

HABILITATION À DIRIGER DES RECHERCHES

La modélisation écologique pour la gestion des populations de locustes

Cyril Piou - CIRAD, CBGP

Présenté devant le jury composé de :

Annelise Tran - Cirad, Montpellier (Examinatrice)
Elodie Vercken - INRAE, Sophia-Antipolis (Examinatrice)
Guy Theraulaz - CNRS, Toulouse (Examinateur)
Olivier Gimenez - CNRS, Montpellier, (Rapporteur & Président)
Raphaël Duboz - Cirad, Dakar (Examinateur)
Sébastien Ibanez - Univ. Savoie Mont-Blanc (Rapporteur)
Thibaud Monnin - CNRS, Paris (Rapporteur)

15 avril 2022



Texte relatif à l'intégrité scientifique

Je déclare avoir respecté, dans la conception et la rédaction de ce mémoire d'HDR, les valeurs et principes d'intégrité scientifique destinés à garantir le caractère honnête et scientifiquement rigoureux de tout travail de recherche, visés à l'article L.211-2 du Code de la recherche et énoncés par la Charte nationale de déontologie des métiers de la recherche et la Charte d'intégrité scientifique de l'Université de Montpellier. Je m'engage à les promouvoir dans le cadre de mes activités futures d'encadrement de recherche.

Préface

L'orientation tropicale de mes travaux en écologie a débuté en maîtrise de biologie des populations. Mais c'est pendant mon Master of Science puis ma thèse à l'Université de Brême au centre d'écologie aquatique tropicale que je me suis passionné pour les mangroves et la biodiversité des milieux tropicaux. La curiosité de comprendre les mécanismes derrière les dynamiques des populations d'arbres ou de crabes m'a orienté vers une formation fortement ancrée dans la modélisation en écologie. Ma thèse s'est focalisée sur le rôle des interactions compétitives dans la structuration spatiale et les dynamiques de populations dans les écosystèmes de mangroves. Même si j'étais déjà conscient de l'importance des processus d'interaction positive, notamment dans les re-colonisations des zones perturbées, mon travail de doctorat s'est exclusivement focalisée sur la compétition. Après ma thèse, petit à petit, ce focus originellement sur la compétition s'est déplacé. Tout d'abord, l'ajout de processus évolutifs dans les modèles développés durant mon postdoc sur le saumon Atlantique m'ont permis d'ancrer un peu plus mes réflexions dans un cadre évolutif. Mon émerveillement pour la diversité dans les écosystèmes a évolué vers un réel intérêt pour la plasticité, ces formes variées de réponses que développent les espèces à leurs environnements. J'ai retrouvé la grande diversité de plasticité rencontrée sur les salmonidés en postdoc lorsque je suis arrivé au Cirad en commençant à travailler sur les locustes. En plus de la plasticité, je me suis fortement intéressé aux motifs des marches coordonnées que les larves de locustes présentent, notamment car j'ai vite été persuadé qu'ils ne font pas ça pour être en compétition les uns avec les autres, mais bien pour partager de l'information et de la ressource... Même si pour l'instant mes travaux n'en arrivent pas encore là, mes objectifs de recherches vont de plus en plus vers cette question du rôle de la coopération dans la dynamique des populations.

Il n'était pas forcément facile pour moi de regarder dans le rétroviseur pour analyser les presque quinze années écoulées depuis ma thèse et retrouver un fil conducteur. La plasticité phénotypique, les modèles à base d'agents, le rôle de la coopération plutôt que la compétition ? Chacun de ces thèmes me passionnent mais ne recouvrent pas l'ensemble de mes travaux. Donc à défaut d'une approche purement théorique, j'ai dû accepter ce que je suis devenu petit à petit depuis onze ans : un spécialiste de la modélisation des locustes. Mon mémoire d'habilitation se présente donc autour d'un modèle biologique qui présente à la fois des questionnements théoriques passionnants et des problématiques concrètes de gestion, mais a aussi la particularité d'approcher ces problèmes et questionnements à travers des points de vue ou prismes méthodologiques différents. Ces réflexions autour de mon travail n'ont pas été menées rapidement, et les collègues me recommandant de passer cette habilitation savent que j'aurais pu (ou du ?) le faire il y a déjà quelques années. Mais je pense que la réflexion avait besoin d'une motivation. Le fait que le nombre de personnes travaillant sous ma supervision (ou co-supervision) en même temps dépasse le nombre de doigts d'une main m'a motivé... un peu comme un enfant qui découvre qu'il n'a plus assez de doigts pour compter, je me suis retrouvé dans une situation où si ce n'était pas pour moi que je devais écrire ce manuscrit, c'est au moins pour celles et ceux qui me permettent de démultiplier les efforts dans l'acquisition de connaissances et la représentation mathématique et informatique des dynamiques des locustes.

Remerciements

Je tiens tout d'abord à remercier les personnes que j'ai supervisées, co-supervisées ou qui travaillent encore sous ma responsabilité depuis mon arrivée au Cirad. Leur confiance, écoute et dévouement m'ont honoré, et les travaux réalisés ensemble me satisfont d'autant plus qu'ils permettent d'avancer vers des compréhensions partagées. Donc, dans l'ordre, depuis 2010, je remercie en particulier : Benjamin Péliissié, Sorry Cissé, Thibaud Rigot, Pierre-Emmanuel Gay, Jamila Dkhili, Nicolas Leménager, Mathias Kayalto, Esther Gnilane Diouf, Camille Vernier, Maeva Sorel, Lucile Marescot et Fanny Herbillon.

Je remercie sincèrement les membres de mon jury et rapporteurs qui ont accepté d'évaluer ce mémoire : Annelise Tran, Elodie Vercken, Guy Theraulaz, Olivier Gimenez, Raphaël Duboz, Sébastien Ibanez et Thibaud Monin. J'espère que je n'ai pas été trop long...

Dans une carrière scientifique, comme dans la vie, des personnes jouent un rôle particulier de mentor ou guide, influençant l'orientation et les décisions. Pour moi, cinq personnes ont joué ce rôle : Uta Berger, Candy Feller, Volker Grimm, Etienne Prévost et Michel Lecoq. Je tiens à les remercier profondément pour leur transmission et soutien.

Merci à Koutaro Ould Maeno. Depuis notre rencontre dans la chaleur Mauritanienne en juillet 2011, nos échanges et stimulations respectives ont permis d'avancer énormément ensemble. Cette collaboration et amitié m'est particulièrement chère. Je veux également remercier chaleureusement Amina Idrissi qui m'a soutenu et beaucoup donné, en particulier pendant des moments difficiles à Agadir.

Je remercie sincèrement les gens de mon équipe et unité qui m'accompagnent ou m'ont accompagné depuis 2010 sur les criquets : Marie-Pierre Chapuis, Antoine Foucart, Valentine Lebourgeois, Jean-Michel Vassal, Christine Pagès, Hélène Jourdan, Christophe Estienne, Jean-Pierre Rossi, Flavi Vanlerberghe, Christine Meynard, Renaud Vitalis et Hélène Quinonero. Je remercie la direction du département BIOS au Cirad, qui m'a fait confiance et m'a permis de développer des projets intéressants, en particulier Daniel Bathélémy et Thierry Lefrançois.

Il m'est important de remercier les collègues et amis qui m'ont appris beaucoup sur l'écologie et la gestion des locustes autant sur les terrains naturels qu'institutionnels. Parmi ceux non-encore cités : Mohamed El Hacem Jaavar, Mohamed Abdellahi Babah Ebbe, Ahmed Salem Benahi, Mohamed Lemine Hamouny, Dominique Menon, Annie Monard, Saïd Ghaout, Saïd Lagnaoui, Thami Ben Halima, Badreddine El Guennouni, Jamal Chirhane, Moha Bagari, Mohamed Lazar, Khaled Moumene, Hichem Dridi et Hector Medina. J'en oublie certainement...

Les collègues modélisateurs qui m'ont permis de continuer à avancer sur des aspects théoriques ou techniques doivent également être remerciés : Jean-Pierre Müller (pour les cours et réflexions partagés, notamment à Agadir), Christophe Le Page (pour les efforts à maintenir la formation MISS-ABMS de haut niveau), Bruno Bonté (pour les rigolades en cours et les triades de Minsky), Mathieu Buoro (pour reprendre le flambeau d'IBASAM), Maria-José Escorihuela (pour les modèles autour de l'humidité du sol), Vitalii Akimenko (pour des modèles mathématiques inimaginables), Eduardo Trumper (pour l'Argentine!) et Etienne Delay (pour entre-autres choses, toutes les réflexions sur la coopération qui nous stimulent tous les deux). Là aussi, j'en oublie...

Mes deux filles, Anaïs et Rebeca, et mon épouse, Martha, me motivent, me soutiennent moralement et partagent les hauts et les bas de la vie avec moi. Merci pour tout !

Pour finir, je remercie Simon Fellous, Michel, Martha, et mes parents pour avoir relu mon mémoire, corrigé mes fautes d'orthographe et fait des commentaires constructifs.

Résumé

Mes travaux depuis 2010 tournent majoritairement autour de recherches en écologie des locustes, les criquets capables de changer de comportement et de créer des essaims de millions d'individus. Ces recherches visent en particulier à améliorer nos connaissances sur la biologie et l'écologie du criquet pèlerin, ravageur majeur de l'agriculture et des pâturages en Afrique et Asie. L'objectif général est d'améliorer la stratégie de gestion préventive du criquet pèlerin en Afrique de l'Ouest et du Nord. Pour appréhender les différentes questions et problèmes posés par cette espèce, j'utilise des méthodes de modélisation variées en fonction des échelles et points de vue des processus à aborder. Mes travaux peuvent se lire suivant un prisme en trois dimensions : 1) **le domaine de questionnement** puisqu'il peut solliciter les domaines de biologie et physiologie de l'espèce, d'écologie comportementale, d'écologie populationnelle, d'écologie évolutive et d'analyse des systèmes socio-écologiques ; 2) **les objectifs de ces questionnements** en fonction du besoin de réponse pour la gestion des populations ou pour la compréhension des mécanismes ; 3) **l'approche de modélisation** avec des travaux de modélisation statistique ou de modélisation à base d'agents utilisant des données réelles soit pour inférer des mécanismes, soit pour valider ou calibrer les modèles afin de pouvoir ensuite explorer des scénarios sur le système en question. Je montre avec mes travaux que la compréhension de mécanismes à différentes échelles autour d'un même modèle biologique permet d'intégrer nos connaissances dans une approche multi-points de vue qui devrait permettre d'améliorer nos capacités de prévision et de gestion. Les projets à venir suivent cette stratégie et s'étendront à d'autres espèces de ravageurs des cultures dans un monde en perpétuelle évolution.

Summary

My work since 2010 is mainly focusing on locust ecology. Locusts are grasshoppers able to change their behavior in response to density and create swarms of millions of individuals. This research aims in particular to improve our knowledge on the biology and ecology of the desert locust, a major pest of agriculture and pastures in Africa and Asia. The overall objective is to improve the preventive management strategy of the desert locust in West and North Africa. To address the different issues and problems posed by this species, I use various modeling methodologies depending on the scale and perspective of the processes to be tackled. My work can be read through a three dimensional prism : 1) **the area of questioning** as they cover approaches from species biology and physiology, behavioral ecology, population ecology, evolutionary ecology, and social-ecological systems analysis ; 2) **the goals of these questionings** depending on the need for answers for population management or for mechanism understandings ; 3) **the modeling approach** with statistical or agent-based modeling work using real data either to infer mechanisms or to validate or calibrate the models in order to be able to then explore scenarios on the system in question. I show with my work that understanding mechanisms at different scales around the same biological model allows to integrate knowledge in a multi-points of view approach that should improve our forecasting and management capacities. Future projects will follow this strategy and will be extended to other crop pest species in an ever changing world.

