CAB (Collective Animal Behaviour, anciennement DYNACTOM : Dynamiques Complexes et Réseaux d'Interactions dans les Sociétés Animales) depuis plusieurs années, notamment lors du travail de Master 2 de Jeanne Gouello en 2006 et de Marie-Hélène Pillot durant sa thèse [109, 124, 125]. Des individus sont entraînés en petits groupes à rejoindre une cible colorée (un panneau de 50 cm de côté) associée à une récompense alimentaire (une poignée de maïs auquel les brebis ne sont pas familières, Fig. 2.3 (a) et (b)). Pour nos expériences, le lever de la cible est signalé par la vibration d'un moteur fixé à un collier porté par les brebis¹. Le lever d'un panneau et l'émission de la vibration s'effectuent de manière télécommandée

1. mécanisme mis au point par Patrick Arrufat du CRCA.

et concomitante. La récompense alimentaire est délivrée automatiquement au pied du panneau lorsqu'il se redresse.

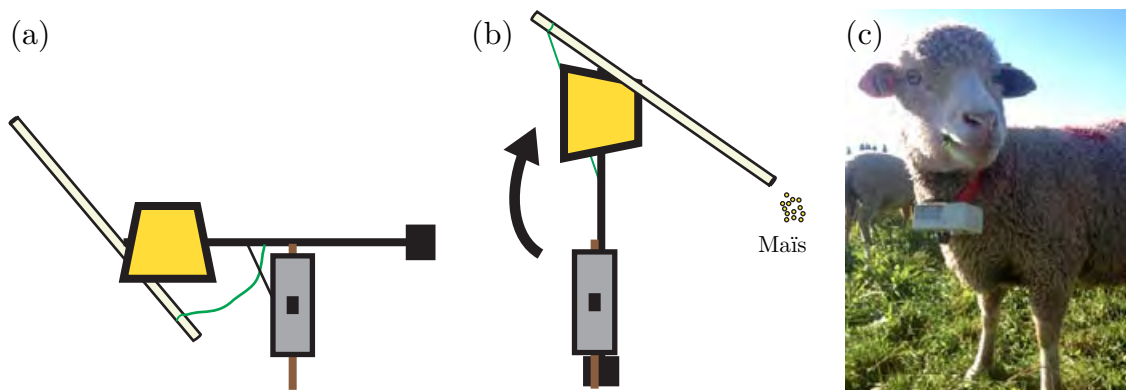


Figure 2.3 – Détails du panneau et du collier vibrant. (a) Schéma du panneau lorsqu'il est baissé et caché derrière le filet brise vue. (b) Schéma du panneau lorsqu'il est relevé après stimulation de la brebis entraînée; le tube fixé en haut du panneau bascule et délivre la récompense alimentaire. (c) Portrait d'une brebis équipée d'un collier vibrant développé par Patrick Arrufat.

Le dispositif expérimental utilisé dans le cadre des expériences réalisées en 2011 consiste en deux arènes adjacentes de 50 m de côté, localisées dans les pâturages du Domaine du Merle et délimitées par des filets à mouton. Quatre panneaux ont été disposés au milieu de chaque côté, dissimulés lorsqu'ils étaient baissés, par du filet brise-vue d'une longueur de 30 mètres et d'une hauteur de 1,10 m. Un couloir permettait de mener les brebis de la bergerie vers les arènes. Une tour de 7 m de haut, installée à proximité des parcs, a permis de fixer des appareils photos numériques (CANON EOS D50) réglés de manière à enregistrer des prises de vue à la fréquence d'une image par seconde contenant la localisation des groupes et le comportement des brebis (Fig. 2.4).

La mise en œuvre du protocole passe par trois étapes : la phase d'entraînement,

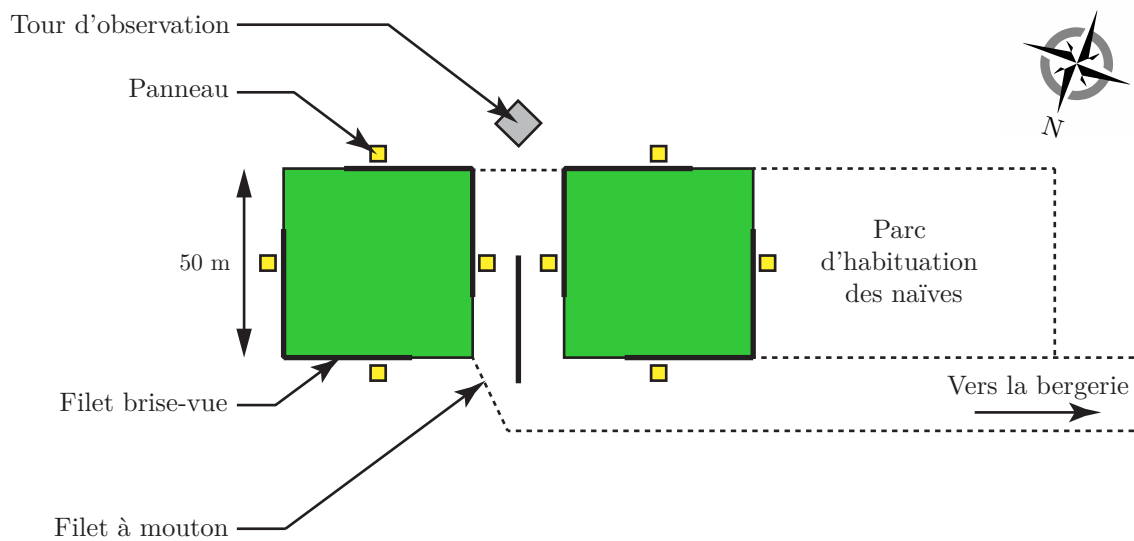


Figure 2.4 – Dispositif expérimental. Les deux arènes de tests sont représentées en vert et entourées de filet brise-vue masquant les panneaux (carrés jaunes autour des arènes). Les lignes pointillées représentent le filet à mouton qui permet de délimiter le couloir reliant le dispositif à la bergerie et le parc d'habitation des naïves localisé en marge des deux arènes.

la phase d'habitation, puis la phase de test. Pour ces trois phases, nous avons formé deux lots de brebis du même âge (entre 5 et 6 ans) : un lot pour la phase d'entraînement et le lot de naïves qui sera utilisé dans la phase d'habitation et qui permettra de composer les groupes de la phase de test.

2.3.1 Phase d'entraînement

Parmi le troupeau disponible au Domaine du Merle, nous avons sélectionné aléatoirement 30 brebis pour constituer le groupe d'entraînement. L'entraînement a consisté à apprendre aux brebis à associer la vibration du collier, le lever du panneau et la récompense alimentaire. Avant de débiter l'entraînement, les individus ont été habitués à porter les colliers vibrants et à manger du maïs en bergerie durant

deux jours, en les nourrissant à la main et en faisant vibrer les colliers lorsque les brebis consommaient le maïs. Pour l'entraînement, les brebis ont été regroupées en six groupes de cinq individus de composition invariable.

Lorsque les conditions climatiques l'ont permis, chaque groupe passait successivement dans les arènes une seule fois par jour, chaque individu étant équipé d'un collier vibrant. Les entraînements se sont déroulés en utilisant dans chaque arène les deux panneaux les plus proches de la tour. La vibration et le lever d'un panneau ont été déclenchés 10 minutes après introduction des brebis dans l'arène. Chaque groupe a été soumis à un entraînement comportant de quatre à huit levers de panneaux avec récompense. Chaque lever de panneau était séparé d'au moins 5 minutes, et les entraînements étalés sur une durée totale de 30 à 40 minutes. Pour chaque groupe, après chaque lever de panneau, nous avons noté l'identité des individus se dirigeant vers celui-ci et le nombre d'individus mangeant du maïs. Après 14 jours d'entraînement, nous avons retenu trois individus qui présentaient les meilleures performances (100% de déplacement vers le panneau suite à la vibration) pour procéder aux expériences.

2.3.2 Phase d'habitation

Quatorze jours après le début de l'entraînement, 200 brebis naïves (non entraînées) ont été placées en bergerie avec les 30 brebis du lot d'entraînement pour que s'établisse une familiarisation sociale. Nous avons procédé à l'habitation des brebis naïves aux panneaux, en les plaçant dans le parc autour duquel deux panneaux

avaient été placés (Fig. 2.4). Un panneau était actionné sans récompense toutes les minutes pendant deux sessions de 90 minutes réparties sur deux jours. Après ces deux jours d'habituation, les levers n'entraînaient plus aucune réaction de fuite ou d'attraction de la part des brebis naïves.

2.3.3 Phase de tests

Cette phase a consisté à placer un individu entraîné dans un groupe de brebis naïves pour déclencher son départ et enregistrer la réponse des naïves à ce départ. Lors des tests, des groupes de 8, 16 ou 32 individus ont été composés avec une brebis entraînée et respectivement 7, 15 et 31 naïves. Ces dernières étaient sélectionnées aléatoirement, testées une seule fois par jour. Pour leur part, les brebis entraînées n'étaient utilisées que deux fois au maximum chaque jour. Les brebis naïves n'ont participé qu'une seule fois aux groupes de 8, mais plusieurs fois aux groupes de tailles supérieures, du fait du manque d'effectif. Chaque individu entraîné a été utilisé dans chaque taille de groupe. Nous avons réalisé 30 réplifications pour les groupes de 32 et 15 réplifications pour les groupes de 8 et de 16, l'ordre des tests pour chaque taille de groupe étant déterminé de manière pseudo-aléatoire tout au long des expériences. Chaque test s'est déroulé de la manière suivante : après avoir trié nos individus pour former le groupe, ce dernier était mené à l'arène de test grâce au couloir délimité par des filets à moutons. Dix minutes après l'introduction, un appareil photo était mis en route, prenant une prise de vue de la totalité de l'arène à chaque seconde. Cinq minutes après, le panneau le plus éloigné du groupe était

relevé lorsque toutes les brebis étaient en train de brouter (*i.e.* le museau dans la pelouse). Nous stoppions les prises de vue 5 minutes après le lever du panneau et les brebis regagnaient la bergerie. Nous avons également procédé à des expériences contrôles afin de vérifier que les brebis naïves n’associaient pas le lever du panneau et la récompense alimentaire et donc qu’il ne provoquait aucun déplacement de leur part. Pour cela, six répliques avant et six après les tests ont été réalisées avec des groupes de 32 individus naïfs, en appliquant le même protocole, à la seule différence qu’aucune brebis ne disposait d’un collier vibrant et que la récompense était absente. Les tests ont tous été réalisés entre 10h et 18h (pour profiter de la lumière du jour) et les brebis étaient nourries en bergerie la veille au soir et durant la journée de test avec du foin. Les brebis qui n’étaient pas utilisées durant une journée de test étaient placées dans un pâturage éloignée et non visible depuis les parcs expérimentaux.

2.4 Acquisition des données

Pour chacune des répliques, nous avons obtenu des séries de photos avec en moyenne 600 clichés (Fig. 2.5 (a)). Un logiciel mis au point par Jacques Gautrais a permis de visionner sur un moniteur les clichés concaténés pour le dépouillement. Sur chaque image (et donc à chaque seconde) et sur chaque animal, un vecteur partant du milieu des épaules jusqu’à sa croupe était tracé, permettant ensuite par traitement d’obtenir sa position et son orientation (Fig. 2.5 (b)). La correction de perspective a été estimée grâce à quatre repères localisés à chaque angle des parcs, et dont les inter-distances étaient connues. Le comportement de chaque individu

a également été relevé [126, 127]. Quatre catégories de comportement ont été retenues : (1) le brout (l'animal fourrage, flaire le sol et la nourriture ou se déplace entre stations alimentaires, la tête située sous l'axe de sa colonne vertébrale), (2) le « debout-observe », (l'animal est debout, immobile la tête positionnée au dessus de sa colonne vertébrale), (3) le déplacement (l'animal marche, trotte ou court avec la tête dans l'axe ou au dessus de l'axe de sa colonne vertébrale), et (4) une catégorie comprenant les comportements autocentrés, d'excrétion et d'interaction sociale. Le départ des entraînés a été défini comme la marche sans interruption en direction du panneau relevé, avec éloignement du groupe et suite à la vibration. Ceci exclut les déplacements des brebis au sein du groupe. Un suivi de l'entraînée par les naïves correspond au déplacement d'une brebis naïve, postérieur au départ de l'entraînée, en direction de l'entraînée, dans un laps de temps réduit et sans interruption jusqu'à rejoindre l'entraînée au niveau du panneau. Nous avons aussi durant les expériences réalisé des films à l'aide d'une caméra vidéo (Sony Handycam CRV67E) permettant d'observer les successions de départs à une résolution de 25 images par seconde. Cela nous a permis lorsque il apparaissait sur les photos que plusieurs individus démarraient simultanément de déterminer l'ordre et l'identité précise des individus qui démarrent. Le dépouillement des séries de photos permet d'obtenir les informations de position et de comportement sous la forme de fichiers texte permettant le traitement des données sous le logiciel R version 3.1.2 [128].



Figure 2.5 – Exemples de photo expérimentale et du dépouillement. (a) Un cliché pris lors d’une expérience avec un groupe de 32 brebis comprenant 1 entraînée et 31 naïves. Les 4 panneaux colorés armés sont cachés derrière le filet brise-vue. La stimulation n’a pas encore eu lieu et les individus sont en libre activité (principalement au brout). (b) Zoom sur un individu du groupe obtenu à partir de la même image traitée par le logiciel de dépouillement. Le vecteur tracé sur le dos de l’animal permet de relever sa position, son orientation et son comportement dans l’arène.

Chapitre 3

Imitation Combined with A Characteristic Stimulus Duration Results in Robust Collective Decision-making

"Sometimes the only choices you have are bad ones. But you still have to choose."

— Peter Capaldi, *Doctor Who – Mummy of the Orient Express*

Les animaux vivant en groupes doivent être capables de prendre des décisions collectives unanimes émergeant des décisions individuelles afin de maintenir la cohésion. Les groupes d'animaux présentent classiquement une alternance entre des phases durant lesquelles les individus sont immobiles ou se déplacent à des vitesses

très faibles – par exemple lorsqu'ils sont en train de s'alimenter ou de se reposer – et des phases durant lesquelles ils se déplacent ensemble à des vitesses plus importantes – par exemple lorsqu'ils vont vers une nouvelle source de nourriture ou une nouvelle aire de repos – . Les transitions entre ces deux types de phases vont être des instants cruciaux pour le maintien de la cohésion des groupes et donc des bénéfices qui y sont liés. Maintenir cette cohésion implique que le groupe est capable de prendre une décision unique à partir des différentes décisions individuelles. Identifier et comprendre les mécanismes individuels et les stimuli permettant la prise de décision collective est centrale dans l'étude des comportements collectifs et particulièrement lorsqu'on s'intéresse aux déplacements collectifs.

Dans ce chapitre, nous avons abordé cette question en analysant les réponses de groupes d'individus lors des phases de départs et d'arrêts collectifs. En proposant un modèle mathématique, nous faisons l'hypothèse que des règles individuelles d'imitation combinées à la durée du stimulus permettent d'expliquer les réponses collectives observées. Nous discutons ensuite, grâce aux prédictions rendues possibles par le modèle, les conditions sociales permettant l'apparition de consensus, mais également de scission des groupes.

Imitation Combined with A Characteristic Stimulus Duration Results in Robust Collective Decision-making

Sylvain Toulet^{1,2}, Jacques Gautrais^{1,2}, Richard Bon^{1,2}, Fernando Peruani³

Soumis le 10 juillet 2015 à PlosOne

1 Université de Toulouse, UPS, Centre de Recherches sur la Cognition Animale, 118 route de Narbonne, F-31062 Toulouse Cedex 9, France.

2 CNRS, Centre de Recherches sur la Cognition Animale, 118 route de Narbonne, F-31062 Toulouse Cedex 9, France.

3 Laboratoire J. A. Dieudonné, Université de Nice Sophia Antipolis, UMR 7351 CNRS, Parc Valrose, F-06108 Nice Cedex 02, France.

3.1 Abstract

For group-living animals, reaching consensus to stay cohesive is crucial for their fitness, particularly when collective motion starts and stops. Understanding the decision-making at individual and collective levels upon sudden disturbances is central in the study of collective animal behavior, and concerns the broader question of how information is distributed and evaluated in groups. Despite the relevance of the problem, well-controlled experimental studies that quantify the collective response of groups facing disruptive events are lacking. Here we study the behavior of small-sized groups of uninformed individuals subject to the departure and stop of a trained conspecific. We find that the groups reach an effective consensus : either all uninformed individuals follow the trained one (and collective motion occurs) or none does. Combining experiments and a simple mathematical model we show that the observed phenomena results from the interplay between simple mimetic rules and the characteristic duration of the stimulus, here, the time during which the trained individual is moving away. The proposed mechanism strongly depends on group size, as observed in the experiments, and even if group splitting can occur, the most likely outcome is always a coherent collective group response (consensus). The prevalence of a consensus is expected even if the groups of naives face conflicting information, e.g. if groups contain two subgroups of trained individuals, one trained to stay and one trained to leave. Our results indicate that collective decision-making and consensus in (small) animal groups are likely to be self-organized phenomena that do not involve concertation or even communication among the group members.

3.2 Introduction

Many gregarious vertebrates are fusion-fission species, with frequent changes in size and composition of groups. In addition, the habitat they live in is generally heterogeneous, such that individuals alone or in groups may have to move among more or less distant areas in order to fulfil their basic vital requirements, e.g. drinking, resting or avoiding predators [37, 69, 129–131]. Even during feeding periods, animals have to search for available food, moving slowly and on short distances between feeding stations or more rapidly and on larger distances to exploit distinct feeding areas [132]. Thus, groups either resting or feeding with animals motionless or moving slowly are frequently joined by incoming individuals but also submitted to departures of group members [106, 133, 134]. When faced to multiple choices, social organisms must reach consensus in order to maintain the cohesion of the group and the advantages linked to it [37, 66, 135]. The departure of one or few individuals from static groups as well as stops in moving groups compromise social cohesion [81, 136]. This is particularly critical for small groups – a scenario that applies to most gregarious animals [137] despite the popularity and fascination that produce giant bird flocks or fish schools [113, 138–140] – where group splitting represents a serious predatory risk [129].

What influences the individual decisions, *i.e.* the interplay between external stimuli and internal state, and which decision-making processes occur to maintain social cohesion are among the most compelling questions in the study of collective animal behavior [44, 47, 131, 141–147]. This goes beyond biology and concerns the

broader question of how information at the individual level is evaluated, processed and distributed in the group [148–152]. Certainly, this is highly dependent on the biological system and context we look at. For large groups of gregarious animals on the move such as bird flocks, changes in the moving direction quickly spread through the group in the form of a propagating wave [138–140, 153]. Strong spatial correlations are observed, with local interactions dominating the flock information spreading dynamics [138–140]. Spatial effects are less evident in the behavioral transitions of initially static groups of small sizes, where behavioral shifts are only loosely correlated in space. Recent experiments with primates and fish revealed that an individual spontaneously departing from a static group is likely to give up and return to the group when not followed [44, 106]. It has been also observed that collective motion is promoted by already moving conspecifics [108, 145]. Finally, in some species, a quorum is required to observe collective movement [103, 108, 145, 154, 155]. On the other hand, how collective motion stops, remains largely unexplored except for few exceptions [47, 156, 157]. In summary, there is a lack of experimental and theoretical studies focusing on the decision-making processes that trigger and stop collective motion [69, 129, 130, 158].

Here, we use experimentally acquired data to address how groups of uninformed individuals respond to the departure and stop of an informed conspecific in groups of small to medium sizes. We show that the groups of uninformed individuals always reach a consensus : either all uninformed individuals follow the informed one or none does it. Combining experiments where we control the stimulus, associated to

the motion of the informed individual, and a mathematical model we unveil that the apparent collective decision-making process leading to an effective consensus results from a self-organized phenomenon resulting from the interplay of simple mimetic rules and the characteristic duration of the stimulus, with group size playing a central role.

3.3 Materials and Methods

3.3.1 Study area and Experiments

Fieldwork was carried out in the Domaine du Merle (5.74° E , 48.50° N) in the south of France. The field station is located in the Crau region, a very flat area covered by a native steppe. The experiments were performed within irrigated pastures providing homogeneous food resources. From the available flock of 1400 ewes, 30 of them were randomly selected and allocated to the training set and a further 200 ewes to the naive set. All ewes used were unrelated and were 3 to 5 year-old. A number was painted on the back and fleece of each sheep for identification. Both sets were penned up in the same sheepfold during the evening and the night. All the experiments were carried out in daylight (from 10am to 6pm) and the ewes were fed hay in the sheepfold in the morning and in the evening.

3.3.2 Sheep training

The experiments rely on our capacity to trigger the movement of one sheep toward a fixed panel at the periphery of an arena at a desired time. The protocol used to trained sheep was similar to the one used in previous experiments [109,125]. Sheep to be trained were originally allocated at random in 6 groups of 5 animals which composition remained unchanged during the training period. Sheep were first habituated in the sheepfold to feed on corn and to receive simultaneously a vibration provided by a neck collar during 3 days. Then the training groups were introduced successively in one of two test arenas (50 x 50m), for a period of 30 to 40 min, each animal wearing a vibrating collar. Ten minutes past the introduction, the collar was activated and one yellow panel (0.5 x 0.5m) was simultaneously raised delivering a handful of corn. Each group received four to eight stimulations, each separated by a period of at least 5 min during each training session. Past 14 days of training, we selected the 3 sheep with the best learning scores (100% of departure toward the panel following a vibration). These 3 trained sheep were comparable in terms of initiation behavior and did not show any differences in movement speed to the panel (ANOVA : $F_{45}^2 = 0.378, P = 0.68$). Meanwhile, the set of naive sheep to be used in experiments was confronted to panel rising (without corn delivery) at the periphery of experimental arenas, at one-min interval during two sessions of 90 min. At the end of this habituation session, no naive sheep raised its head when raising the panel. In addition, these two days allowed naive sheep to be familiarized with the experimental setup.

3.3.3 Experimental procedure

The experimental setup consisted in two arenas (50 x 50 m) delimited with sheep fences and surrounded by a visual barrier (propylene net). A 7m-high tower was placed at an equal distance (10 m) apart from two next arenas' corners. Yellow panels (0.5 x 0.5 m) were hammered in the middle of each side for both arenas and were not visible to sheep (Fig. 3.5). The tests consisted in introducing groups of 8, 16 or 32 sheep within one arena, among which one trained sheep equipped with a vibrating collar. The trained ewes were used no more than twice a day, but were implicated in all group sizes. The naive sheep that composed the rest of the groups were selected randomly for each test. Because of the large number of individuals needed to complete all replications, the naive sheep were used several times, except in groups of 8. Thirty replications were performed for groups of 32 and 15 replications for groups of 8 and 16 individuals. A test was conducted as follows : the group was introduced in the arena and sheep grazed spontaneously during 20 min. Then, one of the two panels closest to the tower was raised, waiting for all sheep grazing (*i.e* head down). Simultaneously the vibrating collar of the trained sheep was activated for 2 sec. Past 10 min (end of test), a new panel was raised (one of the two farthest from the tower) to reinforce the conditioning of trained ewes and avoid restricting their space use to the vicinity of panels closest to the tower. The group was led back to the sheepfold shortly afterward. The naive sheep that were not tested during one experimental day were introduced in distant pasture. We never performed two trials in parallel. We also carried out control experiments to be sure that naive ewes did

not associate the panel rise and the food reward. Thereby, 6 tests before and 6 after the test series were conducted with groups of 32 naive ewes, using the same protocol as described before. We found no movement of groups when raising the panel, almost all sheep continuing their spontaneous activity.

3.3.4 Data collection and analyses

Two digital cameras (Canon EOS D50) were fixed on the tower, each one focusing on one arena. Fifteen minutes after the introduction of the groups, the digital camera was turned on, taking a picture of the entire arena every second and turned off five minutes after the panel was raised. For each replication, we obtained a series of about 600 pictures. Using a custom software developed by JG [159, 160], we were able to track on each picture the position and the orientation of animals by dragging a vector on their back, and identify the behavior of each individual, *i.e* grazing, standing head-up, moving and others.

We defined a departure of the trained sheep (initiator), *i.e* initiation past experimental stimulation when it performed an uninterrupted walk towards the raised panel. The following behavior, *i.e* a new departure, was defined as the movement of a naive ewe occurring after the trained sheep departure, without stop until joining the trained ewe near the panel. The behavior of stopping was defined as an individual ceasing to walk and remains either stationary head-up or resumes grazing. Six replication in the groups of 32 were discarded, one because the initiator did not depart, two because the initiator stopped moving between the group and the target

and three because the initiator showed a moving behavior not comparable to other trials (going to a wrong target first and then joining the rewarded target). Thus we performed analyses on 15 trials for groups of 8 and 16 sheep and 24 trials for groups of 32.

The level α was fixed to 0.05 for statistical significance. All analyses were conducted using R version 3.0.1.

3.3.5 Ethics statement

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

required by the French Ministry of Research. The experimental protocols included short test periods (20 minutes) where sheep did not experience painful, stressful or unfamiliar situations. The experimental procedures had no detrimental effect on the sheep and at the end of the experiment all the animals reintegrated the sheep herd of the breeding research station.

3.4 Results and Discussion

In our experiments, we work with groups of $N = 8, 16$ and 32 sheep, among which 1 is a trained individual – henceforth referred to as initiator – while the remaining $N - 1$ are uninformed/naive individuals. The initiator is trained to move towards a target located at the periphery of the arena when a vibrating collar is activated by a remote control (Fig. 3.1 C). The group is subject to the perturbation produced by the initiator : *i.e.* the sudden departure and stop of the initiator, which challenge the social cohesion of the group. When the departure of the initiator triggers a collective response, we observe three distinct consecutive phases : departing, collective motion, and stopping as illustrated in Fig. 3.1 A. The departing phase starts with the departure of the initiator and continues until the number n_M of moving individuals increases to match the group size. At this point, the collective motion phase begins with the group moving cohesively behind the initiator. The stop of the initiator near the target marks the onset of the stopping phase, where n_M decreases until reaching 0 . The behavior of an individual can be characterized by one of the following states : stopped at the start position (S_S), moving (M), or stopped at the target position

(S_T) (Fig. 3.1 B). The whole process can be then described as a transition first from S_S to M, and then from M to S_T .

In all trials with 8 and 16 sheep, the departure of the initiator systematically triggers a collective motion (Fig. 3.1 D). In groups of 32 the departure of the initiator does not always leads to a collective motion of the naive group. Splitting of the naive group has not been observed (see videos described in subsections 3.7.1 and 3.7.1 for examples.)

We start our analysis by focusing first on the cases where the initiator successfully provokes a collective motion. We are interested in quantifying the decision of sheep to switch from S_S to M and from M to S_T . To account for the dynamics of the departing and stopping phases, we focus on the individual transition rates (the probability per time unit for a given individual to switch behavior). From the experimental data we estimate the departure (μ) and stopping (σ) rates for each departure and stopping rank, respectively (see Details on the estimation of the experimental rates for details on the computation). Fig. 3.2 A (respectively, Fig. 3.2 C) shows that the probability per unit of time to switch from S_S to M (in Fig. 3.2 C, from M to S_T) increases with n_M (with n_{S_T} , the number of individuals in state S_T , in Fig. 3.2 C). Fig. 3.2 B (respectively, Fig. 3.2 D) indicates that the transition rate from S_S to M (respectively, from M to S_T) for a fixed value of n_M (fixed value n_{S_T} , for $M \rightarrow S_T$) diminishes with n_{S_S} (n_M in Fig. 3.2 D). This indicates that both transitions $S_S \rightarrow M$ and $M \rightarrow S_T$ share similar features : they both exhibit a promoting component (n_M in $S_S \rightarrow M$ and n_{S_T} in $M \rightarrow S_T$) and an inhibiting component (n_{S_S} in $S_S \rightarrow M$ and n_M in $M \rightarrow$

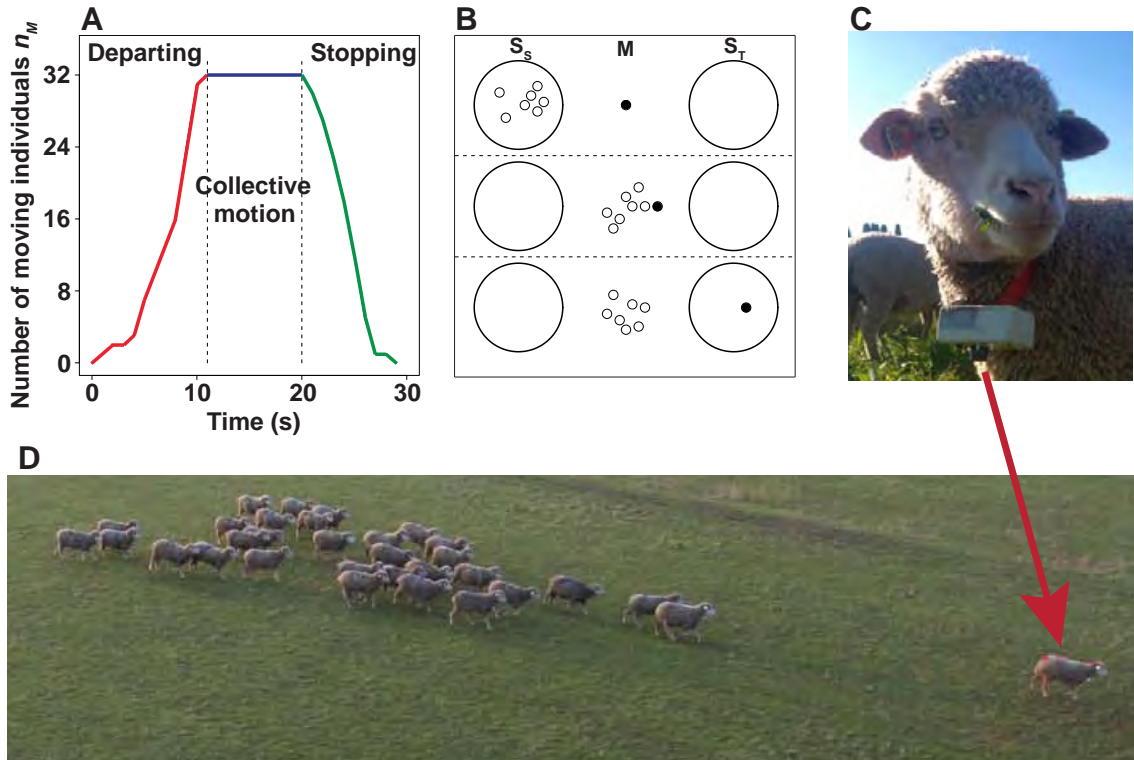


Figure 3.1 – Experimental collective observations. (A) The number of moving individuals (n_M) as a function of time in one of the trials with 32 sheep. The departing (in red), collective motion (in blue) and stopping (in green) phases are indicated. (B) Sketch illustrating the temporal phases of an experiment. The three behavioral states of individuals are represented : (static) individuals at the starting position (S_S), moving (M), and stopped near the target (S_T). The initiator is depicted by a full circle, while open circles correspond to naive individuals. From top to bottom, we observe the first transition $S_S \rightarrow M$, the collective motion phase, and the first transition $M \rightarrow S_T$. (C) shows one of the trained individual fitted with the vibrating collar. (D) A snapshot of a herd of 32 sheep in collective motion provoked by the departure of the trained individual.

S_T). This is consistent with previous studies using smaller group sizes [109,125].

Notice that we have presented Figs. 3.2B and 3.2D in such a way that the dependency of the individual transition rates μ and σ with the group size N becomes explicit and evident. This observation is a clear indication that the individual transition rates are not strongly limited by a local neighborhood of interaction. The

presence of (very short range) local interaction leading to an average number of interacting neighbors (per individual) significantly smaller than the group size N , would lead to a quick saturation of μ and σ with N (*i.e.* to a "reservoir" limitation), and the suppression of the observed group size effect. In practice, this indirectly means that we are likely to be close to a situation where every individual is able to perceive most members in the group, *i.e.* we are in the vicinity of global perception. This does not mean that individuals exhibit infinite perceptual and cognitive capacities, but simply that the spatial extension of the group as well as the group size are within the perceptual and cognitive limitations of the animals. This should not be taken as a serious limitation of the current study, given the fact that many gregarious animals live in small-size groups [137] and are likely to remain always in the vicinity of global perception most of the time.

As mentioned above, the departure of the initiator does not always trigger collective motion in groups of 32 individuals. Importantly, the absence of collective follow is not related to a peculiar behavior of the initiator (see subsection 3.7.2 for details). These observations suggest a social effect linked to group size (*i.e.* to the number of uninformed individuals). In particular, all initiators displayed highly direct trajectories towards the target (in contrast to what has been found in trained fish in [153]) and we found no impact of their velocity on the collective outcome (see 3.7.2 for details). For groups with $N = 32$, the uninformed individuals, upon departure of the initiator, respond in an all-or-none way : either all follow the initiator or none of them does it, and thus no fission of the naive group is observed.