Table des matières

Préface	ii
Remerciements	iii
Résumé	iv
Summary	v
I Curriculum vitae	1
Cursus	2
Enseignements	3
Supervision	4
Expertises & Obtentions de financements	5
Activités de relecteur	6
Participation à des comités d'évaluation & recrutement	7
Publications	8
Communications scientifiques	13
Vulgarisation scientifique	17
II Rapport	20
1 En guise d'introduction : prisme de lecture et questionnements	21
1.1 La modélisation pour l'écologie des populations	22
1.2 Les problématiques scientifiques et techniques posées par les locustes	26
2 Contributions depuis 2010	32
2.1 Dynamiques de populations de locustes et prévision du risque	33
2.1.1 Des modèles pour améliorer la prévision du risque	33
Notion de risque et objectifs de modélisation	33
État de l'art en 2010	33
Méthodologie reliant données de terrain et satellitaires	34
Le rôle de la modélisation dans la prévision du risque acridien	35
2.1.2 Le rôle de la végétation dans la grégarisation	37
Questions de grégarisation en interaction avec les plantes	37
L'utilisation des données historiques et de prospection	37
Le rôle de la modélisation dans l'analyse des processus de grégarisation	39
2.1.3 Des modèles pour évaluer le rôle des comportements humains dans les dynamiques de population	40
État de l'art en 2010	40
Un modèle à base d'agents du système de gestion	40
Le rôle de la modélisation dans l'analyse des effets des comportements humains	42

2.2	Comportements de mouvements collectifs des locustes	44
2.2.1	État de l'art en 2013	44
2.2.2	Une approche orientée par les fait stylisés : thèse de Jamila Dkhili sur les effets de la végétation dans les déplacements de bandes larvaires	44
2.2.3	Le rôle de la modélisation dans l'analyse des mouvements collectifs	46
2.3	Le polyphénisme de phase et son évolution	48
2.3.1	Origines des collaborations	48
2.3.2	Collaborations avec Koutaro Maeno sur des expressions du polyphénisme de phase	48
	Différences phasaires dans la reproduction	48
	Modélisation des comportements de thermorégulation des larves transiens	49
	L'apport de la modélisation dans la compréhension du polyphénisme de phase	50
2.3.3	Les travaux en collaboration avec Marie-Pierre Chapuis sur la transmission des traits phasaires	51
3	Les projets en cours et à venir	54
3.1	Des contributions passées aux projets...	55
3.2	Dynamiques de populations de locustes et prévision du risque	55
3.2.1	Les améliorations des modèles de prévision à faire	55
3.2.2	Vers des modèles mécanistes plus intégratifs	56
	Objectif 2 du projet PEPPER	56
	Deux composantes du projet avec la CLCPRO	58
	Projet Bay Sa Waar	60
3.2.3	Vers tester des nouvelles techniques de gestion : Projet Pest-Free Fruits .	61
3.3	Comportements de mouvements collectifs des locustes et évolution du polyphénisme	62
3.3.1	L'évolution du polyphenisme par le prisme de la coopération	62
3.3.2	Des nouvelles compréhensions sur les mouvements collectifs de locustes .	65
4	Discussion et conclusion	67
4.1	Les modèles développés et en cours	68
4.2	La modélisation à base d'agents pour l'écologie des locustes	71
4.3	Les modèles statistiques pour l'écologie des locustes	73
4.4	Une approche multi-points de vue pour étudier les locustes	74
4.5	Conclusions sur mon positionnement	77
	Bibliographie	78
III	Tirés à part	89
1	Soil moisture from remote sensing to forecast desert locust presence.	90
2	Effect of vegetation on density thresholds of Desert Locust gregarization from survey data in Mauritania.	101
3	Improving preventive locust management : insights from a multi-agent model.	109
4	Self-organized spatial structures of locust groups emerging from local interaction.	123
5	A general model of the thermal constraints on the world's most destructive locust, <i>Schistocerca gregaria</i>.	139

Première partie

Curriculum vitae

Cyril Piou

*Cirad - Département BIOS - UMR CBGP
34398 Montpellier, France*

☎ +33 4 99 62 33 06

✉ cyril.piou@cirad.fr



Né le 25/07/1979 (Charente-Maritime), marié, nationalité français

Cursus

- 09/2017 – aujourd'hui **Cadre de recherche**, *Cirad*, Montpellier, France, Unité Centre de Biologie pour la Gestion des Populations (CBGP).
- 09/2015 – 08/2017 **Cadre de recherche**, *Cirad*, Agadir, Maroc, Unité Centre de Biologie pour la Gestion des Populations (CBGP), affecté au Centre National de Lutte Antiacridienne du Maroc et à l'Université Ibn Zohr d'Agadir.
- 09/2013 – 08/2015 **Cadre de recherche**, *Cirad*, Agadir, Maroc, Unité Centre de Biologie pour la Gestion des Populations, affecté à l'Institut Agronomique et Vétérinaire Hassan II - Complexe Horticole d'Agadir.
- 09/2010 – 08/2013 **Cadre de recherche**, *Cirad*, Montpellier, France, Equipe d'écologie et maîtrise des populations d'acridiens, Unité Bioagresseurs: Analyse et maîtrise du risque.
- 07/2008–08/2010 **Contrat Postdoctoral**, *INRA*, St-Pée / Nivelle, Encadré par E. Prévost.
Modélisation individu-centrée du Saumon Atlantique pour évaluer les impacts du changements climatique.
- 04/2007–06/2008 **Contrat Postdoctoral**, *TU Dresden*, Dresde, Allemagne, Encadré par U. Berger.
Développement d'un critère d'information pour les modèles individu-centrés.
- 10/2003–03/2007 **Doctorat**, *Universität Bremen*, Brême, Allemagne, Encadré par U. Berger.
Titre de la thèse: "Patterns and individual-based modeling of spatial competition within two main components of Neotropical mangrove ecosystems", défendue le 19/03/2007 et évalué avec la mention *Summa Cum Laude*.
- 09/2001–09/2003 **Master of Sciences**, *Universität Bremen*, Brême, Allemagne, Mémoire encadré par U. Berger et I.C. Feller.
Le master "International Studies in Aquatic Tropical Ecology" (ISATEC) est un programme de deux ans avec un an de mémoire. Titre du mémoire: Effects of hurricane disturbances on mangrove forest structure, studying the case of Belizean offshore islands and KiWi model simulations.
- 07/2000–08/2001 **Stage de Maitrise**, *CATIE*, Turrialba, Costa Rica, Encadré par S. Savary & L. Willocquet.
Stage au sein du "Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza" (CATIE) encadré par deux phytopathologistes de l'IRD. Titre du mémoire: Méthodologies pour l'analyse de dynamiques de populations dans un écosystème terrestre: la cas des parasites et maladies de cultures tropicale.
- 09/2000–02/2001 **Stage Erasmus**, *Southampton University*, Southampton, GB.
Un semestre de la maîtrise avec des cours au Southampton Oceanography Center.
- 09/2000–08/2001 **Maitrise de Biologie**, *Université de La Rochelle*, La Rochelle.
"Maitrise de Biologie des Populations et des Ecosystèmes mention Environnement".
- 09/1999–08/2000 **Licence de Biologie**, *Université de La Rochelle*, La Rochelle.
- 09/1997–08/1999 **DEUG de Biologie**, *Université de La Rochelle*, La Rochelle.

Enseignements

- 2012 & 2018 – 2021 **Enseignant**, *Cirad / Agropolis, (120HETD)*, en Anglais.
5 Écoles d'été de 15 jours d'introduction aux modèles individu-centrés et systèmes multi-agents: MISS-ABMS Multi-platform International Summer School on Agent-Based Modelling & Simulation for Renewable Resources Management avec Dr. C. Lepage, Dr. B. Bonté, Dr. P. Bommel, Dr. G. Abrami,...
- 2015 & 2016 & 2017 **Enseignant & organisateur**, *Université Ibn Zohr, (120HETD)*, en Français.
3 Cours de 2 semaines de modélisation multi-agents aux étudiants en doctorat de l'Université Ibn Zohr de toutes facultés
- Avril – Juin 2016 & 2017 **Enseignant**, *Université Ibn Zohr, (32HETD)*, en Français.
Cours de modélisation en dynamique des populations aux étudiants du Master de Biologie Fondamentale de la faculté des Sciences
- Octobre 2013 & 2014 **Enseignant**, *IAV-CHA, (24HETD)*, en Français.
Cours de modélisation en dynamique des populations aux étudiants en dernière année du cycle de formation d'ingénieurs
- Juillet 2012 **Enseignant & organisateur**, *Cirad, (30HETD)*, en Français.
Cours d'introduction à la modélisation en écologie des populations de bioagresseurs aux collègues du Cirad
- Juin. 2011, 2012, 2013 & 2014 **Enseignant**, *TU Dresden, Allemagne, (60HETD)*, en Anglais.
4 Workshops de 10 jours d'introduction aux modèles individu-centrés avec Prof. U. Berger, Dr. V. Grimm et Dr. S. Railsback.
- Février 2010 **Intervenant**, *Université de Pau Pays de l'Adour, France, (10HETD)*, en Français.
Assistant de C. Tentelier dans un cours de master en biologie de la conservation (partie modélisation).
- Avril – Juin 2008 **Assistant/Intervenant**, *TU Dresden, Allemagne, (10HETD)*, en Allemand.
Assistant de Prof. U. Berger pour les cours d'informatique donnés aux étudiants de première année.
- Oct. – Dec. 2007 **Enseignant en charge**, *TU Dresden, Allemagne, (15HETD)*, en Anglais.
Cours d'introduction aux statistiques pour les étudiants de 1^{ère} année d'un programme de master international.
- Oct. 2007 **Intervenant**, *TU Dresden, Allemagne, (10HETD)*, en Anglais.
Workshop d'une semaine d'introduction aux modèles individu-centrés avec Prof. U. Berger, Dr. V. Grimm et Dr. S. Railsback.
- Avril – Juin 2007 **Assistant/Intervenant**, *TU Dresden, Allemagne, (10HETD)*, en Allemand.
Assistant de Prof. U. Berger pour les cours d'informatique donnés aux étudiants de première année.
- Août 2006 **Enseignant en charge**, *Jenderal Soedirman University, Purwokerto, Java, Indonésie, (15HETD)*, en Anglais.
Enseignant en charge d'un module de modélisation écologique.
- 2004 – 2006 **Assistant/Intervenant**, *Universität Bremen, Allemagne, (2×3HETD)*, en Anglais.
Assistant et co-enseignant dans des cours donnés par Dr. U. Berger sur la biologie de la conservation et l'évaluation des risques d'extinctions des populations pour le programme du master international (ISATEC).
- Sept. 2002 **Enseignant en charge**, *Meso-American Barrier Reef System Organisation, Belize, Amérique centrale, (5HETD)*, en Anglais & Espagnol.
Donne un cours d'introduction sur l'écologie des mangroves à des scientifiques de l'organisation venant des pays voisins.

Supervision

- 2021 – 2024 **Superviseur, Doctorat, Fanny Herbillon**, thésarde française financée par un projet CLCPRO/AFD sur les effets passés et futurs du changement climatique sur les dynamiques de populations du criquet pèlerin.
Directrice: C. Meynard
- 2021 **Superviseur, Stage de fin d'étude d'ingénieur agronome, Fanny Herbillon**, sur financements du projet Pest-Free-Fruit, projet sur la modélisation à base d'agents de l'entomovectoring.
- 2021 **Superviseur, Post-Doctorat, Lucile Marescot**, Modélisation écologique intégratrice pour la gestion des criquets Sénégalais *Oedaleus senegalensis*, sur financements USAID/Arizona State University.
- 2020 **Superviseur, Stage de fin d'étude d'ingénieur agronome, Maeva Sorel**, sur des financements d'un projet ANR, projet sur la modélisation à base d'agents des déplacements d'essaims du criquet pèlerin, soutenu en septembre 2020 à l'institut Agro / Montpellier SupAgro.
- 2019 – 2022 **Superviseur, Doctorat, Camille Vernier**, thésarde française financée par un projet ANR, projet sur la modélisation de l'évolution du polyphénisme de phase des locustes, inscrite à l'Université de Montpellier.
Directeur: J-P. Rossi
- 2019 – 2022 **Superviseur, Doctorat, Esther Diouf**, thésarde Sénégalaise financée par un projet ANR, projet sur la modélisation de l'utilisation de l'entomovectoring en gestion des ravageurs, inscrite à l'Université de Thiès.
Directeur: S. Ndiaye
- 2017 – 2020 **Superviseur, Doctorat, Mathias Kayalto**, thésard Tchadien financé par la CLCPRO/FAO, projet sur l'effet de la géomorphologie sur la grégarisation du criquet pèlerin, thèse soutenue en septembre 2020 à l'Université Ibn Zohr d'Agadir.
Directrice: L.M. Idrissi
- 2014-2018 **Superviseur, Doctorat, Jamila Dkhili**, thésarde Marocaine financé par les bourses du Sud du Cirad/AIRD, projet sur l'effet de la végétation sur les déplacements de groupes de criquets soutenue à l'université Ibn Zohr d'Agadir.
Directrice: L.M. Idrissi
- 2012 – 2015 **Superviseur, Doctorat, Sory Cissé**, thésard Malien financé par la CLCPRO/FAO, projet sur les seuils densitaires de grégarisation à partir de données historiques et de terrain, thèse soutenue en mars 2015 à l'IAV Hassan II d'Agadir.
Directeur: A. Mazih
- 2013 **Superviseur, Post-Doctorat, Thibaud Rigot**, projet de modélisation spatiale du risque de grégarisation du criquet pèlerin à partir d'images satellitaires.
- 2011 – 2012 **Co-Superviseur, Post-Doctorat, Benjamin Pélissié**, projet autour de la plasticité des traits d'histoire de vie de *S. gregaria* en collaboration avec Marie-Pierre Chapuis et Christine Pagès, qui nous a permis de documenter les effets parentaux et héréditaires de paramètres individuels de la croissance.