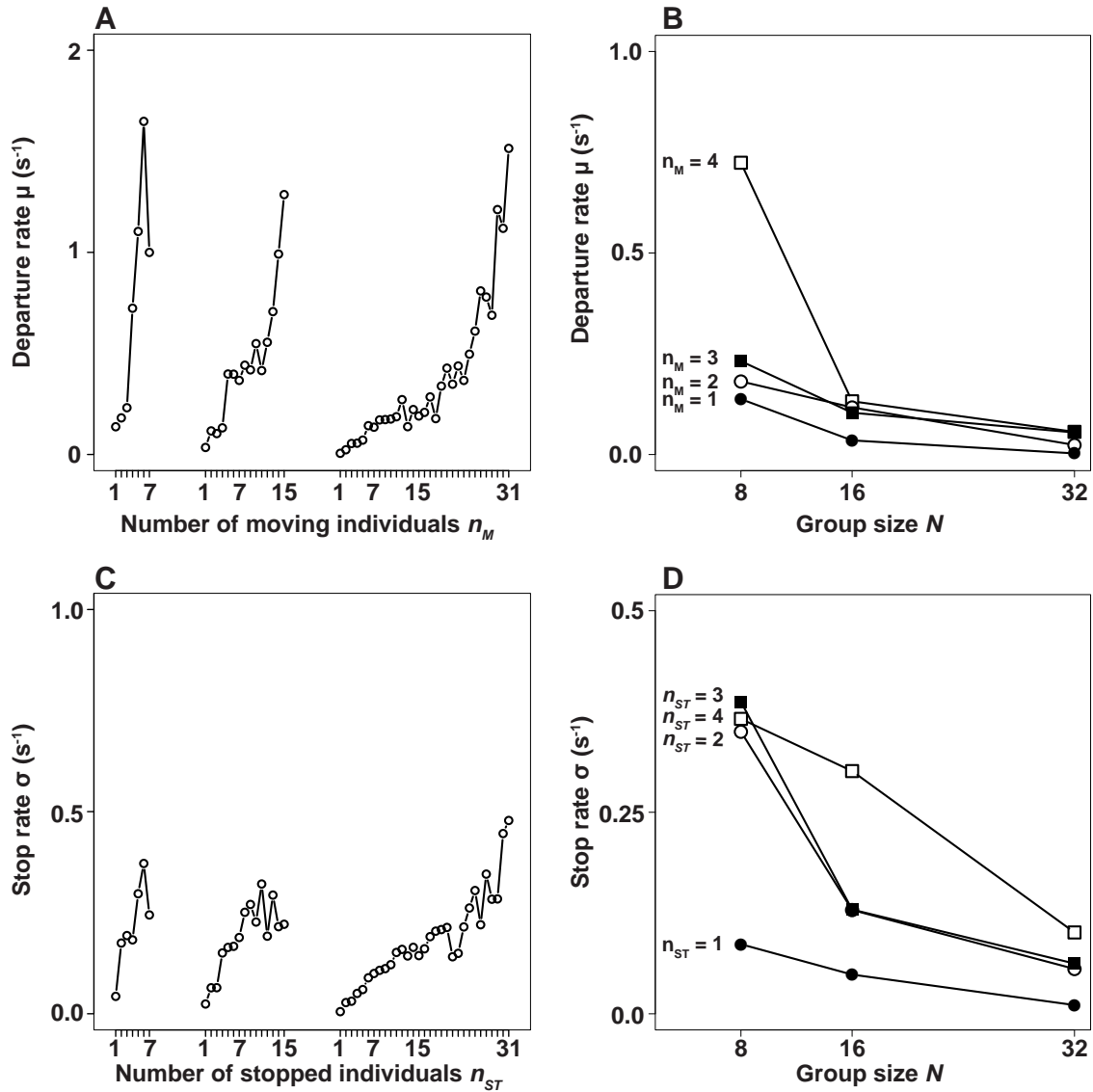


Figure 3.2 – Individual transition rates. (A) and (C) show that the departure and stop rate increase with n_M and n_{ST} , respectively, for all group sizes ($N = 8, 16$ and 32). (B) The inhibiting effect of S_S on the transition $S_S \rightarrow M$ for a given n_M is evidenced by the decrease of the transition rate with N . (D) Similarly, in the transition $M \rightarrow S_T$, we observe a decrease of the transition rate with N for a fixed value of n_{ST} , which indicates an inhibiting role of n_M .

This phenomenon, which seems at first glance to require some sort of concertation among the naive individuals, can be understood by focusing on the behavior of the first potential follower. Our argument is based on the assumption that the initiator

can stimulate a transition $S_S \rightarrow M$ only when moving to the target position, *i.e.* while being in state M . This implies that if no naive sheep departs by the time the initiator reaches the target, no transition $S_S \rightarrow M$ will ever occur. In consequence, the probability P_S that the initiator is still moving at time t provides a rough estimate of the probability that the stimulation is still present. All this means that the problem can be reduced to the competition between two probabilities : P_S and the probability P_F that the first follower departs before time t , as illustrated in Fig. 3.3 A-C. Fig. 3.3 A and B indicate that for $N = 8$ and 16 , the transition $S_S \rightarrow M$ for the first followers always occurs before the initiator stops near the target position. On the other hand, Fig. 3.3 C shows that the transition $S_S \rightarrow M$ for the first follower is such that the initiator can stop at the target position before this transition has ever occurred. This provides a qualitative explanation of the remarkable group size effects observed in the experiments.

Now, we go further in the quantitative analysis using a mathematical model, which has proved useful to analyze the experimental data and to test the various hypotheses formulated to interpret the observed phenomena. Given the strong group size effects exhibited by the individual transition rates μ and σ (Fig. 3.2) , we build the model assuming that each individual is able to perceive all individuals in the group. Such global perception assumption has to necessarily break down above a given group size N_* , and model predictions are only reliable for $N < N_*$, becoming less accurate as group size approaches N_* . While we ignore the actual value of N_* for our experiments, the obtained results strongly suggest that $N < N_*$ (meaning

$N_* > 32$). Under these assumptions, we will see that (i) the departure and stop rates can be expressed as non-linear functions, with promoting and inhibiting components as proposed above, and (ii) that the hypothesis that the initiator can only induce a transition $S_S \rightarrow M$ while being in state M is consistent with the experimental data. Our first step is to formulate the (individual) rate μ associated to the transition $S_S \rightarrow M$ as :

$$\mu(n_M, N) = \alpha \frac{n_M^\beta}{n_{S_S}^\gamma} = \alpha \frac{n_M^\beta}{(N - n_M)^\gamma} \quad (3.1)$$

with α , β and γ parameters modulating the effect of n_{S_S} and n_M on μ . Notice that for simplicity we have assumed that every individual is able to perceive all individuals in the group. This implies that each individual has a global perception of the group, that is a reasonable hypothesis for small groups of up to few dozens of individuals, but that becomes unrealistic in large herds with hundreds of animals.

Given expression (3.1), we can compute the mean time to depart $t(n_M)$ for the n_M^{th} follower as $t(n_M) = \sum_{n=1}^{n_M} \tilde{\mu}(n, N)^{-1}$, where $\tilde{\mu} = \mu(n, N)$ ($N - n$) is the departure transition rate at the group level. From the inverse function of this expression we obtain n_M as a function of time (Fig. 3.3 E), *i.e.* from $t(n_M)$ we obtain $n_M(t)$. Notice that the departing phase is then given by $\sum_{n=1}^{N-1} \tilde{\mu}(n, N)^{-1}$, which means that the average collective motion phase is approximately $\tau - \sum_{n=1}^{N-1} \tilde{\mu}(n, N)^{-1}$, where τ is the time required by the initiator to reach the target (see subsection 3.7.6).

In analogy to equation (3.1), we assume that the (individual) stop rate σ , related

to the transition from $M \rightarrow S_T$, is given by

$$\sigma(n_M, N) = \alpha' \frac{n_{S_T}^{\beta'}}{n_M^{\gamma'}} = \alpha' \frac{(N - n_M)^{\beta'}}{n_M^{\gamma'}} \quad (3.2)$$

with α' , β' and γ' parameters modulating the effect of n_M and n_{S_T} on σ . During the stopping phase, $n_M(t)$ is obtained from the inverse function of $t(n_M) = \tau + \sum_{n=N-1}^{n_M} \tilde{\sigma}(n, N)^{-1}$ with $\tilde{\sigma} = \sigma(n, N) n$, where $n \leq N - 1$.

We emphasize that in the model we propose, the transition rate to switch behavior depends only on the number of individuals in the two involved behavioral states. This means for example that the probability to switch to M for an individual in S_S , does not depend on the number of individuals in S_T .

As commented above, it can occur that uninformed individuals do not follow the initiator in groups of $N = 32$. Using the proposed mathematical framework, we can account for such group size effect. We recall that the absence of collective motion is associated with those situations where the initiator does not induce any transition $S_S \rightarrow M$ of a naive individual during the time τ required by the initiator to reach the target position. Mathematically, the problem reduces to compute the probability C – henceforth referred to as *commitment* – to observe a transition $S_S \rightarrow M$ of a naive individual during τ , which takes the form :

$$C = 1 - \frac{1}{(\tau_{max} - \tau_{min})\tilde{\mu}_i} (e^{-\tilde{\mu}_i \cdot \tau_{min}} - e^{-\tilde{\mu}_i \cdot \tau_{max}}) \quad (3.3)$$

with $\tilde{\mu}_i = \alpha i^\beta (N - i)^{1-\gamma}$, i the number of initiators ($i = 1$ in our experiments)

and τ_{min} and τ_{max} , the minimum and maximum observed τ values respectively (see subsection 3.7.7 for the derivation of expression (3.3)).

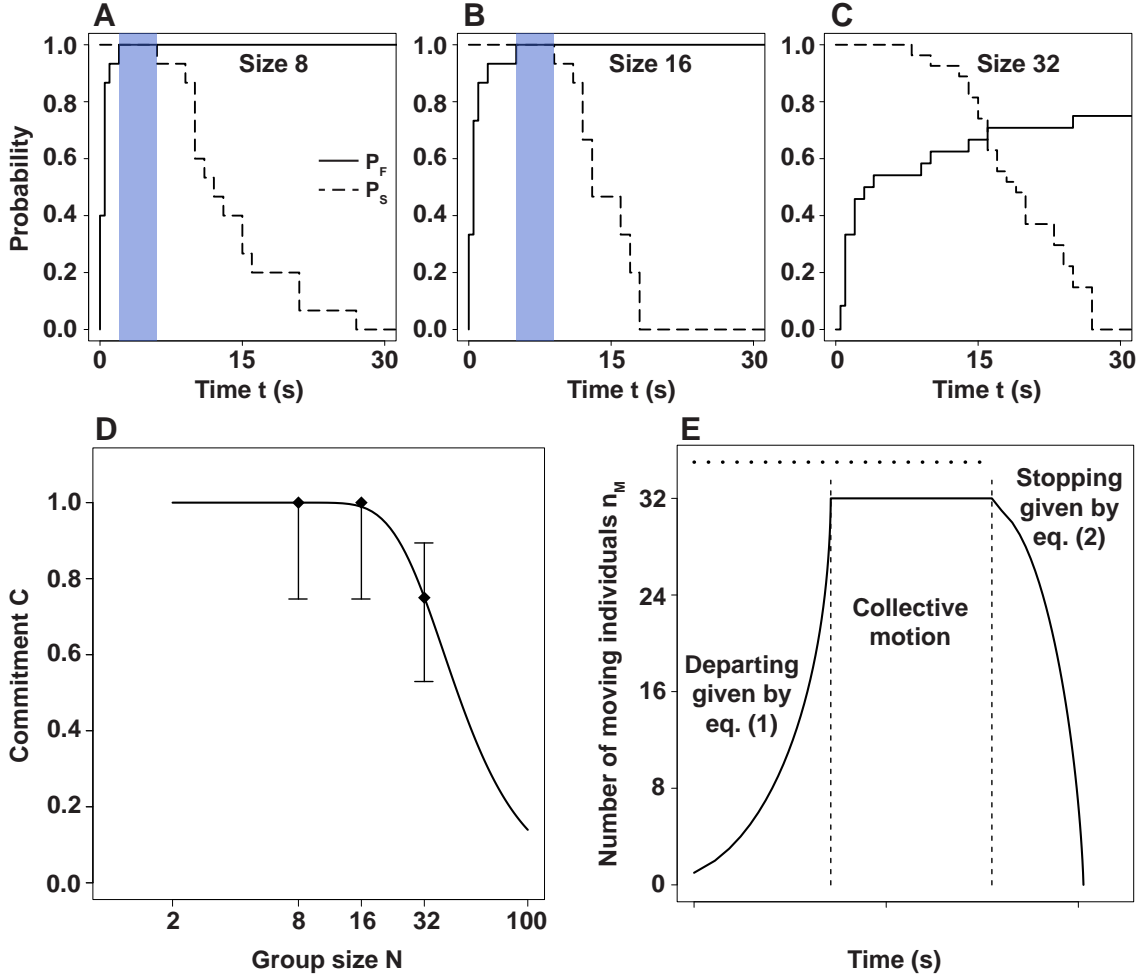


Figure 3.3 – Following latency versus stimulus duration and model fitting. (A-C) Probability P_F of observing a first follow event before time t (solid line) and probability P_S that the initiator has not reached the target at t (dashed line) for group sizes $N = 8, 16,$ and 32 . The blue areas indicate the time window between the maximum departure time for the first follower and the minimum required time for the initiator to reach the target. (D) Probability that the initiator is followed by at least one naive sheep (referred to as commitment) as a function of group size N in experiments (black diamonds) and as predicted by equation (3.3) (black line). Whiskers represent 95% confidence intervals. (E) Predicted values of $n_M(t)$ for $N = 32$. The dotted line indicates the time required by the initiator to reach the target (τ).

The estimation of parameters is done in two steps. The best fit of Eq. (3.3)

to the experimental points in Fig. 3.3 D provides a set of α and γ values. Fixing these two parameters, the best fit on the individual rates is used to estimate the other parameter. More details on the fitting procedure are given in subsection 3.7.5. The obtained values are $\alpha = 90.1$, $\beta = 2.5$, $\gamma = 3$, and $\alpha' = 0.23$, $\beta' = 0.53$, $\gamma' = 0.41$. Fig. 3.3 E shows that the dynamics resulting from equations (3.1) and (3.2) provides a qualitative description of the data (*cf.* Fig. 3.1 A), while Fig. 3.3 D shows that the model also accounts for the experimentally observed commitment C. It worth noticing that given the nonlinear form of the transition rates and given the obtained parameter values, it turns out that after a first transition $S_S \rightarrow M$ of a naive individual, a cascade of transitions $S_S \rightarrow M$ will immediately follow.

The mathematical model allows exploring a large variety of hypothetical scenarii using conditions going beyond the ones used experimentally. It is important to stress that model predictions are reliable as long as we can assure that all hypotheses and assumptions remain valid. This implies, among other things, that results are reliable exclusively for group sizes N such that $N < N_*$, with the critical group size $N_* > 32$. Ultimately, models predictions should be verified/falsified by performing further experiments. Always according to our mathematical model, there exist three possible outcomes when the naive group faces the departure of one or more initiators : i) all naive individuals follow the initiator(s), ii) none of them does it, and iii) only a fraction of naive individuals follow the initiator(s). The associated probabilities, P_{AF} for i), P_{NF} for ii), and P_{GS} for iii), are shown in Fig. 3.4. While the first two scenarii, *i.e.* i) and ii), imply a sort of consensus for the naive group, which

assures group cohesion, the third scenario, *i.e.* iii), implies group fission. Although according to the mathematical model group splitting can occur, its probability is always small. Fig. 3.4 A shows that in groups of $N \leq 32$, the probability of observing group splitting is smaller than 5%. Given that with $N = 32$ we have performed 24 experimental trials, one could expect in mean one group splitting event. In short, the experimental observations are consistent with model predictions. In addition, the model predicts - for a fixed range of τ (*i.e.* stimulation duration) - that full collective motion decreases non linearly with group size N , while the probability P_{NF} that none follows increases non linearly (black and red curves, respectively, in Fig. 3.4 A). The probability of observing splitting of the naive group (green curve) exhibits a non monotonic dependency with N with a maximum at $N = 64$, where the probability is close to 20%. This means that by performing similar experiments with 63 naive individuals and one initiator - and performing a similar number of replications of the experiment - we should be able to observe group fission. It is worth noticing that if the group size is larger than 64, the probability of splitting decreases again. Furthermore, the model predicts that for large group sizes the departure of the initiator cannot induce naive individuals to move towards the target position : for large values of N the naive group remains unresponsive to the departure of the initiator. This observation is, however, only valid for a fixed range of τ . If we imagine that the experiment is performed in larger arenas, in such a way that the target position is located farther away and τ is significantly larger, the departure of the initiator will again lead naive individuals to move towards the target (Fig. 3.4

B). Moreover, if the τ is large enough, the model predicts that the only possible outcome upon the departure of the initiator is a full collective follow. Accordingly, the only scenario where fission of the naive group can be observed is when the two resulting subgroups will be separated a relatively small distance one from the other, at which point we could ask ourselves whether such separation qualifies truly as group splitting.

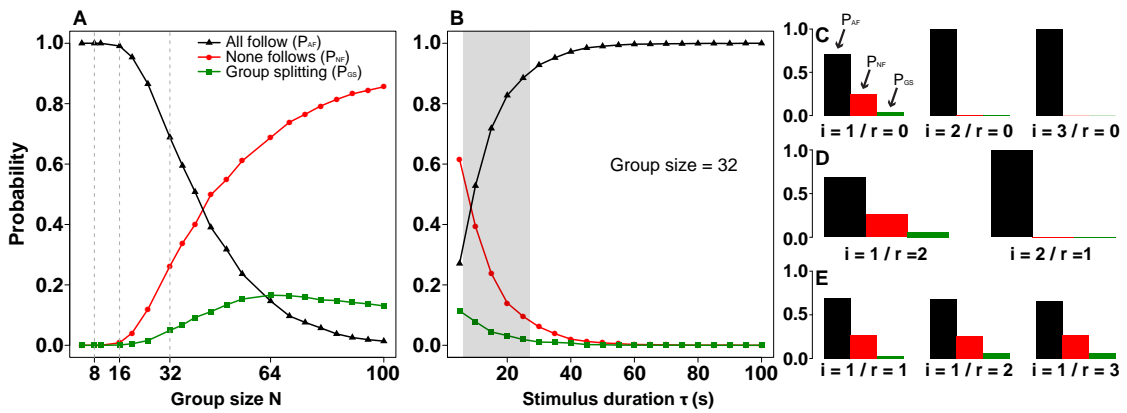


Figure 3.4 – Model predictions for collective decision of naives. (A) Probabilities P_{AF} of observing a full collective follow (black line), P_{NF} corresponding to no follow (red line), and P_{GS} to group splitting (green line) as a function of group size N for groups of naives subject to the departure of 1 initiator. (B) P_{AF} , P_{NF} , and P_{GS} as function of the stimulus time, associated to the time required by the initiator to reach the target position, for $N = 32$ including 1 initiator. The grey area shows the interval of stimulus durations we observed experimentally. (C), (D) and (E) show P_{AF} , P_{NF} , and P_{GS} when the naive group is faced to contradictory information cues : a number i of individuals determined to go towards the target (initiators) and the number r of individual determined to stay (see text for details). Results for $N = 32$. Notice that i and r do not induce a symmetric collective bias.

Finally, the model also allows us to explore situations where naive groups are subject to conflicting information cues. For instance, let us imagine we trained a group of i individuals to move towards the target position and a group of r individuals to stay at the starting position. We are interested in the behavior of the naive

individuals, for whom there are always two mutually exclusive options – either to stay or to go –, which means that all probabilities, P_{AF} , P_{NF} , and P_{GS} , are computed with respect to the naive group. To avoid confusions, we clarify that this implies that P_{AF} is the probability that all naive individuals follow, P_{NF} none of the naive individuals follows, and P_{GS} the probability that at the end of the process we find some of the naive individuals at the starting position and some at the target position. We start out with a simple scenario where there is no trained individual to stay, *i.e.* $r = 0$. By increasing the number i of individuals moving away, we find, not surprisingly, that P_{AF} increases dramatically, to the point that the only possible outcome is a collective motion (*i.e.* $P_{AF} \rightarrow 1$, Fig. 3.4 C). Similarly, we can fix i and increase the number r of individuals determined to stay. We find that increasing r leads to a very weak increase of P_{NF} and P_{GS} (Fig. 3.4 E). Thus, there is a clear asymmetry in the role played by i and r . This is particularly evident by fixing the number of trained individuals and varying the relative weight between i and r . Fig. 3.4 D corresponds to $i + r = 3$ and shows that $i = 1$ and $r = 2$ is remarkably different from $i = 2$ and $r = 1$. In particular, while for $i = 2$ and $r = 1$, $P_{AF} \rightarrow 1$, for $i = 1$ and $r = 2$, we do not find that $P_{NF} \rightarrow 1$. Moreover, $i = 1$ and $r = 2$ differs only slightly from $i = 1$ and $r = 0$. This means that if we have initially $i = 1$ and $r = 1$, adding an extra trained individual determined to move towards the target ensures a full collective follow, while adding an extra individual determined to stay has a very weak effect on the collective outcome. We have to make r close to N to assure that the trained individual will systematically fail to recruit any naive sheep.

In short, a small variation of r has a weaker effect than a small variation of i . Adding individuals determined to either stay or to leave does not produce, at the collective level, a symmetric bias, even if staying and leaving are opposite alternatives, naive individuals can only perceive the stimulation that constitute the moving individuals. The r individuals do not move and thus do not differ from other stopped individuals (the naive ones). The only effect of the r individuals is to slow down the departure dynamic. This is in sharp contrast with binary decision studies [111, 145, 161, 162] where mutually exclusive options are considered as symmetric. This is particularly clear in flocking models [111, 162] where left-right choices are such that individuals determined to move towards the left exert the same social influence than individuals determined to move towards the right. One important message we learn is that opposite alternatives are not necessarily symmetric. The origin of such asymmetry may be related to the fact that at the individual level the decision whether to stay or to leave can be formulated as a decision whether to remain in the current state or to change it. The obtained results, at both the experimental and theoretical level, suggest that *behavioral change* is strongly favored. Moreover, it seems that the individuals that initiate a change become – as previously proposed [124] – incidental leaders, while those determined to remain in the current state, though playing an inhibiting role, exert a weaker influence on the naive group.

3.5 Conclusions

Here, we have shown that simple mimetic responses – as those described by equations (3.1) and (3.2) – when combined with the characteristic duration associated to the stimulus – here, the time required to arrive at the target position – act as an effective collective decision-making mechanism. Moreover, we showed that the proposed mechanism, whose derivation is intimately based on the presented experimental observations, and valid exclusively for small group size where spatial effects can be neglected, allows a group of naive/uninformed individuals to solve a scenario with conflicting information in such a way that the most probable collective outcome is a consensus. Specifically, we analyzed a situation where the naive group faces a scenario where there is a subgroup decided to stay and subgroup decided to go, and showed that the two most probable outcome are that either all naive individuals follow or none does. Importantly, though group splitting cannot be discarded, such event is, according to the proposed mechanism, unlikely.

In summary, the interplay between mimetic rules and the characteristic duration of the stimulus leads to a self-organized collective decision-making that does not required neither explicit communication nor concertation among the group members. While this observation is likely to hold even for large groups, the strong group size effects reported here (see Fig. 3.3) suggest that the group is in the vicinity of global perception, a situation that requires the group to be relatively small in size. This is in sharp contrast to what is expected for largely extended groups (with respect to the perception and cognitive limitation of the individuals) or in densely packed

groups in motion, where collision avoidance leads necessarily to strong local spatial effects [113, 119, 138–140]. In these two scenarii, large group sizes or dense groups in motion, we conjecture a saturation of the behavioral response of individuals given by a local interaction neighborhood, leading to the absence of the here reported group size effects. In such scenarii, the group dynamics is likely to strongly depend on the spatial structure of the group as suggested in [113, 119, 138–140].

Finally, it is worth noticing that the effective decision-making mechanism described here applies to a specific social context : a group of naïve individuals sharing an initial behavioral state, which is subject to the behavioral shift of one or several conspecifics. One of the essential elements of the proposed mechanism is the presence of a discrete number of behavioral states, which has to be, necessarily, larger than two (as *e.g.* S_S , M and S_T). This means that collective decision-making models for groups in motion, where the group has to decide in which direction to move [111] cannot be used to model the specific social context addressed here. Such models have been designed to describe the navigation of a group, and not to describe behavioral shifts. At the mathematical level the differences are evident. While navigation models associate a continuous variable to each individual, related to the moving direction of the individual, behavioral shift models deal with discrete variables associated to the possible behavioral states of the group members. Similarly, the social mechanism analyzed here cannot be directly compared with decision-making models designed to describe dichotomic decisions where the initial state differs from the two (opposite) final ones the individuals are forced to choose [134, 145]. This is

in sharp contrast with the social context we are interested in here, where individuals initially share the same behavioral state and the options reduce to either remain in this initial state or to switch to the other available state. In summary, the collective decision-making mechanism proposed here is fundamentally different, and not comparable to previous collective decision-making mechanisms, which have been designed to describe a different social context. Deeply rooted in the models proposed in previous works [108,125], the mechanism proposed here differs from these two by making use of three behavioral states, accounting simultaneously for the initiation and stop of the collective response, and with both processes modeled as a transition at the individual level.

Given the simplicity of the proposed mechanisms here, we expect similar mechanisms to be at work in other animal systems.

3.6 Acknowledgments

We thank the staff of the Domaine du Merle, R. Violleau and M.-H. Pillot for support during experiments, P. Arrufat for technical help, DYNACTOM team, R. Fournier, F.-X. Dechaume-Moncharmont, S. Blanco and O. Chepizhko for discussions. We thank Gregory Sempo and one anonymous reviewer for their constructive and helpful comments. This work was supported by one CNRS PEPS grant Physique Théorique et ses Interfaces and one CNRS PEPS grant BIO-MATHS-INFO. ST is supported by a PhD grant of the French Ministry of Superior Education and Research.

3.7 Supporting Information

3.7.1 Supplementary videos

S1 Video : One example of a trial in a group of 32 where the initiator triggers a collective motion. We compiled the snapshots at a rate of 2 frames per second (1 second in the video represents 2 s in real time). At 12 s, we added at the bottom left, for each frame a figure showing the locations of the group members across time. The initiator is plotted in blue. Naive individuals not moving are plotted in black and the moving ones in red. You can watch the video by clicking on this link : <http://journals.plos.org/plosone/article/asset?unique&id=info:doi/10.1371/journal.pone.0140188.s014>.

S2 Video : One example of a trial in a group of 32 where the initiator fails to provoke a collective motion. Parameters as in S1 Video. You can watch the video by clicking on this link : <http://journals.plos.org/plosone/article/asset?unique&id=info:doi/10.1371/journal.pone.0140188.s015>.

3.7.2 Details on the behavior of sheep.

In trials with groups of 8 and 16, the initiation always triggered the departure of all naives. In groups of 32, only 75% of the trials (18 out of 24) displayed such collective response. We investigated whether the lack of commitment of the naives could be explained by behavioral differences in initiations or by particular group configuration. We used three different initiators in the experiments that were tested

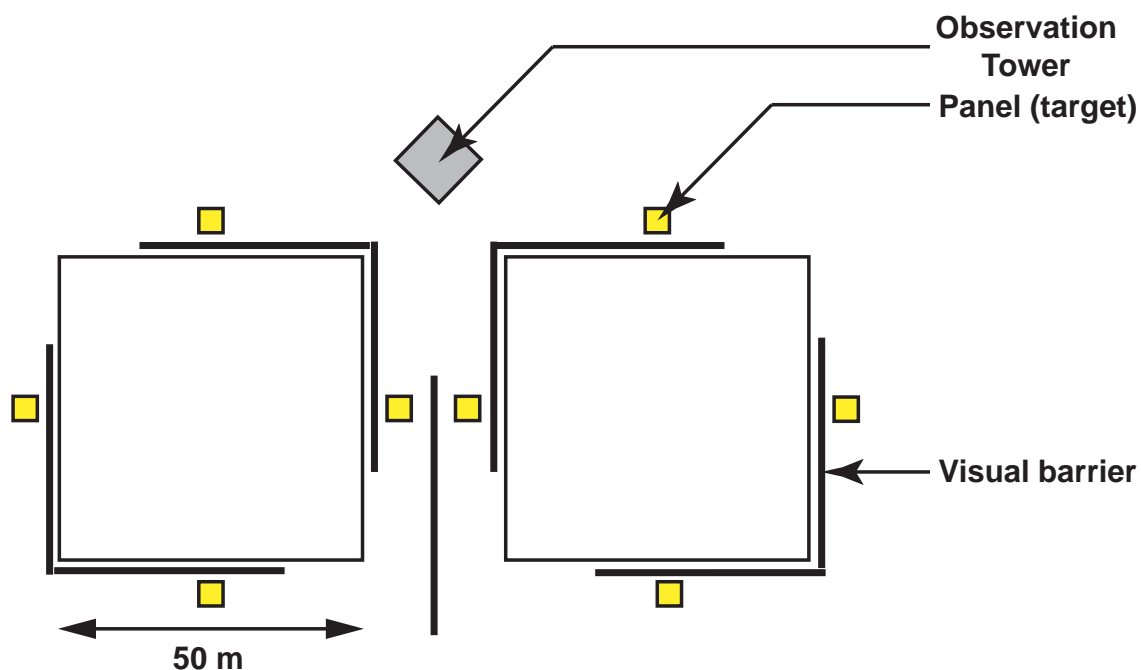


Figure 3.5 – Experimental setup. The setup is composed of two arenas (50 m side) delimited in native irrigated pasture and surrounded by a 1.2 m visual barrier (propylene net). Observations were made possible thanks to an observation tower located nearby. Yellow panels placed in the middle of each side can be levelled up and used as targets for the trained sheep thanks to a remote control. Digital snapshots were taken at one-second interval with a camera fixed at the top of the tower.

in all group sizes. Each failed to entrain naive sheep i.e. the cases where no collective departure was observed cannot be due to any particular trained sheep. When comparing trials with and without follower, no differences were found regarding initiators' movement mean speed (Student *t*-test : $T = -1.08$, $P = 0.3$) or in terms of group density (Wilcoxon test : $W = 66$, $P = 0.9$). Thus, the lack of commitment cannot be explained by any peculiar behavior or position of the initiators, indicating that social mechanisms are involved. Trials without collective motion occurred on days 3, 4, 8, 15 and 16 of the 17 days of experiments discarding any potential effect of habituation or change in motivation of the naives. All naive sheep were

tested in control trials in groups of 32 (without trained individual), 6 before and 6 after the experiments. These control groups were confronted to a panel rise in the same conditions as in the experimental trials (except that no sheep was wearing a vibrating collar). No naive sheep responded to the panel rise *i.e.* we did not record any movement nor any behavioral modification.

3.7.3 Statistics of the departing and stopping phases.

We tested whether latencies of the first followers were affected by group size. We found a significant effect of group size (medians : 1 s, 1 s and 2 s for groups of 8, 16 and 32 respectively ; Kruskal-Wallis test : $\chi^2 = 8.67$, $df = 2$, $P = 0.01$). Furthermore, the first followers' latencies were more variable in groups of 32 than in smaller ones (Bartlett-test : $K^2 = 42.97$, $df = 2$, $P < 0.0001$; Fig. 3.6 A). The duration of the departing phase (time elapsed between the first and the last following events) increases with group size (medians : 3.6 s, 7 s and 14.5 s respectively ; $\chi^2 = 24.51$, $df = 2$, $P < 0.0001$) but also varied highly in the larger group size ($K^2 = 20.81$, $df = 2$, $P < 0.0001$; Fig. 3.6 B).

With the same logic, we tested the effect of group size on the latencies of first stoppers. There is no significant effect of group size on the first stop latency (medians : 1.3 s, 1.3 s and 3 s respectively for group sizes 8, 16 and 32 ; $\chi^2 = 4$, $df = 2$, $P = 0.13$), but stop latencies were more variable in groups of 32 ($K^2 = 10.14$, $df = 2$, $P = 0.006$; Fig. 3.7 A). The duration of the stopping phase (time elapsed between the first and the last stop) increases (medians : 6 s, 7.5 s and 11 s respectively ;

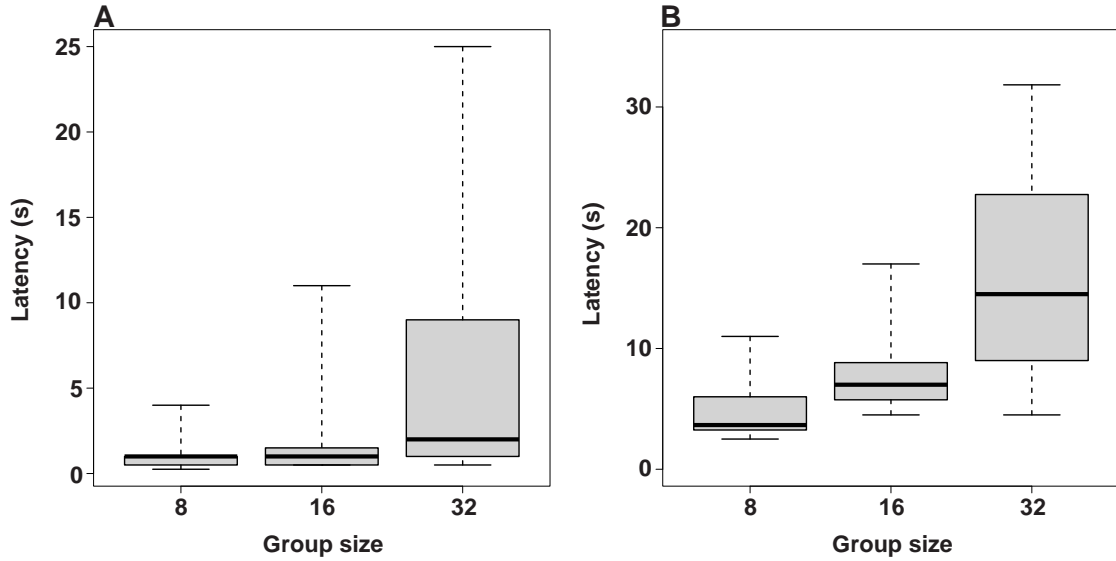


Figure 3.6 – Statistics of the departing phase. (A) Latency to depart of the first followers as a function of the group size. (B) Duration of the departing phase i.e. time elapsed between the departure of the first and the last followers. The bottom and top of “boxes” show the first and third quartile of data. The thick lines show the median and the whiskers represent the minimum and maximum values of the distribution.

$\chi^2 = 12.28$, $df = 2$, $P = 0.002$) but the variance was not affected by group size ($K^2 = 4.12$, $df = 2$, $P = 0.13$; Fig. 3.7 B).