2004 – 2008 **Co-Superviseur**, 1 MSc, 1 PhD, TU Dresden & Université de Bremen, Allemagne, Aide à la co-supervision de deux étudiantes: 1 Doctorat (Juliane Vogt) et 1 Master of Science (Coralie D'Lima) .
Maitresse de stage/directrice: U. Berger

Analyse du devenir des étudiants

Mon implication dans l'encadrement de thèse a débuté réellement avec Sory Cissé. Étant cadre de la gestion des acridiens dans son pays, le Mali, l'après thèse s'est dessiné naturellement pour lui, et il est devenu directeur du Centre National de Lutte contre le Criquet Pèlerin à Bamako. Jamila Dkhili a malheureusement disparue en 2018 un mois après sa soutenance de thèse. Nous préparons un dossier de post-doctorat pour qu'elle puisse continuer en Europe. Mathias Kayalto, cadre de la gestion des acridiens au Tchad avant sa thèse, a ré-intégré l'Agence Nationale de Lutte Antiacridienne à N'Djamena en juillet 2021. Je prépare autant que possible l'après thèse de Camille Vernier et Esther Diouf, qui toutes les deux espèrent pouvoir continuer dans la recherche ou l'enseignement supérieur.

Pour les étudiantes de Master 2/fin d'étude, Maeva Sorel a obtenu une bourse de thèse en Belgique en décembre 2020 après son stage de fin d'étude. Fanny Herbillon a été retenue par ma collègue, Christine Meynard et moi pour continuer en thèse avec nous à partir d'octobre 2021.

Au niveau des postdocs, même si plus vraiment étudiants, Benjamin Pélissié est maintenant Assistant Professor à l'Université du Nebraska. Thibaud Rigot a préféré quitter le monde de la recherche. Lucile Marescot a obtenu un poste en CDI au Cirad-CBGP pour continuer à travailler avec nous sur la modélisation du risque acridien à partir d'octobre 2021.

Expertises & Obtentions de financements

2021 – 2024 **Projet de recherche avec la CLCPRO**, *Financé par l'Agence Française pour le Développement*, Projet intitulé "Consolider les bases de la stratégie de lutte préventive et développer la recherche opérationnelle sur le Criquet pèlerin en région occidentale". J'ai aidé la CLCPRO au montage scientifique et mené les négociations de gré-à-gré avec l'AFD et la FAO. Je suis le responsable de la partie Cirad (>10 personnes impliquées).

540k€ d'un financement de 3.5M€

2021 – 2022 **Monitoring and Soil Amendments for Locust Management**, *Financé par l'Arizona State University-USAID*, Projet dans la région de Kaffrine au Sénégal. Je suis responsable de la partie modélisation du projet.

150kUS\$ d'un plus gros financement

2019 – 2023 **PEPPER project**, *Financé par l'Agence Nationale de la Recherche*, Étude de l'émergence du polyphénisme de phase et des risques associés. Je suis le coordinateur du projet et supervise les travaux réalisés par les étudiants et collaborateurs du projet.

153k€

2019 – 2024 **ACCWA project**, *Financé par l' Horizon 2020 - Marie Curie Action - RISE program*, Accounting for Climate Change in Water and Agriculture management. Réseau de coopération autour du développement d'outils de surveillance basé sur de la télédétection pour la gestion des risques agricoles et liés à l'eau. Je suis le point de contact du projet pour la partie Cirad.

23k€ d'un plus gros financement

- 2019 **MUSE-Explore 2 Argentine**, *Financé par le pôle d'excellence de l'université de Montpellier*, Mission de terrain en Argentine pendant 1 mois pour étudier *Schistocerca cancellata*. Réalisation d'un état des lieux de la gestion préventive en Argentine et d'une étude de terrain sur les comportements de thermorégulation.
5k€
- 2018 – 2022 **Pest-Free-Fruit project**, *Financé par le consortium Leap-AGRI*, Projet sur l'entomovectoring pour limiter les populations de mouches des fruits en Afrique. Je participe à la partie développement méthodologique pour les modèles intégratifs du projet.
25k€ dans un projet de 175k€
- 2017 – 2019 **DINER project**, *Financé par le Labex CEMEB*, Projet en coopération avec le CEFÉ sur les effets de la domestication du blé sur la réponse à un herbivore généraliste, *Locusta migratoria*. J'ai participé au montage du projet et aux développements méthodologiques et aux analyses.
25k€
- 2015 – 2017 **SMELLS project**, *Financé par l'European Space Agency*, Projet de développement d'imagerie satellitaire d'humidité du sol pour la lutte préventive contre le criquet pèlerin. J'ai participé à l'élaboration du projet et coordonné la partie Cirad.
59k€ dans un projet de 198k€
- 2014 – 2015 **Expert pour le CRTS**, *Centre Royal de Télédétection Spatiale du Maroc*, Développement d'un modèle de prédiction du risque acridien, J'ai postulé à l'appel à candidature et géré l'ensemble du travail à réaliser.
30kUS\$
- 2008 – 2009 **Fiche Action A7**, *Accord cadre ONEMA-INRA*, Alloué à E. Prévost et C. Tentellier pour financer entre autre 18 mois de mon post-doc en 2009 & 2010. J'ai participé à l'élaboration des projets et rédigé les demandes de financement.
100k€
- 2008 **Financement de voyage de coopération internationale**, *Bureau international du ministère de la recherche et de l'enseignement allemand ("Internationales Büro des BMBF")*, Alloué à C. Piou pour un voyage de coopération avec I.C. Feller en Floride en février 2008. J'ai élaboré la demande de financement.
1.5k€
- 2006 **PUME Project**, *Deutsche Forschung Gemeinschaft (DFG)*, Effects of buffer mechanisms on the regeneration of disturbed mangrove crab populations. Financement d'un an de thèse supplémentaire alloué à Uta Berger pour ma position. J'ai participé à l'élaboration du projet et la préparation de demande de financement.
20k€

Activités de lecteur

- 2021 Insects, Geophysical Research Letters, Ecological modelling, Journal of Arid Environment
- 2020 Tree Genetics and Genomes, Ecological Entomology, Journal of Environmental Management, International Journal of Digital Earth, Global and Planetary Change
- 2019 Science of the Total Environment, Scientific Reports

- 2018 Basic and Applied Ecology, Ecology and Evolution, Journal of Applied Entomology, Biodiversity and Conservation, Remote Sensing Applications: Society and Environment
- 2017 Perspectives (Cirad), Aquatic Living Resources, Global Change biology, Ecological modelling
- 2016 Hydrobiologia, Plos One, American Naturalist
- 2015 Ecological Modelling, BASE
- 2014 Ecological Modelling, Journal of Theoretical Biology, Ecological Complexity
- 2013 Ecological Modelling, Global Ecology and Biogeography, Journal of Applied Remote Sensing
- 2012 Ecological Modelling
- 2011 American Naturalist, Global Change Biology, Landscape Ecology
- 2010 American Naturalist, Ecological Modelling, Current Zoology
- 2009 Conservation Biology, Plant Ecology, International Journal of Fishery and Aquaculture
- 2008 Entropy

Participation à des comités d'évaluation & recrutement

- 2021 Rapporteur (sans jury) de la thèse de Gordon Berg, The University of Melbourne, Melbourne, Australia
- 2021 Membre d'un jury de recrutement CDI-Chercheur Cirad, Unité CBGP, Montpellier, France
- 2021 Rapporteur et Membre du jury pour la soutenance de thèse de Wilm Mullié, Wageningen University, Wageningen, Pays Bas
- 2021 Membre d'un jury de concours INRAE, Département AgroEcoSystem, Paris, France
- 2020 Membre d'un jury de recrutement CDI-Chercheur Cirad, Unité Aïda, Montpellier, France
- 2020 – 2021 Membre du comité de thèse de Victor Fririon, Université de Montpellier, Avignon, France
- 2020 – 2021 Membre du comité de thèse de Sergio Vilchez, Université de Montpellier, Montpellier/CATIE, France/Costa Rica
- 2019 – 2020 Membre du comité de thèse de Paul Stresson, Université de Montpellier, Montpellier, France
- 2018 Membre du comité de thèse de Louise Chevalier, Université de Pau et Pays de l'Adour, St Pée sur Nivelle, France
- 2016 – 2018 Membre du comité de thèse de Blanche Collard, Université de Montpellier, Avignon, France
- 2016 Membre du jury pour la soutenance de thèse de Mohamed Ait Ahmza, Université Ibn Zohr, Agadir, Maroc
- 2016 Membre du jury pour la soutenance de thèse de Mohamed Atheimine, Université Hassan 1er, Settat, Maroc

Publications

Les numéros de publications donnent un ordre chronologique. Abréviations : P = publié dans une revue à comité de lecture, CL = chapitre de livre, S = Soumis.

Le nom des personnes encadrées (Master, Doctorant ou Post-Doctorant) est souligné. Les facteurs d'impacts 2021 des articles publiés sont donnés entre parenthèse lorsque disponible (*IF = 1 e.g.*).

Méthodologies en modélisation à base d'agents

- P1. Grimm, V., U. Berger, F. Bastiansen, S. Eliassen, V. Ginot, J. Giske, J. Goss-Custard, T. Grand, S. Heinz, G. Huse, A. Huth, J. U. Jepsen, C. Jorgensen, W. M. Mooij, B. Mueller, G. Pe'er, **C. Piou**, S. F. Railsback, A. M. Robbins, M. M. Robbins, E. Rossmanith, N. Rüger, E. Strand, S. Souissi, R. A. Stillman, R. Vabo, U. Visser, and D. L. DeAngelis. 2006. A standard protocol for describing individual-based and agent-based models. *Ecological Modelling* 198:115-126. (*IF = 2.974*)
- P4. Berger, U., **C. Piou**, K. Schiffers, and V. Grimm. 2008. Competition among plants: Concepts, individual-based modelling approaches, and a proposal for a future research strategy. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 9:121-135. (*IF = 3.634*)
- P5. Berger, U., V. Rivera-Monroy, T. Doyle, F. Dahdouh-Guebas, N. Duke, M. Fontalvo-Herazo, H. Hildenbrandt, N. Koedam, U. Mehlig, **C. Piou**, and R. Twilley. 2008. Advances and limitations of individual-based models to analyze and predict dynamics of mangrove forests: A review. *Aquatic Botany* 89:260-274. (*IF = 2.473*)
- P8. **Piou, C.**, U. Berger, and V. Grimm. 2009. Proposing an information criterion for individual-based models developed in a pattern-oriented modelling framework. *Ecological Modelling* 220:1957-1967. (*IF = 2.974*)
- P47. Ayllón, D., S. F. Railsback, C. Gallagher, J. Augusiak, H. Baveco, U. Berger, S. Charles, R. Martin, A. Focks, N. Galic, C. Liu, E. E. van Loon, J. Nabe-Nielsen, **C. Piou**, J. G. Polhill, T. G. Preuss, V. Radchuk, A. Schmolke, J. Stadnicka-Michalak, P. Thorbek, and V. Grimm. 2021. Keeping modelling notebooks with TRACE: Good for you and good for environmental research and management support. *Environmental Modelling & Software* 136:104932. (*IF = 5.288*)

Écologie des populations dans les mangroves

- P2. **Piou, C.**, I. Feller, U. Berger, and F. Chi. 2006. Zonation patterns of Belizean offshore mangrove forests 41 years after a catastrophic hurricane. *Biotropica* 38:365-374. (*IF = 2.508*)
- P3. **Piou, C.**, U. Berger, H. Hildenbrandt, V. Grimm, K. Diele, and C. D'Lima. 2007. Simulating cryptic movements of a mangrove crab: Recovery phenomena after small scale fishery. *Ecological Modelling* 205:110-122. (*IF = 2.974*)
- P6. **Piou, C.**, U. Berger, H. Hildenbrandt, and I. Feller. 2008. Testing the intermediate disturbance hypothesis in species-poor systems: A simulation experiment for mangrove forests. *Journal of Vegetation Science* 19:417-424. (*IF = 2.685*)
- P7. **Piou, C.**, U. Berger, and I. Feller. 2009. Spatial structure of a leaf-removing crab population in a mangrove of North-Brazil. *Wetlands Ecology and Management* 17:93-106. (*IF = 1.379*)
- P9. Feller, I., C. Lovelock, and **C. Piou**. 2009. Growth and Nutrient Conservation in *Rhizophora mangle* in Response to Fertilization along Latitudinal and Tidal Gradients. *Smithsonian Contributions to the Marine Sciences* 38.
- CL10. **Piou, C.**, U. Berger, and K. Diele. 2010. Simulating *Ucides cordatus* Population Recovery on Fished Grounds. Pages 299-303 in U. Saint-Paul and H. Schneider, editors. *Mangrove Dynamics and*

Management in North Brazil. Springer Berlin Heidelberg.