3.7.4 Details on the estimation of the experimental rates

The transition rates in Fig.3.2 are estimated from the experimental data. Let us take an example of how the departure rate (probability per unit of time for an individual to depart) is estimated for groups of 32 individuals. For a given departure rank, $n_M = k$ (and then $n_{S_S} = N - k$) we have 18 (the number of experimental trials with groups of 32) latencies of departure (the time elapsed between the previous departure that led to $n_M = k$ and the next one that leads to $n_M = k + 1$).

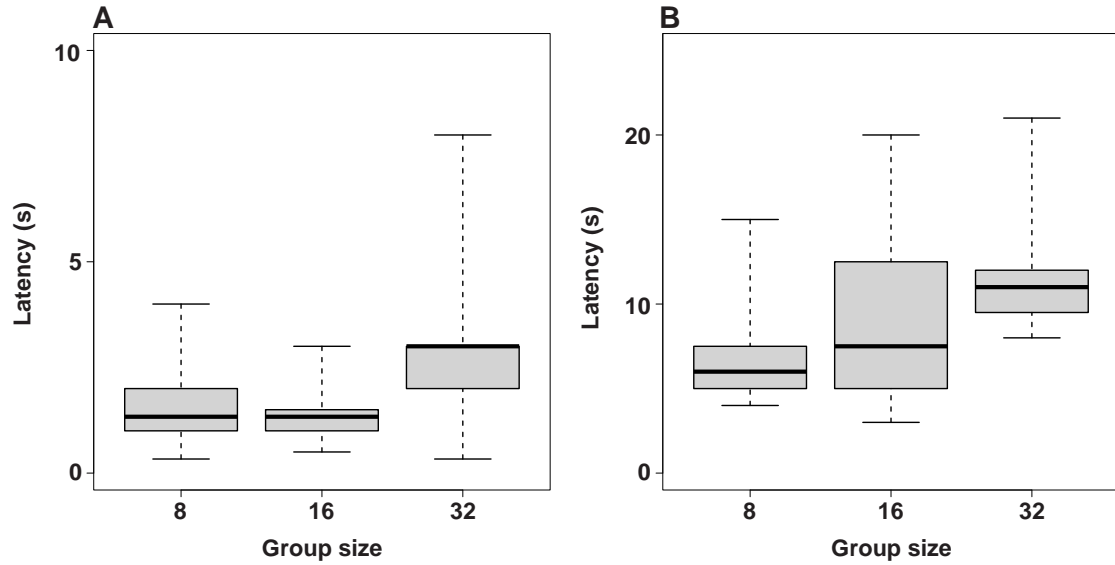


Figure 3.7 – Statistics of the stopping phase. (A) Latency to stop of the first stoppers as a function of the group size. (B) Duration of the stopping phase i.e. time elapsed between the first and the last stopping events.

As these latencies are exponentially distributed, we hypothesize that a memoryless phenomenon is at stake. Thus that the probability per unit of time for one individual to depart is constant while the group configuration (the combination of n_M and n_{S_S}) is the same. The individual experimental departure rate (μ) for a given value of n_M is estimated by computing the inverse of the mean experimental latency divided by n_{S_S} . We apply the same method to estimate the individual stopping rate (σ) because the distribution of latencies for a given value of n_{S_T} also follows an exponential law. This estimation process is also detailed in [109].

3.7.5 Details on the parameter estimation.

To quantify the dynamics of the departure phase, we measured the latency to depart for each naive individual according to its departure rank (rank 1 for the first

follower and rank N-1 for the last one) as the time elapsed between the previous departure and its own departure. We quantified the dynamics of the stopping phase in the same way, considering only the cases where all group members were already walking before the first stop to mirror the departure phase. Following Pillot *et al.* [109], we quantify the individual response function, i.e. the departure rate μ (respectively the stop rate σ) considering that sheep are stimulated to move (respectively to stop) by all moving (stopped) sheep but inhibited by all stopped (moving) ones with

$$\mu = \alpha \frac{nM^\beta}{nS_S^\gamma}, \quad (3.4)$$

and

$$\sigma = \alpha' \frac{nS_T^{\beta'}}{nM^{\gamma'}}. \quad (3.5)$$

Previously, Pillot *et al.* never recorded cases where no collective departure was observed. The parameter estimation we perform is of two types for departing and stopping phases because we want to get parameters values allowing to predict lack of collective departures (which is highly dependent on the first followers' latencies), but also to account for the dual combination of mimetic rules in order to get coherent description of the two phases when increasing the group size and the number of initiators. About the departing phase, the estimation of the parameters that best fit the experimental data is a non-trivial task. We want equation (3.3) to produce a value of commitment C close to the experimental data (Fig. 3.3 D), while equation (3.1) to reproduce as faithfully as possible the temporal patterns of the departure and

the stopping phases respectively (Fig. 3.3 E). Let's consider first the commitment C. Equation (3.3) which models C depends only on α and γ for $i = 1$. We adjust α and γ to obtain the best fitting of equation (3.3), and then we have only one free parameter to play with (β) to tune equation (3.1). We kept the values of α and γ that minimize the error (as calculated by the average of the squares of differences) on C, and looked for a value of β minimizing the error on the departure rates. With respect to experimental departure rates, we modify the procedure followed by Pillot *et al.* in order to take into account both trials with and without collective departures. The modified procedure computes the survival analysis on the distribution of the departure latency of the first followers including those censored by the time spent by initiators to reach the target in trials where they were not followed ($n = 6$). Because the distribution of latencies with censorship follows an exponential function, we then are able to calculate the associated time constant and thus the estimated rate for first followers in groups of 32 (estimated rate without censoring : 0.19, with censoring : 0.08; time constant of the associated exponential without censoring : 5.22 s, with censoring : 11.56 s; Fig. 3.8). We use this corrected rate in figures and parameter estimation. This process of parameter estimation gives the following values : $\alpha = 90.1$, $\beta = 2.5$ and $\gamma = 3$. In the case of the stopping phase, we need to estimate parameters only for equation (3.2). We fit the equation (3.2) on the experimental stop rates, giving $\alpha' = 0.23$, $\beta' = 0.53$ and $\gamma' = 0.41$. The range of values obtained for β , γ , β' , and γ' are larger than zero, which is in accordance with the hypotheses considering a promoting role of n_M (n_{S_T}) and a inhibiting role

of n_{S_S} (n_M) for the transition from S_S to M and from M to S_T , respectively.

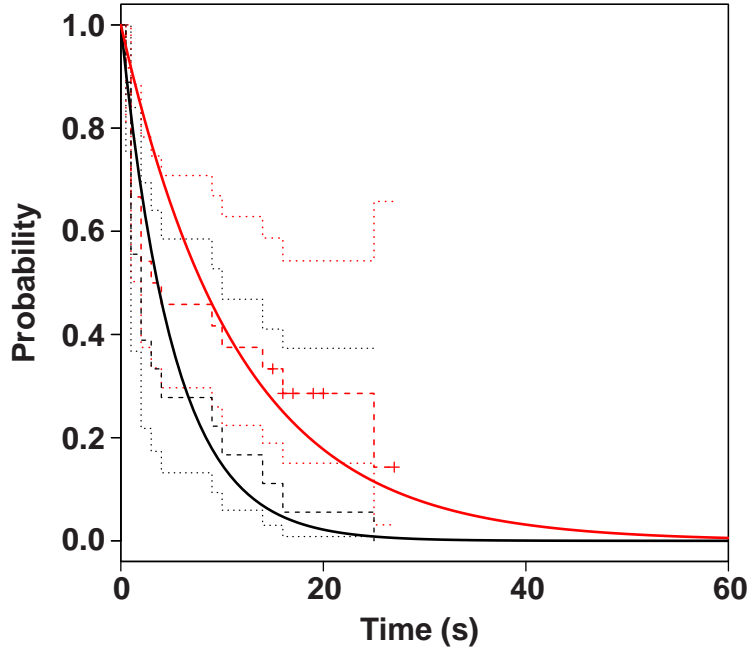


Figure 3.8 – Survival curves for first followers latencies. Survival curves of the latencies of the first followers in groups of 32 without and with censored data (adding the times spent walking by initiators to reach the target in trials when they fail to be followed) Dashed curves show the experimental data without (black curve) and with (red curve) the censored data. Respectively plain black ($e^{-0.19t}$; time constant = 5.26 s) and red lines ($e^{-0.08t}$; time constant = 12.56 s) show the exponential curves fitted to the corresponding experimental data. Red crosses : the times spent walking by initiators to reach the target in trials when they fail to be followed. Dotted lines : $\pm 95\%$ confidence interval.

3.7.6 Details on the calculation of predicted $n_M(t)$.

Given $\mu(t)$ and $\sigma(t)$, it is straightforward to obtain $n_M(t)$. Let us initially focus on $n_M(t)$ during the departure phase. Let t_1 , the departure time of the initiator and $t_2, t_3 \dots t_{n_M=N}$ the departure times of the first, second ... $N-1^{\text{th}}$ followers. Assume that at time $t_1 = 0$, the initiator departs from the group. The time $t_2 - t_1$ we have

to wait to observe the departure of the first follower is exponentially distributed and characterized by an average time :

$$\frac{1}{\tilde{\mu}(n = 1, N)} = \frac{1}{(N - 1)^{1-\gamma}\alpha.1^\beta}. \quad (3.6)$$

Now we want to know at which time we will observe a second follower (to reach $n_M = 3$). We know that $t_3 - t_2$ is exponentially distributed and that the average $t_3 - t_2$ is given by :

$$\frac{1}{\tilde{\mu}(n = 2, N)} = \frac{1}{(N - 2)^{1-\gamma}\alpha.2^\beta}. \quad (3.7)$$

More generally, the average time between the n follow event and the $n-1$ follow event is given by :

$$t_{n+1} - t_n = \frac{1}{\tilde{\mu}(n, N)} = \frac{1}{(N - n)^{1-\gamma}\alpha.n^\beta} \quad (3.8)$$

This means that the average time at which the n_M event occurs can be expressed as :

$$t_{nM} = \sum_{n=1}^{nM-1} t_{n+1} - t_n = \sum_{n=1}^{nM-1} \frac{1}{\tilde{\mu}(n, N)} = \sum_{n=1}^{nM-1} \frac{1}{(N - n)^{1-\gamma}\alpha.n^\beta} \quad (3.9)$$

This allows us to build a list where we have :

n_M	Time
1	t_1
2	t_2
...	...
...	...
N	t_N

The list provides all the information we are interested in. However, notice that we have not derived an analytical expression for $n_M(t)$, but an expression of the form :

$$t = \sum_{n=1}^{nM-1} \frac{1}{\tilde{\mu}(n, N)} = f(nM) \quad (3.10)$$

An explicit expression for $n_M(t)$ requires finding the inverse of f , which we denote f^{-1} , in order to obtain $f^{-1}(t) = n_M$.

The derivation of the curve $n_M(t)$ in the stopping phase goes along similar lines. First, we assume that $t_1 = \tau$, with τ being the time required by the initiator to arrive at the target position. The time difference $t_2 - t_1$ refers to the time elapsed between the stop of the initiator and the first stop of a naive individual. As before, this time difference is exponentially distributed, and its average is given by :

$$\frac{1}{\tilde{\sigma}(n=1, N)} = \frac{1}{(N-1)^{1-\gamma'} \alpha' . 1^{\beta'}} \quad (3.11)$$

For the time difference $t_3 - t_2$ between the first and second stop (of naive individuals), the average is given by :

$$\frac{1}{\tilde{\sigma}(n=2, N)} = \frac{1}{(N-2)^{1-\gamma'} \alpha' . 2^{\beta'}} \quad (3.12)$$

The generalization reads simply as :

$$t_{n-1} - t_n = \frac{1}{\tilde{\sigma}(n, N)} = \frac{1}{(N-n)^{1-\gamma'} \alpha' . n^{\beta'}} \quad (3.13)$$

As before, we can obtain the time from the previous expression. Before doing so, and since we are interested in the temporal evolution of the number of individuals in state M, *i.e.* n_M , we introduce a change of variable. The first individual that stops is the initiator, at which point $n_M = N - 1$. With the first naive individual to stop, $n_M = N - 2$. In short, we can either refer to the first naive individual to stop, the second, etc., as to $n_M = N - 2$, $n_M = N - 3$, etc. The time difference can be relabelled as $t_{N-2} - t_{N-1}$ for the first stop of a naive individual, $t_{N-3} - t_{N-2}$ for the second stop of a naive individual, etc., and define $t_{N-1} = \tau$. We use this fact for $n_M < N - 1$ to express :

$$t_{n_M} - \tau = \sum_{k=n_M}^{N-2} t_k - t_{k+1} = \sum_{k=n_M}^{N-2} \frac{1}{\tilde{\sigma}(k, N)} = \sum_{k=n_M}^{N-2} \frac{1}{(k+1)^{1-\gamma'} \alpha' (N-(k+1))^{\beta'}} \quad (3.14)$$

From this it is obvious that :

$$t_n M = \tau + \sum_{k=nM}^{N-2} \frac{1}{(k+1)^{1-\gamma'} \alpha' (N - (k+1))^{\beta'}} \quad (3.15)$$

As before, we can make use of this expression to build a table :

n_M	Time
$N - 1$	t_{N-1}
$N - 2$	t_{N-2}
...	...
...	...
0	t_0

Notice that knowing the average duration of the departing phase given by :

$$t_N = \sum_{n=1}^{N-1} \frac{1}{(N-n)^{1-\gamma'} \alpha' . n^{\beta'}} \quad (3.16)$$

the duration of the collective motion phase is simply $\tau - t_N$.

3.7.7 Details on the calculation of the commitment (equation (3.3)).

The commitment is defined as the probability of observing a naive abiding by the departure of the initiator. Here, we assume a general case where we have an arbitrary number of initiators i . This means that we have $N - i$ naive individuals.

The probability per time unit per naive individual to switch from S_S to M is given by μ . Since $N - i$ individuals can potentially decide to follow the initiator(s), the probability per time unit (*e.g.*, seconds) to observe the first naive to depart is given by :

$$\tilde{\mu} = (N - i)\mu = \alpha.i^\beta(N - i)^{1-\gamma} \quad (3.17)$$

From this expression we can obtain the probability that no naive will depart during time t and that it happens between t and $t + dt$. This probability takes the form : $e^{-\tilde{\mu}t}\tilde{\mu}.dt$. For a given τ (time required to arrive to the target), the probability that a following event occurs for $t > \tau$ is simply :

$$\int_{\tau}^{\infty} e^{-\tilde{\mu}t}\tilde{\mu}.dt = e^{-\tilde{\mu}\tau} \quad (3.18)$$

The commitment, denoted as C , is the probability that a naive departed during τ , and thus it is expressed by :

$$C(\tau) = 1 - e^{-\tilde{\mu}\tau} \quad (3.19)$$

Now, for simplicity, we assume that the distribution of time τ , denoted by $p(\tau)$ is an uniform distribution between the experimentally observed τ_{min} and τ_{max} (*i.e.*,

$p(\tau) = \frac{1}{\tau_{max} - \tau_{min}}$) and compute the average $C(\tau)$:

$$C = \int_{\tau_{min}}^{\tau_{max}} C(\tau)p(\tau).d\tau = 1 - \frac{1}{(\tau_{max} - \tau_{min})\tilde{\mu}}(e^{-\tilde{\mu}\tau_{min}} - e^{-\tilde{\mu}\tau_{max}}) \quad (3.20)$$

This is the expression we use to calculate the expected commitment that we compare with the experimental observation. Exploring the model allows to check the effect of adding initiators on the value of commitment as a function of group size (Fig. 3.9 A). Also, for a given group size (here $N = 100$), we see that the commitment value increases non-linearly with the number of initiators (Fig. 3.9 B). Finally, we were able to compute the number of initiators i needed to recruit all group members (Fig. 3.9 C).

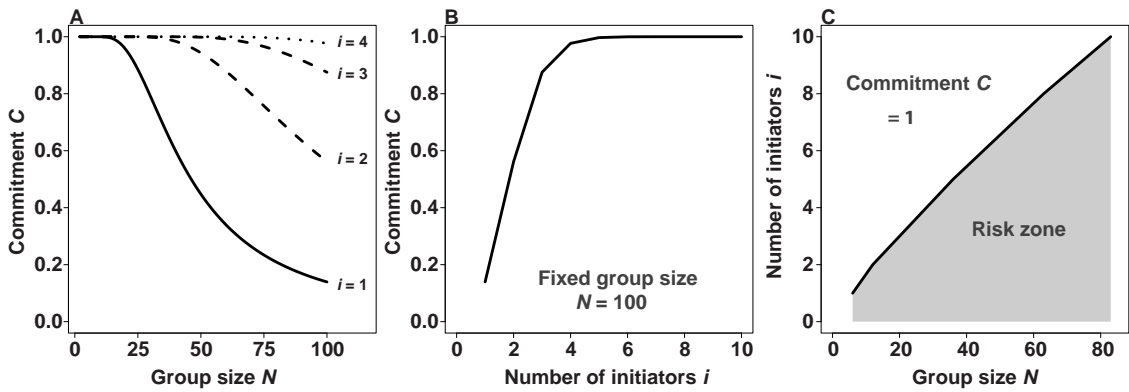


Figure 3.9 – Model predictions. Probability C of triggering collective motion (commitment) as a function of group size for various numbers i of initiators (A), and as a function of i for a fixed group size (B). (C) The minimum number of initiators required to always observe a follow (commitment = 1) as a function of group size (black line). The grey area indicates the combination of initiators and group size where the commitment is less than 1 (risk zone : none follows the initiator).

Chapitre 4

A new tool to decipher metric versus topological interactions : application to sheep herds

"I don't really think, I just walk."

— Paris Hilton

Les individus dans un groupe peuvent maintenir la cohésion et la synchronie en répondant aux stimuli émis par leurs congénères et peuvent à leur tour stimuler leurs congénères. Quand les individus se trouvent dans un groupe très peuplé, il est plausible qu'ils n'ont pas la possibilité d'accéder à l'information portée par tout membre du groupe. Ainsi, de nombreux travaux font l'hypothèse que les individus n'ont qu'un accès local à l'information et la question n'est plus de déterminer à quelle information les individus répondent, mais dans quelle portion de l'espace

se trouve cette information. Ainsi, pour un individu donné, les congénères situés dans cet espace et qui vont être capables d'influencer sa décision sont nommés les voisins influents. Classiquement deux hypothèses majeures ont été proposées pour déterminer qui sont ces voisins influents. L'hypothèse métrique propose que ce sont ceux situés dans l'espace défini par un rayon métrique fixe autour de l'individu focal. Ainsi, selon cette hypothèse, le nombre de voisins peut varier en fonction de la densité et de la configuration spatiale des groupes. La seconde hypothèse, dite topologique, propose que les voisins influents sont définis non pas par leur distance métrique par rapport à l'individu focal, mais par leur distance topologique (K), c'est-à-dire leur rang de distance. Ainsi, les voisins influents d'un individus donné sont ses K plus proches voisins et sont donc définis indépendamment de leur distance absolue et de la densité du groupe.

Dans ce chapitre, nous abordons la question de comment définir les voisins influents en nous plaçant dans le cas d'individus répondant au départ d'un initiateur. Nous analysons les données récoltées dans les groupes de 32 en ne regardant que l'effet de la position des individus sur leur probabilité d'être premier suiveur. Nous ne considérons que les interactions entre les initiateurs et les premiers suiveurs afin de déterminer ce que la structure spatiale permet. Ainsi, nous ne parlons pas ici des mécanismes comportementaux mimétiques développés dans le chapitre précédent et nous concentrons sur les réseaux d'interaction qui permettent d'expliquer les observations expérimentales. Ce type d'analyse simple nous permet de proposer une nouvelle manière d'utiliser les distances métriques et topologiques de façon continue

afin de définir les voisins influents et introduisons un nouveau type de modèle – le modèle *topométrique* –, pouvant être utilisé comme un outil pour l'étude de nombreux systèmes, et permettant de quantifier l'importance relative des interactions métriques et topologiques.

A new tool to decipher metric versus topological interactions : application to sheep herds

Sylvain Toulet^{1,2}, Jacques Gautrais^{1,2}, Julián Vicente Page³, Richard Bon^{1,2},

Fernando Peruani⁴

Soumis le 10 août 2015 à Journal of the Royal Society Interface

1 Université de Toulouse, UPS, Centre de Recherches sur la Cognition Animale, 118 route de Narbonne, F-31062 Toulouse Cedex 9, France.

2 CNRS, Centre de Recherches sur la Cognition Animale, 118 route de Narbonne, F-31062 Toulouse Cedex 9, France.

3 Instituto Cajal, Consejo Superior de Investigaciones Científicas, Madrid, Spain.

4 Laboratoire J. A. Dieudonné, Université de Nice Sophia Antipolis, UMR 7351 CNRS, Parc Valrose, F-06108 Nice Cedex 02, France.

4.1 Abstract

Deciphering the mechanisms that rule local interactions in animal groups is one of the most compelling challenges we face when studying collective motion and how animal groups maintain cohesion. Two main models have been proposed to explain local interactions in animal groups : the metric and the topological models. Here, we generalized the classical models by using continuous decaying functions instead of the classical threshold proposing that interactions are null over a given distance (metric or topological). Furthermore, we conceive a model – *the topometric model* – that contains both metric and topological models. Such topometric model permits deciphering which component is more predominant in a given biological system : it allows determining whether the observed interactions are either metric or topological. Using the topometric model, we are able to build what we call a topometric map : a two-dimensional space where one component is the metric weight and the other is the topological weight. We apply this new method to study groups of sheep confronted to the departure of a trained individual. The topometric method reveals that local interactions in sheep are predominantly topological.

4.2 Introduction

Large groups of animals such as shoals of fish and flocks of birds are able to produce captivating collective motion, preserving cohesion while operating manoeuvres or escaping predators [4, 163]. The spatio-temporal coordination of large moving

groups is assumed to be the result of "simple" local interactions [1]. Interactions or mutual stimulations are basic ingredients of social living systems spanning from cells to societies. Interactions are involved in aggregation [7,164], known to influence phenotypes [165], and play a central role in the organization of sexual displays [166–168], choice of reproductive sites [169], search of food sources [170–172], shelter selection [173], and behaviour synchrony [174]. It has been shown that animals may vary in their propensity to lead according to their dominance status [175], energetic requirements [37,162] and to follow according to friendship [176,177], sex, familiarity, body size [178]. Also the environment heterogeneity is known to modulate the density of animals and influences the global structure and motion of groups [179–181]. Studying collective phenomena through the scope of self-organisation implies to seek local interactions allowing the individuals to perform complex global patterns. Several theoretical works proposed models to decipher how individuals interact according to their relative spatial position [86,182,183]. For a given focal individual, the group members it can receive information from and to which it can respond (*e.g.* approach, avoid, follow) are the influential neighbours.

Identifying the neighbourhood, *i.e.* which and how many neighbours a focal individual might interact with, to what extent their spatial position can influence its response and how the information is propagated through the group are among the most compelling questions in the study of collective behaviour [184,185]. The importance of such question outstrips the study of animal behaviour as it is of interest in other scientific fields as in the study of social networks, social sciences, management

and economics [186]. The way influential neighbours are defined classically fall in two main proposals : the metric and the topological models. These two hypotheses assume that the influential neighbours of a given individual are defined according to the distance from the focal individual. The distance can be either metric, *i.e.* the Euclidean distance, or topological. What we refer here to as "topological distance" is not properly a distance in the mathematical sense, but a relative (Euclidean) distance rank between the two given individuals (the exact definition is given below).

The metric hypothesis assumes, in its classical formulation, that the neighbours of a focal individual are those conspecific located within a fixed metric distance R . This definition has been extensively used in agent-based models [81, 187]. When animals communicate visually, perception may be limited by a blind zone, which can be incorporated in the metric hypothesis by using an interaction cone [81, 86].

More recently, the idea that neighbours are defined by a fixed metric interaction range has been challenged based on the biological evidence that inter-individual distances within groups vary, while the groups may remain equally cohesive. Notice that when the within-group density decreases, it is possible that no neighbours are present within the influential radius if the latter is small, which prevents the interaction of the focal individual with other group member, and consequently leads to group splitting. In short, under the metric hypothesis, the number of neighbours varies with the within-group density [183]. The so-called topological hypothesis proposes an alternative to the metric hypothesis that assures – in its simplest formulation – the cohesion of the group by connecting each individual with a fixed number of conspe-

cific independently of the group density. Neighbours are typically selected as those that are at a topological distance smaller than or equal to a given number K . Let us recall that the topological distance is often defined as a rank based on the Euclidean distance, such that saying that between and individual A and an individual B the topological distance is $d_{TAB} = 3$ implies that B is the third closest neighbour of A . Notice that since the topological distance is defined by a rank it is not (necessary) symmetric, *i.e.* we can conceive a situation in which $d_{TAB} = d_{TBA}$, where d_{TBA} refers to the rank of A with respect to B as illustrated in Fig. 4.1. In contrast, the metric distance is always symmetry : $d_{MAB} = d_{MBA}$. It is important to understand that the topological hypothesis thus turns constant the number of neighbours with whom a focal individual interacts with, being this number independent of the within-group density and equal to K given the above definition.

Ballerini *et al.* [113] stressed that the level of influence would be similar among the K neighbours irrespective of their distance. Based on video recordings of starling, they proposed a number $K = 6 - 7$ of interacting neighbours based on a statistical method which evaluates the spatial distribution (anisotropy) in three dimensions. One variant of the topological model described above is to choose the influential neighbours as those composing the first shell of neighbours using a Voronoï tessellation of the space [118]. According to this definition, the number of neighbours is not strictly fixed, though it does not fluctuates much, and the cohesion of the group is ensured by construction.

Under both models, topological and metric, as they are classically defined, R and

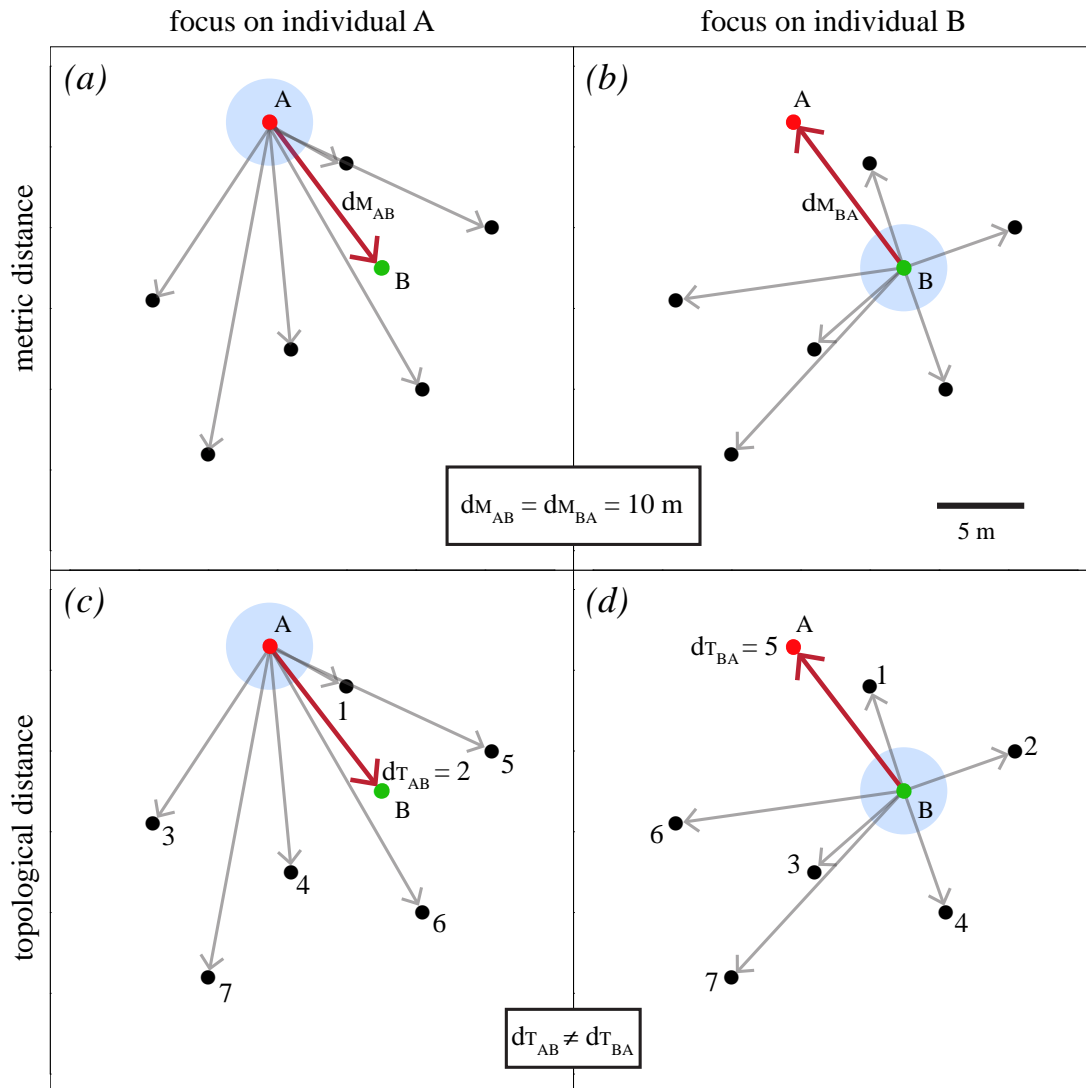


Figure 4.1 – Neighbourhood defined with metric and topological distances. (a) and (b) When using metric distance to define the neighbours, the inter-distance between A and B is symmetric, *i.e.* $d_{M_{AB}} = d_{M_{BA}}$. It leads to reciprocity of interactions : if B is an influential neighbour of A, then A is an influential neighbour of B. (c) and (d) When using a topological definition for neighbourhood, the topological distance between A and B may not be symmetric : $d_{T_{AB}} \neq d_{T_{BA}}$. As a consequence, interaction is not necessarily reciprocal : if B is an influential neighbour for A, A may not be an influential neighbour for B.

K are fixed parameters that set a threshold (with respect to the focal individual) beyond which the group members become non-influential. In both models, all the

neighbours within the limit of interaction (*i.e.* either R or K) have the same and constant influence on the focal individual. Reuter & Breckling [110] made a rupture proposing that all visible animals exert an influence weighted as the inverse of their neighbour distance. The influence of neighbours relative to one focal animal ("perception" functions) and falling with their distance has also been used by Viscido *et al.* [188], which tested a series of mathematical functions to assess the effect of the distance-dependent influence. Viscido *et al.* [182] explored the consequences of the number of neighbours a focal individual pay attention to at the individual and group level. Recently it was suggested that the influence of neighbours decreased as a function of their rank of distance. At a same metric distance, a neighbour is more influential when it is the nearest than when it occupies the second or third rank of proximity [189].

If the metric and topological model provide us with a definition that allows us to associate to each group member a neighbourhood, that is, the set of individuals that is influential for each group member, the models are at the same time defining an (interaction) network : the influential individuals of a given group member are the individuals this group member is connected to. The metric model is based on the symmetric Euclidean distance, while the topological model is based on the topological distance, which is not necessary symmetric. This implies that in the metric model the edges of the network are undirected, while in the topological model these are directed as shown in Fig. 4.3. There are other important differences. For instance, in the metric model the degree of a node (*i.e.* the degree of an individual) is a func-

tion of the local density around the node, while in the topological model the (out-) degree is a model parameter kept constant. The representation of both models in the form of a network allows us to make use of an important concept from complex networks : percolation. We say that a network is percolated if given two nodes A and B, there exists a path that may pass through other nodes that connects A and B. If we want to assure group cohesion and synchrony, the individuals should be able to transfer information (*e.g.* change of speed and direction, change of behavioural state) to all group members. This requires, using the language of complex networks, a percolated network where information can be easily transferred to all nodes in the system. We will see below that the percolation probability (*i.e.* the probability of finding the network percolated) strongly depends on the values of R and K.

In this study, we propose a new method to compare the relevancy of metric *vs.* topological interactions, which we apply to characterize experimental data with sheep herds. We start by relaxing the classical metric and topological models : instead of using a sharp cut-off (*i.e.* either R or K) beyond which group members are not influential neighbours for a given focal individual, we propose to use a continuous decaying function of the metric and topological distance, respectively (generalized metric and topological models). Furthermore, we show that it is possible to conceive a model (the *topometric model*) that contains, in a mathematical sense, both generalized metric and topological models. This model can be reduced either to its metric component only or to its topological component only. The advantage of such topometric model is that it allows deciphering which component is more predomi-

nant in a given biological system, *i.e.* it allows to determine whether the interactions in the observed system are either metric or topological. We apply our method to study decision-making in sheep herds. In particular, we analyse the departure of a trained individual from a group of 31 naive sheep and use the proposed method to identify the first individual that follows the trained individual. The chosen experimental scenario is particularly suitable to determine the nature of the interactions. Our analysis reveals that interactions in sheep are predominantly topological.

4.3 Models

4.3.1 Global Perception Model

Before testing a local (either metric or topological) interaction model, we can check whether the simpler idea that every individual can perceive and respond to any group member (and in the same way), provides a reasonable description of the system. We refer to this model as the global perception model. We stress that each individual perceives all conspecifics and can interact with them equally and irrespective of their position. The resulting interaction network is a fully connected network, which is by definition percolated. This model, that may look *a priori* unrealistic, represents an excellent approximation when dealing with small group sizes, where the experimental conditions are such that we are below the cognitive and perception capacity of individuals and thus no spatial effects are observable. In summary, the probability to interact in the Global Perception Model does not depend on the

position of individuals and is the same for everyone.

4.3.2 Classical Metric and Topological Models

The metric model assumes that the influential neighbours are located within a metric (Euclidean) distance R (in meters for example). Accordingly, the number of influential neighbours is variable and depends on the density of the group. According to the topological model the influential neighbours are defined as the K closest neighbours, irrespectively of their distance from the focal individual. The number K of influential neighbours is thus a model parameter kept constant and independent of the group density. In both models, the probability to interact is the same for the individuals defined as influential neighbours by R and K . As stated before, the probability that the network is percolated will strongly depend on the value of R and K .

4.3.3 Generalized metric and topological models and the topometric model

Instead of considering a fixed distance threshold, either metric or topological, beyond which group members do not influence a focal individual, we propose that the probability to interact will decrease with (either metric or topological) remoteness. The underlying idea is that, an individual is generally not "blind" beyond a fixed distance limit. We assume that individuals can perceive group members located (metric or topologically) far away, but with a probability of interacting that is

modulated by the corresponding distance. The assumption is that this probability is a decreasing function of the distance. For convenience, we use an exponential function to account for the decrease of the probability to interact with the distance. Thus, under the metric model, the probability for an individual A to interact with a conspecific B is given by :

$$P_{IM_{AB}} = e^{-\frac{d_{M_{AB}}}{R_c}} \quad (4.1)$$

with $d_{M_{AB}}$ the metric distance between A and B and R_c a model parameter, that provides a characteristic distance, which modulates the influence of neighbours with the metric distance. Similarly, we can compute the probability to interact as a function of the topological distance :

$$P_{IT_{AB}} = e^{-\frac{d_{T_{AB}}}{K_c}} \quad (4.2)$$

with $d_{T_{AB}}$ the topological distance between A and B and K_c the characteristic topological distance parameter modulating the influence of neighbours with their proximity rank. Such a continuous function allows coming up with a model of interaction that combines both the effects of metric and topological distances, referred to as the "*topometric*" model. We propose that the probability to interact between individuals A and B decreases with both the metric and topological distance between

them :

$$P_{ITM_{AB}} = e^{-\frac{d_{M_{AB}}}{R_c}} \times e^{-\frac{d_{T_{AB}}}{K_c}} \quad (4.3)$$

The advantage of such model is that it contains both metric and topological components and thus can model a system with metric only or topological only effects : in the limit $K_c \rightarrow \infty$ Eq. 4.3 reduces to Eq. 4.1 (generalized metric model), while in the limit $R_c \rightarrow \infty$ we obtain Eq. 4.2 (generalized topological model).

Exploring the topometric model allows calculating metric and topological indices, respectively :

$$M = \max\left(1 - \frac{R_c}{L_{max}}, 0\right) \quad (4.4)$$

$$T = \max\left(1 - \frac{K_c}{N}, 0\right) \quad (4.5)$$

where L_{max} is the maximum distance between two individuals that can be observed in the studied system and N the group size. This allows scaling the relative importance of metric and topological distances on local interactions. A large value of M (T) indicates high sensitivity on metric (topological) distance. To illustrate this we propose a topometric map that shows in the space of M and T the value of the error (the sum of squared residuals) on a given observable between the experimental data and the theoretical data computed using the topometric model. The point corresponding to the minimal error indicates the relative importance of metric vs topological interactions in the studied system. The map contains five zones

associated with the relative contribution of M and T (Fig. 4.2) :

- a metric only zone, when M is large and T is small,
- a topological only zone when T is large and M is small,
- a global perception zone, when the values of both indices are close to zero,
- a no interaction zone or blind , when both indices values are large,
- a zone where both metric and topological interactions are involved for intermediate values of M and T .

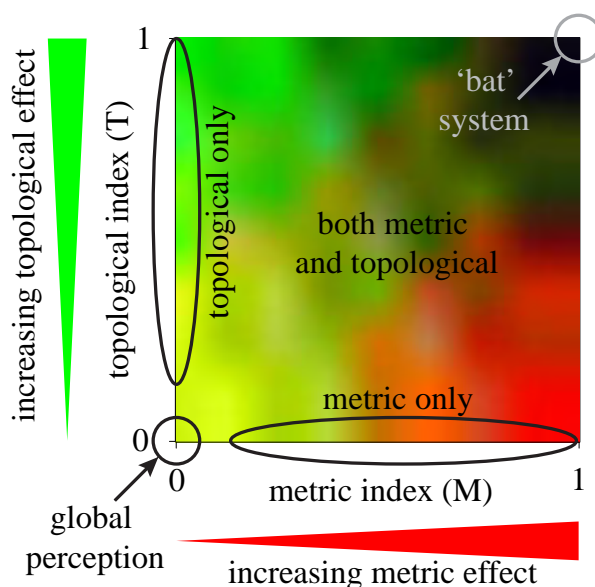


Figure 4.2 – The topometric map. It shows the relative influence of the metric and topological distances as estimated by the topometric model (equation 4.3). According to the values of M and T , five areas can be determined : a topological (metric) only zone for small values of M (T) and large values of T (M) indicating that the local interactions are mainly defined by the topological (metric) distance, a global perception zone for values of M and T both close to 0 indicating that the interactions can occur between any group member (no local interaction), a "bat" system zone for large values of both M and T indicating that individuals are able to interact only with the closest and nearest conspecifics, a fifth zone located in-between corresponding to a combined influence both metric and topological interactions.

4.4 Application to sheep herds

4.4.1 Experiments

We experimentally acquired data in groups of 31 naive sheep confronted to the departure of one informed individual (the initiator) triggered experimentally. The initiator is trained to reach a panel located in periphery of the test arena and we recorded the response of all other individuals to this initiation. When the initiator departs, all naives are grazing. We monitor the behavioural transition of naive conspecific from grazing to moving. We observe a cascade of departures reaching all individuals, *i.e.* the interaction network is percolated. For each trial, we determine the identity and the position in the group of the first follower (the first individual to move towards the initiator). We were then able to calculate for each individual the metric and topological distance at which the initiator is located. The advantage of restricting the observations to the first follower is that we can be sure that the first followers has been stimulated by the departure of the initiator. Subsequent followers are influenced (at least potentially) by all previous followers as well as by the initiator. It is only by looking at the first follower that we can associate with certainty an "influential neighbour" connection : the initiator is with probability 1 in the neighbourhood of influence of the first follower.

4.4.2 Observables

In this study, we focus on two observables. The first one is the probability that the interaction network for a given model is percolated. This means that in our experiments, if the initiator departs, this information can reach all individuals and lead to collective departure. Otherwise, fission of the group should be observed with some of the group members being irresponsive to the initiator or first followers. We analyze data where the group displayed full collective response : the whole group of naive followed the initiator. Hence, we first check that the interaction network we built is compatible with such observations and thus is percolated (Fig. 4.3). The second observable we chose is the cumulated distribution of the distance of the first followers from the initiator (CDD). This distribution shows the probability that the first follower is found at a distance smaller than a given distance d from the initiator. Thus for the models that did not ensure percolation in all cases, we checked which values of the parameters ensure percolation. Then we simulate the theoretical CDD to compare it with the observed one.

4.4.3 Comparing the outcomes of the models to experimental data

First, we checked the global perception model. The theoretical CDD deviates from the observed one. The experimental data show that the first followers were closer to the initiator than predicted by the global perception model (Fig. 4.4 (a)). This result suggest the presence of spatial effects, despite the small size of the group,

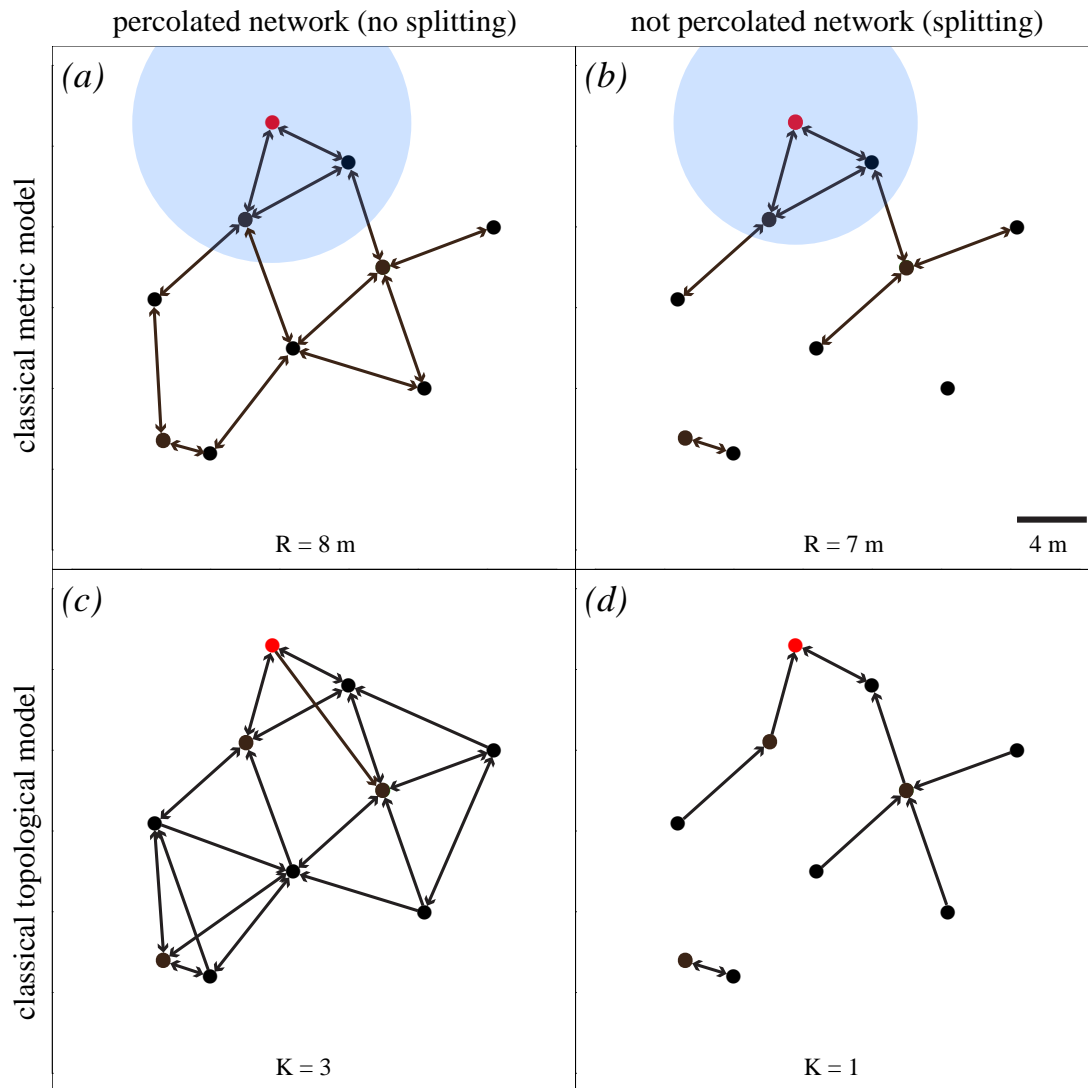


Figure 4.3 – Example of how interaction definition affects the network percolation on one illustrative group configuration. Using the classical metric model with different values of R can lead to dramatic outcomes on the resulting interaction network. (a), with $R = 8$, the network is percolated whereas (b), it is not the case with $R = 7$, leading to the existence of non responsive individuals and loss of group cohesion. Using classical topological model, (c) the network is percolated with a value of $K = 3$ whereas (d) it not true with $K = 2$.

i.e. $N = 32$ (spatial effects are negligible for smaller system sizes).

We then tested the relevancy of the classical metric and topological models using incremental values of R and K . We first build the networks associated with each

value of R and K and check whether we get a percolated network in all cases. The minimal values compatible with such constraint were $R = 11$ meters and $K = 8$ (Fig. 4.4 (c)). We used these values as minima to calculate the theoretical CDD.

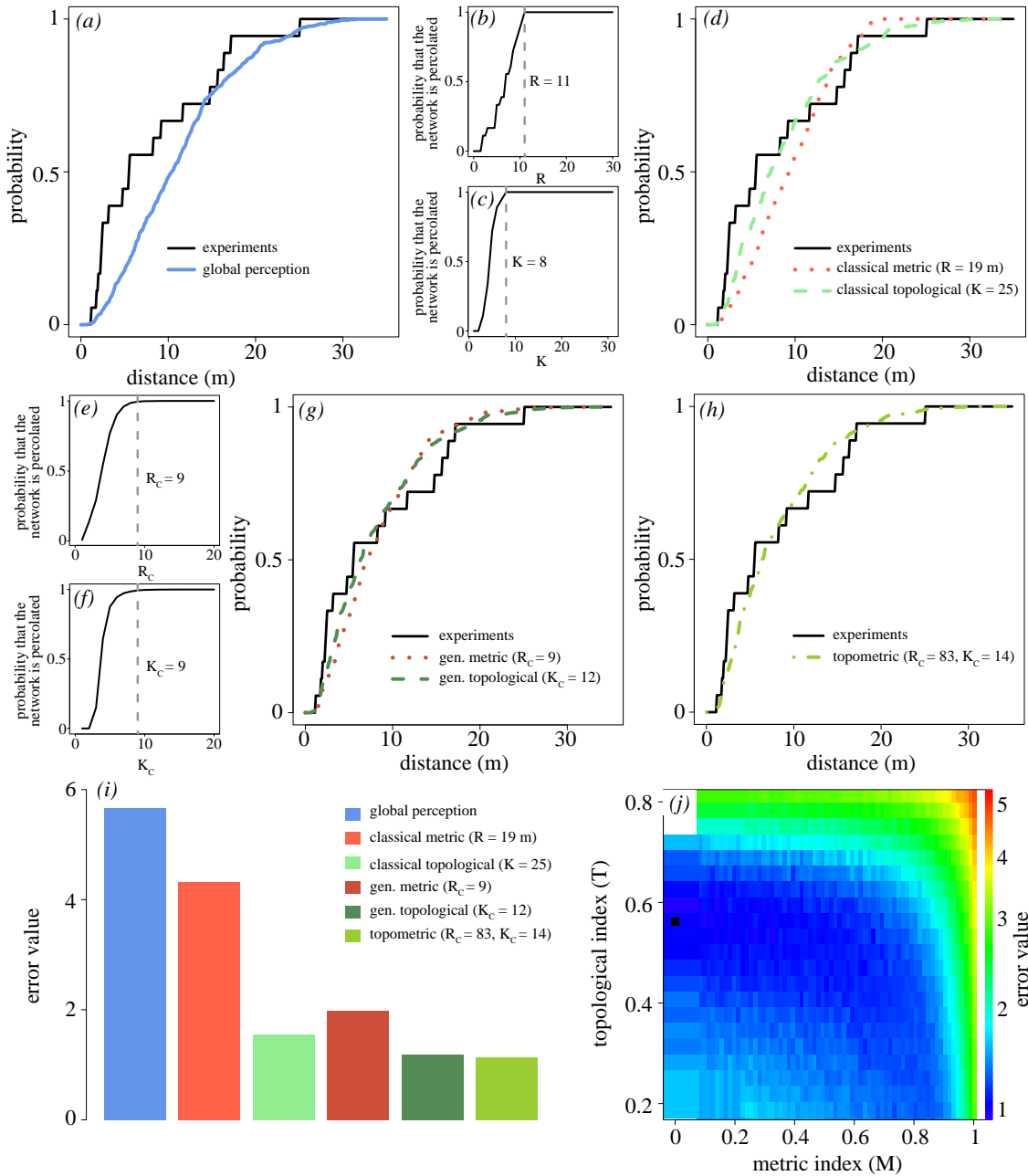


Figure 4.4 – Comparison of the different models with experimental data on sheep herds. Voir la légende à la page suivante

Figure 4.4 – (Page précédente.) The experimental cumulated distributions of first followers distances (plain black curves) and the theoretical ones obtained with (a) the global perception, (d) the classical metric and topological, (g) the generalized (gen.) metric and topological and (h) the topometric models. Probability that the networks are percolated as a function of the values of the model parameter (with the minimal value ensuring percolation into brackets) for the (b) classical metric ($R = 11$), (c) the classical topological ($K = 8$), (e) the generalized metric ($R_c = 9$) and (f) the generalized topological models ($K_c = 9$). (i) The error values for the best fittings of each model to the experimental data. (j) The topometric map applied to sheep herds shows the error values between the outcome of the model and the data in the space of M and T . The black square shows the values of M and T that minimize the error. In comparison to the Fig. 4.2, we see that the sheep system is located in the topological zone which indicates that local interactions in sheep rely more on topological distance than on metric distance.

The minimal error between theory and observations is obtained with respectively $R = 19$ meters and $K = 25$ (Fig. 4.4 (d)).

When using the generalized models either with metric or topological distance, the values minimizing the error are respectively $R_c = 9$ and $K_c = 12$ (Fig. 4.4 (g)). The minimal values of R_c and K_c that ensure percolation of the networks are $R_c = 9$ and $K_c = 9$ which is in accordance with the values that minimize the error (Fig. 4.4 (e) and (f)).

Considering the generalized models with a continuous effect of distance on the probability to interact improves the fitting to the experimental data compared to the classical models. We also note that the topological models give better results than the metric models (Fig. 4.4 (i)).

Using the topometric model, we find that the values minimizing the error are $R_c = 83$ and $K_c = 14$. The fitting with experimental data is the best of all the models we tested (Fig. 4.4 (h) and (j)). With such values of R_c and K_c we found

that the networks are percolated with a very high probability ($Probability = 0.9997$) which is compatible with the observed collective departures.

The generalized topological and the topometric model give very similar outcomes. This is explained by the fact that the topometric model contains both metric and topological components and that the effect of each component depends on the associated estimated parameter value. Here, in this case, the value associated with the metric component of the model is very large ($R_c = 83$) compared to the value associated to the topological component ($K_c = 14$). This means that in the topometric model, the effect of the metric distance is very small compared to the effect of the topological distance. Indeed, 83 meters is "practical" infinity in regards to the field dimension. Accordingly, using the topometric map with the values obtained with sheep herds, $M = 0$ ($M = \max\left(1 - \frac{83}{70.7}; 0\right)$ as $L_{max} = 70.7$ *i.e.* length of the diagonal of the test arena) and $T = 0.56$ ($T = \max\left(1 - \frac{14}{32}; 0\right)$ as $N = 32$) confirms that the local interaction in such system relies more on topological distance than on metric distance (Fig. 4.4 (*j*)).

4.5 Discussion

This work addresses the question of identifying the neighbourhood that influences the decision of individuals in groups where information is locally perceived by the individuals. Using experimental data about the spatial organization of the response of the group members to the departure of a conspecific, we were able to test the relevancy of different models of local interaction in animal groups and to propose

a generalized model : the topometric model. This model can be used as a new tool allowing deciphering the nature of interactions in animal system. So far, most studies that address the question of identifying the influential neighbourhood deal with groups that are already in motion. In such experimental situation, it is very difficult to disentangle who is acting and who is reacting. In large groups, individuals are surrounded by many conspecifics and it is difficult to determine who are the influential neighbours [113, 190]. Certainly, individuals can process only a limited amount of information [191, 192]. In addition, nearest neighbours exert themselves a physical (at least visual) barrier that limits the spatial range of interaction as group size increases [183]. In short, the identification of the influential neighbourhood in highly compact group in motion is particularly challenging. Here, we overcame this difficulty by analyzing a well-controlled experimental situations where by looking at the first follower in group of sheep we manage to unambiguously establish the connection between two individuals : the first follower and the initiator.

Our approach relies on the comparison of various models proposed to account for the local interaction in animal groups. In the biological system studied here, even in moderate group sizes, the global perception model [109] is not suitable as there is evidence of local effects on decision-making. The probability to be the first follower depends on the proximity to the initiator : the closest from the initiator, the more probable to be first follower. On the other hand, we showed that the classical metric and topological models are not fully satisfactory. Indeed, the experimental data reveals that the first followers can be both far and the farthest individuals

from the initiator. This is not incompatible with the classical models, but it implies considering a metric radius similar to the length of the group or a large number of neighbours (*i.e.* a large topological distance) close to the group size, which bring us back to a global perception model.

Previous works [85, 110] proposed models of inter-individual interaction based on a continuous distance tendency to approach/avoid. We show that such modulation based on the distance, being this either metric and topological, can be easily incorporated in neighbourhood identification models. We propose to model the probability to interact between two individuals A and B as a decreasing function of their (either metric or topological) distance. Accounting with such continuous effect of the distance seems more realistic for most animal species than using thresholded models as in the classical formulation of the metric and topological model. Also, it seems reasonable and coherent with previous observations [193] that depending on the behavioural context, closer individuals would be more influential than the farther ones. The choice of an exponential function was motivated by its simplicity to compute the probability to interact, *i.e.* to follow the initiator.

Considering the distance as a factor modulating the interaction makes possible to build a model including both metric and topological interactions. We called this model the Topometric model, which proposes that the probability that two individuals interact depends not only on the metric distance but also on the topological distance between them. We showed that such a model allows getting a good fitting to the experimental data. However, the fitting is not greatly improved when compared

to the previous models incorporating a decreasing effect of remoteness on interaction (generalized metric and topological models). The topometric model presents a great advantage compared to a metric or topological only model as it contains both kinds of interaction. One does not mathematically prevail over the other one : the metric and topological distances have the same weight for the same values of parameters. Interestingly, it is the estimated values of the parameters that will make the model relatively more metric or more topological. This enables to use this kind of analysis as a tool to decipher what kind of interaction predominates in the studied system. As shown in Fig. 4.2, the space of the indices M and T represents the topometric map that allows scaling the level of dependency to either metric or topological distance of the studied system.

The interest of using such tool is that it allows to identify which type of local interaction rules are at work in animal species. Indeed, when proposing that local interactions depends on metric distance, one makes the assumption that the animals have a perceptive limitation correlated with such metric limit. This limitation can be linked to the visual acuity specific of the species or for example because of visual obstruction when the environment is crowded. On the other hand, when proposing that topological distances are preponderant, the assumption is that individuals can cognitively process only a limited number of closest neighbours. Using the topometric map can help investigate what are the processes at stake when local interaction prevails and to decipher what component is more important between perception and cognition.

In order to address this kind of question, recent studies [119] proposed to build the interaction network for fish by modelling their visual field and thus by determining which conspecific an individual can perceive. This "visual field" model is highly relevant and supports the idea that the rules of interaction do not imply a fixed threshold to define the influential neighbours. Additionally, the probability to interact with each other strongly depends on the group spatial structure and the relative positions of all group members. Thus, variations in terms of group density, behavioural context or in characteristics of the environment (*e.g.* heterogeneity in the landscape or turbidity of water) will modulate the effects of metric and topological interactions on the probability to respond to conspecifics. This conclusion may strongly depend on the biological nature of interaction and on the sensory channels involved.

Even if restricting the analysis to the onset of collective motion cannot account for more complex situations where several individuals move synchronously, we advocate that it is a robust way to address the complex question of local interactions. It opens new perspectives to investigate this question, taking into account not only the spatial structures of the groups, but also the temporal dynamics involved in such collective phenomena.

4.6 Material and Methods

4.6.1 Study area and sheep herd

Experiments were conducted at the Domaine du Merle, an experimental farm in the south of France. This field station covers 400 ha within a native steppe in the old delta of the Durance river. This area is particularly flat. A system of irrigation permits to obtain homogeneous pastures. The herd of merino sheep raised in the station graze these pastures in autumn and winter. Later they forage in the native steppe and hills around the field station before being transported in the Alps for the summer period. To conduct our experiments, we randomly choose from the available herd of 1400 ewes, 30 sheep at random to be trained and 200 sheep used as naive individuals during the experiments. All animals were 3 to 6 years old. The aim was to provoke departures of one individual in groups of 32 grazing sheep. This was possible by previously training some sheep to move toward a coloured panel raised at distance when stimulated by vibrating collar.

4.6.2 Protocol of training and trials of collective motion

Training was performed with stable groups of 5 sheep following the protocol described elsewhere [109,124]. Sheep were trained to associate a vibration delivered by a neck collar and a food reward (handful of corn) delivered by a panel raised at the same time at the periphery of one 50×50 m arena. After the training phase we selected the 3 sheep that exhibited the best learning scores (100 % of departures

towards the panel rising following a stimulation) to proceed with the experiments. Meanwhile, the set of naive sheep to be used was habituated to panel rising (without corn delivery) at the periphery of experimental arenas, at one-min interval during two sessions of 90 min. At the end of this habituation session, no naive sheep raised its head anymore when raising the panel. In addition, these two days allowed naive sheep to be familiarized with the experimental setup.

The trials of collective movements consisted in introducing 32 sheep groups (1 trained sheep and 31 naives) within one of the two arenas delimited with sheep fences. All experiments were carried out from 10 AM to 6 PM and all sheep were penned up in the same sheepfold and fed hay in the morning and the evening. Each trial lasted 30 min. Once introduced within one arena, sheep were freely grazing during 20 min. Then the trained sheep was stimulated (2 s) through a vibrating neck collar while at the same time one of two coloured panels located at the external periphery of the arena was raised. The stimulation was delivered when all sheep were grazing head down. Past 10 min (end of test), a new panel was raised (one of the two farthest from the tower) to reinforce the conditioning of trained ewes and avoid restricting their space use to the vicinity of panels closest to the tower. The group was led back to the sheepfold shortly afterward. We performed 30 experimental trials. The naive sheep that were not tested during one experimental day were introduced in distant pasture.

We also carried out control experiments to be sure that naive ewes did not associate the panel rise and the food reward. Thereby, 6 trials before and 6 after

the experimental trials have been conducted with groups of 32 naive ewes, using the same protocol as described before. We found no movement of groups when raising the panel, almost all sheep continuing their spontaneous activity.

4.6.3 Data Collection and analyses

A 7 m high tower was located near the two arenas. Two digital cameras (Canon EOS D50) were anchored on the top of the tower, each one focusing on one arena. Fifteen minutes after the introduction of the groups, the digital camera was turned on, taking a picture of the entire arena every second and turned off five minutes after the stimulation of the trained sheep. For each trial, about 600 pictures were collected. Using a custom software, we track on each picture the position of animals by dragging a vector on their back, and identify the behaviour of each individual, *i.e.* grazing, standing head-up, moving and others.

We defined the departure of the trained sheep (*initiator*), *i.e.* initiation past experimental stimulation when it performed an uninterrupted walk towards the raised panel. The first follower was identified as the first naive sheep that moved after the trained sheep departure, without stop until joining the trained ewe near the panel. The identification of the first followers was possible because the followings were successive, even if followers departed almost simultaneously at many occasions. Twelve replications in the groups of 32 were discarded, one because the initiator did not depart, five because the behaviour of the initiator was atypical and not comparable to other trials and six because no naive sheep followed the initiator's departure. The

analyses were thus performed on 18 trials. From the 18 trials selected to perform the analyses, we extract the configuration of the group at the moment the initiator departs from the group *i.e.* the position of all individuals in the arena. In each trial with collective following, we were able to identify the first follower. The location of each sheep allowed calculating the inter-distance between all sheep and so ranking all sheep by their metric distance and rank of distance, *i.e.* topological distance to each individual in a group. These distances were calculated using the location of sheep the second before the departure of the trained sheep. To calculate the probability to be percolated for a given value of the parameters, we checked for all 18 group configurations if the obtained network is percolated. For the classical models, for a given value of R or K and group configuration, the obtained network is always the same. Thus if the probability to be percolated is equal to 1, this means that the value of R or K ensures percolation for all 18 experimental configurations. Oppositely, with generalized models, when fixing R_c or K_c , two individuals are not necessarily linked from one iteration to the other. Thus, we determined the probability to be percolated running 500 iterations for each experimental group configuration. In this case, if the probability to be percolated is equal to 1, this means that the value of R_c or K_c ensures percolation for all iterations with all 18 experimental group configurations.

4.6.4 Details on the simulations

Given the spatial configuration of the group, we can calculate the metric distances between all individuals and thus the distribution of distances between the initiator and all other group members. Focusing on each naive sheep, we can identify all individuals for which the initiator belongs to their set of influential neighbours, *e.g.* with $R = 15$ m, the sheep for which the initiator is located at 15 meters or less from them. Applied to the 18 groups, we obtain a matrix of potential first followers (individuals that have direct access to the information of the initiator's departure). Because the classical models assume that the probability for a focal individual to interact is the same for all influential neighbours, we randomly select one of them in each group as the first follower. We iterated this process 500 times for each experimental group configuration. The cumulated distribution of distances between the initiator and the simulated first followers is the theoretical CDD we use to compare with the experimental one. The same procedure was applied for the classical topological model using fixed values of K to define the topological influential neighbours. In the case of the generalized and topometric models, each group member possesses a probability to interact with the focal individual defined by equations 4.1, 4.2 or 4.3 depending on the model considered. These probabilities permit for each individual to determine the set of influential neighbours. The individuals for which the initiator belongs to this set are the potential first followers. Again, the probability to interact with the initiator will be used to extract the one that will be retained as the first follower. We note that depending on the value of the parameters, it can occur that in some

cases, none will have the initiator as an influential neighbour. This particular case is avoided in our study by considering only parameters values that ensure percolation of the networks and thus ensure that the departure of the initiator can be witnessed by at least one conspecific.

4.7 Acknowledgements

We thank the staff of the Domaine du Merle, R. Violleau and M.-H. Pillot for support during experiments, P. Arrufat for technical help, DYNACTOM team, R. Fournier, F.-X. Dechaume-Moncharmont, for discussions. This work was supported by one CNRS PEPS grant Physique Théorique et ses Interfaces and one CNRS PEPS grant BIO-MATHS-INFO. ST is supported by a PhD grant of the French Ministry of Superior Education and Research.

Chapitre 5

Vers un modèle spatio-temporel pour les départs et les arrêts collectifs

"I try not to do anything that's too close to what I've done before.

*And the nice thing is we have a big universe here. It's filled with new
ideas. All you have to do is grab them."*

— Stan Lee

Ce chapitre a une structure un peu particulière en comparaison aux deux précédents chapitres de résultats. En effet, s'ils présentaient les différents travaux que nous avons réalisés sous la forme synthétique d'articles scientifiques, celui-ci prendra une forme un peu différente. Les analyses et les réflexions qui fondent le modèle que nous allons présenter dans le chapitre à venir sont effectivement moins avancées que

pour les articles précédents (pour des raisons que je détaillerai plus bas) et n'ont pas encore été mises en forme pour correspondre au format d'un article scientifique en vue d'une publication. Ce qui suit dans ce chapitre représente la base d'un futur article que nous comptons préparer et soumettre suite à la rédaction de ce manuscrit. Je m'efforcerai d'être le plus didactique possible afin de présenter et d'expliquer clairement notre démarche et nos choix de modélisation.

L'objectif de notre travail présenté dans ce chapitre est de proposer un modèle spatio-temporel des départs et des arrêts collectifs dans les groupes de moutons. Le principe est donc de prendre en compte et de combiner toutes les hypothèses et les résultats présentés dans les deux chapitres précédents pour formuler un seul modèle.

5.1 Prendre en compte les effets des interactions spatiales sur les réponses individuelles

5.1.1 Principe

Le point crucial est de combiner les hypothèses que nous avons précédemment avancées sur les règles comportementales individuelles – qui permettent de rendre compte des comportements mimétiques observés – avec les hypothèses spatiales développées pour expliquer les interactions locales. Il s'agit concrètement pour les départs de combiner l'effet stimulant des individus en mouvement et l'effet inhibiteur des individus non-partis, en pondérant ces effets par les positions relatives des individus.

Prenons l'exemple théorique d'un groupe de 5 individus (que nous allons appeler A, B, C, D et E). Plaçons nous à l'instant initial t_0 où l'individu A (l'initiateur) commence à s'éloigner de sa position initiale au sein du groupe à l'arrêt. Nous devons pouvoir déterminer la latence de départ de chacun des quatre suiveurs potentiels. Si nous considérons comme dans le Chapitre 3 que les individus ont une perception globale du système, cela signifie que pour un individu donné, l'effet stimulant ou inhibant "produit" par les congénères selon leur état comportemental n'est pas dépendant de leur position et s'avère être identique pour tous les individus. Dans notre exemple, à l'instant t_0 , l'individu B est influencé par 5 individus :

- un individu en M : l'individu A,
- quatre individus en S_S : les individus B, C, D et E.

Cela se traduit pour calculer le taux de départ μ par l'équation que nous avons présentée précédemment :

$$\mu = \alpha \frac{n_M^\beta}{n_{S_S}^\gamma}, \quad (5.1)$$

avec n_M et n_{S_S} respectivement le nombre d'individus en mouvement et le nombre d'individus non-partis respectivement 1 et 4 dans notre exemple. Il apparaît que tant que l'état du groupe reste le même (c'est-à-dire que n_M et n_{S_S} sont constants), le taux de départ reste constant et identique pour tous les individus non-partis (Fig. 5.1 (a) et (b)). Dans ce cas, nous pouvons considérer que tous les individus exercent un effet identique sur les congénères, de "poids" égal à 1 pour la simplicité de l'explication.