- P13. Fontalvo-Herazo, M., **C. Piou**, J. Vogt, U. Saint-Paul, and U. Berger. 2011. Simulating harvesting scenarios towards the sustainable use of mangrove forest plantations. *Wetlands Ecology and Management* 19:397-407. (IF = 1.379)
- P14. Vogt, J., A. Skóra, I. C. Feller, **C. Piou**, G. Coldren, and U. Berger. 2012. Investigating the role of impoundment and forest structure on the resistance and resilience of mangrove forests to hurricanes. *Aquatic Botany* 97:24-29. (IF = 2.473)
- P19. Feller, I., A. Chamberlain, **C. Piou**, S. Chapman, and C. Lovelock. 2013. Latitudinal Patterns of Herbivory in Mangrove Forests: Consequences of Nutrient Over-Enrichment. *Ecosystems* 16:1203-1215. (IF = 4.217)
- P23. Vogt, J., **C. Piou**, and U. Berger. 2014. Comparing the influence of large- and small-scale disturbances on forest heterogeneity: A simulation study for mangroves. *Ecological Complexity* 20:107-115. (IF = 1.882)
- P49. Vovides, A. G., M.-C. Wimmer, F. Schrewe, T. Balke, M. Zwanzig, **C. Piou**, E. Delay, J. López-Portillo, and U. Berger. 2021. Roots of cooperation: can root graft networks benefit trees under stress? *Nature: Communications Biology* 4:513. (IF = 6.268)

Écologie des populations du Saumon Atlantique

- P11. Tentelier, C. and **C. Piou**. 2011. Obstacles to migration constrain nest distribution of Atlantic salmon. *Ecology of Freshwater Fish* 20:400-408. (IF = 2.039)
- P12. Bal, G., E. Rivot, E. Prévost, **C. Piou**, and J. L. Baglinière. 2011. Effect of water temperature and density of juvenile salmonids on growth of young-of-the-year Atlantic salmon *Salmo salar*. *Journal of Fish Biology* 78:1002-1022. (IF = 2.051)
- P15. **Piou, C.** and E. Prévost. 2012. A demo-genetic individual-based model for Atlantic salmon populations: Model structure, parameterization and sensitivity. *Ecological Modelling* 231:37-52. (IF = 2.974)
- P17. **Piou, C.** and E. Prévost. 2013. Contrasting effects of climate change in continental versus oceanic environments on population persistence and micro-evolution of Atlantic salmon. *Global change biology* 19:711-723. (IF = 10.863)
- P27. **Piou, C.**, M. H. Taylor, J. Papaïx, and E. Prévost. 2015. Modelling the interactive effects of selective fishing and environmental change on Atlantic salmon demogenetics. *Journal of Applied Ecology* 52:1629-1637. (IF = 6.528)
- S60. Lamarins, A., F. Hugon, **C. Piou**, J. Papaïx, E. Prévost, S. Carlson, and M. Buoro. Soumis. Investigating the consequences of dispersal on portfolio effect and eco-evolutionary dynamics in salmon populations.

Écologie des populations de locustes

Dynamiques de populations et prévisions du risque

- P20. Cissé, S., S. Ghaout, A. Mazih, M. A. O. Babah, A. S. Benahi, and **C. Piou**. 2013. Effect of vegetation on density thresholds of Desert Locust gregarization from survey data in Mauritania. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 149:156-165. (IF = 2.250)
- P21. **Piou, C.**, V. Lebourgeois, A. S. Benahi, V. Bonnal, M. E. H. Jaavar, M. Lecoq, and J.-M. Vassal. 2013. Coupling historical prospection data and a remotely-sensed vegetation index for the preventative control of Desert locusts. *Basic and Applied Ecology* 14:593-604. (IF = 3.414)
- P25. Cissé, S., S. Ghaout, A. Mazih, M. A. Ould Babah Ebbe, and **C. Piou**. 2015. Estimation of density threshold of gregarization of desert locust hoppers from field sampling in Mauritania. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 156:136-148. (IF = 2.250)
- P26. Cissé, S., S. Ghaout, A. Mazih, H. Jourdan-Pineau, K. O. Maeno, and **C. Piou**. 2015. Characterizing phase-related differences in behaviour of *Schistocerca gregaria* with spatial distribution analysis.

- Entomologia Experimentalis et Applicata 156:128-135. (IF = 2.250)
- P29. Cissé, S., S. Ghaout, M. A. Babah Ebbe, S. Kamara, and **C. Piou**. 2016. Field Verification of the Prediction Model on Desert Locust Adult Phase Status From Density and Vegetation. *Journal of Insect Science* 16. (IF = 1.857)
- CL31. Latchininsky, A., **C. Piou**, A. Franc, and V. Soti. 2016. Applications of Remote Sensing to Locust Management. Pages 263-294 in N. Baghdadi and M. Zribi, editors. *Land Surface Remote Sensing: Environment and Risks*. ISTE editions.
- P32. Lazar, M., **C. Piou**, B. Doumandji-Mitiche, and M. Lecoq. 2016. Importance of solitary desert locust population dynamics: lessons from historical survey data in Algeria. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 161:168-180. (IF = 2.250)
- P33. Meynard, C. N., P.-E. Gay, M. Lecoq, A. Foucart, **C. Piou**, and M.-P. Chapuis. 2017. Climate-driven geographic distribution of the desert locust during recession periods: Subspecies? niche differentiation and relative risks under scenarios of climate change. *Global Change Biology* 23:4739-4749. (IF = 10.863)
- P36. **Piou, C.**, M. E. H. Jaavar Bacar, M. A. O. Babah Ebbe, J. Chihrane, S. Ghaout, S. Cisse, M. Lecoq, and T. Ben Halima. 2017. Mapping the spatiotemporal distributions of the Desert Locust in Mauritania and Morocco to improve preventive management. *Basic and Applied Ecology* 25:37-47. (IF = 3.414)
- P38. Akimenko, V. V., and **C. Piou**. 2018. Two compartment age structured model of solitary and gregarious locust population dynamics. *Mathematical Methods in the Applied Sciences* 41:8636-8672. (IF = 2.321)
- P39. Escorihuela, M. J., O. Merlin, V. Stefan, G. Moyano, O. A. Eweys, M. Zribi, S. Kamara, A. S. Benahi, M. A. B. Ebbe, J. Chihrane, S. Ghaout, S. Cissé, F. Diakité, M. Lazar, T. Pellarin, M. Grippa, K. Cressman, and **C. Piou**. 2018. SMOS based high resolution soil moisture estimates for desert locust preventive management. *Remote Sensing Applications: Society and Environment* 11:140-150.
- P40. **Piou, C.**, P.-E. Gay, A. S. Benahi, M. A. O. Babah Ebbe, J. Chihrane, S. Ghaout, S. Cisse, F. Diakite, M. Lazar, K. Cressman, O. Merlin, and M.-J. Escorihuela. 2019. Soil moisture from remote sensing to forecast desert locust presence. *Journal of Applied Ecology* 56:966-975. (IF = 6.528)
- P45. Meynard, C. N., M. Lecoq, M.-P. Chapuis, and **C. Piou**. 2020. On the relative role of climate change and management in the current Desert Locust outbreak in East Africa. *Global Change Biology* 26:3753-3755. (IF = 10.863)
- P46. Kayalto, M., M. Idrissi Hassani, M. Lecoq, P.-E. Gay, and **C. Piou**. 2020. Cartographie des zones de reproduction et de grégarisation du criquet pèlerin au Tchad. *Cahiers Agriculture* 29:14. (IF = 1.053)
- S56. Lawton, D., P. Scarth, E. Deveson, **C. Piou**, A. Spessa, C. Waters, A. Cease. Soumis. Seeing the locust in the swarm: accounting for spatiotemporal hierarchy improves ecological models of insect populations. *Ecography*.
- S61. Trumper, E., A. Cease, M. M. Cigliano, F. Copa Bazán, C. Lange, H. Medina, R. Overson, C. Therville, M. Pocco, **C. Piou**, G. Zagaglia, and D. Hunter. Soumis. Management of the South American Locust, *Schistocerca cancellata* (Serville 1838): Past, present, and future.

Comportements individuels et de groupe

- P16. Maeno, K. O., **C. Piou**, S. O. Ely, S. A. O. Mohamed, M. E. H. Jaavar, M. A. O. Babah, and S. Nakamura. 2012. Field Observations of the Sheltering Behavior of the Solitary Phase of the Desert Locust, *Schistocerca gregaria*, with Particular Reference to Antipredator Strategies. *Japan Agricultural Research Quarterly* 46:339-345. (IF = 0.558)
- P18. Maeno, K. O., **C. Piou**, S. Ould Ely, M. A. O. Babah, B. Péliissié, S. A. Ould Mohamed, M. E. H. Jaavar, M. Etheimine, and S. Nakamura. 2013. Plant Size-dependent Escaping Behavior of Gregarious Nymphs of the Desert Locust, *Schistocerca gregaria*. *Journal of Insect Behavior* 26:623-633. (IF = 1.309)
- P34. Dkhili, J., U. Berger, L. M. Idrissi Hassani, S. Ghaout, R. Peters, and **C. Piou**. 2017. Self-organized spatial structures of locust groups emerging from local interaction. *Ecological Modelling* 361:26-40. (IF = 2.974)

- P42. Dkhili, J., K. O. Maeno, L. M. Idrissi Hassani, S. Ghaout, and **C. Piou**. 2019. Effects of starvation and Vegetation Distribution on Locust Collective Motion. *Journal of Insect Behavior* 32:207-217. (IF = 1.309)
- P48. Maeno, K. O., **C. Piou**, M. R. Kearney, S. O. Ely, S. A. O. Mohamed, M. E. H. Jaavar, and M. A. O. Babah Ebbe. 2021. A general model of the thermal constraints on the world's most destructive locust, *Schistocerca gregaria*. *Ecological Applications* 31:e02310. (IF = 4.657)
- P51. Maeno, K. O., **C. Piou**, S. O. Ely, S. A. O. Mohamed, M. E. H. Jaavar, S. Ghaout, and M. A. O. Babah Ebbe. 2021. Density-dependent mating behaviors reduce male mating harassment in locusts. *Proceedings of the National Association of Science* 118:e2104673118. (IF = 9.412)
- P54. **Piou, C.**, G. Zagaglia, H. E. Medina, E. Trumper, X. R. Brizuela, and K. O. Maeno. 2022. Band movement and thermoregulation in *Schistocerca cancellata*. *Journal of Insect Physiology*. Accepted. (IF = 2.354)
- S59. Maeno, K. O., **C. Piou**, D. W. Whitman, S. O. Ely, S. A. O. Mohamed, M. E. H. Jaavar, and M. A. O. Babah Ebbe. Soumis. How locusts avoid cannibalism.

Évolution

- P28. Chapuis, M. P., C. Plantamp, R. Streiff, L. Blondin, and **C. Piou**. 2015. Microsatellite evolutionary rate and pattern in *Schistocerca gregaria* inferred from direct observation of germline mutations. *Molecular Ecology* 24:6107-6119. (IF = 6.185)
- P30. Pélissié, B., **C. Piou**, H. Jourdan-Pineau, C. Pagès, L. Blondin, and M.-P. Chapuis. 2016. Extra Molting and Selection on Nymphal Growth in the Desert Locust. *PLoS ONE* 11:e0155736. (IF = 3.240)
- P52. Chapuis, M.-P., Pélissié, B., **C. Piou**, F. Chardonnet, C. Pagès, Christine Pagès, A. Foucart, E. Chapuis, and H. Jourdan-Pineau. 2021. Additive genetic variance for traits least related to fitness increases with environmental stress in the desert locust, *Schistocerca gregaria*. *Ecology & Evolution* 11:13930-13947 (IF = 2.91)
- S55. Chapuis, M.-P.; Leménager, N.; **Piou, C.**; Marche, H.; Centanni, J.; Estienne, C.; Roumet, P.; Ecarnot, M.; Vasseur, F.; Violle, C.; Kazakou, E. Soumis. Domestication provides wheat with protection from locust herbivory.