D'après l'équation précédente, et pour notre exemple, nous pouvons donc écrire :

$$\mu = \alpha \frac{1^\beta}{(1 + 1 + 1 + 1)^\gamma}, \quad (5.2)$$

Ce qui peut être généralisé par :

$$\mu = \alpha \frac{\left(\sum_{i=1}^{n_M} P_M(i) \right)^\beta}{\left(\sum_{j=1}^{n_{S_S}} P_{S_S}(j) \right)^\gamma}, \quad (5.3)$$

avec $P_M(i)$ le poids d'interaction de l'individu i parmi ceux qui sont en M ou et $P_{S_S}(j)$ celui de l'individu j parmi ceux qui sont en S_S

5.1.2 Effets des interactions locales pendant les départs

Pour prendre en compte les effets spatiaux, et donc déterminer le poids d'interaction que va exercer un individu donné sur ses voisins nous proposons d'utiliser l'équation (4.3) qui permettrait de calculer le poids topométrique entre individus. Ce poids dépendra donc à la fois de la distance métrique et de la distance topologique à laquelle se trouvent les individus. En conséquence, les taux de départ ne seront pas identiques entre les individus et non constants dans le temps (Fig. 5.1 (c) et (d)). En effet, si je reprends notre exemple d'un groupe de 5 individus, lorsque A se met en marche, contrairement à ce que nous considérons avec une hypothèse de perception globale, chaque individu non-parti aura un taux de départ unique car dépendant de sa position spatiale par rapport à chacun des autres membres du groupe. Nous pouvons donc calculer pour chaque individu un taux de départ qui

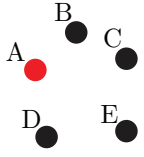
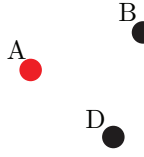
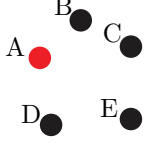
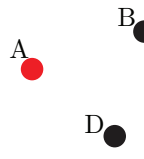
	instant $t_0=0$ individus en M : A individus en S_S : B, C, D et E	instant $t_1>0$ individus en M : A individus en S_S : B, C, D et E
Perception Globale	(a)  $\mu_B(t_0) = \mu_C(t_0) = \mu_D(t_0) = \mu_E(t_0)$	(b)  $\mu_B(t_1) = \mu_C(t_1) = \mu_D(t_1) = \mu_E(t_1)$ et $\mu_B(t_1) = \mu_B(t_0) ; \mu_C(t_1) = \mu_C(t_0)$ $\mu_D(t_1) = \mu_D(t_0) ; \mu_E(t_1) = \mu_E(t_0)$
Effets Spatiaux	(c)  $\mu_B(t_0) \neq \mu_C(t_0) \neq \mu_D(t_0) \neq \mu_E(t_0)$	(d)  $\mu_B(t_1) \neq \mu_C(t_1) \neq \mu_D(t_1) \neq \mu_E(t_1)$ et $\mu_B(t_1) \neq \mu_B(t_0) ; \mu_C(t_1) \neq \mu_C(t_0)$ $\mu_D(t_1) \neq \mu_D(t_0) ; \mu_E(t_1) \neq \mu_E(t_0)$

Figure 5.1 – Différences entre le modèle avec perception globale et le modèle avec effets spatiaux au niveau des taux individuels. (a) Lorsque l'on utilise le modèle avec perception globale sur un groupe dont l'état est constant (c'est-à-dire que les nombres d'individus en M et en S_S ne varient pas), les taux de départ individuels sont constants et identiques entre individus. (b) Les taux de départ ne changent pas, même si certains individus ont changé de position, tant qu'ils restent dans le même état comportemental. (c) Lorsque l'on considère le modèle avec effets spatiaux, (c) les taux de départs individuels dépendent des positions spatiales et diffèrent entre individus. (d) Lorsque les individus se déplacent et donc changent de position spatiale, les taux de départs changent par rapport à la situation précédente. Les individus en mouvement (M) sont représentés par des points rouges et les individus à l'arrêt (S_S) par des points noirs.

dépend de l'influence topométrique de chacun des congénères en utilisant l'équation (4.3), à l'instant t_0 . Par exemple, l'individu A en déplacement (état comportemental

M) exerce l'influence suivante :

$$P_{BA} = e^{-\frac{d_{MBA}}{R_c}} \times e^{-\frac{d_{TBA}}{K_c}} \quad (5.4)$$

avec d_{MBA} et d_{TBA} respectivement les distances métriques et topologiques entre les individus B et A au temps t_0 . Comme présenté dans le chapitre 4, R_c et K_c sont les paramètres d'une loi exponentielle qui modulent la décroissance des influences des voisins due aux deux types de distances.

Nous pouvons de même calculer l'influence sur B des autres individus B, C, D et E qui sont en S_S :

$$P_{BB} = e^{-\frac{d_{MBB}}{R_c}} \times e^{-\frac{d_{TBB}}{K_c}} = 1, \quad (5.5)$$

$$P_{BC} = e^{-\frac{d_{MBC}}{R_c}} \times e^{-\frac{d_{TBC}}{K_c}}, \quad (5.6)$$

$$P_{BD} = e^{-\frac{d_{MBD}}{R_c}} \times e^{-\frac{d_{TBD}}{K_c}}, \quad (5.7)$$

et

$$P_{BE} = e^{-\frac{d_{MBE}}{R_c}} \times e^{-\frac{d_{TBE}}{K_c}}. \quad (5.8)$$

Nous pouvons noter que dans ce modèle, comme pour le modèle proposé par Pillot *et al.* [109] et celui présenté dans le Chapitre 3, l'individu B s'influence lui-même. Cela est motivé par la simplification que cela permet d'un point de vue

1. Rappelons que si la distance métrique d_{AB} est égale à d_{BA} , les distances topologiques entre A et B et B et A ne sont pas forcément identiques.

mathématique (les dénominateurs des équations ne sont jamais nuls) et permet de transcrire le fait qu'un individu a toujours une tendance à rester dans l'état dans lequel il est. Ici, le poids d'un individu sur lui-même est forcément de 1, la distance entre B et lui-même étant nulle.

L'utilisation de ces poids d'influence dans l'équation (5.3) permet de calculer le taux de départ de l'individu B au temps t_0 :

$$\mu_B(t_0) = \alpha \frac{P_{BA}^\beta}{(P_{BB} + P_{BC} + P_{BD} + P_{BE})^\gamma}. \quad (5.9)$$

En suivant la même logique, nous pouvons calculer les taux de départs des individus C, D et E donnés par le modèle.

Comme indiqué précédemment, lorsque des individus changent de position, le taux de départ d'un individu n'est pas constant au cours du temps, même si le nombre d'individus dans chaque état (en M et en S_S) ne change pas. En effet, les individus en M – et c'est ce qui les caractérise – se déplacent ce qui induit un changement de position au cours du temps. Ainsi, pour l'individu B, le poids de l'individu A (si c'est le seul à se déplacer) change au cours du temps car les distances métriques et topologiques entre les deux vont changer.

Lorsqu'un individu démarre, il rejoint la population d'individus en mouvement dont le poids varie en fonction du temps du fait de leur changement de position. Nous pouvons généraliser le calcul du taux de départ pour un individu k au temps

t par :

$$\mu_N(t) = \alpha \frac{\left(\sum_{i=1}^{n_M} P_M(ki)_t \right)^\beta}{\left(\sum_{j=1}^{n_{S_S}} P_{S_S}(kj)_t \right)^\gamma}, \quad (5.10)$$

avec $P_M(ki)_t$, le poids d'interaction calculé entre l'individu k et l'individu i (de la population des individus en M) à l'instant t et $P_{S_S}(kj)_t$, le poids d'interaction entre l'individu N et l'individu j (de la population des individus en S_S) à l'instant t .

5.1.3 Effets des interactions locales pendant les arrêts

Pour prendre en compte les effets spatiaux lors des phases d'arrêt, nous appliquons la même logique : la probabilité par unité de temps de s'arrêter dépend de la position à la fois des individus déjà arrêtés (en S_T) et de ceux qui sont encore en train de se déplacer (en M). À l'instar de ce qu'il se passe pour les phases de départ, le taux d'arrêt est différent pour chaque individu et varie au cours du temps (puisque dépendant de la position des individus en M qui varie).

La généralisation du calcul du taux d'arrêt pour un individu N au temps t est donnée par :

$$\sigma_{N_t} = \alpha' \frac{\left(\sum_{i=1}^{n_{S_T}} P'_{S_T}(ki)_t \right)^{\beta'}}{\left(\sum_{j=1}^{n_M} P'_M(kj)_t \right)^{\gamma'}}, \quad (5.11)$$

avec P'_{ki_t} , le poids d'interaction calculé entre l'individu k et l'individu i (de la population des individus en S_T) à l'instant t et $P'_M(kj)_t$, le poids d'interaction entre l'individu k et l'individu j (de la population des individus en M) à l'instant t .

5.2 Procédure de simulation avec le modèle

Utiliser les deux équations (5.10) et (5.11) nous permet de simuler des départs et des arrêts collectifs dans des groupes de moutons. Dans cette section, je vais détailler comment se déroulent les simulations. Les simulations consistent à déterminer simultanément l'état comportemental et la position des individus ce qui permettra d'obtenir les dates de suivi et d'arrêt d'individus naïfs suite au départ et à l'arrêt d'un individu initiateur (dont on contrôle les dates de départs et d'arrêt) et à reproduire le déplacement des individus et l'effet de leurs positions spatiales sur les réponses des congénères.

5.2.1 État initial

Avant de simuler quoi que ce soit, il est nécessaire de définir un état initial pour le système. Celui-ci correspond en fait à la configuration spatiale du groupe avant que le moindre départ n'ait lieu. Pour définir l'état initial, il nous faut donc déterminer la position de chaque individu avant le départ de l'initiateur. L'état comportemental des individus est : à l'arrêt avant le départ (S_S).

5.2.2 Départ de l'initiateur et simulation des départs

La simulation débute avec le départ de l'initiateur à l'instant t_0 , ce qui correspond à la première transition depuis l'état S_S et l'état M . L'initiateur se déplace en ligne droite en direction d'une cible de position déterminée à une vitesse v constante. Afin de discrétiser le temps, nous avons choisi de considérer que les changements d'états

et les changements de position des individus en mouvement se font instantanément selon un pas de temps fixe ($\Delta t : 0.01s$). Par simplification, nous faisons l'hypothèse que la position des individus ne change pas lorsqu'ils ne sont pas en comportement de déplacement. Il s'agit d'une approximation car lorsque les individus sont en train de s'alimenter, ils se déplacent plus ou moins faiblement.

Pour simuler les départs des individus naïfs, nous allons utiliser l'équation (5.10) qui prend en compte la position et l'état comportemental de chaque individu (M ou S_S) pour déterminer si chaque individu bascule en état de déplacement (suivi des individus partis). Cette équation nous permet, à chaque pas de temps, de calculer la probabilité par unité de temps de partir μ (le taux de départ) de chaque individu non parti et donc la probabilité de chacun de ces individus de démarrer (*Probabilité* = $\mu \times \Delta t$). Cela permet de simuler les départs successifs des individus. Lorsque ceux-ci démarrent, nous considérons qu'il se déplacent comme l'initiateur, soit en direction de la cible et à une vitesse constante v .

5.2.3 Arrêt de l'initiateur et simulation des arrêts

L'évènement majeur suivant consiste en l'arrêt de l'initiateur qui correspond à la première transition depuis l'état M vers l'état S_T. Au niveau de la cible, l'arrêt a lieu à un temps déterminé sachant la distance entre la position de l'initiateur à l'état initial t_0 et la position de la cible et la vitesse de déplacement v . L'existence d'un individu dans l'état S_T rend possible l'apparition de transitions des individus naïfs de la marche vers l'arrêt.

De même que pour les départs, nous pouvons, à chaque pas de temps calculer la probabilité par unité de temps de s'arrêter pour chaque individu en marche grâce à l'équation (5.11) qui prend en compte les comportements et les positions de chaque individu en S_T et en M . Pour chaque individu en M , sa probabilité de s'arrêter permet de déterminer à chaque pas de temps s'il s'arrête de marcher ou non et donc de connaître la position à laquelle il s'arrête.

5.2.4 Résultats des simulations

Il faut noter qu'il est tout à fait possible que l'initiateur s'arrête au niveau de la cible alors que tous les individus naïfs ne se sont pas mis en mouvement. Les phases de départs et d'arrêts peuvent donc être concomitantes. Il est également possible que les derniers individus en marche s'arrêtent alors que certains n'ont pas encore démarré, avec pour conséquence la scission du groupe de naïfs. Ainsi, s'il n'y a plus d'individu dans l'état M , les simulations s'arrêtent car le système ne peut plus évoluer. Les individus dans les états S_S et S_T (s'ils existent) sont "piégés" dans leurs états respectifs le seul stimulus pouvant déclencher la sortie de l'état S_S étant la présence d'individus dans l'état M . Le processus de simulation est résumé dans la figure 5.2.

Être capable de simuler les départs et des arrêts collectifs de groupes selon la procédure présentée ci-dessus permet de déterminer précisément les dates de départ et d'arrêt de chaque individu, ainsi que l'état final du système, celui-ci pouvant prendre trois formes :

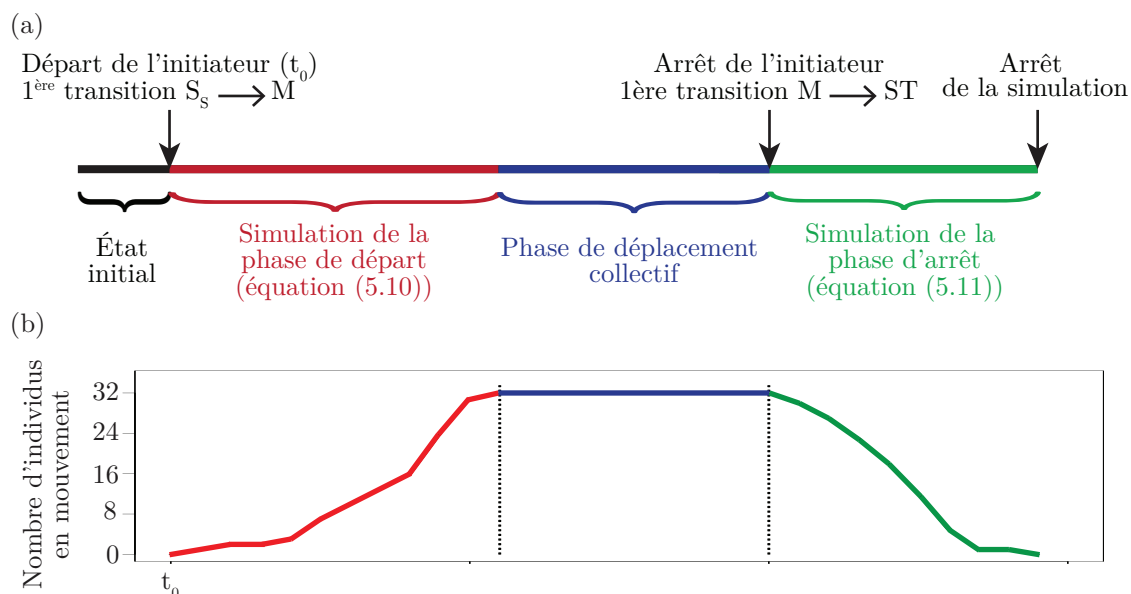


Figure 5.2 – Exemple du déroulement d’une simulation et du type de dynamique obtenu. (a) Ce schéma indique les différentes étapes d’une simulation grâce au modèle. La simulation se fait à partir de la configuration initiale du groupe et démarre avec le départ de l’initiateur vers la cible. S’en suit la phase des départs (ligne rouge) durant laquelle, grâce à l’équation (5.10) nous pouvons déterminer les dates de départs des individus naïfs. Lorsque le dernier individu du groupe a suivi et si personne ne s’est arrêté, nous pouvons observer une phase de déplacement collectif durant laquelle tous les individus du groupe sont en train de se déplacer vers la cible. Ensuite, l’initiateur s’arrête ce qui provoque le début de la phase d’arrêt (ligne verte) durant laquelle en utilisant l’équation (5.11) nous simulons les arrêts des individus naïfs. La simulation s’arrête quand il n’y a plus aucun individu en mouvement (dans l’état M). (b) Exemple de résultat possible par simulation : le nombre d’individus en mouvement en fonction du temps dans un groupe de 32 individus. Nous retrouvons les trois phases observées expérimentalement : la phase de départ (en rouge), la phase de déplacement collectif (en bleu) et la phase d’arrêt (en vert) correspondantes aux trois phases de simulation.

Notons que le cas présenté ici montre une simulation pour laquelle il existe une phase de déplacement collectif. Il est également possible que la phase de départ et la phase d’arrêt soient superposées, ce qui implique qu’il y aurait absence d’une phase de déplacement collectif avec tous les individus en mouvements.

- Il y a suivi collectif total lorsque tous les individus naïfs suivent l’initiateur et s’arrêtent près de lui : tout les individus sont dans l’état S_T à l’état final,
- Il y a absence de suivi collectif lorsque aucun individu n’a suivi l’initiateur :

à l'état final, seul l'initiateur est dans l'état S_T , les autres sont toujours dans l'état S_S ,

- Il y a scission du groupe lorsque seule une partie du groupe d'individus naïfs suit l'initiateur, les autres individus étant restés à leurs positions initiales : à l'état final, une proportion des individus naïfs est dans l'état S_T avec l'initiateur et est séparée du reste des individus qui sont encore dans l'état S_S .

De même et parce que nous simulons le déplacement spatial des individus, nous pouvons également obtenir la configuration spatiale du groupe à tout les instants, et particulièrement à l'état final.

5.3 Ajustement des paramètres et validation du modèle

Après avoir expliqué le principe et le fonctionnement du modèle, l'étape suivante consiste à expliquer comment le modèle peut être ajusté pour rendre compte des observations expérimentales. Il s'agit d'estimer les différents paramètres du modèle afin que les résultats des simulations s'ajustent au mieux aux données expérimentales (dans le sens qui s'en approchent le plus). Nous avons pour cela choisi d'estimer les paramètres sur les groupes expérimentaux avec 32 individus.

5.3.1 Un grand nombre de paramètres

Comme présenté précédemment, les simulations de départs et d'arrêts sont possibles grâce à l'utilisation des deux équations (5.10) et (5.11). En détaillant la liste des paramètres que contiennent ces deux équations, il apparaît que le modèle contient un grand nombre de paramètres : soit huit. En effet, outre les paramètres modulant l'effet des individus dans les différents états comportementaux, que ce soit pour les départs (α , β et γ) ou les arrêts (α' , β' et γ'), il y a également les deux paramètres liés à la modulation des interactions par la combinaison des distances métriques et topologiques (R_c et K_c) qui permettent de définir les poids d'interaction dans les deux équations. Si nous devons estimer ces huit paramètres ensemble, chacun pouvant prendre une multitude de valeurs, la tâche s'annonce ardue et longue. Nous avons donc dû faire des choix face à la difficulté d'un tel processus. Pour les deux paramètres R_c et K_c qui modulent les effets spatiaux sur les interactions, nous avons repris les valeurs estimées dans le Chapitre 4 lors de l'analyse que nous avons faite sur les premiers suiveurs. Nous faisons ici l'hypothèse que ces valeurs sont adaptées à tous les individus dans des groupes de moutons que ce soit pour les phases de départs comme d'arrêts. Pour rappel, les valeurs sont $R_c = 83 m$ et $K_c = 14$. Le nombre de paramètres restant à estimer est réduit à six. Cela reste beaucoup car, dans un espace de six dimensions à explorer, le nombre de combinaison possibles est très important. Nous avons délibérément décidé de réduire la gamme possible de valeurs que peut prendre chaque paramètre, en fixant un intervalle entre 0,5 et 1,5. Ce choix arbitraire a été motivé par quelques simulations

préliminaires avec le cas le plus simple : en prenant tous les paramètres égaux à 1 ($\alpha = \beta = \gamma = \alpha' = \beta' = \gamma' = 1$). Les résultats de ces simulations étaient assez proches des observations expérimentales.

5.3.2 Processus d'estimation des paramètres

Comme évoqué plus haut, l'estimation des paramètres s'effectue en recherchant le meilleur ajustement entre les résultats des simulations et ceux obtenus expérimentalement dans les groupes de 32. Nous avons choisi deux observables collectives sur lesquelles procéder à l'ajustement : la durée moyenne de la phase de départ et la durée moyenne du phénomène (depuis le départ de l'initiateur jusqu'à l'arrêt du dernier individu). Ces deux observables collectives tiennent compte à la fois de toute la dynamique temporelle des départs, mais également de celle de la phase d'arrêt. Nous avons également comparé les configurations spatiales simulées à celles obtenues expérimentalement après l'arrêt des individus. Les configurations initiales des groupes simulés correspondent à celles des groupes observés à l'instant précédent le départ de l'initiateur. Disposant de 18 répliques avec des départs collectifs dans les groupes de 32, nous avons utilisé ces 18 configurations initiales disponibles pour réaliser les simulations. Nous avons fixé la valeur de la vitesse de déplacement v des individus à la valeur moyenne de vitesse de déplacement de l'initiateur observée dans la réplique correspondante. Pour chacune des 18 conditions initiales possibles, nous avons réalisé 50 simulations (soit 900 au total) pour différents jeux de paramètres. Cela nous a permis de déterminer des valeurs de paramètres permettant

un bon ajustement sur les groupes de 32 : $\alpha = 1,5$, $\beta = 0,6$, $\gamma = 1,5$, $\alpha' = 0,6$, $\beta' = 0,7$ et $\gamma' = 1,2$ (Fig. 5.3).

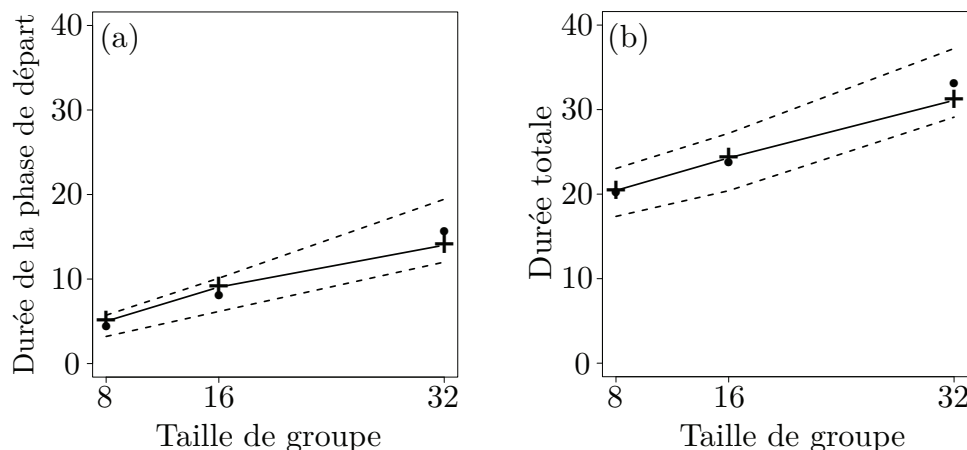


Figure 5.3 – Comparaison entre les prédictions du modèle et les résultats expérimentaux. (a) Durée moyenne de la phase de départ (en s.) observée expérimentalement (points noirs) et obtenue par le modèle (croix) en fonction de la taille de groupe. (b) Durée totale moyenne du phénomène (phase de départ, phase de déplacement collectif et phase d’arrêt) observée (points noirs) et selon le modèle (croix). Les lignes pointillées représentent l’erreur standard sur les données expérimentales (18 réplifications). Les valeurs simulées correspondent à la valeur moyenne obtenue avec 900 simulations.

5.3.3 Validation des valeurs des paramètres

Pour tester la validité du modèle et de ses prédictions, nous avons réalisé des simulations pour les groupes de plus petites tailles en gardant les valeurs des paramètres fixées pour les groupes de 32. Nous avons ainsi réalisé des simulations à partir des conditions initiales correspondant aux groupes de 8 et de 16 individus (15 réplifications pour chaque taille de groupe). Les prédictions du modèle s’ajustent très bien aux valeurs expérimentales obtenues dans les petites tailles de groupe (Fig. 5.3). De plus, outre les variables quantitatives (les durées moyennes de la phase de

départ et de l'ensemble du phénomène), le modèle permet de prédire les décisions collectives observées dans les 3 tailles de groupes. Le modèle nous donne donc des résultats tout à fait compatibles avec toutes les données expérimentales dont nous disposons.

Cependant les simulations sont en partie en désaccord avec les observations à propos de la position d'arrêt des brebis naïves. En effet, les individus s'arrêtent toujours derrière l'initiateur dans les expériences. Nous remarquons cependant que le modèle permet dans la majorité des cas aux individus naïfs de s'arrêter au-delà de la cible et donc pour certains en dehors de l'arène (Fig. 5.4 (a)). Nous avons donc modifié le modèle – en forçant l'arrêt des individus naïfs lorsqu'ils arrivent au bord de l'arène – pour tester l'impact de l'effet du bord sur les valeurs moyennes de la durée de la phase de départ et de la durée totale. Ajouter cet effet de bord permet d'obtenir des structures spatiales finales qualitativement comparables à ce que nous avons observé expérimentalement (Fig. 5.4 (b)). La contrainte imposée aux naïves n'affecte pas la durée de la phase de départ et que faiblement la durée totale (plus courte avec l'effet bord) (Fig. 5.4 (c) et (d)).

Dans la suite de ce travail, nous allons utiliser le modèle pour explorer les possibles décisions collectives dans différentes situations, sans considérer d'effet du bord.

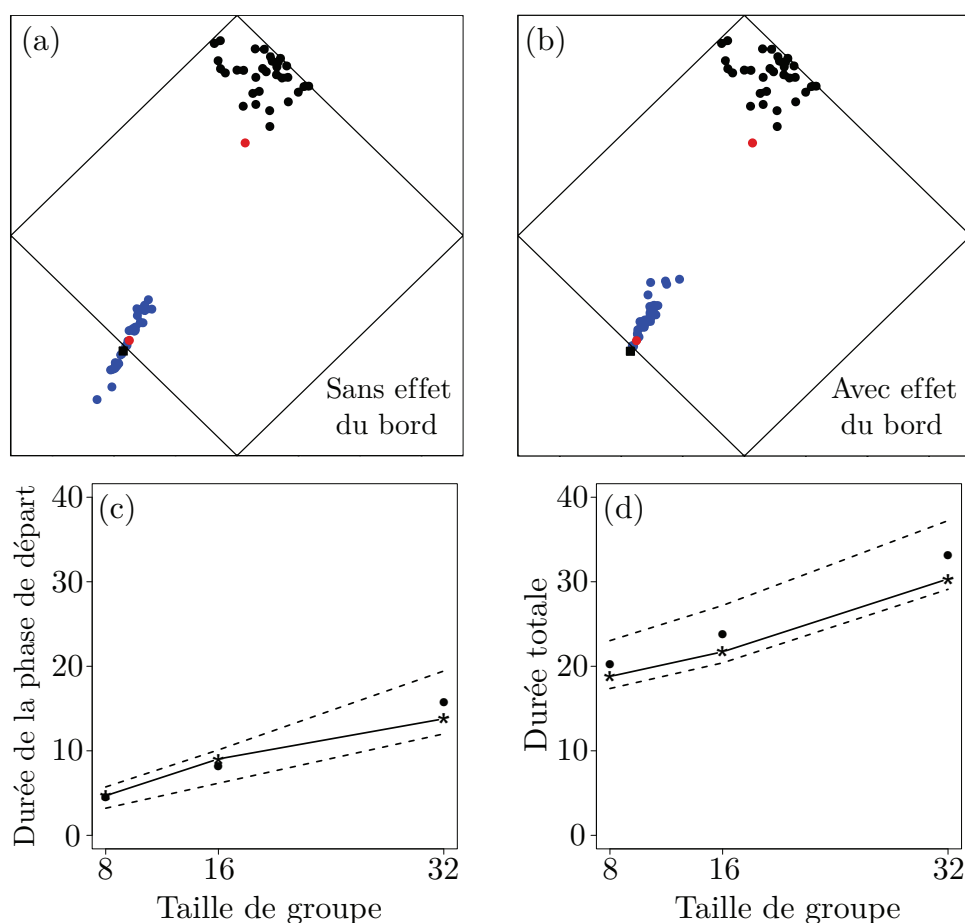


Figure 5.4 – Effet du bord sur les prédictions du modèle. (a) Exemple d’une configuration spatiale obtenue avec une simulation sans forcer l’arrêt des individus naïfs au niveau du bord de l’arène. (b) Exemple d’une configuration spatiale obtenue avec une simulation avec la même configuration initiale qu’en (a) en forçant l’arrêt des individus naïfs au niveau du bord de l’arène. Les points noirs représentent la position initiale des individus et les points bleus leur position finale. La position de l’initiateur est représentée par un point rouge et celle du panneau par un carré noir. (c) Durées moyennes de la phase de départ (en s.) en fonction de la taille de groupe observées expérimentalement (points noirs) et obtenues par le modèle en forçant l’arrêt au bord de l’arène (symbole *). (d) Durées totales moyennes du phénomène (phase de départ, phase de déplacement collectif et phase d’arrêt) observées (points noirs) et selon le modèle en forçant l’arrêt au bord de l’arène (symbole *). Les lignes pointillées représentent l’erreur standard sur les données expérimentales.

5.4 Explorations du modèle

5.4.1 Prédire les décisions collectives

L'intérêt de développer un modèle n'est pas que de rendre compte des observations expérimentales. Nous pouvons l'utiliser pour prédire le comportement de groupes de moutons confrontés à un ou plusieurs départs simultanés d'individus qui vont s'éloigner du groupe.

Je tiens tout d'abord à préciser que les valeurs des paramètres utilisées dans ces simulations sont celles présentées dans la section précédente. Comme indiqué plus haut, nous devons disposer de la configuration spatiale des groupes à l'état initial pour pouvoir réaliser des simulations avec ce modèle. Ne disposant pas de données de configurations observées expérimentalement pour des tailles de groupes supérieures à 32, nous avons "créé" des groupes. Pour cela, nous avons considéré qu'à l'état initial, les individus d'un groupe sont localisés aléatoirement dans un cercle de rayon r . Ainsi, nous déterminons les positions "synthétiques" des individus en tirant aléatoirement N coordonnées parmi toutes les possibilités dans le disque de rayon r . Nous avons aussi attribué aux individus en marche (en réalité ils trottaient) une vitesse constante de $v = 2 \text{ m.s}^{-1}$, valeur proche de la valeur moyenne observée expérimentalement.

Dans la suite de cette section, je détaillerai quelques exemples de résultats que nous avons obtenus afin de pouvoir répondre à des questions dont l'intérêt biologique nous semble pertinent.

5.4.2 Départ d'un initiateur vers une cible : Effet de la distance à la cible

Ici, nous avons simulé le départ d'un individu dans des conditions similaires à celles que nous avons réalisées expérimentalement : l'initiateur (un individu tiré au hasard parmi tous les membres du groupe) démarre et se déplace jusqu'à une cible au niveau de laquelle il s'arrête. Cependant, nous avons fait varier la distance d'éloignement de la cible soit la distance entre la cible et le centre du cercle contenant les individus à l'état initial. Nous pouvons donc faire écho aux résultats présentés dans le Chapitre 3 et faire varier la durée du stimulus que représente le déplacement de l'initiateur vers la cible pour en prédire l'effet sur la décision collective du groupe d'individus naïfs. Nous avons donc réalisé des simulations avec des groupes synthétiques de 64 individus parmi lesquels se trouve un initiateur. À l'état initial, tous sont répartis aléatoirement dans un cercle de rayon $r = 10 \text{ m}$ dont le centre est situé à différentes distances de la cible (10 m, 15 m, 20 m, 30 m, 60 m et 90 m). Nous avons réalisé 200 simulations pour chaque valeur de distance entre la cible et le groupe (soit 1200 au total).

La probabilité qu'un suivi collectif se produise augmente avec la distance entre la cible et le groupe (Fig. 5.5). En effet, lorsque l'initiateur se déplace sur de très courtes distances, il est très probable que le groupe de naïfs se scinde en deux, une partie suivant l'initiateur et l'autre non. La probabilité qu'il y ait scission du groupe décroît lorsque la distance d'initiation augmente au profit de l'apparition de cas de suivi collectif. Ces résultats sont en accord avec ceux que nous avons présentés dans

le Chapitre 3.

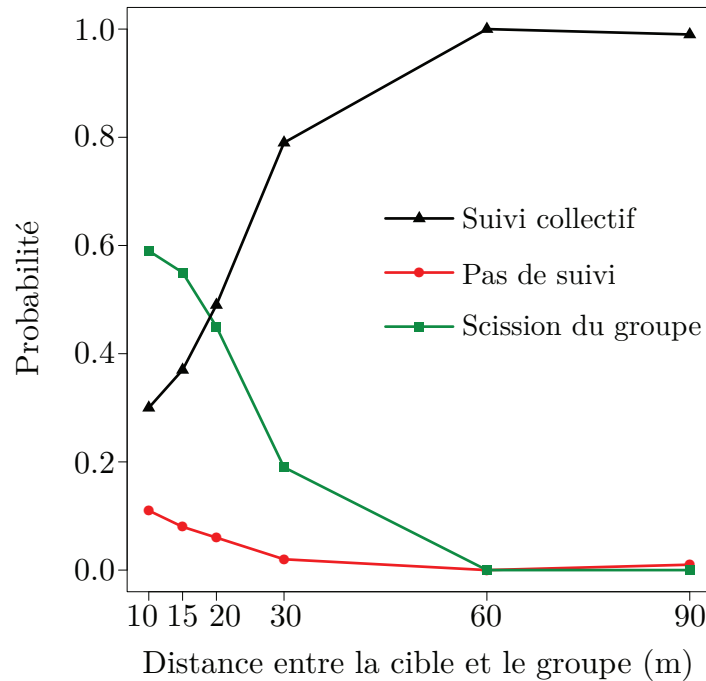


Figure 5.5 – Effet de la distance entre la cible et le groupe sur la décision collective. Probabilité que le groupe d’individus naïfs suive l’initiateur (en noir), ne suive pas l’initiateur (en rouge) ou se scinde en deux sous-groupes (en vert) en fonction de la distance entre la cible et le barycentre de la position initiale du groupe.

Nous pouvons cependant noter une différence : pour de faibles distances entre la cible et le groupe (ce qui est équivalent à de faibles durées d’initiation dans la figure 3.4), la probabilité qu’une scission du groupe survienne est très importante alors que la probabilité de n’observer aucun suivi est très faible. Nous trouvons l’inverse dans les résultats présentés dans le Chapitre 3 (Fig. 3.4). Cela peut s’expliquer par le fait qu’ici, nous considérons des effets spatiaux qui font que l’effet de rétention des non suiveurs sur le potentiel premier suiveur est plus faible comparé à l’hypothèse de perception globale et qu’il pourra donc y avoir un premier suivi avant que l’initiateur n’arrive au niveau de la cible.

5.4.3 Départ de plusieurs initiateurs vers deux cibles

Le modèle permet également d'ouvrir les prédictions à d'autres perspectives : confronter les individus naïfs à un choix exclusif, le départ simultané d'individus informés vers des cibles différentes. Le principe est donc de simuler les réponses individuelles des individus naïfs suite aux départs de plusieurs initiateurs vers deux cibles localisées de part et d'autre du groupe (Fig. 5.6).