Physiologie des locustes

- P22. Maeno, K. O., **C. Piou**, M. A. Ould Babah, and S. Nakamura. 2013. Eggs and hatchlings variations in desert locusts: phase related characteristics and starvation tolerance. *Frontiers in Physiology* 4. (IF = 4.566)
- P44. Maeno, K. O., **C. Piou**, and S. Ghaout. 2020. The desert locust, *Schistocerca gregaria*, plastically manipulates egg size by regulating both egg numbers and production rate according to population density. *Journal of Insect Physiology* 122:104020. (IF = 2.354)
- P53. Maeno, K. O., **C. Piou**, and S. Ghaout. 2022. Allocation of more reproductive resource to egg size rather than clutch size of gregarious desert locust (*Schistocerca gregaria*) through increasing oogenesis period and oosorption rate. *Journal of Insect Physiology*. Accepted. (IF = 2.354)

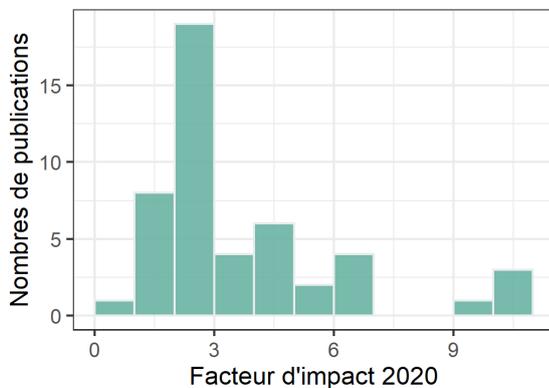
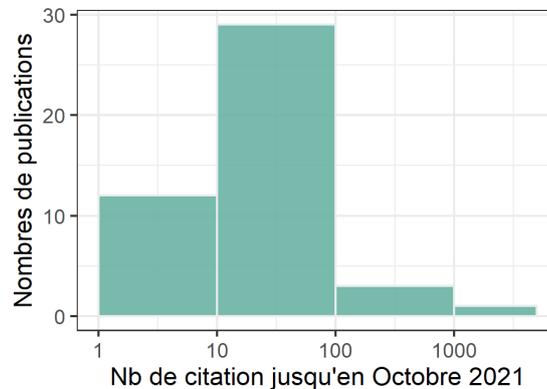
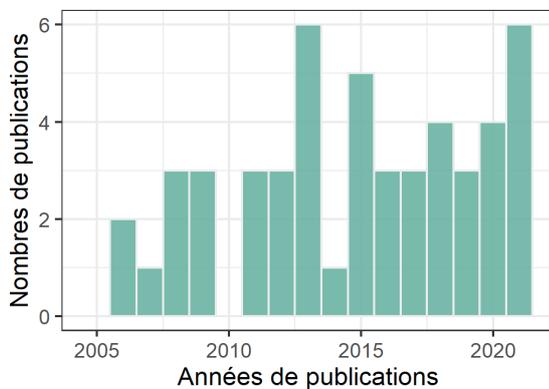
Modélisation du système de gestion des locustes

- P35. Gay, P.-E., M. Lecoq, and **C. Piou**. 2017. Improving preventive locust management: insights from a multi-agent model. *Pest Management Science*. 74:46-58. (IF = 4.845)
- P43. Gay, P.-E., M. Lecoq, and **C. Piou**. 2020. The limitations of locust preventive management faced with spatial uncertainty: exploration with a multi-agent model. *Pest Management Science* 76:1094-1102. (IF = 4.845)
- P50. Gay, P.-E., E. Trumper, M. Lecoq, and **C. Piou**. 2021. Orienting surveys towards initial outbreak areas improves locust control. *Pest Management Science* 77:5463-5474. (IF = 4.845)

Autres

- P24. Delay, E., **C. Piou**, and H. Quenol. 2015. The mountain environment, a driver for adaptation to climate change. *Land Use Policy* 48:51-62. (*IF* = 5.398)
- P37. Bagny Beilhe, L., **C. Piou**, Z. Tadu, and R. Babin. 2018. Identifying Ant-Mirid Spatial Interactions to Improve Biological Control in Cacao-Based Agroforestry System. *Environmental Entomology* 47:551-558. (*IF* = 2.377)
- P41. Delay, E., and **C. Piou**. 2019. Mutual aid: When does resource scarcity favour group cooperation? *Ecological Complexity* 40:100790. (*IF* = 1.882)
- S58. Diouf, E. G., T. Brévault, S. Ndiaye, E. Faye, A. Chailleux, P. Diatta, and **C. Piou**. Soumis. An agent-based model to simulate the Boosted Sterile Insect Technique for fruit fly management.

Analyse bibliométrique



Hindex = 22
Papiers cités en moy. 8.172/an
IF moyen des journaux = 3.761
Nombre de papiers à IF = 48

Synthèse bibliométrique sur le nombre de publications par an, le nombre de citation de chaque publication et les facteurs d'impacts des journaux dans lesquels les articles ont été publiés.

Communications scientifiques

Dans l'ordre chronologique. Codes: Présentateur; * = invité.

1. **C. Piou***, U. Berger, I.C. Feller (2004) Studying the effect of hurricane disturbances on forest complexity by applying a spatially explicit model to Belizean mangroves. **Prés. Orale**: INTECOL conférence sur les zones humides, Utrecht, Pays Bas, Juillet 2004.
2. **C. Piou**, U. Berger, H. Hildenbrandt, M. Protazio, C. D'Lima, C. Jobmann, V. Grimm, I.C. Feller (2005) *Ucides cordatus* Population Modelling. **Prés. Orale**: Workshop final du projet MADAM, Belém, Brésil, Septembre 2005.
3. **C. Piou**, U. Berger (2006) Spatial organization and local resilience of a mangrove crab population analyzed with an individual-based model. **Poster**: Conférence annuelle de la Société Ecologique des Amériques (ESA), Memphis, Tennessee, USA, Aout 2006.
4. U. Berger, **C. Piou** (2006) Stability and forest dynamics: about the robustness of mangrove succession. **Prés. Orale**: Conférence annuelle de la Société Ecologique des Amériques (ESA), Memphis, Tennessee, USA, Aout 2006.
5. **C. Piou**, U. Berger (2006) Adapting the Akaike's Information Criterion for Individual Based Model Selection. **Prés. Orale**: 36ème Conférence annuelle de la Société Ecologique d'Allemagne, Autriche et Suisse, Brême, Allemagne, Septembre 2006.
6. **C. Piou**, U. Berger (2007), Importance of abiotic gradients on mangrove zonation patterns: a simulation experiment. **Prés. Orale**: 37ème Conférence annuelle de la Société Ecologique d'Allemagne, Autriche et Suisse, Marburg, Allemagne, Septembre 2007.
7. U. Berger, **C. Piou** (2007) How can we evaluate the importance of males? an adaptation of the keystone concept to a fished mangrove crab population of *Ucides cordatus*. **Prés. Orale**: 6ème Conférence Européenne de Modélisation Ecologique, Trieste, Italie, novembre 2007.
8. **C. Piou*** (2008) Spatial distribution of the mangrove crab *Ucides cordatus* in a North Brazilian forest. **Prés. Orale**: Séminaires scientifiques de la Smithsonian Marine Station, Fort Pierce, Florida, USA, Février 2008.
9. **C. Piou**, E. Prévost (2009) Salmon shall be hot in 2030, and so what? Developing an individual-based model of *Salmo salar* to assess population dynamics under scenarios of climate change. **Prés. Orale**: NoWPas Workshop, Southampton, Angleterre, 19-22 mars 2009.
10. **C. Piou**, E. Prévost (2009) Effet à moyen terme du changement climatique sur les populations de saumon atlantique. **Prés. Orale**: Journées Salmonades, INRA St Pée sur Nivelle, 26 avril 2009.
11. **C. Piou***, E. Prévost (2009) Evolution des stratégies des poissons: de l'individu à la démographie. **Prés. Orale**: Changement climatique, impacts sur les milieux aquatiques et conséquences pour la gestion, Séminaire ONEMA – programme GICC (MEEDDAT), Paris. 29-30 juin 2009.
12. I.Feller, C. Lovelock, **C. Piou**, A. Chamberlain (2009) Herbivore responses to nutrient over enrichment in mangrove forests over latitudinal and tidal gradients. **Prés. Orale**: Ecology in a Changing Climate, Two Hemispheres - One Globe, 10th INTECOL meeting, Brisbane, Australia, 16-21 août 2009.
13. **C. Piou***, E. Prévost (2009) Réchauffement Climatique : Évolution et Perspectives ; Perturbation de l'Habitat du Saumon Atlantique. **Prés. Orale**: Saumon atlantique : pour une bonne gestion des habitats et des salmonicultures de repeuplement, Séminaire ONEMA, Oloron Ste Marie. 21-22 octobre 2009.
14. I.Feller, C. Lovelock, **C. Piou**, A. Chamberlain (2009) Nutrient Over-enrichment Alters Community Structure and Herbivory in Mangrove Forests Over Latitudinal and Tidal Gradients. **Poster**: Estuaries and Coasts in a changing world, Coastal and Estuarine Research Federation 20th biennial conference, Portland, Oregon, USA, 1-5 novembre 2009.

15. **C. Piou**, E. Prévost (2010) Atlantic salmon population dynamics under scenarios of climate change: an individual-based demogenetic approach. **Poster & Talk**: Salmon Workshop on Climate Change, International Symposium Climate Change Effects on Fish and Fisheries Sendai, Japan, 25 april 2010.
16. **C. Piou**, E. Prévost (2010) Effets du changement climatique sur le saumon Atlantique : d'une perspective individuelle aux dynamiques populationnelles. **Prés. Orale**: Ecologie 2010, Montpellier 2-3-4 septembre 2010.
17. **F. Mortier**, P. Chagneau, M.P. Etienne, N. Picard, **C. Piou**, V. Rossi (2011) Modélisation bayésienne hiérarchique pour l'écologie et la recherche environnementale. **Prés. Orale**: SFDS, Société française de statistique. 43èmes Journées de statistique, Gammarth, Tunisie, 23-27 mai 2011.
18. **U. Berger**, **C. Piou** (2011) Introduction into agent-based modelling, **Prés. Orale**: 200-jähriges Jubiläum der Forstwissenschaften in Tharandt, Tharandt, Allemagne, 16 juin 2011.
19. **C. Piou** (2011) An example of agent based model for natural risk management: desert locust, **Prés. Orale**: 200-jähriges Jubiläum der Forstwissenschaften in Tharandt, Tharandt, Allemagne, 16 juin 2011.
20. **C. Piou**, A.S. Benahi , V. Bonnal, M.E.H. Jaavar, V. Lebourgeois, M. Lecoq, J.M. Vassal (2011) Coupling long-term prospection data and remote-sensing vegetation index to help in the preventative control of Desert Locust. **Prés. Orale**: Workshop "Towards a Multi-Scale approach for Improving Pest Management", Cirad, Montpellier, October 4-5, 2011.
21. **C. Piou**, V. Lebourgeois, A.S. Benahi, M. E. H. Jaavar, V. Bonnal, J.M. Vassal, M. Lecoq (2012) Linking vegetation indexes from remote sensing and long-term prospection data to help in the preventative control of desert locust. **Prés. Orale**: XXIV International Congress of Entomology (ICE 2012), Daegu, Korea, August 19-25, 2012
22. B. Péliissié, M.P. Chapuis, C. Pagès, **C. Piou** (2012) Quantitative genetics of the Desert Locust's larval growth: Rate and life-history strategy. **Poster** : XXIV International Congress of Entomology (ICE 2012), Daegu, Korea, August 19-25, 2012.
23. T. Rigot, A.S. Sidi Benahi, M.A. Ould Babah, **M.P. Chapuis**, **C. Piou** (2013) Mapping the spatio-temporal distribution of solitary and gregarious desert locusts, *Schistocerca gregaria*, using remotely-sensed vegetation indexes. **Poster** : 11th International congress of orthopterology "Orthoptera in scientific progress and human culture", Kunming, China, 11th-15th August 2013.
24. **K.O. Maeno**, **C. Piou**, M. A. Ould Babah, S. Nakamura (2013) Gregarious vs. solitary Desert Locusts: variation in progeny size, number, and starvation physiology and resistance. **Prés. Orale** : 11th International congress of orthopterology "Orthoptera in scientific progress and human culture", Kunming, China, 11th-15th August 2013.
25. **E. Prévost**, **C. Piou**, J. Papaix (2014) Assessing the future and potential for adaptation of Atlantic salmon facing climate change in southern Europe. **Prés. Orale** : Circle2. Conference on European Climate Change Adaptation, 10-12 March 2014, Lisbon, Portugal.
26. **C. Piou*** (2015) Information criteria and approximate Bayesian computing for agent-based modelling in ecology: New tools to infer on Individual-level processes. **Prés. Orale** : Biomath Communications, 2 (1) : 1 p. International conference on Mathematical Methods and Models in Biosciences (Biomath 2015), 2015-06-14/2015-06-19, Blagoevgrad (Bulgarie).
27. **V.V. Akimenko**, **C. Piou** (2016) Models of outbreaks and phase polyphenism in desert locust population. **Prés. Orale** : The International Society for Ecological Modelling Global Conference 2016, Baltimore, MD, USA, 8-12 mai 2016.
28. P-E. Gay, M. Lecoq, **C. Piou** (2016) A multi-agent system for locust plagues management. **Prés. Orale** : The International Society for Ecological Modelling Global Conference 2016, Baltimore, MD, USA, 8-12 mai 2016.
29. **C. Piou*** (2016) Apports de la modélisation statistique et mécaniste à la lutte antiacridienne. **Prés. Orale** : 4ème édition Ecole Recherche : Changement Climatique, Biodiversité & Biotechnologies au Service de la Société, Faculté des Sciences de l'Université Ibn Zohr, Agadir, Maroc, 31 mai - 2 juin 2016.
30. **C. Piou** (2016) Du sable à l'arène - pourquoi les criquets tournent? **Prés. Orale** : Séminaire réseau

- Ethologie et Ecologie comportementale INRA-EFPA, Saint-Pée sur Nivelles, 11-12 Octobre 2016.
31. H. Jourdan, M.P. Chapuis, B. Pélissié, **C. Piou**, E. Chapuis (2016) Disentangling heritability and maternal effects: a case study in the Desert Locust. **Poster** : Sfécologie 2016. International Conference on Ecological Sciences, Marseille, France, 24-28 octobre 2016.
 32. J. Dkhili, U. Berger, A. Idrissi Hassani, S. Ghaout, **C. Piou** (2016) Analyzing individual processes behind the spatial structures of locust hopper bands. **Prés. Orale** : Fourth international conference on complex dynamical systems in life sciences: modeling and analysis, Université Ibn Zohr, Agadir, Maroc, 27 octobre 2016.
 33. J. Dkhili, K. O. Maeno, L. A. Idrissi Hassani, S. Ghaout, **C. Piou** (2016) Effects of physiological status and vegetation distribution on locust's collective movement. **Prés. Orale** : 12th International Congress of Orthopterology, Ilhéus, Brazil, 30/10 - 03/11 2016.
 34. P.E. Gay, M. Lecoq, **C. Piou** (2016) Cyclic locust invasions explained through a multi-agent model. **Poster** : 12th International Congress of Orthopterology, Ilhéus, Brazil, 30/10 - 03/11 2016.
 35. S. Cissé, S. Ghaout, A. Mazih, M. A. O. Babah Ebbe, **C. Piou** (2016) Evaluation of density thresholds of Desert locust gregarization in Mauritania. **Poster & Prés. Orale** : 12th International Congress of Orthopterology, Ilhéus, Brazil, 30/10 - 03/11 2016.
 36. M.J. Escorihuela, **C. Piou**, O. Merlin, M. A. O. Babah, S. Ghaout, F. Diakite, K. Moumene, K. Cressman, Q. Gao, A. Amazirh, S. Er-raki, M. Fontanet, M. Ferrer, S. Cissé, A. S. Benahi, J. Chirhane, M. Lazar, Y. Kerr (2017) Operational high resolution soil moisture for agricultural applications. **Poster** : International Symposium on Remote Sensing of Environment (ISRSE-37), Tshwane, Afrique du Sud, 2017-05-08/2017-05-12.
 38. **C. Piou*** (2017) Problema de la Langosta voladora en África y proposiciones para mejorar el manejo preventivo. **Prés. Orale** : Segundo taller nacional de manejo de langosta voladoras, Universidad René Gaston Moreno, Santa Cruz de la Sierra, Bolivia, 20 septembre 2017.
 39. **C. Piou** (2018) Locust research for preventive management: CIRAD's perspective. **Prés. Orale** : Launching the Global Locust Initiative (GLI) at Arizona State University, Tempe, AZ, USA, 12-14 avril 2018.
 40. V. Stefan, M.J. Escorihuela, O. Merlin, J. Chirhane, S. Ghaout, **C. Piou** (2018) Using Sentinel-3 land surface temperature to derive high resolution soil moisture estimates for desert locust management. **Poster** : European Geosciences Union General Assembly 2018, Vienna, Austria, 23-28 avril 2018.
 41. P-E. Gay, M. Lecoq, **C. Piou** (2018) Et si on modélisait les humains plutôt que les criquets? Leçons d'un modèle multi-agent pour la gestion préventive. **Prés. Orale** : Séminaire ECOBIOP, Saint Pée sur Nivelles, France, 14 mai 2018.
 42. **C. Piou*** (2018) Líneas de investigación para mejorar el manejo preventivo de langostas voladoras. **Prés. Orale** : Videoconferencia del Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria (INTA), LABINTEX-Eu, Montpellier, 15 mai 2018 [YouTube](#).
 43. **C. Piou**, E. Delay (2018) De la coopération aux structures coopératives. Première réunion du réseau ChOICE, Montpellier, France, 23 - 24 juillet 2018.
 44. M.J. Escorihuela, O. Merlin, V. G. Stefan, G. Indrio, **C. Piou** (2018) SMOS based high resolution soil moisture estimates for Desert locust preventive management. **Prés. Orale** : International Geoscience and Remote Sensing Symposium (IGARSS) 2018, Valencia, Espagne, 2018-07-22/2018-07-27. (IEEE, p. 8284-8287).
 45. M. Buoro, F. Hugon, **C. Piou**, E. Prévost (2018) Investigating demogenetic consequences of spatial dispersal on Atlantic salmon populations using an Individual-based demogenetic metapopulation model. **Prés. Orale** : International Conference on Ecological Sciences : Sfécologie 2018, Rennes, France, 2018-10-22/2018-10-25.
 46. **C. Piou**, P.E. Gay, A. Salem Benahi, M.A.O. Babah Ebbe, J. Chirhane, S. Ghaout, S. Cissé, F. Diakite, M. Lazar, K. Cressman, O. Merlin, M.J. Escorihuela (2019) Soil moisture estimates from satellite imagery to improve desert locust forecast. **Prés. Orale** : 13th International Congress of orthopterology, University

- Ibn Zohr, Maroc, 2019-03-24/2019-03-28.
47. M.F. Smiej, M. Layelmam, A. Atillah, **C. Piou**, S. Ghaout (2019) Forecasts of desert locust presence in Morocco coupling remote sensing imagery and field surveys. **Prés. Orale** : 13th International Congress of orthopterology, University Ibn Zohr, Maroc, 2019-03-24/2019-03-28.
 48. E. Trumper, D. Hunter, **C. Piou**, H. Medina (2019) Studies to improve the forecasting of the South American locust, *Schistocerca cancellata* in Argentina. **Prés. Orale** : 13th International Congress of orthopterology, University Ibn Zohr, Maroc, 2019-03-24/2019-03-28.
 49. C.N. Meynard, P.E. Gay, M. Lecoq, A. Foucart, **C. Piou**, M.P. Chapuis (2019) Climate-driven geographic distribution of the desert locust during recession periods: subspecies' niche differentiation and relative risks under scenarios of climate change. **Prés. Orale** : 13th International Congress of orthopterology, University Ibn Zohr, Maroc, 2019-03-24/2019-03-28.
 50. P.E. Gay, M. Lecoq, **C. Piou** (2019) Spatial uncertainty and structuration effects on preventive management of locust plagues: a multi-agent perspective. **Poster** : 13th International Congress of orthopterology, University Ibn Zohr, Maroc, 2019-03-24/2019-03-28.
 51. M. Kayalto, L.M. Idrissi Hassani, M. Lecoq, **C. Piou** (2019) Update of desert locust gregarization sites mapping. **Prés. Orale** : 13th International Congress of orthopterology, University Ibn Zohr, Maroc, 2019-03-24/2019-03-28.
 52. S. Cissé, S. Ghaout, A. Mazih, M.A.O. Babah Ebbe, H. Jourdan, K. Ould Maeno, N. Leménager, **C. Piou** (2019) Quantitative analysis of behaviour phase difference in locusts with the examination of spatial distribution patterns. **Prés. Orale** : 13th International Congress of orthopterology, University Ibn Zohr, Maroc, 2019-03-24/2019-03-28.
 53. M. Kayalto, L.M. Idrissi Hassani, O. Fossati, E. Mbaingone, **C. Piou** (2019) Caractérisation phytosociologique des biotopes du criquet pèlerin. **Poster** : 19 ème Colloque de Biologie de l'Insecte, Albi, France, 2019-06-26/2019-06-28.
 54. E. Delay, **C. Piou** (2019) Can some specificities of the resources encourage mutual aid? **Prés. Orale** : Biennial IASC Conference, Lima, Pérou, 2019-07-01/2019-07-05.
 55. U. Berger, F.R. Schrewe, J. López-Portillo, **C. Piou**, M.C. Wimpler, A.G. Vovides (2019) Networking via root grafts - just a whim of nature or a strategy of trees to be more resilient in stressful environments? **Prés. Orale** : 5th International Mangrove, Macrobenthos and Management Meeting (MMM5), Singapore, Singapour, 2019-07-01/2019-07-05.
 56. U. Berger, M.C. Wimpler, C. Piou, E. Delay, A.G. Vovides (2019) Individual-based modeling to discover the ecological importance of tree networks. **Prés. Orale** : Ecological Society of America (ESA) & USSEE 2019 Joint Meeting: Bridging communities and ecosystems: inclusion as an ecological imperative, Louisville, Etats-Unis, 2019-08-11/2019-08-16.
 57. **C. Piou** (2019) Démogénétique & poissons volants... 1ères rencontres de démogénétique à Enlène. **Prés. Orale** : Réseau démogénétique INRAE-Cirad, Enlène, France, 15 octobre 2019.
 58. **C. Piou*** (2019) Líneas de investigación para mejorar el manejo preventivo de langostas voladoras. **Prés. Orale** : Présentation aux directeurs de l'Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria (INTA) et du Servicio Nacional de Sanidad y Calidad Agroalimentaria (SENASA), Buenos Aire, Argentine, 24 octobre 2019.
 59. A.G. Vovides, M.C. Wimpler, **C. Piou**, T. Balke, F.R. Schrewe, J. López-Portillo, U. Berger (2020) The mangrove's roots of cooperation: network topologies under environmental stress. **Prés. Orale** : British Ecological Society, Festival of Ecology 2020, 14 - 18 Decembre 2020 en ligne.
 60. L. Marescot, M. Toure, A. Cease, E. Diouf, C. Baron, **C. Piou** (2021) Population dynamics and management of the Senegalese grasshopper: a modelling approach at the interface between nutrition ecology and landscape ecology. **Prés. Orale** : Entomological Society of America, Denver, Etats-unis, 31 octobre - 3 novembre 2021.

Vulgarisation scientifique

Articles de pages web

1. **Piou C.** (03/02/2020) Locust invasions are cyclical: African states shouldn't be caught napping. [The Conversation](#)
2. **Piou C.** (01/04/2020) Modélisation du risque d'arrivée d'essaims au Tchad au premier semestre 2020. [Billet de blog](#)
3. Foucart A., Gay P.E., **Piou C.** (08/06/2020) 2020, l'invasion du Criquet pèlerin en Afrique de l'Est : récurrence d'un phénomène historique. [Passion Entomologie](#)

Policy brief

24/02/2020 **Oxford Analytica**, *East Africa locust control will require coordination*, Oxford Analytica Daily Brief, Rédaction de la note avec un "senior analyst".
(lien)

Principales interviews liées à l'invasion de criquet pèlerin de 2020 (sur >50)

13/08/2020 **Science et Avenir**, *Interview*, Comment limiter les ravages causés par les nuées de criquets sur l'agriculture?.

21/07/2020 **L'Obs**, *Interview*, Une invasion massive de criquets pèlerins : l'autre crise qui frappe l'Afrique et l'Asie.

09/06/2020 **Radio Télévision Suisse, CQFD**, *Interview*, Sur la piste des criquets ravageurs.

03/06/2020 **Libération**, *Interview*, L'Inde dévorée par le fléau des criquets pèlerins.

03/06/2020 **The Hindu**, *Interview*, The science behind forecasting and modelling locust attacks.

16/04/2020 **Wired**, *Interview*, Africa's huge locust swarms are growing at the worst time.

15/04/2020 **RFI**, *Interview*, Une invasion hors normes de criquets pèlerins, l'autre menace qui pèse sur l'Afrique.

09/04/2020 **Reporterre**, *Interview*, L'Afrique de l'Est est envahie par des nuées de criquets pèlerins.

20/03/2020 **The Guardian**, *Interview*, Locust crisis poses a danger to millions, forecasters warn.

10/03/2020 **Carbon Brief**, *Interview*, Q&A: Are the 2019-20 locust swarms linked to climate change?.

05/03/2020 **Brut**, *Interview*, Des milliards de criquets pèlerins déciment une partie de l'Afrique, du Moyen-Orient et de l'Asie.

15/02/2020 **France Culture**, *Interview*, Criquet pèlerin en Afrique : il ne faut pas le sous-estimer, il peut s'attaquer à toute la végétation.

14/02/2020 **Radio Canada**, *Interview*, Importante invasion de criquets en Afrique de l'Est.

- 14/02/2020 **RFI**, *Interview*, Cyril Piou du Cirad réagit à l'invasion des criquets en Afrique de l'Est.
- 12/02/2020 **France Inter**, *Interview*, Cyril Piou : Il faut que la réponse aux invasions de criquets en Afrique arrive dans les six mois.
- 10/02/2020 **France Info**, *Interview*, On vous explique pourquoi l'invasion de criquets en Afrique de l'Est fait craindre une crise humanitaire et environnementale.
- 09/02/2020 **Le Parisien**, *Interview*, Invasion de criquets : On peut craindre une crise humanitaire majeure en Afrique de l'Est.
- 06/02/2020 **Journal 20:00 France2**, *Interview*, Invasions de criquets : la plaie de l'Afrique.
- 04/02/2020 **La Croix**, *Interview*, En Afrique de l'Est, l'invasion historique des «affamés volants».
- 29/01/2020 **Le Temps**, *Interview*, Contre les criquets, la prévention est la meilleure réponse.