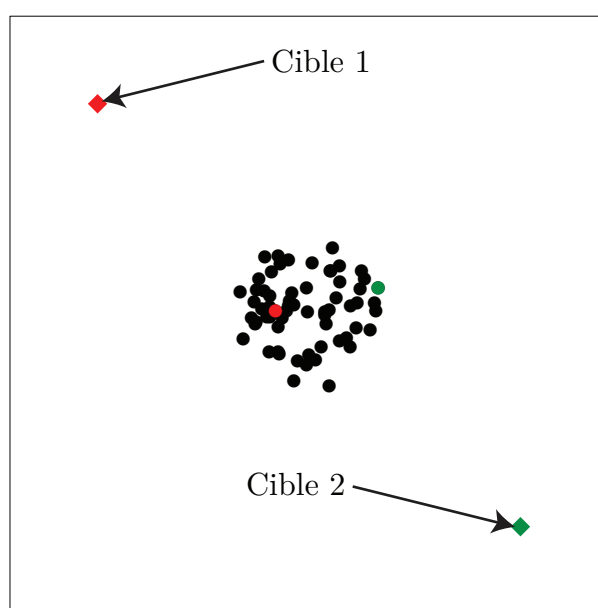


Figure 5.6 – Exemple d'état initial pour un groupe de 64 moutons avec deux cibles. Les individus du groupe sont représentés par des points noirs. Les deux cibles sont représentées par des carrés rouges et verts. Les positions des deux initiateurs sont représentées de la même couleur que la cible vers laquelle ils vont se déplacer.

Effet de la taille du groupe

Dans un premier temps, nous avons testé l'effet de la taille de groupe sur les prises de décision collectives suite aux départs "contradictaires" de deux individus

(un vers chaque cible). Les membres du groupe sont confrontés à un conflit : ils peuvent choisir de ne pas suivre et dans le cas contraire doivent choisir de suivre l'un des deux initiateurs. Nous avons réalisé 200 simulations pour chaque taille de groupe ($N = 32, 64, 96$ et 128 individus). Suite au départ contradictoire de deux individus, les individus naïfs suivent un des deux initiateurs dans la quasi-totalité des cas. L'issue collective la plus fréquente est donc la scission du groupe en deux sous-groupes au niveau de chaque cible. L'augmentation de la taille de groupe n'a qu'un faible effet sur les décisions collectives, en effet, la probabilité qu'il y ait un choix collectif pour suivre l'un des deux initiateurs augmente faiblement avec la taille de groupe mais demeure à des valeurs très faibles (la probabilité passe de 0.015 à 0.04 entre les groupes de 32 et de 128 individus). Dans la grande majorité des cas donc, le groupe de naïfs se scinde en deux et nous pouvons déterminer la proportion d'individus dans chaque sous-groupe. De nouveau, la taille de groupe n'affecte pas la répartition des individus au niveau des cibles (ANOVA : $F_{796}^3 = 0.41, P = 0.74$; Fig. 5.7). Cela indique que pour les tailles de groupes que nous avons testées, quelle que soit la taille de groupe, le départ simultané de deux individus dans deux directions différentes a pour effet de provoquer la séparation du groupe en deux sous-groupes de tailles identiques.

Effet de la vitesse de l'initiateur

Une autre variable dont nous avons jugé intéressant d'étudier l'effet sur les décisions collectives est la vitesse de l'initiateur. Nous avons donc réalisé des simulations avec des groupes de 64 individus confrontés au départ de deux individus vers les deux

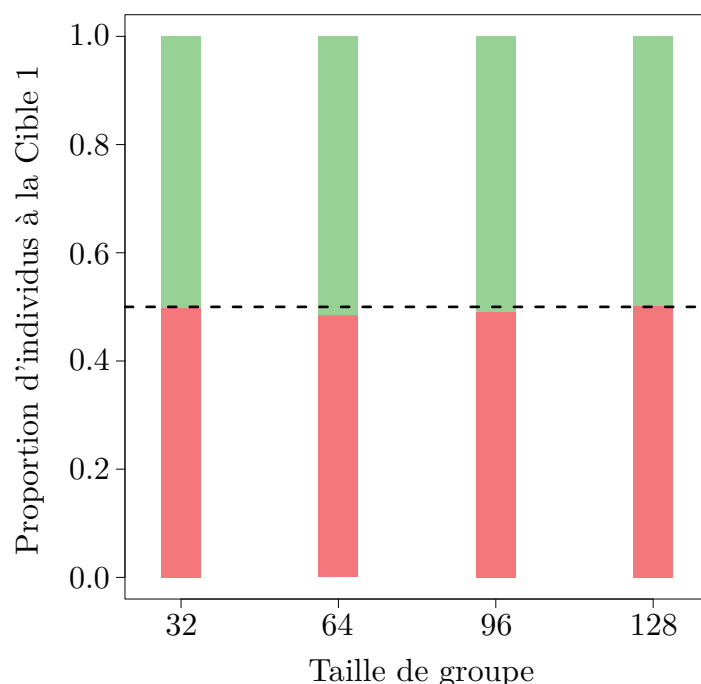


Figure 5.7 – Répartition des individus au niveau des cibles à la fin des simulations en fonction de la taille du groupe. Les barres rouges représentent la valeur moyenne de la proportion d’individus présents au niveau de la cible 1 à la fin de la simulation en fonction de la taille de groupe. La proportion d’individus au niveau de la cible 2 à l’instant final est représentée par les barres vertes. La ligne pointillée représente une valeur de 0.5 équivalente à une répartition équitable entre les deux cibles.

cibles localisées à une distance identique du groupe. Dans ces simulations, l’individu se déplaçant vers la Cible 2 (initiateur 2) le fait avec une vitesse constante de 2 m.s^{-1} et nous avons fait varier la vitesse de déplacement de l’initiateur se déplaçant vers la Cible 1 (initiateur 1). Nous avons choisi quatre valeurs de déplacement pour celui-ci : 1 m.s^{-1} , 2 m.s^{-1} , 3 m.s^{-1} et 5 m.s^{-1} , correspondant à différents régimes de vitesses observés expérimentalement et allant de la marche lente au galop (200 simulations par valeur de vitesse). Comme précédemment, les individus naïfs suivent tous les initiateurs dans la grande majorité des cas et se séparent en deux sous-groupes au

niveau des deux cibles. L'augmentation de la vitesse de l'initiateur 1 a cependant un effet sur la capacité à convaincre les individus naïfs à les suivre. En effet, il apparaît que lorsque sa vitesse augmente, la proportion d'individus qui le suit décroît au profit de l'autre initiateur (ANOVA : $F_{796}^3 = 29.85$, $P < 0.001$; Fig. 5.8).

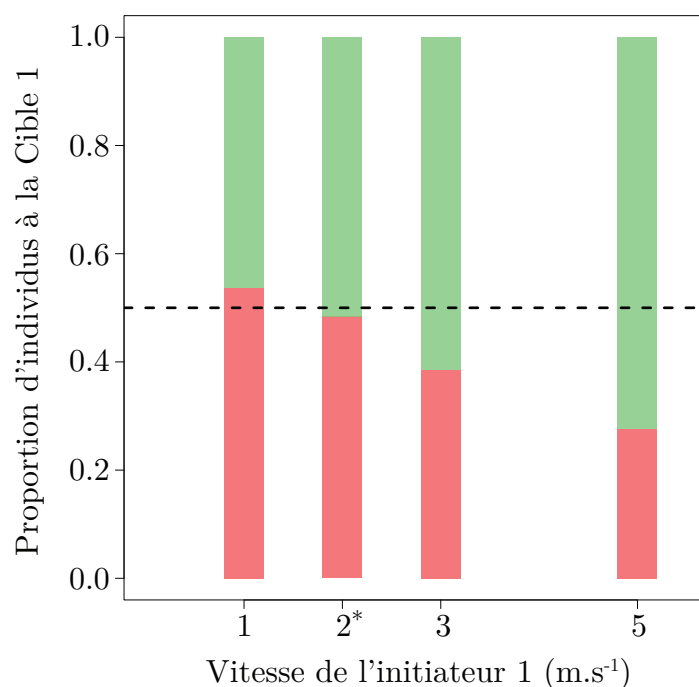


Figure 5.8 – Répartition des individus au niveau des cibles à la fin des simulations en fonction de la vitesse de l'initiateur 1. Les barres rouges représentent la valeur moyenne de la proportion d'individus présents au niveau de la cible 1 à la fin de la simulation en fonction de la vitesse de l'initiateur 1. La proportion d'individus au niveau de la cible 2 à l'instant final est représentée par les barres vertes. La ligne pointillée représente une valeur de 0.5 équivalente à une répartition équitable entre les deux cibles. L'astérisque indique la valeur de la vitesse de l'initiateur 2 qui est fixe pour toutes les simulations.

Cela peut indiquer que la forte différence de motivation à se déplacer entre l'initiateur et les autres membres du groupe peut avoir pour effet de scinder le groupe. En effet, la décision de suivre dépend de la durée du stimulus que représente le déplacement de l'initiateur. Plus ce dernier se déplace rapidement sur une distance

fixe, plus la durée de son déplacement sera courte. Le temps durant lequel il peut stimuler les autres à le suivre diminue par rapport à un autre individu qui va s'éloigner du groupe plus lentement.

Effet du nombre d'initiateurs

Nous avons également exploré l'effet du nombre d'individus initiateurs se déplaçant vers chaque cible sur le recrutement. Cela permet d'explorer dans quelle mesure des variations du stimulus social influencent les décisions collectives des groupes d'individus naïfs. Les nouvelles simulations incorporent un nombre croissant d'initiateurs se déplaçant vers la Cible 1 tout en gardant fixé à 1 le nombre d'initiateurs allant vers la Cible 2. Les cibles 1 et 2 sont à égale distance du barycentre du groupe et tous les initiateurs se déplacent à la même vitesse ($v = 2 \text{ m.s}^{-1}$). Comme précédemment, les initiateurs (quel que soit leur nombre) démarrent et s'arrêtent simultanément à leurs cibles respectives. Nous avons réalisé 200 simulations pour chaque ratio du nombre d'initiateurs 1 : nombre d'initiateurs 2 (1 : 1, 2 : 1, 3 : 1 et 4 : 1). Pour la très grande majorité des simulations, les individus naïfs suivent tous les initiateurs et se répartissent entre les deux cibles. Nous observons qu'augmenter le nombre d'initiateurs allant vers la cible 1 a pour effet de biaiser la répartition homogène que l'on trouve dans le cas 1 : 1. La proportion d'individus qui se trouvent à la cible 1 à la fin augmente avec le nombre d'initiateurs qui se déplacent vers la cible 1 (Test de Kruskal-Wallis : $\chi^2 = 38.37$, $df = 3$, $P < 0.001$; Fig. 5.9)

Cela indique que l'augmentation du nombre d'initiateurs permet d'augmenter la proportion d'individus convaincus à rejoindre la cible. Cependant, nous n'observons

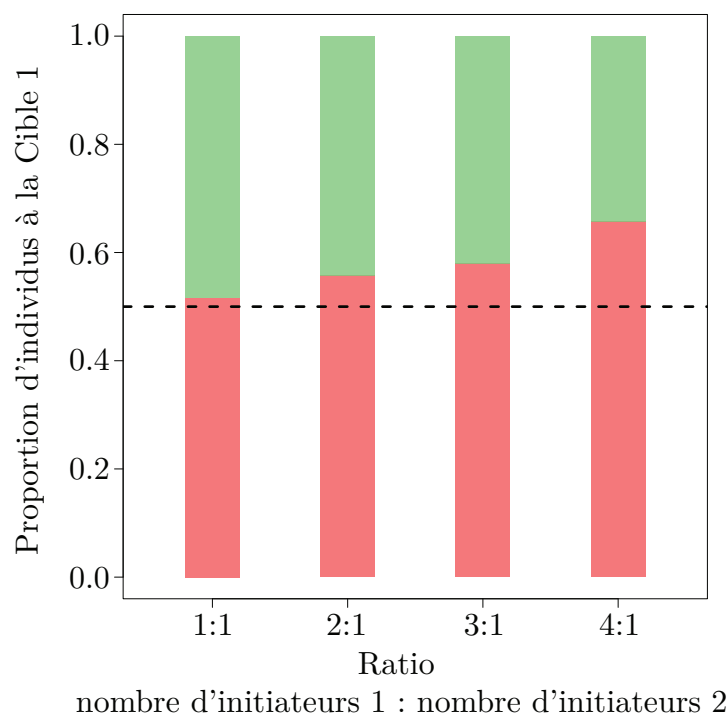


Figure 5.9 – Répartition des individus au niveau des cibles à la fin des simulations en fonction du nombre d’initiateurs 1. Les barres rouges représentent la valeur moyenne de la proportion d’individus présents au niveau de la cible 1 à la fin de la simulation en fonction du ration nombre d’initiateurs 1 : nombre d’initiateurs 2. La proportion d’individus au niveau de la cible 2 à l’instant final est représentée par les barres vertes. La ligne pointillée représente une valeur de 0.5 équivalente à une répartition équitable entre les deux cibles.

jamais de consensus de la part des individus naïfs, ils ne choisissent jamais tous la même cible. Nous pouvons cependant supposer que lorsque le nombre relatif d’initiateurs allant vers une cible est suffisamment important, un choix collectif à l’apparence d’un consensus puisse apparaître et aura pour effet le déplacement de la totalité du groupe vers la majorité d’initiateurs, laissant isolés les initiateurs minoritaires.

5.5 Conclusions

Comme je viens de le présenter dans ce chapitre, nous avons pu développer un modèle spatio-temporel des déplacements collectifs de moutons qui permet de rendre compte des résultats expérimentaux, au niveau des dynamiques temporelles de départs et d'arrêt. En outre, ce modèle s'avère être un outil riche permettant de simuler des situations diverses dont le principe reste de confronter des groupes d'individus non-informés (naïfs) à des départs et des arrêts d'individus informés. Le modèle nous permet alors de prédire l'expression de la décision collective suite à ces "perturbations" sociales. Nous avons pu par quelques exemples montrer la variété de situations que le modèle permet d'aborder et dont je discuterai les résultats plus en détail dans le chapitre suivant.

Chapitre 6

Discussion générale et perspectives

"People who see life as anything more than pure entertainment are missing the point."

— George Carlin, *When Will Jesus Bring The Pork Chops?*

Le but de cette thèse est d'approfondir la compréhension des mécanismes comportementaux individuels impliqués dans les transitions qui initient ou stoppent les déplacements collectifs. Cela implique d'identifier les stimuli sociaux pertinents à l'origine des décisions individuelles lors des phases de départ et d'arrêt de groupes d'individus. Cela implique de comprendre également comment les interactions sociales sont modulées d'un point de vue spatial. En effet dans des groupes de taille restreinte, l'hypothèse de perception globale permet une bonne description des phénomènes, mais dans les groupes à partir de 32, il apparaît que l'on s'en éloigne et qu'il existe une modulation spatiale des interactions dépendante de la position des individus. Nous avons décidé d'aborder cette problématique en combinant les résultats

obtenus expérimentalement à des analyses théoriques. Notre travail a concrètement été initié par la réalisation d'expériences. Leur principe consiste à provoquer le départ d'une brebis entraînée placée avec des brebis naïves dans des groupes de tailles différentes. A partir d'une information privée (obtenue par entraînement), la brebis entraînée transmet cette information sous la forme d'une information publique par le biais d'un indice que représente son état comportemental (son déplacement hors du groupe). La perturbation que représente le départ de l'entraînée se propage ou non au sein du groupe avec pour conséquence respectivement un départ collectif ou son absence. La mise en oeuvre de différents modèles a permis d'identifier et de quantifier de manière plus approfondie les règles comportementales qui peuvent expliquer le maintien de la cohésion des groupes lors des déplacements collectifs. Notamment, nous montrons que la combinaison de la durée du stimulus (l'éloignement de la brebis entraînée) et des comportements allélomimétiques des congénères peuvent être à l'origine de l'apparition du consensus apparent au niveau collectif. Par ailleurs, nous montrons que l'influence de l'initiateur mesurée par le degré d'adhésion des congénères dépend de la taille de groupe. Dans les petites tailles de groupes un consensus pour suivre l'initiateur émerge systématiquement [109, 124], alors que l'initiateur peut échouer à recruter ses congénères lorsque la taille des groupes augmente.

Dans les parties qui suivent, je discuterai plus amplement que ce que permet la rédaction sous forme d'articles scientifiques, les différents choix que nous avons faits en terme de protocole expérimental et de modélisation, mais également les résultats présentés dans les trois chapitres précédents.

6.1 Choix du paradigme expérimental

6.1.1 Historique

Si historiquement le protocole expérimental utilisé pour mener les expériences présentées dans cette thèse a été développé depuis le milieu des années 2000 au laboratoire de Toulouse, il a été très fortement inspiré par les travaux de Stephan G. Reeb [106] qui a réalisé des expériences consistant à entraîner une espèce de poissons, des ménés jaunes (*Notemigonus crysoleucas*) à être nourris dans une zone particulière de leur aquarium. Ensuite, en mélangeant ces individus "entraînés" à des individus naïfs – c'est-à-dire n'ayant aucune connaissance de la zone de nourrissage – Reeb a pu mesurer la capacité de ces individus informés, même s'ils sont une minorité, à mener un groupe. Le choix d'un tel protocole pour réaliser les expériences présentées dans cette thèse s'est évidemment imposé du fait de la filiation de ce travail avec les travaux précédents. Cependant, hériter d'un protocole n'empêche pas de questionner et de discuter de son intérêt.

6.1.2 Intérêt du protocole comparé à d'autres

L'étude des décisions collectives dans des groupes comprenant une minorité d'individus informés est un sujet qui a été largement traité durant les dernières années. Avec la variété de travaux est venue une grande variété de protocoles, parfois très ingénieux pour comprendre les phénomènes impliqués permettant à une minorité de mener la majorité. Si beaucoup ont réalisé des expériences utilisant des individus

entraînés [119, 149, 161, 194–196], d'autres ont développé des robots capables d'être acceptés par des groupes d'animaux comme des congénères [197–199] ou encore mené ce type d'étude en réalisant des modèles théoriques [111, 200, 201]. Utiliser des initiateurs synthétiques, qu'ils soient robotisés ou simulés par ordinateur présente des avantages importants par rapport à l'utilisation d'animaux entraînés. En effet, utiliser des robots pour par exemple provoquer des déplacements collectifs dans des groupes naïfs permet de contrôler parfaitement le comportement de "l'initiateur" et donc de déterminer précisément la nature du stimulus que représente un individu qui quitte le groupe. Il est théoriquement possible de décider parfaitement de la position qu'il occupera dans le groupe au moment de son départ, mais également la vitesse à laquelle il se déplace et selon quelle trajectoire. Si l'on veut tester l'effet potentiel de telles variables sur le comportement de suivi dans des expériences n'utilisant que des animaux, cela implique de réaliser un grand nombre d'essais qui permettront "d'explorer" l'étendue des valeurs possibles pour ces variables afin de pouvoir en détecter l'effet potentiel sur les décisions des groupes. L'emploi de modèles théoriques permet de réaliser des expériences *in silico* qui sont, contrairement aux expériences sur le terrain, indépendantes des conditions météorologiques, moins coûteuses en temps et en argent et permettent de faire varier un très grand nombre de variables facilement. De plus, cela permet d'imaginer la réalisation d'expériences dans un "monde" simplifié idéalisé où tout est contrôlé et permettant de faire une preuve de concept, c'est-à-dire de montrer que les mécanismes comportementaux que l'on propose sont suffisants pour reproduire les observations. Cependant, provoquer des départs collec-

tifs grâce à quelques individus entraînés présente de nombreux avantages. En effet, utiliser des animaux présente un intérêt majeur car les individus naïfs ne font a priori pas de distinction entre les individus informés et les autres individus naïfs. De plus, si l'entraînement modifie l'information détenue sur l'environnement par les individus, leur comportement de déplacement que l'on provoque expérimentalement n'est pas différent du comportement spontané des individus. Autrement dit, les individus entraînés se déplacent vers la cible comme ils le feraient spontanément vers une zone alimentaire. Entraîner des individus permet donc de reproduire relativement facilement un comportement typique "naturel" à un instant souhaité ce qui représente un gros avantage par rapport à l'observation d'espèces sauvages en milieu naturel qui implique généralement de passer beaucoup de temps pour obtenir des relevés du comportement d'intérêt en quantité suffisante. Le comportement des entraînées étant en plus relativement stéréotypé, l'initiation consistant pour les individus à cesser de brouter et à se déplacer en ligne droite jusqu'à s'arrêter à proximité du panneau pour se remettre à "brouter". De plus, utiliser des animaux domestiques représente un grand intérêt pour la faisabilité de ce type d'expériences.

Les moutons Mérinos sont des animaux facilement manipulables mais qui impliquent de construire des dispositifs expérimentaux de grande taille (comparé à ce qui est fait dans le même genre d'études chez les poissons). Cependant, de tels dispositifs nous permettent de travailler dans des conditions expérimentales semi-naturelles qui autorisent un très grand contrôle, par exemple la disponibilité des ressources alimentaires, la structure du terrain, l'évitement de perturbations ex-

ternes, les relevés des positions et des comportements des animaux, comparé à ce qu'il est possible de faire avec des expériences en milieu naturel sur des espèces sauvages. Je note cependant que l'essor des technologies récentes permet d'être très optimiste sur l'avenir des études en milieu sauvage qui impliqueraient un suivi comportemental et spatial des animaux grâce à des techniques non invasives permettant des relevés très précis, notamment grâce au développement des GPS, des techniques de radiotracking et des accéléromètres [202–204].

6.2 Les stimuli pertinents lors des transitions des déplacements collectifs

Suite aux travaux menés par Pillot *et al.* [109, 124, 125] et les expériences et analyses que nous avons réalisées dans le cadre de cette thèse, il apparaît que les mécanismes qui ont été mis en évidence pour expliquer les dynamiques de départs dans les petits groupes sont d'une grande pertinence lorsque l'on s'y intéresse dans des plus grandes tailles de groupe. Le stimulus pertinent lorsqu'un groupe d'individus à l'arrêt est confronté à des départs de congénères semble donc être la combinaison du nombre d'individus en mouvement qui stimulent le départ, et du nombre d'individus non-partis qui inhibent le départ. Il faut bien noter que si ces travaux précédents considéraient que les individus stimulant le suivi étaient ceux qui étaient partis (qui avaient quitté l'état d'arrêt initial), nous avons dans ce travail pu montrer que la stimulation n'existait que lorsque les individus sont en train de se déplacer, en s'éloi-

gnant du groupe. Cette constatation dérive des observations sur les grands groupes, qui indiquent qu'aucun premier suivi ne s'est produit après l'arrêt de l'initiateur au niveau de la cible. Autrement dit, un congénère arrêté ne peut devenir premier suiveur (quand il existe) que tant que l'initiateur est en train de se déplacer.

Une des principales avancées de ce travail de thèse se rapporte à la dynamique des arrêts. Ce sont des phases de transitions collectives qui n'ont jamais été traitées auparavant dans la littérature à quelques exceptions près [205, 206]. Nous montrons que des règles similaires à celles qui ont été proposées pour les phases de départ peuvent s'appliquer et rendre compte des dynamiques observées lorsque les groupes doivent s'arrêter de se déplacer de manière cohésive. Il existe une claire symétrie entre les dynamiques temporelles de départs et d'arrêts, les deux phases présentant de fortes similitudes. Ainsi, dans le cas des arrêts collectifs, nous proposons que les stimuli pertinents pour la prise de décision individuelle à s'arrêter sont la combinaison du nombre d'individus arrêtés qui stimulent l'arrêt, et du nombre d'individus qui sont encore en mouvement qui vont inhiber l'arrêt.

Si l'on tente de généraliser les règles individuelles de changement d'état que nous proposons ici, les individus qui se trouvent dans l'état cible (l'état qui sera atteint après la transition) stimulent la transition, alors que les individus qui sont dans le même état que celui que l'individu concerné inhibent la transition. De telles règles individuelles sont encore assez rarement considérées dans la littérature s'intéressant aux décisions collectives. Généralement, pour rendre compte de ce type de comportements alléomimétiques, les auteurs considèrent uniquement un effet stimulant des

individus qui se trouvent dans l'état cible (par exemple [119]) et ne prennent donc pas en compte d'effet inhibiteur des autres individus. Il faut noter que la plupart des études, lorsqu'elles reposent sur des données expérimentales, ne traitent que de groupes de taille fixe, ce qui empêche de mettre en évidence de tels effets inhibiteurs. En effet, si l'on considère un nombre donné d'individus stimulants, le nombre d'individus pouvant inhiber la transition augmente lorsque la taille de groupe augmente, ce qui permet de détecter l'existence de cet effet inhibiteur.

Comme les travaux qui ont été présentés dans ce manuscrit l'indiquent, il nous semble crucial de prendre en compte les effets de rétention associés à la taille du groupe afin de pouvoir faire des prédictions sur ce type de décisions collectives dans de plus grandes tailles de groupes.

6.3 Durée du stimulus et décisions collectives

Nos expériences permettent la mise en évidence d'un phénomène collectif inédit – à notre connaissance – jusqu'à présent avec ce type de protocole. Dans les groupes de 32, contrairement à ce qui avait été observé avec des tailles de groupes plus modestes, le départ de l'initiateur ne provoque pas systématiquement un suivi de la part de l'intégralité du groupe de brebis naïves. Autrement dit, la décision collective résultant du départ d'un seul individu dans un groupe de 32 prend toujours la forme d'un consensus effectif, dans le sens où les décisions individuelles sont unanimes et identiques : soit tout le monde suit, soit personne ne suit.

6.3.1 Mécanismes temporels de décision collective

Dans le premier article présenté dans le Chapitre 3, nous développons le modèle des départs proposé précédemment pour rendre compte des réponses individuelles et collectives dans des groupes de 8, 16 et 32 individus. Expérimentalement, nous avons observé que l’initiateur n’était suivi que pendant qu’il était en déplacement en s’éloignant du groupe. Le premier suiveur n’a en effet jamais démarré après l’arrêt de l’initiateur. Dès lors, cela nous a motivé à considérer un modèle dans lequel les individus peuvent être dans 3 états comportementaux : arrêtés avant le départ (que nous avons appelé S_S), en mouvement vers la cible et donc en s’éloignant de la position initiale (M) et arrêtés près de la cible (S_T).

Comment expliquer les cas de non suivi ? Dans les groupes de 32, la latence moyenne du premier suiveur augmente de manière importante (du fait de l’effet de rétention exercé par les membres du groupes non partis). Ainsi, dans nos conditions expérimentales (des parcs de 50 m de côté), si les durées de déplacement des initiateurs excèdent toujours les latences pour que se déclenche un premier suivi dans les groupes de 8 et 16 individus, ce n’est plus systématiquement le cas avec les groupes de 32 brebis (Fig. 3.3 A-C). Nous avons donc proposé l’équation (3.3) qui permet de calculer ce que nous avons appelé le *commitment* : la probabilité d’observer un premier suivi pendant l’initiation (le déplacement de l’initiateur vers la cible). Considérer cette probabilité lors de l’estimation des paramètres nous a permis de prendre en compte à la fois les réponses qualitatives (l’existence de suivi ou non) et quantitatives (les dynamiques de départ) et de rendre compte fidèlement des observations

expérimentales.

Nous mettons en évidence que l'émergence d'un apparent consensus peut se faire par le biais d'une compétition entre deux durées : la durée du stimulus (l'initiateur en mouvement) et la latence du premier suiveur (qui dépend des règles mimétiques). De nombreux travaux s'attachent à identifier les mécanismes de prise de décisions individuelles permettant l'émergence d'un consensus et proposent que ce dernier peut émerger via des mécanismes de quorum : lorsqu'un nombre déterminé d'individus convaincus est atteint, le système adopte une décision collective unifiée [104,108,154]. Cela peut se faire via la décision d'un nombre restreint d'individus définis selon leur statut social, l'information dont ils disposent ou encore de leur statut physiologique [102, 111, 207, 208]. L'apparition du consensus peut dépendre des avantages associés aux différents choix possibles pour les individus [92]. Par ailleurs, une décision collective prenant la forme d'un consensus peut apparaître lorsque des signaux sont émis par les initiateurs avec pour but de recruter leurs congénères [62,209] ou par le biais d'indices que peuvent représenter les intentions de mouvement [210]. Dans les expériences que nous avons réalisées, nous n'avons jamais observé de suivi partiel de la part du groupe de naïves. Les individus initiateurs ne présentaient pas de statut social particulier et nous les considérons comme comparables aux individus naïfs. Suivis ou non, les initiateurs n'ont jamais présenté de comportement de recrutement. Il est fortement probable que l'information sociale stimulante, même complexe, se résume à une combinaison d'indices en rapport avec l'état comportemental des animaux (en déplacement ou à l'arrêt). Les consensus effectifs que nous

observons émergent de la combinaison de règles comportementales mimétiques et de la durée du stimulus que représente le déplacement de l'initiateur. Des travaux très récents utilisant le même type de protocole chez les poissons – des poissons naïfs sont confrontés au départ d'un poisson informé vers une source de nourriture – rapportent des résultats identiques : la durée du stimulus est un paramètre essentiel dans l'apparition d'un consensus apparent [195]. Le modèle que nous proposons ici permet de faire de nombreuses prédictions sur l'évolution des décisions collectives en fonction de la durée de l'initiation. Nous montrons que lorsque cette durée est très importante, les groupes vont toujours suivre collectivement. Cela implique que plus l'initiateur se déplace sur de longues distances, plus sa probabilité d'être suivi par tout le groupe augmente. La durée de l'initiation pourrait être un indicateur pour les individus non informés des avantages qu'ils peuvent retirer de suivre l'individu informé : plus ce dernier va se déplacer longtemps plus les bénéfices associés au changement de localisation sont importants. Par ailleurs, les prédictions que nous faisons indiquent que les groupes, lorsque la durée d'initiation est faible, ont tendance à ne pas suivre l'individu informé provoquant soit un consensus pour le non suivi (personne ne suit), soit une scission du groupe, lorsqu'une partie seulement du groupe d'individus naïfs suit. Cela correspond à des cas où la distance parcourue par l'initiateur est faible et donc que les deux sous-groupes sont séparés par une distance tellement faible qu'il est difficile de qualifier l'évènement de scission. Cependant, cela peut également concerner des cas où l'initiateur est très motivé à rejoindre la position ciblée et donc va se déplacer très rapidement vers celle-ci. Cela

est en accord avec des études d'apprentissage social dans lesquelles, il a été montré que les individus démonstateurs peuvent être tellement entraînés qu'il s'isolent des individus observateurs et échouer à être suivis [211]. Ainsi, lorsque la différence de motivation à se déplacer est trop importante entre les individus informés et non-informés, l'information ne peut pas être transmise et mène à l'isolement social des premiers.

6.3.2 Effet de la taille de groupe et du nombre d'individus informés

Dans nos analyses, lorsque la taille de groupe augmente, il est de plus en plus difficile pour un seul individu initiateur de convaincre ses congénères à le suivre. La probabilité d'observer une absence de suivi collectif ou une scission du groupe augmente. Cela indique qu'à partir d'une certaine taille de groupe, la majorité d'individus non informés va avoir un poids de plus en plus important dans l'issue de la décision collective. Même si nous n'avons pas observé de scission des groupes dans nos expériences, le modèle que nous proposons prédit que la probabilité de scission est maximale pour des groupes de 64 individus. Ceci permettrait aux individus d'appartenir à des ensembles contenant un nombre d'individus assez grand ne les privant pas des bénéfices associés à la vie en groupe. Si l'on s'intéresse à l'évolution de la probabilité d'observer un suivi total ou partiel (le *commitment*) en fonction de la taille de groupe, nous montrons que pour assurer la même probabilité de suivi, la proportion d'individus informés nécessaire augmente avec la taille de groupe. Au-

trement dit, plus le nombre d'individus non-informés augmente, plus il est difficile de provoquer des départs collectifs, ce qui s'oppose à des études théoriques précédentes s'intéressant à la contrôlabilité des groupes [111], mais est en accord avec des travaux expérimentaux plus récents qui révèlent que le nombre d'individus non-informés compense l'influence des informés [194]. Dans les groupes de grande taille, la décision de la majorité non informée va être prédominante et la perturbation créée par le départ des initiateurs n'est plus assez puissante pour être considérée comme pertinente à l'échelle du groupe.

Le modèle permet également de prédire l'influence de deux populations d'individus informés sur les décisions collectives : les premiers sont motivés à se déplacer (les initiateurs) alors que les autres sont motivés à ne pas quitter le groupe (les réticents). Lorsque les individus non informés sont confrontés à un tel conflit avec de choix possibles, nous montrons qu'ajouter dans les groupes des individus réticents n'a que très peu d'effet sur les décisions collectives, alors que le nombre d'individus informés joue un rôle majeur. Cette différence vient probablement de la différence fondamentale entre les deux types de populations. Les premiers ont un comportement différent des individus non-informés alors que les seconds sont dans le même état comportemental et ne sont ainsi pas "saillants" et remarquables pour les individus non-informés. L'information portée par les individus réticents à partir n'est pas publique car elle n'est pas associée à un changement d'état comportemental détectable par les individus non-informés, leur effet sur ces derniers est donc quasiment inexistant.

6.3.3 Conclusion

Nos travaux ont donc permis de souligner le rôle essentiel de la taille de groupe et de la durée du stimulus sur les décisions collectives, ainsi que proposer un modèle des déplacements collectifs dans lequel il est possible de mettre en évidence le rôle des individus informés lorsque le groupe est confronté à un choix : s'en aller ou rester.

6.4 Effet des positions spatiales des individus sur les interactions

Lorsque l'on s'intéresse aux comportements collectifs, et notamment aux interactions entre individus permettant de maintenir la cohésion globale du groupe, l'existence d'effets spatiaux s'impose intuitivement. En effet, l'hypothèse selon laquelle les individus ne peuvent pas accéder à l'information globale que représente tous les membres du groupe est fréquemment exprimée. Si le travail sur le modèle présenté dans le Chapitre 3 a permis d'obtenir des prédictions qualitatives fidèles à nos observations, ce modèle considérant une perception globale des individus (chaque individu peut identifier l'état comportemental de tous ses congénères) ne rend pas bien compte de ce qui se passe d'un point de vue quantitatif (au niveau des dynamiques temporelles), particulièrement dans les groupes de 32.