[Interviews avant 2020](#)

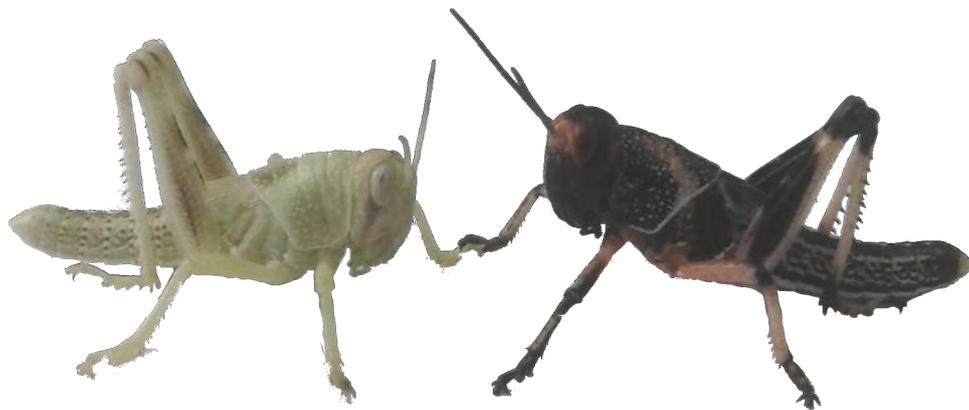
- 28/07/2014 **Midi Libre**, *Interview*, Le criquet pèlerin, un grand pilleur à l'étude.

Deuxième partie

Rapport

Chapitre 1

En guise d'introduction : prisme de lecture et questionnements



Deux larves de criquet pèlerin de stade L3 de même origine élevées en groupe (à droite) ou isolée (à gauche) (Photo : Cyril Piou)

1.1 La modélisation pour l'écologie des populations

Lorsque l'humain s'intéresse aux populations naturelles d'une espèce, que ce soit pour comprendre des mécanismes, pour les conserver, pour les exploiter ou pour éviter qu'elles pullulent il doit prendre en compte un certain nombre d'aléas et processus qui modifieront les trajectoires populationnelles et réagiront aux actions entreprises. Pour appréhender ces phénomènes, il faut accumuler des connaissances sur deux grands types de facteurs : les processus intrinsèques à l'espèce (histoires de vie, adaptations locales, capacités de migration, variabilités individuelles, etc.) et les processus extrinsèques relevant des interactions de cette espèce avec son milieu et les communautés d'organismes d'autres espèces en interaction avec elle. Comprendre ces processus et aléas relève de l'écologie des populations.

L'écologie des populations regroupe et s'appuie sur un grand nombre de disciplines des sciences naturelles. Elle mobilise des connaissances depuis les plus petites échelles d'intégration (du gène aux individus) jusqu'à des échelles spatiales et temporelles importantes (individus aux métapopulations), et qui suivant les espèces peuvent atteindre des espaces immenses. Des sciences comme l'écologie comportementale, l'étude et l'évolution des traits d'histoires de vie, la génétique des populations, la physiologie ou encore la télédétection permettent d'alimenter ces connaissances. Mais l'objectif primordial étant de décrire les variations des populations dans l'espace et le temps, elle s'appuie fortement sur la démographie, ou "dynamique des populations". Dans cette démarche scientifique de description et prévision des dynamiques de populations la modélisation a toujours joué un rôle important (e.g. Malthus, 1798; Verhulst, 1838; Lotka, 1925; Volterra, 1926).

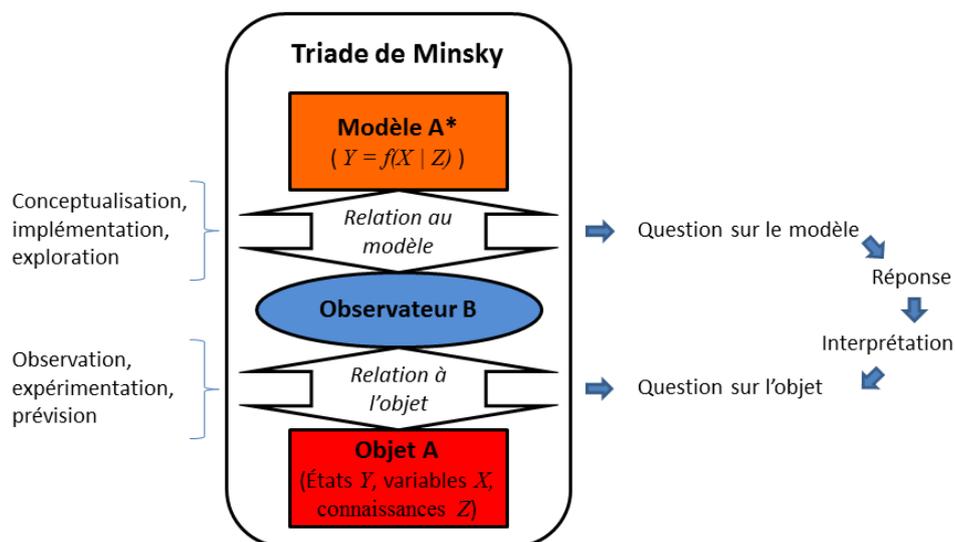


FIGURE 1.1 – Triade de Minsky permettant de définir ce qu'est un modèle (Minsky, 1965). Les activités rentrant dans les relations à gauche sont réalisées par l'observateur sur A ou A^* . La question sur l'objet motive le processus de modélisation, mais l'observateur ne pourra qu'interpréter les réponses aux questions posées au modèle pour répondre à la question sur l'objet.

Marvin Minsky (1965) propose la définition suivante pour un modèle : "Un modèle A^* d'un objet A est une entité qui permet à un observateur B de répondre à une question sur A " (Fig. 1.1). L'élément important dans cette définition est la "question" que l'on se pose sur notre système d'étude. Elle permet de justifier et sélectionner les processus représentés dans A^* et de sélectionner une méthodologie adaptée à cette question. Elle est au cœur du processus de modélisation qui permet de théoriser sur A à travers A^* . Sans cette question, la modélisation est vaine. L'intérêt de la définition de Minsky est qu'elle peut s'appliquer à de nombreux champs thématiques ou méthodologiques : depuis la carte en géographie comme modèle statique qui permet de répondre à une question du type "Où se trouve Y par rapport à X étant donné

Z ?”, à la statistique qui posera la question de “Est-ce que l’effet de X sur Y étant donné Z est significatif?”. En généralisant ces questions sous la forme “Quel est l’effet de X sur Y étant donné Z ?” on peut également résumer les modèles (A^*) comme une fonction $Y = f(X|Z)$ qui permet de comprendre ou prévoir les états Y d’un système (A) à partir d’observations d’intérêt X de celui-ci, des connaissances a priori décrites dans Z et processus connus intégrés dans $f()$.

Dans un exercice classique de démographie, la question principale est liée au devenir de la population. Cette question peut se décliner en de nombreuses sous-questions, notamment en fonction de qui a besoin d’une réponse : le gestionnaire ou le scientifique; et quel usage sera fait des éléments de réponse que le modèle amènera : une décision (ou conseil) de gestion ou une compréhension nécessaire pour un niveau plus élevé de questionnements. Par exemple, la question peut s’orienter vers tenter de prévoir des situations en lien avec des risques concernant la population (extinction, surexploitation, pullulation) afin d’orienter une action de gestion. Au contraire, certains travaux en démographie veulent comprendre comment expliquer des observations ou événements. Mais la modélisation en écologie des populations ne se limite pas aux questions démographiques. Notamment, tout un pan des compréhensions sur les distributions des populations naturelles, les dynamiques de groupes ou l’évolution des traits d’histoire de vie s’appuient sur des modèles plus ou moins théoriques. Les questions derrière ces modèles sont souvent de l’ordre de quel est l’impact de tel ou tel facteur environnemental (X pour température, vent, pédologie, communauté d’espèces ressources ou prédatrice, etc.) sur une caractéristique de l’espèce (Y pour sa fécondité, sa survie, ses capacités de migration, etc.); ou bien s’intéressent à comprendre comment les interactions inter-individuelles (X) expliquent les distributions ou mouvements de groupes (Y). On retrouve également dans ces disciplines beaucoup de modèles qui servent d’outils d’inférence (écologie statistique, e.g. Ludwig and Reynolds, 1988) ou d’outils de prévision (écologie prédictive, e.g. Mouquet et al., 2015).

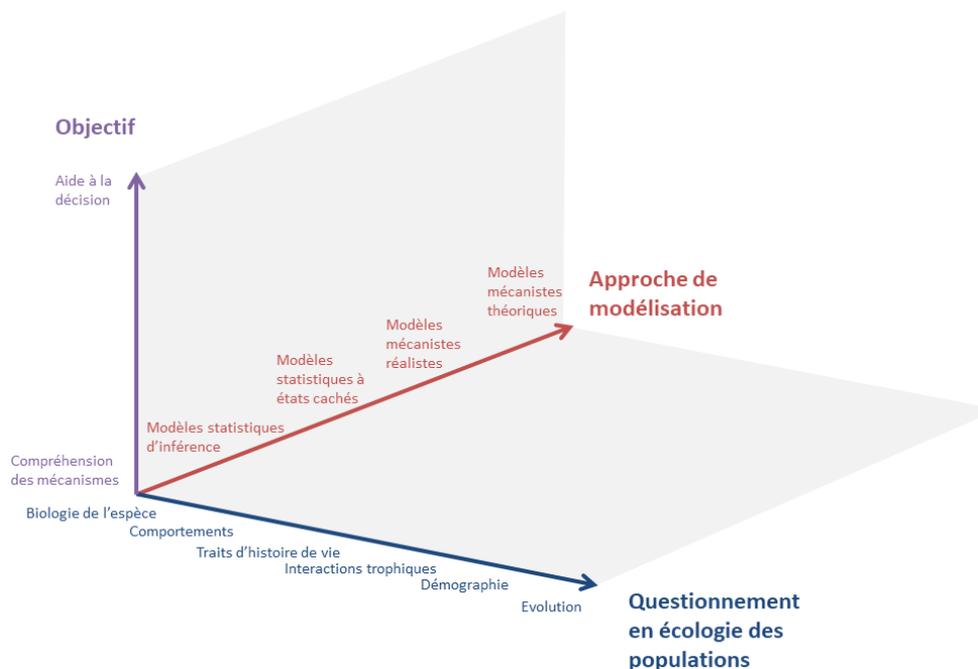


FIGURE 1.2 – Prisme de lecture en 3 dimensions pour positionner mes travaux selon trois axes : 1) les questionnements en écologie des populations (en bleu), 2) les gradients d’objectifs (en violet), 3) les approches de modélisation (en rouge).

Mes travaux en écologie des populations, depuis ma thèse, ont recouvert un grand nombre de questions en écologie des populations de plusieurs espèces. Des approches méthodologiques d’inférence ou de déduction et des modèles statistiques ou mécanistes ont été utilisés. Néanmoins,

ces travaux ont également eu des objectifs parfois très concrets afin d'apporter des éléments de réponses à des décisions de gestion. Ces différences de questionnements en écologie, d'objectifs des questionnements et de méthodologie mise en œuvre pour y répondre permettent de construire un prisme de lecture à plusieurs critères. La figure 1.2 propose un espace en trois dimensions où l'on retrouve : 1) les questionnements en écologie des populations depuis la biologie de l'espèce jusqu'à des dynamiques de populations éventuellement évolutives ; 2) les objectifs qui vont de la compréhension des mécanismes à l'aide à la décision ; et 3) les approches de modélisation qui s'étalent pour mes travaux depuis des modèles statistiques d'inférence à des modèles théoriques de simulation en passant par des modèles statistiques incluant des mécanismes dans des états cachés ou des modèle mécanistes confrontés à des données réelles pour les rendre réalistes.