6.4.1 Choix de la méthode d'analyse

Les données que nous avons récoltées expérimentalement permettent d'investiguer sur l'existence et la nature des effets spatiaux dans les groupes de 32. Nous avons décidé dans l'article qui constitue le Chapitre 4 de ce manuscrit de ne considérer uniquement les réseaux d'interactions qu'il est possible d'obtenir selon les différentes hypothèses existantes à propos des interactions locales. L'objectif étant de déterminer l'hypothèse qui nous permet de reproduire la distribution des distances entre les premiers suiveurs et les initiateurs (DDP) observée.

En nous concentrant sur les interactions entre les premiers suiveurs et les initiateurs grâce à notre paradigme expérimental, il a été facile de déterminer qui réagit à un individu donné. En effet, nous faisons l'hypothèse très vraisemblable que le premier suiveur ne démarre que parce qu'il répond au comportement de l'initiateur. En effet, nous n'avons jamais observé de départ spontané d'individus naïfs avant le départ de l'initiateur. Cela nous permet d'affirmer que l'initiateur est avec certitude un des voisins influents du premier suiveur. Rares sont les études s'intéressant aux interactions locales lors des déplacements collectifs qui ont des indications aussi claires de l'interaction entre deux individus. En effet, la plupart des auteurs s'intéressent à des groupes d'animaux très populeux et en mouvement constant, ce qui rend très difficile l'identification des interactions entre individus. Celles-ci sont très souvent inférées ou déduites [90, 111, 113, 115, 212]. L'idée centrale de notre étude est de tester si les différentes hypothèses proposées et les contraintes d'interactions spatiales associées rendent possibles les interactions que nous avons observées lors

des expériences.

6.4.2 Choix des hypothèses métriques et topologiques

Nous avons choisi de ne retenir que les deux principales hypothèses concernant les interactions dans les modèles de déplacements collectifs proposées classiquement pour mener cette étude : l'hypothèse métrique et l'hypothèse topologique. Selon la première, les voisins influents d'un individu focal se trouvent dans un disque de rayon R autour de lui [86, 111]. La seconde propose que les voisins influents de l'individu focal sont les K plus proches, K étant un nombre fixe [113].

Nous avons tout d'abord montré que considérer que les individus ont une perception globale ne permet pas de rendre compte de la DDP expérimentale. Par ailleurs, la DDP observée n'est pas en accord avec les prédictions des hypothèses métriques et topologiques telles qu'elles sont classiquement énoncées (voir plus haut). En effet, dans nos expériences, avec les groupes de 32, le premier suiveur pouvait être situé à des distances très importantes (de l'ordre de 30 m). Pour que cela soit possible, il faut considérer un rayon d'interaction de même grandeur autour des initiateurs, de sorte que tous les membres du groupe sont présents dans le disque. Le premier suiveur observé pouvait aussi être l'individu le plus éloigné de l'initiateur, ce qui impose d'un point de vue de l'hypothèse topologique de concevoir que K puisse être de la valeur de la taille de groupe. Nous avons alors proposé que les interactions dépendent d'une distance métrique ou topologique, mais selon une fonction décroissante avec ces distances. Nous abandonnons alors l'idée que la probabilité d'interagir

est déterminée de manière binaire : les voisins influents interagissent tous de manière égale avec l'individu focal alors que les interactions avec les autres sont par définition impossibles. Le seuil fixe qui permet de discriminer les voisins des autres étant défini arbitrairement par les distances métriques (R) ou topologiques (K).

Notre proposition semble plus en accord avec ce que permettent les organes perceptifs des animaux. Par exemple, sauf dans des conditions environnementales particulières, il est difficile d'imaginer que les animaux sont "aveugles" à leurs congénères au-delà d'une limite de distance donnée. En termes mathématiques, les équations 4.1 et 4.2 transcrivent la probabilité pour deux individus d'interagir, cette probabilité déclinant exponentiellement avec la distance (qu'elle soit métrique ou topologique) qui sépare les deux individus. Considérer ces hypothèses métriques et topologiques généralisées nous permet de construire une DDP théorique très proche de celle observée expérimentalement.

Précisons que le choix d'une fonction exponentielle correspond à une volonté de simplifier la formulation de ces hypothèses, tout en restant selon nous biologiquement pertinents. Une grande variété de fonctions mathématiques permet de rendre compte de la décroissance de la probabilité d'interagir avec l'augmentation de la distance.

6.4.3 La proposition du modèle topométrique

Ce travail nous a également permis de proposer un nouveau type de modèle : le modèle topométrique. Ce modèle décrit par l'équation 4.3 combine la probabilité d'interagir en fonction à la fois de la distance métrique et de la distance topologique.

Ainsi en fonction des valeurs des paramètres R_c et K_c , l'équation 4.3 peut se réduire à l'équation 4.1 ou à l'équation 4.2. Le modèle topométrique peut ainsi représenter un système purement "métrique", un système purement "topologique" et une infinité de systèmes intermédiaires dans lesquels les deux composantes sont à l'œuvre. Nous avons pu développer un outil de décision permettant d'apprécier l'influence relative des effets spatiaux métriques et topologiques dans les systèmes animaux. L'influence relative des interactions peut être représentée sur la *carte topométrique* qui permet de représenter dans l'espace des indices M et T le système étudié. Les valeurs de M et T sont dépendantes respectivement du paramètre métrique R_c et du paramètre topologique K_c . Nous avons choisis également de faire dépendre M et T de la taille du système d'étude et de la taille de groupe afin qu'ils soient adaptables au modèle animal étudié. En effet, cette dépendance permet de pouvoir comparer par exemple les M et les T estimés pour un troupeau de gnous et pour un banc de poissons, bien que les échelles spatiales et les tailles de groupes ne soient pas du même ordre.

6.4.4 Application aux groupes de moutons

L'application que nous en avons faite sur le système biologique que représentent les troupes de moutons nous indique que les interactions à l'œuvre sont principalement dépendantes de la distance topologique. Il semble donc que le nombre de congénères qui se trouvent entre deux individus est un paramètre d'importance majeure plutôt que la distance métrique qui les sépare. Dans la littérature l'effet de la distance métrique est plutôt associé aux capacités perceptives des animaux alors qu'un

effet topologique est plus en rapport à leurs capacités cognitives. Ballerini et collaborateurs dans leur étude sur les groupes d'étourneaux [113] proposent qu'un individu en vol n'interagit qu'avec ses 7 plus proches voisins en arguant que des études précédentes ont montré que certaines espèces d'oiseaux avaient la capacité de discriminer jusqu'à 7 éléments [213]. Sans être aussi affirmatif sur les capacités de traitement cognitif des moutons, nous savons qu'ils possèdent de très grandes capacités en terme de perception visuelle, notamment sur les objets en mouvement [214,215]. Ainsi, les moutons sont capables de détecter des congénères en mouvement à plusieurs centaines de mètres. Ainsi, s'il existe des effets spatiaux limitant les interactions entre individus, ceux-ci seraient plus dus à la présence de congénères et donc que ces interactions soient dépendantes principalement d'une composante topologique plutôt que métrique. Si des effets topologiques sont à l'oeuvre, ils peuvent être liés à une limitation existant au niveau des capacités de traitement de l'information. Alternativement, ils peuvent plus trivialement rendre compte d'un effet d'obstruction. Cet effet d'obstruction dépend de la densité ou du nombre d'individus qui sépare deux membres du groupe.

Nous avons travaillé avec des groupes d'une taille maximale de 32 individus. Même s'il apparaît que des effets spatiaux sont à l'oeuvre dans des groupes de ce type, on peut questionner le fait que les groupes soient de tailles suffisamment importantes pour permettre d'observer clairement ces effets spatiaux. En effet, concernant la valeur de K_c que nous avons estimée ($K_c = 14$), cette valeur est proche de la taille des groupes. La réalisation d'expériences supplémentaires du même type utilisant

des groupes de plus grandes tailles dans de plus grandes arènes permettrait de mettre à l'épreuve nos résultats et le modèle topométrique proposé pour rendre compte des effets spatiaux impliqués.

6.4.5 À propos de l'hypothèse topologique

Je souhaiterais apporter quelques remarques à propos du concept de voisinage topologique tel que nous l'avons utilisé dans ce travail. Nous avons considéré l'hypothèse telle qu'elle a été définie précédemment dans différents travaux [113,114] : les voisins influents sont les K plus proches de l'individu focal. Il apparaît clairement que cette définition du voisinage selon une distance topologique n'est pas totalement indépendante de la distance métrique. En effet, même si la composante principale d'interaction est le nombre fixe de voisins, ces voisins sont définis par leur distance métrique (ce sont les plus proches). Une alternative qui permettrait de définir les voisins de manière purement topologique serait de sélectionner un nombre fixe d'individus de manière indépendante de leur position dans le groupe, c'est-à-dire qu'ils seraient sélectionnés "au hasard" parmi tous les membres du groupe. Ce type d'hypothèse alternative a été discuté dans de récents travaux [216] dans lesquels les auteurs proposent également un type de modèle combinant des effets métriques et topologiques. Ce sera sûrement une alternative à prendre en compte pour étudier les interactions locales dans les groupes d'animaux, ce qui impliquera de redéfinir la notion de voisinage, car selon ce type d'hypothèse, les voisins influents – dans le sens : les individus avec lesquels interagir – ne seront pas forcément les membres du

groupes les plus proches.

6.4.6 Conclusion

Le travail que nous avons développé a, selon moi, l'avantage d'aborder simplement la question complexe des interactions locales en se concentrant sur les réponses comportementales facilement observables. Cela nous a permis de discuter et de redéfinir les hypothèses métriques et topologiques dans un sens qui me semble plus plausible et plus pertinent pour rendre compte des interactions animales.

6.5 Un modèle spatio-temporel des départs et des arrêts

Afin de pouvoir proposer un modèle permettant de rendre compte des dynamiques d'arrêts et de départs collectifs dans les groupes de moutons, nous avons dû combiner les différents résultats présentés dans les Chapitres 3 et 4. Nous proposons que les moutons peuvent adopter 3 états comportementaux distincts : à l'arrêt à leur position initiale (S_S), en déplacement (M) et à l'arrêt après s'être déplacé (S_T). Considérer ces trois états nous permet de traiter séparément (sans empêcher qu'elles puissent survenir de manière concomitante) les prises de décisions individuelles pour les départs et les arrêts. Nous avons également pu combiner les règles mimétiques de décisions individuelles avec les résultats de notre étude sur l'identification des interactions locales à l'œuvre dans ce genre de dynamiques. Nous avons donc pu

combiner le modèle topométrique au modèle social permettant de déterminer les taux individuels de départ et d'arrêt. Le résultat est donc un modèle simulant le comportement des individus afin de pouvoir faire des prédictions sur les décisions collectives qui en découlent.

6.5.1 La question de l'estimation des paramètres

Le modèle que nous proposons est un modèle complexe dans le sens où il contient un nombre assez important de paramètres (huit). La difficulté qui consiste à estimer les valeurs des paramètres permettant d'ajuster au mieux le modèle à nos données expérimentales est inhérente au travail de modélisation. Nous avons conservé les valeurs des paramètres "spatiaux" R_c et K_c estimées dans le travail présenté dans le Chapitre 4. En effet, nous faisons l'hypothèse que la conclusion de ces analyses – qui révèlent que la nature des interactions chez le mouton est plutôt topologique – est généralisable à tous les individus du groupe lors des phases de départ et d'arrêt. La difficulté reste donc à pouvoir estimer les paramètres "sociaux" qui pondèrent les effets des individus dans les différents états comportementaux stimulants lors des deux transitions. Il est très difficile d'estimer directement ces paramètres expérimentalement au niveau individuel. Nous avons décidé d'opter pour une estimation "libre" des paramètres en fixant des limites aux valeurs possibles que peuvent prendre les paramètres et de déterminer quelle combinaison des 6 valeurs permet de s'approcher au mieux des valeurs expérimentalement acquises sur des observables données.

Choix des observables

Une des difficultés dans ce genre de procédure est de déterminer quelles observables choisir pour estimer les paramètres. Ici, nous avons réduit notre choix à des observables collectives relatives aux dynamiques temporelles : la durée moyenne de la phase de départ et la durée moyenne entre le premier départ et le dernier arrêt. La première observable permet de rendre compte de la dynamique des départs. Le choix de la seconde a été plus difficile : la durée totale est une variable qui dépend de la totalité des paramètres. La dynamique des arrêts est notamment dépendante de ce qui se passe durant la phase de départ car les positions des individus en déplacement va déterminer leur probabilité de s'arrêter.

Méthode d'estimation

Confronté à la lourde (en terme de temps notamment) et très complexe tâche d'estimation des paramètres, nous avons décidé d'explorer un espace très réduit sur chaque dimension des paramètres autour d'une valeur qui nous semblait plausible et pertinente. Malgré ces limitations, nous avons obtenu des prédictions qui s'ajustent bien aux résultats expérimentaux. Il est possible qu'il existe probablement une combinaison de six valeurs de paramètres qui permette un meilleur ajustement du modèle. Cependant, la validation que nous avons pu faire de l'estimation actuelle en vérifiant l'accord des prédictions sur les groupes de tailles plus faibles nous a encouragé à conserver ces valeurs estimées pour procéder à la suite des analyses.

6.5.2 Effet du bord de l'arène

Si l'estimation des paramètres nous permet d'obtenir des prédictions plausibles sur les observables temporelles, l'écart des résultats entre expériences et modèle concernant les configurations spatiales des groupes après l'arrêt indique le manque d'un élément dans le modèle pour contraindre les arrêts des individus derrière l'initiateur. Dès que nous avons décidé d'aborder les phases d'arrêts collectifs, nous supposons que le bord de l'arène ne constituait pas un obstacle forçant l'arrêt des individus suiveurs. En effet, ces derniers s'arrêtaient toujours en arrière de l'initiateur et ne se répartissaient pas le long du bord. Les résultats du modèle indiquent que les comportements mimétiques seuls tels que nous les avons décrits ne permettent pas d'obtenir une telle répartition spatiale. Nous avons décidé de tester dans quelle mesure considérer que le bord contraint l'arrêt des individus influe sur le résultat collectif. Les conséquences sur les dynamiques temporelles sont limitées voire négligeables. Il est probable que l'on puisse améliorer la qualité des structures spatiales finales simulées en modifiant les vitesses de déplacement des individus. Nous avons fait ici le choix de considérer les valeurs de vitesse moyennes expérimentales des initiateurs, mais il serait intéressant de modifier ce choix pour explorer l'impact sur les résultats collectifs, la vitesse de déplacement ayant un effet très important sur la structure finale. De plus, il me semble que cela ouvre de nouvelles perspectives notamment afin de pouvoir déterminer expérimentalement l'existence ou non de l'effet du bord sur l'occurrence des arrêts des individus suiveurs.

Le protocole expérimental que nous avons utilisé permet d'étudier les phases de

départ sans contrainte spatiale imposée par le bord de l'arène, ce qui n'est pas le cas des arrêts puisque la destination des initiateurs se trouve en périphérie de l'arène. Il serait intéressant de reprendre l'analyse des deux types de transition, mais en développant un dispositif et un protocole spécifique et adapté à cet objectif. Cela implique un gros travail en amont – ce qui est toujours le cas lorsque l'on doit développer et mettre en place un nouveau protocole expérimental – afin de pouvoir créer des situations de départs et d'arrêts sans contraintes d'un point de vue spatial et similaires. L'enjeu sera alors de réussir à entraîner des individus à se déplacer vers une zone non bornée (par exemple le centre de l'arène) afin de comparer les structures spatiales après les arrêts à celle que l'on observe dans nos expériences "bornées". La difficulté réside en la capacité de pouvoir créer un dispositif qui ne va pas gêner le comportement et le déplacement spontané des individus dans le parc et qui pourra être masqué ou du moins qui ne sera pas remarquable par rapport à l'environnement général des parcs expérimentaux. Une phase d'habituation des brebis au dispositif permettrait d'empêcher les animaux d'adopter un comportement particulier à sa proximité. Ces perspectives de travail sont pour moi très intéressantes car elles permettront le développement d'un protocole et d'un dispositif expérimental inédit qui permettrait d'étudier de manière concomitante les phases de départs et d'arrêts collectifs dans des conditions semi-naturelles contrôlées – ce qui à ma connaissance n'a jamais été réalisé – et permettra en particulier de déterminer comment ont lieu, d'un point de vue spatial et temporel, les arrêts autour de l'initiateur afin de raffiner les analyses entamées lors de notre travail sur les dynamiques de départs et d'arrêts.

6.5.3 Prédications du modèle

Le modèle proposé est difficilement comparable à ceux déjà proposés pour expliquer des phénomènes similaires [111, 195, 202], il est en effet d'une nature très différente de ces derniers. En effet, ces modèles considèrent des situations dans lesquelles les individus déjà en mouvement doivent décider où aller et notre modèle s'applique à un problème différent : les individus sont dans des groupes à l'arrêt et les individus doivent décider s'ils se déplacent (et où) ou s'ils restent à leur position initiale. La différence est d'autant plus évidente quand on regarde le choix que doivent prendre les individus non-informés, dans les autres modèles existants, ce choix est une variable continue (généralement la direction de déplacement) alors que dans notre modèle c'est une variable discrète (partir ou rester). Si les deux types de modèles permettent d'aborder les décisions collectives (notamment l'apparition d'un consensus apparent), le contexte de ces décisions est différent.

Départ d'un initiateur vers une cible

Nous avons réalisé de nombreuses simulations dans lesquelles les individus sont confrontés à des situations de choix différentes. Par exemple, lorsque les individus non-informés sont confrontés au départ d'un individu informé vers une cible unique, la décision collective dépend de la distance parcourue par l'initiateur vers la cible. Cela est en accord avec les résultats présentés dans le Chapitre 3 puisque la durée du stimulus que représente le déplacement de l'initiateur est une variable déterminante dans l'issue de la décision collective. Plus la durée de ce stimulus est longue, plus la

probabilité d'observer un suivi collectif augmente. Ainsi, plus la cible est éloignée, plus la proportion de suivis collectifs sera importante. Notons cependant que lorsque la cible est à des distances faibles (ce qui induit de faibles durées de stimulus), une scission des groupes survient dans la majorité des cas alors que dans le Chapitre 3, le modèle prédit que la majorité des décisions aboutissaient à une absence de suivi. Cette différence pourrait être expliquée par l'ajout des effets spatiaux qui modifient les décisions individuelles. La divergence peut provenir de différences liées au traitement de l'information : les individus ont une perception locale plutôt que globale ce qui va avoir pour effet de provoquer une scission du groupe plutôt qu'une absence de suivi. L'effet de rétention produit par les individus non partis est fortement réduit (ils ne seront pas tous "perçus") si la perception est locale alors que l'effet des individus en mouvement ne le sera pas pour leurs voisins les plus proches. Ces derniers vont alors avoir une probabilité de suivre plus importante que s'ils avaient une perception globale du groupe.

Départ de plusieurs initiateurs vers deux cibles

Nous avons réalisé des simulations pour une situation nouvelle : le départ de plusieurs initiateurs vers deux cibles distinctes et opposées. Les individus non-informés sont alors confrontés à un conflit qui implique de faire un choix exclusif : partir vers une des deux cibles, ou rester à leur position initiale. Les individus non-informés choisissent presque toujours de se déplacer vers une des deux cibles et donc l'option de rester à la position initiale du groupe n'est presque jamais choisie. En outre, l'absence de consensus pour se déplacer vers l'une des deux cibles se traduit par

scission du groupe initial en deux sous-groupes distincts. La taille de groupe n'a pas d'influence sur la proportion d'individus dans chaque sous-groupe, les individus se répartissant de manière équivalente dans l'un et dans l'autre. Cela peut s'expliquer par l'effet des interactions topologiques que nous prenons en compte dans le modèle et qui font qu'à partir d'une certaine taille de groupe, les décisions individuelles ne dépendent pas du nombre total d'individus.

La proportion d'individus ayant choisi une cible dépend du nombre et de la vitesse de l'initiateur se dirigeant vers cette cible. Il n'est pas étonnant qu'un plus grand nombre d'initiateurs permette de convaincre une plus grande proportion d'individus. Cependant, nous ne mettons jamais en évidence de consensus pour une seule option, puisque les groupes se scindent presque systématiquement. Cela peut encore une fois s'expliquer par l'influence des interactions topologiques comme décrit plus haut. Un plus grand nombre d'individus se déplaçant dans une direction unique représenterait donc une information puissante pour les individus non-informés sur les avantages potentiels dont ils peuvent bénéficier s'ils suivent ces initiateurs. Par ailleurs, le déplacement des initiateurs à une vitesse élevée se traduit par une plus faible adhésion. Cela peut paraître contre-intuitif. Une vitesse élevée pourrait refléter une forte motivation de l'initiateur. La vitesse est une variable quantitative pouvant revêtir le rôle d'information pour les observateurs d'un individu en déplacement et une vitesse élevée pourrait traduire la volonté de rejoindre une ressource de haute qualité ou très abondante. Suivre un initiateur se déplaçant rapidement pourrait ainsi se révéler bénéfique pour les suiveurs et donc le suivi pourrait être stimulé par

la vitesse, notamment si le bénéfice associé est dépendant du délai d'arrivée. Comme introduit auparavant, la vitesse et la durée de déplacement sont liées, pour une distance identique, se déplacer à grande vitesse vers une cible réduit le temps passé en déplacement et donc la capacité à convaincre les autres membres du groupe. Cela peut en fait s'expliquer par une trop forte différence de motivation entre les individus informés et non-informés qui peut conduire à l'isolement des premiers [153]. Il faut également noter que les réponses collectives peuvent dépendre du contexte. Nos sujets ont été placés dans un contexte de fourragement avec un environnement homogène. Seule la récompense constitue une hétérogénéité connue des seuls individus entraînés. Dans un contexte de prédation, le départ rapide d'un membre du groupe pourrait provoquer des réponses rapides et cohésives de la part de ses congénères. Cela représenterait une perspective intéressante de pouvoir réaliser des expériences du même type que celles que nous avons menées ici mais en provoquant le départ d'un individu entraîné à fuir un prédateur afin de recueillir les réponses des groupes.

D'autres types de situations peuvent être imaginées pour déterminer grâce au modèle le type et la forme de la réponse collective. En effet, de nombreuses possibilités comme faire varier la densité des groupes lors de l'état initial ou encore la distance d'une des deux cibles par rapport au groupe pourraient enrichir la connaissance que l'on a des mécanismes de décision collective. D'autres pistes pourraient consister à tester l'effet de la position initiale des initiateurs qui, au lieu d'être déterminée aléatoirement comme c'est le cas ici, pourrait être fixée. Cela pourrait permettre de déterminer ce qu'il se passe au niveau du groupe lorsque l'initiateur est isolé en

marge du groupe ou au contraire quand il se trouve dans une position centrale.

Un autre type d'utilisation du modèle pourrait être de reproduire des déplacements spontanés de groupes tels que l'on peut les observer dans la nature, lorsque les individus alternent des phases durant lesquelles ils ne se déplacent pas ou peu et d'autres durant lesquelles ils se déplacent de manière cohésive sur de longues distances. Ainsi, en ajoutant pour l'ensemble des individus un taux de départ et d'arrêt spontané, nous pouvons imaginer reproduire les phénomènes spontanés que l'on peut observer et qui émergent sans qu'il n'y ait de leader défini.

Ce travail de modélisation ouvre la voie à de nouveaux types d'analyses et d'études qui pourront être potentiellement supportées et accompagnées d'expériences. En effet, les simulations que nous avons réalisées dans le travail présenté dans ce manuscrit restent dans des conditions qui sont réalisables et vérifiables expérimentalement dans la mesure où nous avons considéré des groupes de taille assez restreinte se déplaçant sur des distances raisonnables.

6.6 Conclusion

Pour conclure ce manuscrit de thèse, je souhaiterais affirmer la joie et la satisfaction que j'ai eu à réaliser ce travail qui, je l'espère, trouvera sa place dans la communauté des biologistes à l'interface avec les thématiques de physique statistique. Plus particulièrement dans celle qui s'intéresse à l'émergence des comportements et des décisions collectifs à partir des interactions et des décisions individuelles. La parution durant ces trois dernières années d'articles scientifiques traitant des mêmes

sujets, et présentant des résultats très proches de ceux que nous décrivons ici – bien que parfois frustrante lorsque l'on a l'impression qu'il existe une compétition pour la publication – s'est avérée encourageante car indicatrice que nous n'étions pas en train de traiter le sujet qui nous intéresse d'une manière erronée. Je suis également satisfait de cette aventure qui m'a permis de beaucoup apprendre, que ce soit à savoir affirmer mes convictions et assumer mes idées, mais également d'un point de vue scientifique et technique par la réalisation d'un travail faisant appel à la fois à des concepts allant de l'écologie comportementale aux phénomènes de physique non-linéaire. C'est cette combinaison du travail expérimental et théorique qui a formé mon attrait pour cette thématique et j'espère que c'est également ce qui fera la force et l'originalité de ce travail.

Enfin, je suis conscient que le travail de recherche scientifique n'est qu'une grande course de relais qui a commencé depuis des siècles et j'espère que par ce travail j'aurais réussi à faire un peu avancer le témoin et qu'il pourra être transmis sans difficulté. Je souhaite en effet que ce travail qui présente et développe de nouveaux concepts et outils s'avèrera utile pour la communauté et pourra en tout cas ouvrir de nouvelles pistes pour continuer à étudier les phénomènes collectifs.

Bibliographie

- [1] Camazine, S. *et al.* Self-Organization in Biological Systems. Princeton University Press, Princeton & Oxford (2001).
- [2] Schank, J. C. & Alberts, J. R. Self-organized huddles of rat pups modeled by simple rules of individual behavior. *Journal of Theoretical Biology* **189**, 11–25 (1997).
- [3] Ben-Jacob, E., Cohen, I. & Gutnick, D. L. Cooperative organization of bacterial colonies : from genotype to morphotype. *Microbiology* **52**, 779–806 (1997).
- [4] Parrish, J. K. & Edelstein-Keshet, L. Complexity, pattern, and evolutionary trade-offs in animal aggregation. *Science* (1999).
- [5] Crespi, B. J. The evolution of social behavior in microorganisms. *Trends in Ecology & Evolution* **16**, 178–183 (2001).
- [6] Grassé, P. P. *Le fait social : ses critères biologiques, ses limites* (Coll Int CNRS, 1952).
- [7] Lesne, P. & Jeanson, R. Influence of social interactions on the response to social cues in spiderlings. *Behavioural Processes* **111**, 60–66 (2015).

- [8] Peruani, F., Deutsch, A. & Bär, M. Nonequilibrium clustering of self-propelled rods. *Physical Review E* **74**, 030904 (2006).
- [9] Peruani, F. *et al.* Collective motion and nonequilibrium cluster formation in colonies of gliding bacteria. *Physical Review Letters* **108**, 098102 (2012).
- [10] Starruss, J. *et al.* Pattern-formation mechanisms in motility mutants of *Myxococcus xanthus*. *Interface Focus* **2**, 774–785 (2012).
- [11] Wilson, E. O. *Sociobiology. The New Synthesis* (Harvard University Press, Harvard, 1975).
- [12] Wilson, E. O. *The Insect Societies* (Harvard University Press, Harvard, 1971).
- [13] Couzin, I. D. & Laidre, M. E. Fission-fusion populations. *Current Biology* **19**, R633–5 (2009).
- [14] Body, G., Weladji, R. B., Holand, Ø. & Nieminen, M. Fission-fusion group dynamics in reindeer reveal an increase of cohesiveness at the beginning of the peak rut. *Acta Ethologica* (2014).
- [15] Archie, E. A., Moss, C. & Alberts, S. C. The ties that bind : genetic relatedness predicts the fission and fusion of social groups in wild African elephants. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences* **273**, 513–522 (2006).
- [16] Alexander, R. D. The Evolution of Social Behavior. *Annual review of ecology and systematics* (1974).
- [17] Møller, A. P. Advantages and disadvantages of coloniality in the swallow, *Hirundo rustica*. *Animal Behaviour* **35**, 819–832 (1987).

- [18] Smith, R. L. & Smith, T. M. *Elements of Ecology* (Benjamin Cummings Publishing Company inc, Menlo Park, 1998), 4th edn.
- [19] Begon, M., Harper, J. L. & Townsend, C. R. *Ecology : Individuals, Populations and Communities* (Blackwell Scientific Publications Ltd, Boston, 1990), 2nd edn.
- [20] Wittenberger, J. F. & Hunt, G. L. The adaptive significance of coloniality in birds. In *Avian Biology* (Academic Press, New-York, 1985).
- [21] Pulliam, H. R. & Caraco, T. Living in groups : is there an optimal group size? In *Behavioural Ecology : An Evolutionary Approach* (Sinauer Associates, Sunderland, 1985).
- [22] Michelena, P. *et al.* Group size elicits specific physiological response in herbivores. *Biology letters* **8**, 537–539 (2012).
- [23] Kikusui, T., Winslow, J. T. & Mori, Y. Social buffering : relief from stress and anxiety. *Philosophical Transactions of the Royal Society B : Biological Sciences* **361**, 2215–2228 (2006).
- [24] Bertram, B. C. R. Living in groups : Predators and Prey. In *Behavioural Ecology : An Evolutionary Approach* (Sinauer Associates, Sunderland, 1985).
- [25] Endler, J. A. Multiple-trait coevolution and environmental gradients in guppies. *Trends in Ecology & Evolution* **10**, 22–29 (1994).
- [26] Miller, R. C. The Significance of the Gregarious Habit. *Ecology* **3**, 122–126 (1922).

- [27] Foster, W. A. & Treherne, J. E. Evidence for the dilution effect in the selfish herd from fish predation on a marine insect. *Nature* 466–467 (1981).
- [28] Dawkins, R. *The Selfish Gene*. 30th Anniversary Edition (Oxford University Press, Oxford, 2006), 3rd edn.
- [29] Hamilton, W. D. Geometry for the selfish herd. *Journal of Theoretical Biology* **31**, 295–311 (1971).
- [30] Fels, D., Rhisiart, A. A. & Vollrath, F. The Selfish Crouton. *Behaviour* **132**, 49–55 (1995).
- [31] Pulliam, H. R. On the advantages of flocking. *Journal of Theoretical Biology* **38**, 419–422 (1973).
- [32] Rieucou, G., Morand-Ferron, J. & Giraldeau, L.-A. Group size effect in nutmeg mannikin : between-individuals behavioral differences but same plasticity. *Behavioral Ecology* **21**, 684–689 (2010).
- [33] Lima, S. L. Back to the basics of anti-predatory vigilance : the group-size effect. *Animal Behaviour* **49**, 11–20 (1995).
- [34] Bednekoff, P. A. Testing explanations of the group size effect on vigilance : let's be direct. *Behavioural Processes* **63**, 135–136 (2003).
- [35] Neill, S. R. J. & Cullen, J. M. Experiments on whether schooling by their prey affects the hunting behaviour of cephalopods and fish predators. *Journal of Zoology* **172**, 549–569 (1974).
- [36] Treherne, J. E. & Foster, W. A. Group-Size and Anti-Predator Strategies in a Marine Insect. *Animal Behaviour* **30**, 536–542 (1982).

- [37] Fischhoff, I. R. *et al.* Social relationships and reproductive state influence leadership roles in movements of plains zebra, *Equus burchellii*. *Animal Behaviour* **73**, 825–831 (2007).
- [38] Dumont, B., Boissy, A., Achard, C., Sibbald, A. M. & Erhard, H. W. Consistency of animal order in spontaneous group movements allows the measurement of leadership in a group of grazing heifers. *Applied Animal Behaviour Science* **95**, 55–66 (2005).
- [39] Woolf, A., O’Shea, T. & Gilbert, D. L. Movements and Behavior of Bighorn Sheep on Summer Ranges in Yellowstone National Park. *The Journal of Wildlife Management* **34**, 446 (1970).
- [40] Herrnkind, W. F. & McLean, R. Field studies of homing, mass emigration, and orientation in the spiny lobster, *panulirus argus*. *Annals of the New York Academy of Sciences* **188**, 359–377 (1971).
- [41] Brower, L. P. *Understanding and misunderstanding the migration of the monarch butterfly(Nymphalidae) in North America : 1857-1995* (Journal of the Lepidopterists Society, 1995).
- [42] Meitner, C. J., Brower, L. P. & Davis, A. K. Migration Patterns and Environmental Effects on Stopover of Monarch Butterflies (Lepidoptera, Nymphalidae) at Peninsula Point, Michigan. *Environmental Entomology* **33**, 249–256 (2004).
- [43] Boone, R. B., Thirgood, S. J. & Hopcraft, J. G. C. Serengeti wildebeest migratory patterns modeled from rainfall and new vegetation growth. *Ecology*

- 87, 1987–1994 (2006).
- [44] Roberts, G. How many birds does it take to put a flock to flight? *Animal Behaviour* **54**, 1517–1522 (1997).
- [45] Réale, D. & Festa-Bianchet, M. Predator-induced natural selection on temperament in bighorn ewes. *Animal Behaviour* **65**, 463–470 (2003).
- [46] Smith, J. E. *et al.* Collective movements, leadership and consensus costs at reunions in spotted hyaenas. *Animal Behaviour* **105**, 187–200 (2015).
- [47] Petit, O. & Bon, R. Decision-making processes : the case of collective movements. *Behavioural Processes* **84**, 635–647 (2010).
- [48] Danchin, É., Giraldeau, L.-A. & Cézilly, F. *Ecologie Comportementale*. . Cours et Questions de réflexion. (Dunod, Paris, 2005).
- [49] Campan, R. & Scapini, F. *Éthologie*. Approche Systémique du Comportement (DeBoeck Université, Bruxelles, 2002), 1 edn.
- [50] Boeckh, J., Kaissling, K. E. & Schneider, D. Insect Olfactory Receptors. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology* **30**, 263–280 (1965).
- [51] Missbach, C. *et al.* Evolution of insect olfactory receptors. *Elife* **3**, –e02115 (2014).
- [52] Coombs, S. & Van Netten, S. The hydrodynamics and structural mechanics of the lateral line system. In Shadwick, R. & Lauder, G. (eds.) *Fish Physiology : Fish Biomechanics* (Academic Press, 2006).
- [53] Apfelbach, R., Blanchard, C. D., Blanchard, R. J., Hayes, R. A. & McGregor, I. S. The effects of predator odors in mammalian prey species : A review of field

- and laboratory studies. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews* **29**, 1123–1144 (2005).
- [54] Grüter, C., Czaczkes, T. J. & Ratnieks, F. L. W. Decision making in ant foragers (*Lasius niger*) facing conflicting private and social information. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **65**, 141–148 (2011).
- [55] van Bergen, Y., Coolen, I. & Laland, K. N. Nine-spined sticklebacks exploit the most reliable source when public and private information conflict. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences* **271**, 957–962 (2004).
- [56] Théry, M. & Danchin, É. Communication et évolution des signaux. In *Ecologie Comportementale*. (Dunod, Paris, 2005).
- [57] Dawkins, R. & Krebs, J. R. *Animal signals : information or manipulation* (Behavioural ecology : An evolutionary approach, 1978).
- [58] Hasson, O. Cheating Signals. *Journal of Theoretical Biology* **167**, 223–238 (1994).
- [59] Beckers, R., Deneubourg, J.-L., Goss, S. & Pasteels, J. M. Collective Decision-Making Through Food Recruitment. *Insectes Sociaux* **37**, 258–267 (1990).
- [60] Von Frisch, K. *Vie et moeurs des abeilles* (1955).
- [61] Seeley, T. D. & Buhrman, S. C. Nest-site selection in honey bees : how well do swarms implement the "best-of-N" decision rule? *Behavioral Ecology and Sociobiology* **49**, 416–427 (2001).

- [62] Stewart, K. J. & Harcourt, A. H. Gorillas Vocalizations During Rest Periods - Signals of Impending Departure. *Behaviour* **130**, 29–40 (1994).
- [63] Marler, P. The evolution of communication. In *How animals communicate* (Indiana University Press, Bloomington, 1977).
- [64] Eisner, T. & Grant, R. P. Toxicity, odor aversion, and "olfactory aposematism". *Science* **213**, 476–476 (1981).
- [65] Lorenz, K. Vergleichende Verhaltensforschung. Tech. Rep. (1939).
- [66] Galef, B. G., Jr & Giraldeau, L.-A. Social influences on foraging in vertebrates : causal mechanisms and adaptive functions. *Animal Behaviour* **61**, 3–15 (2001).
- [67] Clark, R. W. Public information for solitary foragers : timber rattlesnakes use conspecific chemical cues to select ambush sites. *Behavioral Ecology* **18**, 487–490 (2007).
- [68] Gillies, M. T. The role of carbon dioxide in host-finding by mosquitoes (Diptera : Culicidae) : a review. *Bulletin of Entomological Research* **70**, 525–532 (1980).
- [69] Conradt, L. & Roper, T. J. Consensus decision making in animals. *Trends in Ecology & Evolution* **20**, 449–456 (2005).
- [70] Deneubourg, J. Application de l'ordre par fluctuations a la description de certaines étapes de la construction du nid chez les Termites. *Insectes Sociaux* **24**, 117–130 (1977).
- [71] Rettenmeyer, C. W. Behavioural studies of army ants. *University of Kansas Science Bulletin* **44**, 281–465 (1963).

- [72] King, A. J. & Sumpter, D. J. T. Murmurations. *Current Biology* **22**, R112–R114 (2012).
- [73] Theraulaz, G. *et al.* Spatial patterns in ant colonies. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **99**, 9645–9649 (2002).
- [74] Perna, A. *et al.* Topological efficiency in three-dimensional gallery networks of termite nests. *Physica A : Statistical Mechanics and its Applications* **387**, 6235–6244 (2008).
- [75] Khuong, A., Theraulaz, G., Jost, C. & Perna, A. A computational model of ant nest morphogenesis. In *Proceedings of the National Academy of Sciences* (2011).
- [76] Grassé, P.-P. La reconstruction du nid et les coordinations inter-individuelles chez *Bellicositermes natalensis* et *Cubitermes* sp. La théorie de la stigmergie : essai d'interprétation du comportement des termites constructeurs. *Insectes Sociaux* **6**, 41–80 (1959).
- [77] Michelena, P. *et al.* Sexual dimorphism, activity budget and synchrony in groups of sheep. *Oecologia* **148**, 170–180 (2006).
- [78] Gautrais, J., Michelena, P., Sibbald, A. M., Bon, R. & Deneubourg, J.-L. Allelomimetic synchronization in Merino sheep. *Animal Behaviour* **74**, 1443–1454 (2007).
- [79] Scott, J. P. The analysis of social organization in animals. *Ecology* **37**, 213–221 (1956).

- [80] Deneubourg, J.-L. & Goss, S. Collective Patterns and Decision-Making. *Ethology Ecology & Evolution* **1**, 295–311 (1989).
- [81] Couzin, I. D., Krause, J., James, R., Ruxton, G. D. & Franks, N. R. Collective memory and spatial sorting in animal groups. *Journal of Theoretical Biology* **218**, 1–11 (2002).
- [82] Huth, A. & Wissel, C. The simulation of fish schools in comparison with experimental data. *Ecological Modelling* **75-76**, 135–146 (1994).
- [83] Cavagna, A. & Giardina, I. Large-scale behaviour in animal groups. *Behavioural Processes* **84**, 653–656 (2010).
- [84] Huth, A. & Wissel, C. The simulation of the movement of fish schools. *Journal of Theoretical Biology* **156**, 365–385 (1992).
- [85] Warburton, K. & Lazarus, J. Tendency Distance Models of Social Cohesion in Animal Groups. *Journal of Theoretical Biology* **150**, 473–488 (1991).
- [86] Aoki, I. A Simulation Study on the Schooling Mechanism in Fish. *Bulletin of the Japanese Society of Scientific Fisheries* **48**, 1081–1088 (1982).
- [87] Reynolds, C. W. & Reynolds, C. W. Flocks, herds and schools : A distributed behavioral model. *ACM Siggraph Computer Graphics* **21**, 25–34 (1987).
- [88] Warburton, K. Social forces in animal congregations : interactive, motivational and sensory aspects. In *Animal Groups in Three Dimensions* (Cambridge university Press, Cambridge, 1997).
- [89] Couzin, I. D. & Krause, J. Self-organization and collective behavior in vertebrates. *Advances in the Study of Behavior, Vol 32* **32**, 1–75 (2003).

- [90] Lopez, U., Gautrais, J., Couzin, I. D. & Theraulaz, G. From behavioural analyses to models of collective motion in fish schools. *Interface Focus* **2**, 693–707 (2012).
- [91] Treherne, J. E. & Foster, W. A. Group transmission of predator avoidance behaviour in a marine insect : the Trafalgar effect. *Animal Behaviour* **29**, 911–917 (1981).
- [92] Rands, S. A., Cowlshaw, G., Pettifor, R. A., Rowcliffe, J. M. & Johnstone, R. A. Spontaneous emergence of leaders and followers in foraging pairs. *Nature* **423**, 432–434 (2003).
- [93] Lamprecht, J. Factors Influencing Leadership : A Study of Goose Families (Anser indicus). *Ethology* **89**, 265–274 (1991).
- [94] Squires, V. R. & Daws, G. T. Leadership and dominance relationships in Merino and Border Leicester sheep. *Applied Animal Ethology* **1**, 263–274 (1975).
- [95] Leca, J.-B., Gunst, N., Thierry, B. & Petit, O. Distributed leadership in semifree-ranging white-faced capuchin monkeys. *Animal Behaviour* **66**, 1045–1052 (2003).
- [96] Radford, A. N. Vocal mediation of foraging competition in the cooperatively breeding green woodhoopoe (Phoeniculus purpureus). *Behavioral Ecology and Sociobiology* **56**, 279–285 (2004).
- [97] Trillmich, J., Fichtel, C. & Kappeler, P. M. Coordination of group movements in wild Verreaux’s sifakas (Propithecus verreauxi). *Behaviour* (2004).

- [98] Biro, D., Sumpter, D. J. T., Meade, J. & Guilford, T. From Compromise to Leadership in Pigeon Homing. *Current Biology* **16**, 2123–2128 (2006).
- [99] Levin, L. E. Passage order through different pathways in groups of schooling fish, and the diversified leadership hypothesis. *Behavioural Processes* **37**, 1–8 (1996).
- [100] Meunier, H., Leca, J.-B., Deneubourg, J.-L. & Petit, O. Group movement decisions in capuchin monkeys : the utility of an experimental study and a mathematical model to explore the relationship between individual and collective behaviours. *Behaviour* **143**, 1511–1527 (2006).
- [101] Conradt, L. & Roper, T. J. Group decision-making in animals . *Nature* **421**, 155–158 (2003).
- [102] Sueur, C. & Petit, O. Shared or unshared consensus decision in macaques? *Behavioural Processes* **78**, 84–92 (2008).
- [103] Pratt, S. C. Quorum sensing by encounter rates in the ant *Temnothorax albipennis*. *Behavioral Ecology* **16**, 488–496 (2005).
- [104] Ward, A. J. W., Krause, J. & Sumpter, D. J. T. Quorum Decision-Making in Foraging Fish Shoals. *PLoS ONE* (2012).
- [105] Sumpter, D. J. T. & Pratt, S. C. Quorum responses and consensus decision making. *Philosophical Transactions of the Royal Society B : Biological Sciences* **364**, 743–753 (2008).
- [106] Reebs, S. G. Can a minority of informed leaders determine the foraging movements of a fish shoal? *Animal Behaviour* **59**, 403–409 (2000).

- [107] Pratt, S. C., Mallon, E. B., Sumpter, D. J. & Franks, N. R. Quorum sensing, recruitment, and collective decision-making during colony emigration by the ant *Leptothorax albipennis*. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **52**, 117–127 (2002).
- [108] Petit, O., Gautrais, J., Leca, J.-B., Theraulaz, G. & Deneubourg, J.-L. Collective decision-making in white-faced capuchin monkeys. *Proceedings of the Royal Society B : Biological Sciences* **276**, 3495–3503 (2009).
- [109] Pillot, M.-H. *et al.* Scalable Rules for Coherent Group Motion in a Gregarious Vertebrate. *PLoS ONE* **6**, e14487 (2011).
- [110] Reuter, H. & Breckling, B. Selforganization of fish schools : an object-oriented model. *Ecological Modelling* **75-76**, 147–159 (1994).
- [111] Couzin, I. D., Krause, J., Franks, N. R. & Levin, S. A. Effective leadership and decision-making in animal groups on the move. *Nature* **433**, 513–516 (2005).
- [112] Inada, Y. & Kawachi, K. Order and flexibility in the motion of fish schools. *Journal of Theoretical Biology* **214**, 371–387 (2002).
- [113] Ballerini, M. *et al.* Interaction ruling animal collective behavior depends on topological rather than metric distance : Evidence from a field study. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **105**, 1232 (2008).
- [114] Camperi, M., Cavagna, A., Giardina, I., Parisi, G. & Silvestri, E. Spatially balanced topological interaction grants optimal cohesion in flocking models. *Interface Focus* **2**, 715–725 (2012).

- [115] Ginelli, F. & Chaté, H. Relevance of metric-free interactions in flocking phenomena. *Physical Review Letters* **105**, 168103–168103 (2010).
- [116] Gautrais, J. *et al.* Deciphering Interactions in Moving Animal Groups. *PLoS Computational Biology* **8** (2012).
- [117] Calovi, D. S. *et al.* Swarming, schooling, milling : phase diagram of a data-driven fish school model. *New Journal of Physics* **16**, 015026 (2014).
- [118] Grégoire, G., Chaté, H. & Tu, Y. Moving and staying together without a leader. *Physica D : Nonlinear Phenomena* **181**, 157–170 (2003).
- [119] Strandburg-Peshkin, A. *et al.* Visual sensory networks and effective information transfer in animal groups . *Current Biology* **23**, R709–R711 (2013).
- [120] DR. En Provence Alpes Côte d’Azur - La race Mérinos d’Arles exploite les grands espaces. *Pâtre* (2004).
- [121] Arnold, G. W. & Maller, R. A. An analysis of factors influencing spatial distribution in flocks of grazing sheep. *Applied Animal Behaviour Science* **14**, 173–189 (1985).
- [122] Bon, R. & Campan, R. Unexplained sexual segregation in polygamous ungulates : A defense of an ontogenetic approach. *Behavioural Processes* **38**, 131–154 (1996).
- [123] Boissy, A. & Dumont, B. Interactions between social and feeding motivations on the grazing behaviour of herbivores : sheep more easily split into subgroups with familiar peers. *Applied Animal Behaviour Science* **79**, 233–245 (2002).

- [124] Pillot, M.-H. *et al.* Moving together : Incidental leaders and naïve followers. *Behavioural Processes* **83**, 7–7 (2010).
- [125] Pillot, M.-H. & Deneubourg, J.-L. Collective movements, initiation and stops : diversity of situations and law of parsimony. *Behavioural Processes* **84** (2010).
- [126] Michelena, P. & Deneubourg, J.-L. How Group Size Affects Vigilance Dynamics and Time Allocation Patterns : The Key Role of Imitation and Tempo. *PLoS ONE* **6**, e18631 (2011).
- [127] Michelena, P., Sibbald, A. M., Erhard, H. W. & McLeod, J. E. Effects of group size and personality on social foraging : the distribution of sheep across patches. *Behavioral Ecology* **20**, 145–152 (2008).
- [128] R Core Team. *R : A Language and Environment for Statistical Computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria (2014). URL <http://www.R-project.org/>.
- [129] Beauchamp, G. Flock size and density influence speed of escape waves in semipalmated sandpipers. *Animal Behaviour* **83**, 1125–1129 (2012).
- [130] King, A. J. & Cowlshaw, G. Leaders, followers and group decision-making. *Communicative & integrative biology* **2**, 147–150 (2009).
- [131] Sueur, C. *et al.* Collective decision-making and fission-fusion dynamics : a conceptual framework. *Oikos* **120**, 1608–1617 (2011).
- [132] Dumont, B. & Boissy, A. Grazing behaviour of sheep in a situation of conflict between feeding and social motivations. *Behavioural Processes* **49**, 131–138 (2000).

- [133] Ramseyer, A., Boissy, A., Dumont, B. & Thierry, B. Decision making in group departures of sheep is a continuous process. *Animal Behaviour* **78**, 71–78 (2009).
- [134] Ward, A. J. W. *et al.* Initiators, Leaders, and Recruitment Mechanisms in the Collective Movements of Damselfish. *The American Naturalist* **181**, 748–760 (2013).
- [135] Danchin, É., Giraldeau, L.-A., Valone, T. J. & Wagner, R. H. Public information : From nosy neighbors to cultural evolution. *Science* **305**, 487–491 (2004).
- [136] Eftimie, R., de Vries, G. & Lewis, M. A. Complex spatial group patterns result from different animal communication mechanisms. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **104**, 6974–6979 (2007).
- [137] Reiczigel, J., Lang, Z., Rózsa, L. & Tóthmérész, B. Measures of sociality : two different views of group size. *Animal Behaviour* **75**, 715–721 (2008).
- [138] Attanasi, A. *et al.* Emergence of collective changes in travel direction of starling flocks from individual birds' fluctuations. *Journal of Royal Society Interface* **12**, 20150319 (2015).
- [139] Attanasi, A. *et al.* Information transfer and behavioural inertia in starling flocks. *Nature Physics* **10**, 615–698 (2014).
- [140] Cavagna, A. *et al.* Flocking and Turning : a New Model for Self-organized Collective Motion. *Journal of Statistical Physics* **158**, 601–627 (2014).

- [141] Conradt, L. & Roper, T. J. Deciding group movements : where and when to go. *Behavioural Processes* **84**, 675–677 (2010).
- [142] Giardina, I. Collective behavior in animal groups : Theoretical models and empirical studies. *HFSP Journal* **2**, 205–219 (2008).
- [143] King, A. J. Follow me! I’m a leader if you do; I’m a failed initiator if you don’t? *Behavioural Processes* **84**, 671–674 (2010).
- [144] Procaccini, A. *et al.* Propagating waves in starling, *Sturnus vulgaris*, flocks under predation. *Animal Behaviour* **82**, 759–765 (2011).
- [145] Ward, A. J. W., Sumpter, D. J. T., Couzin, I. D., Hart, P. J. B. & Krause, J. Quorum decision-making facilitates information transfer in fish shoals. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **105**, 6948–6953 (2008).
- [146] Collignon, B., Deneubourg, J.-L. & Detrain, C. Leader-based and self-organized communication : Modelling group-mass recruitment in ants. *Journal of Theoretical Biology* **313**, 79–86 (2012).
- [147] Lihoreau, M., Deneubourg, J.-L. & Rivault, C. Collective foraging decision in a gregarious insect. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **64**, 1577–1587 (2010).
- [148] Bellman, R. E. & Zadeh, L. A. Decision-Making in a Fuzzy Environment. *Management Science* **17**, 141–164 (1970).
- [149] Dyer, J. R. G. *et al.* Consensus decision making in human crowds. *Animal Behaviour* **75**, 461–470 (2008).

- [150] Edwards, W. The theory of decision making. *Psychological Bulletin* **51**, 380 (1954).
- [151] Herrera, F., Martínez, L. & Sánchez, P. J. Managing non-homogeneous information in group decision making. *European Journal of Operational Research* **166**, 115–132 (2005).
- [152] Lindley, D. V. Making decisions (1985).
- [153] Ioannou, C. C., Singh, M. & Couzin, I. D. Potential Leaders Trade Off Goal-Oriented and Socially Oriented Behavior in Mobile Animal Groups. *The American Naturalist* **186**, 284–293 (2015).
- [154] Sumpter, D. J. T., Krause, J., James, R., Couzin, I. D. & Ward, A. J. W. Consensus Decision Making by Fish. *Current Biology* **18**, 1773–1777 (2008).
- [155] Sempo, G., Canonge, S., Detrain, C. & Deneubourg, J.-L. Complex Dynamics Based on a Quorum : Decision-Making Process by Cockroaches in a Patchy Environment. *Ethology* **115**, 1150–1161 (2009).
- [156] Bhattacharya, K. & Vicsek, T. Collective decision making in cohesive flocks. *New Journal of Physics* **12**, 093019 (2010).
- [157] Daruka, I. A phenomenological model for the collective landing of bird flocks. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences* **276**, 911–917 (2009).
- [158] Cresswell, W., Hilton, G. M. & Ruxton, G. D. Evidence for a rule governing the avoidance of superfluous escape flights. *Proceedings of the Royal Society B : Biological Sciences* **267**, 733–737 (2000).

- [159] Ginelli, F. *et al.* Intermittent collective dynamics emerge from conflicting imperatives in sheep herds. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **in press** (2015).
- [160] Michelena, P., Gautrais, J., Gérard, J.-F., Bon, R. & Deneubourg, J.-L. Social cohesion in groups of sheep : Effect of activity level, sex composition and group size. *Applied Animal Behaviour Science* **112**, 81–93 (2008).
- [161] Miller, N. Y., Garnier, S., Hartnett, A. T. & Couzin, I. D. Both information and social cohesion determine collective decisions in animal groups. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **110**, 5263–5268 (2013).
- [162] Conradt, L., Krause, J., Couzin, I. D. & Roper, T. J. "Leading according to need" in self-organizing groups. *The American Naturalist* **173**, 304–312 (2009).
- [163] Sumpter, D. J. T. The principles of collective animal behaviour. *Philosophical Transactions of the Royal Society B : Biological Sciences* **361**, 5–22 (2006).
- [164] Grassé, P.-P. Sociétés animales et effet de groupe. *Experientia* **2**, 77–82 (1946).
- [165] Grassé, P.-P. *L'effet de groupe chez les animaux* (Éditions du Centre National de la Recherche Scientifique, Paris, 1968).
- [166] Chauvin, R. *Les sociétés animales* (Presses Universitaires de France, Paris, 1982).
- [167] Wyatt, T. D. *Pheromones and Animal Behaviour*. Communication by Smell and Taste (Cambridge University Press, Cambridge, 2003).
- [168] Tinbergen, N. On aims and methods of ethology. *Zeitschrift für Tierpsychologie* (1963).

- [169] Doligez, B., Danchin, É. & Clobert, J. Public information and breeding habitat selection in a wild bird population. *Science* **297**, 1168–1170 (2002).
- [170] Valone, T. J. & Templeton, J. J. Public information for the assessment of quality : a widespread social phenomenon. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B : Biological Sciences* **357**, 1549–1557 (2002).
- [171] Giraldeau, L.-A. & Caraco, T. *Social Foraging Theory* (Princeton University Press, Princeton, 2000).
- [172] Lihoreau, M. & Rivault, C. Local Enhancement Promotes Cockroach Feeding Aggregations. *PLoS ONE* **6** (2011).
- [173] Amé, J.-M., Halloy, J., Rivault, C., Detrain, C. & Deneubourg, J.-L. Collegial decision making based on social amplification leads to optimal group formation. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **103**, 5835–5840 (2006).
- [174] Bloch, G., Herzog, E. D., Levine, J. D. & Schwartz, W. J. Socially synchronized circadian oscillators. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences* **280**, 20130035 (2013).
- [175] Sueur, C., Deneubourg, J.-L. & Petit, O. From Social Network (Centralized vs. Decentralized) to Collective Decision-Making (Unshared vs. Shared Consensus). *PLoS ONE* **7**, e32566 (2012).
- [176] Sueur, C., Petit, O. & Deneubourg, J.-L. Selective mimetism at departure in collective movements of *Macaca tonkeana* : an experimental and theoretical approach. *Animal Behaviour* **78**, 1087–1095 (2009).

- [177] Sueur, C., Petit, O. & Deneubourg, J.-L. Short-term group fission processes in macaques : a social networking approach. *Journal of Experimental Biology* **213**, 1338–1346 (2010).
- [178] Reebs, S. G. Influence of body size on leadership in shoals of golden shiners, *Notemigonus crysoleucas*. *Behaviour* **138**, 797–809 (2001).
- [179] Casellas, E. *et al.* From individual to collective displacements in heterogeneous environments. *Journal of Theoretical Biology* **250**, 424–434 (2008).
- [180] Chepizhko, O., Altmann, E. G. & Peruani, F. Optimal noise maximizes collective motion in heterogeneous media. *Physical Review Letters* **110**, 238101–238101 (2013).
- [181] Chepizhko, O. & Peruani, F. Diffusion, Subdiffusion, and Trapping of Active Particles in Heterogeneous Media. *Physical Review Letters* **111** (2013).
- [182] Viscido, S. V., Parrish, J. K. & Grünbaum, D. The effect of population size and number of influential neighbors on the emergent properties of fish schools. *Ecological Modelling* **183**, 347–363 (2005).
- [183] Kunz, H. & Hemelrijk, C. K. Simulations of the social organization of large schools of fish whose perception is obstructed. *Applied Animal Behaviour Science* **138**, 142–151 (2012).
- [184] Lima, S. L. Collective detection of predatory attack by social foragers : fraught with ambiguity? *Animal Behaviour* **50**, 1097–1108 (1995).
- [185] Buhl, J. *et al.* From disorder to order in marching locusts. *Science* **312**, 1402–1406 (2006).

- [186] Kim, H. Don't Count The Number of Friends When You Are Spreading Information in Social Networks. *Proceedings of the th International Conference on Ubiquitous Information Management and Communication* 1–7 (2014).
- [187] Vicsek, T., Czirók, A., Ben-Jacob, E., Cohen, I. & Shochet, O. Novel type of phase transition in a system of self-driven particles. *Physical Review Letters* **75**, 1226–1229 (1995).
- [188] Viscido, S. V., Miller, M. & Wethey, D. S. The dilemma of the selfish herd : the search for a realistic movement rule. *Journal of Theoretical Biology* **217**, 183–194 (2002).
- [189] Herbert-Read, J. E. *et al.* Inferring the rules of interaction of shoaling fish. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **108**, 18726–18731 (2011).
- [190] Katz, Y., Tunstrøm, K., Ioannou, C. C., Huepe, C. & Couzin, I. D. Inferring the structure and dynamics of interactions in schooling fish. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **108**, 18720–18725 (2011).
- [191] Lemasson, B. H., Anderson, J. J. & Goodwin, R. A. Motion-guided attention promotes adaptive communications during social navigation. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences* **280**, 20122003–20122003 (2013).
- [192] Hemelrijk, C. K. & Hildenbrandt, H. Schools of fish and flocks of birds : their shape and internal structure by self-organization. *Interface Focus* **2**, 726–737 (2012).

- [193] Fernández-Juricic, E. & Kacelnik, A. Information transfer and gain in flocks : the effects of quality and quantity of social information at different neighbour distances. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **55**, 502–511 (2004).
- [194] Couzin, I. D. *et al.* Uninformed Individuals Promote Democratic Consensus in Animal Groups. *Science* **334**, 1578–1580 (2011).
- [195] Ioannou, C. C., Singh, M. & Couzin, I. D. Potential Leaders Trade Off Goal-Oriented and Socially Oriented Behavior in Mobile Animal Groups. *The American Naturalist* 000–000 (2015).
- [196] Ros, I. G., Badger, M. A., Pierson, A. N., Bassman, L. C. & Biewener, A. A. Pigeons produce aerodynamic torques through changes in wing trajectory during low speed aerial turns. *The Journal of experimental biology* **218**, 480–490 (2015).
- [197] Faria, J. J. *et al.* A novel method for investigating the collective behaviour of fish : introducing ‘Robofish’. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **64**, 1211–1218 (2010).
- [198] Halloy, J. *et al.* Social Integration of Robots into Groups of Cockroaches to Control Self-Organized Choices. *Science* **318**, 1155–1158 (2007).
- [199] Cazenille, L., Bredeche, N. & Halloy, J. Multi-objective Optimization of Multi-level Models for Controlling Animal Collective Behavior with Robots. In *Bio-mimetic and Biohybrid Systems*, 379–390 (Springer International Publishing, Cham, 2015).

- [200] Flack, A., Biro, D., Guilford, T. & Freeman, R. Modelling group navigation : transitive social structures improve navigational performance. *Journal of Royal Society Interface* **12**, 20150213–20150213 (2015).
- [201] Sumpter, D. J. T., Buhl, J., Biro, D. & Couzin, I. D. Information transfer in moving animal groups. *Theory in Biosciences* **127**, 177–186 (2008).
- [202] Strandburg-Peshkin, A., Farine, D. R. & Couzin, I. D. Shared decision-making drives collective movement in wild baboons. *Science* (2015).
- [203] Pettit, B., Perna, A., Biro, D. & Sumpter, D. J. T. Interaction rules underlying group decisions in homing pigeons. *Journal of Royal Society Interface* **10**, 20130529–20130529 (2013).
- [204] Nagy, M., Ákos, Z., Biro, D. & Vicsek, T. Hierarchical group dynamics in pigeon flocks. *Nature* **464**, 890–893 (2010).
- [205] Bhattacharya, K. & Vicsek, T. Collective decision making in cohesive flocks. *New Journal of Physics* **12**, 093019 (2010).
- [206] Daruka, I. A phenomenological model for the collective landing of bird flocks. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences* **276**, 911–917 (2009).
- [207] Chadœuf, J., Boissy, A., Dumont, B. & Della-Rossa, L. Leaders of spontaneous group movements influence whole-group social organization : an experimental study on grazing heifers. *Behaviour* **150**, 153–173 (2013).
- [208] King, A. J., Douglas, C. M. S., Huchard, E., Isaac, N. J. B. & Cowlshaw, G. Dominance and affiliation mediate despotism in a social primate. *Current*

- Biology* **18**, 1833–1838 (2008).
- [209] Mallon, E. B., Pratt, S. C. & Franks, N. R. Individual and collective decision-making during nest site selection by the ant *Leptothorax albipennis*. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **50**, 352–359 (2001).
- [210] Boinski, S. Social manipulation within and between troops mediates primate group movement. In *On the move* (The University of Chicago Press, Chicago and London, 2000).
- [211] Swaney, W., Kendal, J., Capon, H., Brown, C. & Laland, K. N. Familiarity facilitates social learning of foraging behaviour in the guppy. *Animal Behaviour* **62**, 591–598 (2001).
- [212] Cavagna, A., Giardina, I. & Ginelli, F. Boundary information inflow enhances correlation in flocking. *Physical Review Letters* **110**, 168107–168107 (2013).
- [213] Emmerton, J. D. & Delius, J. Beyond sensation : Visual cognition in pigeons. In *Vision, Brain and Behaviour* (MIT Press, Cambridge, 1993).
- [214] Hutson, G. D. Visual field, restricted vision and sheep movement in laneways. *Applied Animal Ethology* **6**, 175–187 (1980).
- [215] Piggins, D. & Phillips, C. J. C. The eye of the domesticated sheep with implications for vision. *Animal Science* **62**, 301–308 (1996).
- [216] Niizato, T., Murakami, H. & Gunji, Y.-P. ARTICLE IN PRESS. *Biosystems* 1–7 (2014).

Table des figures

1.1	Exemples de représentation de groupes animaux par l'Homme.	2
1.2	Les différents types d'informations en éthologie.	18
1.3	Structures émergeant de comportements collectifs.	21
1.4	Représentation des trois zones d'interaction.	24
1.5	Comparaison du modèle de Pillot <i>et al.</i> avec les données expérimentales.	29
1.6	Illustrations de grands groupes d'animaux.	31
1.7	Les différentes hypothèses d'interaction locale.	32
2.1	Le mouton Mérinos d'Arles (<i>Ovis aries</i>).	39
2.2	Paysage typique de la crau au niveau du Domaine du Merle.	41
2.3	Détails du panneau et du collier vibrant.	42
2.4	Dispositif expérimental.	43
2.5	Exemples de photo expérimentale et du dépouillement. . . .	48
3.1	Experimental collective observations.	62
3.2	Individual transition rates.	64

3.3	Following latency versus stimulus duration and model fitting.	68
3.4	Model predictions for collective decision of naives.	71
3.5	Experimental setup.	78
3.6	Statistics of the departing phase.	80
3.7	Statistics of the stopping phase.	81
3.8	Survival curves for first followers latencies.	84
3.9	Model predictions.	90
4.1	Neighbourhood defined with metric and topological distances.	100
4.2	The topometric map.	107
4.3	Example of how interaction definition affects the network percolation on one illustrative group configuration.	110
4.4	Comparison of the different models with experimental data on sheep herds.	111
5.1	Différences entre le modèle avec perception globale et le mo- dèle avec effets spatiaux au niveau des taux individuels.	129
5.2	Exemple du déroulement d'une simulation et du type de dynamique obtenu.	136
5.3	Comparaison entre les prédictions du modèle et les résultats expérimentaux.	140
5.4	Effet du bord sur les prédictions du modèle.	142
5.5	Effet de la distance entre la cible et le groupe sur la décision collective.	145

5.6	Exemple d'état initial pour un groupe de 64 moutons avec deux cibles.	146
5.7	Répartition des individus au niveau des cibles à la fin des simulations en fonction de la taille du groupe.	148
5.8	Répartition des individus au niveau des cibles à la fin des simulations en fonction de la vitesse de l'initiateur 1.	149
5.9	Répartition des individus au niveau des cibles à la fin des simulations en fonction du nombre d'initiateurs 1.	151

ABSTRACT

AUTHOR : Sylvain TOULET

TITLE : Self-organized collective movements : individual decision and information transfer.

Collective movements often involve very spectacular displays that fascinate nature lovers and researchers. How do such amazing patterns appear and how group cohesion can be maintained? If many studies were carried out to decipher the rules underlying cohesion for groups in movement, there is a lack of works addressing the transitions involved in collective movements : departures and stops. This thesis addresses the behavioural mechanisms involved in the collective decision-making processes occurring in such transitions in Merino sheep (*Ovis aries*) groups. We propose some new kinds of spatial hypotheses that can account for the way interactions between individuals are locally modulated in large groups where individuals cannot have an access to the global information of all individuals. We developed a novel spatiotemporal model of sheep collective motion that reproduces the experimental observations and allows to explore the outcomes of collective decisions in various conditions. The experimental and theoretical results increase the understanding of the individual mechanisms that produce collective decisions allowing to maintain group cohesion.

KEYWORDS : collective-motion, collective decision-making, *ovis aries*, animal behaviour, departures, stops.

RÉSUMÉ

AUTEUR : Sylvain TOULET

TITRE : Déplacements collectifs auto-organisés : décision individuelle et transfert d'information.

DIRECTEURS DE THÈSE : Richard BON, Fernando PERUANI.

LIEU ET DATE DE SOUTENANCE : Toulouse, le 13 novembre 2015.

Les déplacements collectifs se manifestent souvent de façon spectaculaire et intriguent tant les amateurs de la nature que les chercheurs. Comment émergent ces formes spectaculaires et comment la cohésion des groupes est-elle assurée? Si de nombreux travaux ont été consacrés à l'identification des règles permettant la cohésion dans les groupes en mouvement, plus rares sont ceux consacrés aux transitions entre les états d'arrêt et de déplacement. Cette thèse traite des mécanismes comportementaux impliqués dans les prises de décisions collectives et la dynamique de transition de tels événements chez le mouton Merinos (*Ovis aries*). Nous proposons de nouvelles hypothèses sur la modulation des interactions entre individus par des effets spatiaux dans des groupes de grande taille. Nous proposons un modèle spatio-temporel reproduisant nos résultats expérimentaux sur les départs, les déplacements collectifs et les arrêts de groupes de taille croissante et permettant d'explorer les décisions collectives dans des conditions nouvelles. Les résultats expérimentaux et théoriques permettent d'améliorer la compréhension des mécanismes individuels à l'origine des décisions collectives permettant de maintenir ou non la cohésion des groupes.

MOTS-CLÉS : déplacements collectifs, prise de décision collective, *Ovis aries*, comportement animal, départs, arrêts.

DISCIPLINE ADMINISTRATIVE : ED SEVAB, spécialité Écologie, biodiversité et évolution.

LABORATOIRE : Centre de Recherches sur la Cognition Animale (UMR 5169, UPS-CNRS), 118 Route de Narbonne, Bât IV R3, F-31062 Toulouse Cedex 09.