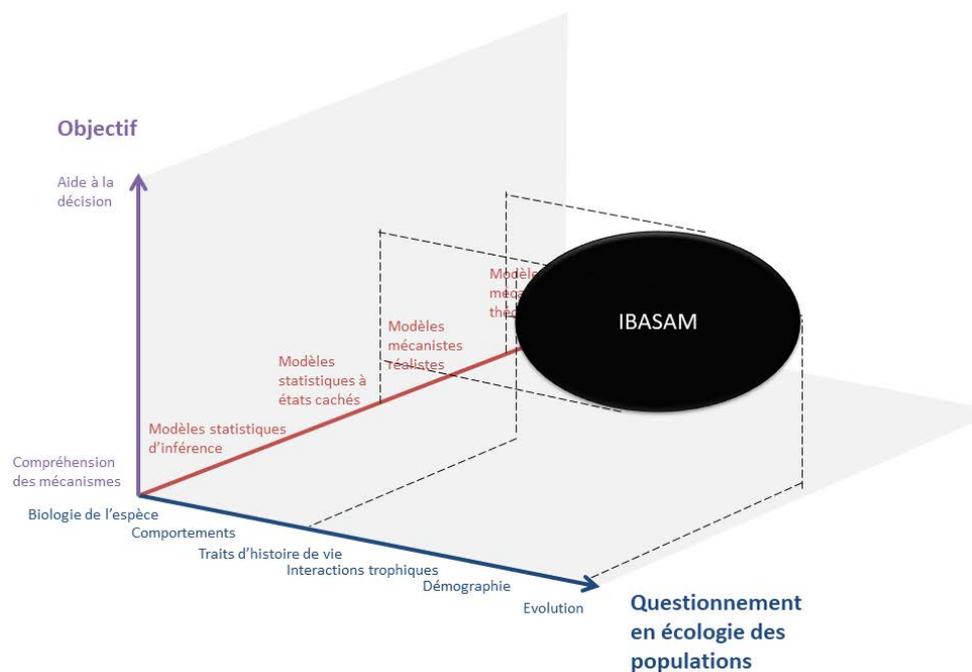


FIGURE 1.3 – Positionnement de mes travaux de postdoc sur le saumon Atlantique : le modèle à base d'agents IBASAM. Voir Fig. 1.2 pour les explications des axes.

Dans cet espace, on peut par exemple positionner mes travaux de post-doc à l'INRA de St Pée sur Nivelles sur la modélisation démogénétique des populations de saumon Atlantique, *Salmo salar* (Linnaeus, 1758). Le saumon Atlantique est une espèce de poisson anadrome qui se distribue sur l'ensemble des rivières de la côte Atlantique Nord depuis le nord du Portugal jusqu'à la Péninsule de Kola en Russie et sur la côte Est Américaine de New York au Groënland (Jensen et al., 1989). Les populations de saumon Atlantique sont localement adaptées à leur rivière d'origine (Taylor, 1991) mais des contraintes physiologiques et des exclusions compétitives avec d'autres espèces limitent leurs zones de reproduction à des rapides et bords de lacs d'eaux froides et peu profondes (Carlson and Seamons, 2008). Dans le contexte du changement climatique, des travaux de modélisation de niche prévoient en 2008 que le saumon Atlantique disparaîtrait rapidement des rivières du sud de l'Europe (Lassalle and Rochard, 2009). Néanmoins, ces travaux ne prenaient pas en compte les capacités d'adaptation évolutive et de plasticité de l'espèce, les risques liés à la partie marine du cycle de vie ni les processus de pêches qui sont souvent sélectifs et peuvent engendrer des modifications génétiques dans les populations (Thorpe et al., 1998; Hard et al., 2008). Avec ces résultats de modèles de niche, les défenseurs des barrages installés sur les rivières françaises, commençaient à se demander pourquoi devoir dépenser des millions d'euros en aménagement des barrages ou effacement de ceux-ci pour préserver les populations de poissons migrateurs si l'espèce la plus emblématique qu'est le saumon était de toute façon

vouée à disparaître ?

Encart 1.1 : La modélisation à base d'agents

La modélisation à base d'agents est une approche de modélisation qui considère que pour répondre à une question sur un système A , il y a un besoin de représenter les entités constituantes de ce système de manière explicite dans A^* . Les raisons principales justifiant qu'il faille parfois représenter ces entités de manière explicite sont : 1) lorsque les entités ont des interactions locales et que les dynamiques du système ne résultent pas d'une moyenne de l'ensemble de ces interactions ; 2) lorsque les entités ont des caractéristiques propres qui modifient leur devenir dans le temps et ainsi la dynamique globale du système dépend des distributions de ces caractéristiques propres ; 3) lorsque chaque entité du système peut, de manière différente aux autres, s'adapter à de nouvelles conditions, changer de comportement ou évoluer génétiquement au cours du temps. C'est une approche de modélisation qui a donc la volonté de laisser émerger les dynamiques à partir des interactions, spécificités et adaptations des entités ou agents plutôt que de les imposer. Par construction, la modélisation à base d'agents utilise de la simulation et les résultats des modèles ne sont interprétables qu'en analysant ces simulations. Le développement de cette approche a bénéficié des capacités calculatoires des ordinateurs à partir des années 1980, des langages orientés-objets en informatique (par exemple C++ ou Java) puis des plateformes de développement spécifiques à partir des années 2000 (par exemple Netlogo, Gamma ou Cormas). En écologie, l'approche est aussi nommée individu-centrée (individual-based en anglais). En sciences de l'information et certaines sciences sociales, cette approche est aussi nommée multi-agents. J'utilise ici le terme de modélisation à base d'agents comme synonyme pour les trois.

Pendant mon postdoctorat, sous la supervision d'Etienne Prévost, un passionné des saumons Atlantique et des statistiques Bayésienne, nous avons construit un simulateur informatique selon une approche de modélisation à base d'agents (voir encart 1.1) avec une composante de codage génétique de certains traits d'histoires de vie d'intérêt. Ce modèle, nommé IBASAM (pour Individual Based Atlantic Salmon Model) a permis de synthétiser des connaissances sur un grand nombre de processus biologiques et écologiques du saumon Atlantique. Il était stimulé par une question initiale de risque d'extinction de l'espèce (Piou and Prévost, 2012, 2013), mais a permis également de s'intéresser à l'évolution de traits d'histoires de vie sous différentes contraintes évolutives (Piou et al., 2015) et au rôle de la plasticité dans la réponse des populations aux changements climatiques (Piou and Prévost, 2013). Ces travaux se positionnent donc sur un spectre assez large du premier axe de mon prisme de lecture (Fig. 1.3). Sur l'axe des objectifs de modélisation, il a permis de couvrir autant des questions de compréhension que de conseils pour la gestion. Nous avons notamment montré le besoin de gérer au mieux et protéger les populations en rivière car c'est surtout dans cette phase du cycle de vie que les diminutions d'effectifs liés à des conditions marines qui risquent de s'empirer pourraient être compensées (Piou and Prévost, 2013). Enfin, sur le troisième axe, le modèle a été paramétré pour une grande partie des processus décrivant le cycle de vie grâce à des données d'observations d'une population sur la rivière Scorff en Bretagne. Les sorties du modèle ont notamment reproduit une douzaine de dynamiques et faits attendus observés sur cette rivière, ce qui confère à IBASAM un statut de modèle "réaliste" plutôt que purement théorique (Piou and Prévost, 2012).

Dans le chapitre 2 j'utiliserai ce type de positionnement pour expliquer l'utilisation d'approches empiriques et de modélisation pour traiter d'un sujet où le dénominateur commun n'est pas une méthode ou une théorie mais la gestion d'insectes qui peuvent poser de graves problèmes : les locustes.

1.2 Les problématiques scientifiques et techniques posées par les locustes

Les locustes regroupent un ensemble polyphylétique d'espèces de criquets de la famille des Acrididae (Orthoptera) qui présentent deux caractéristiques (Pener and Simpson, 2009) : 1) la capacité de générer de temps en temps (lors de pullulation) des bandes larvaires ou des essaims d'adultes ailés qui contiennent des millions d'individus migrant en masse ; 2) une plasticité phénotypique nommé polyphénisme de phase qui permet à un même génotype de répondre différemment à la densité en modifiant les comportements, la morphologie, l'anatomie, la coloration, la physiologie, le cycle de vie, la fécondité, la reproduction, ou l'écologie chimique. La première caractéristique se spécifie dans le fait que les mouvements de groupes soient coordonnés mais elle est une résultante des changements de comportement induits par le polyphénisme de phase de la phase solitaire à basse densité vers la phase grégaire à haute densité. C'est lors des migrations en masse que les essaims et bandes larvaires deviennent problématiques pour les humains. Le grand nombre d'individus dans ces bandes larvaires et essaims cause des dommages sur les pâturages et cultures. Les coûts économiques, environnementaux et humains peuvent être dramatiques pour les pays touchés (revue par Zhang et al., 2019).

Les espèces de criquets pullulant sans générer de modification comportementale claire mais ayant des modifications morphologiques ou physiologiques en réponse à la densité sont également parfois appelées locustes (Song, 2011). Des débats existent sur l'appartenance ou non de certaines espèces à cette dénomination de locustes, qui de toute façon n'a pas de base génétique unique (Ayali, 2019). Mais ce qui est sûr c'est qu'il existe un gradient entre les espèces exprimant partiellement une plasticité en réponse à la densité et quelques espèces qui présentent toutes les modifications entre les deux phases solitaires et grégaires. Le criquet pèlerin, *Schistocerca gregaria* (Forskål, 1775) et le criquet migrateur *Locusta migratoria* (Linnaeus, 1758) sont souvent qualifiés d'espèces "modèles" des locustes présentant toutes ces caractéristiques. La transformation phasaire des solitaires vers les grégaires est appelée "grégarisation". Pour ces deux espèces (*L. migratoria* et *S. gregaria*) la grégarisation comportementale met quelques heures à s'exprimer, mais il faut plusieurs générations pour avoir l'ensemble des caractéristiques exprimées en phase grégaire. Les individus se comportant comme grégaires mais n'ayant pas encore tous les autres traits grégaires sont généralement appelés "transiens" (Zolotarevsky, 1929).

Avant la découverte, il y a un siècle, du polyphénisme de phase des locustes par Sir Boris Uvarov (Uvarov, 1921) les deux phénotypes étaient considérés comme des espèces séparées. Pour le genre *Locusta* par exemple, les descriptions parlaient de *Locusta migratoria* pour la phase grégaire et *Locusta danica* pour la phase solitaire. La proposition d'Uvarov a été présentée comme une "théorie des phases" et a rapidement été étendue à d'autres espèces de locustes (e.g. Faure, 1932). À partir de cette compréhension, une évidence est apparue : il faut contenir les populations de locustes à leur densité basse dans les zones initiales de reproduction pour éviter d'avoir des essaims dévastateurs des cultures. Pour certaines espèces, ces zones de reproduction et de départ d'essaims ont été identifiés et un système de gestion préventive a pu être rapidement mis en place, comme pour *L. migratoria* en Russie et *Nomadacris septemfasciata* (Audinet-Serville, 1838) en Afrique de l'Est (Hemming et al., 1979; Bahana and Byaruhanga, 1999). Pour les autres espèces de locustes, les ravages causés ont continué à être particulièrement dévastateurs pour les populations humaines sur la première moitié du XXème siècle, notamment en Afrique de l'Est entre 1950 et 1963 à cause du criquet pèlerin (Waloff, 1966), ou jusqu'en 1954 en Amérique du Sud avec *Schistocerca cancellata* (Serville, 1838), le locuste Sud-Américain (Gastón, 1969).

Après la proposition de la "théorie des phases", des centres de recherche dédiés à cette problématique vont mettre en place un grand nombre de travaux pour mieux comprendre les conditions écologiques menant les populations de criquets à se multiplier jusqu'à arriver à la transformation phasaire. Dans les années 1945-1965 de nombreux travaux de terrain de l'Anti-Locust Center de Londres dirigé par Uvarov permettent de comprendre les dynamiques de populations du criquet pèlerin, en particulier en Afrique de l'Est (e.g. Waloff, 1946, 1963a; Ellis and

Ashall, 1957). Ces travaux comprennent comment *S. gregaria* se concentre dans certains types d'habitats, quelles migrations ont généralement lieu au cours de l'année, quels sont les conditions de reproduction, etc. Des travaux en laboratoire permettent également de mieux comprendre les conditions optimales de développement (e.g. Albrecht, 1955; Hamilton, 1950) et les conditions menant aux modifications comportementales, premières étapes dans la grégarisation (e.g. Ellis, 1956, 1959). Grâce à ces compréhensions, une mise en œuvre de stratégie préventive contre le criquet pèlerin voit le jour en Afrique et Asie à partir des années 1960 (Magor et al., 2008). Des études similaires de terrain et une compréhension globale des mécanismes de pullulation de *S. cancellata* en Argentine permettent également une stratégie préventive (Gastón, 1969). D'autres locustes sont également gérés de manière préventive à partir des années 1960-1970 sur la base de compréhension de leur écologie (e.g. *Chortoicetes terminifera* en Australie, Hunter, 2004). Dans ces mêmes années, le développement de pesticides très efficaces en terme de mortalité des insectes (mais aussi très nocifs pour l'environnement) et le développement des traitements aériens ont permis à ces stratégies préventives de devenir efficaces (Zhang et al., 2019).

La gestion préventive des locustes est d'un principe assez simple : elle consiste à identifier les populations de criquets commençant à "grégariser" et réduire ces populations avant qu'elle ne causent des dégâts importants, généralement hors des zones de multiplication et grégarisation (Magor et al., 2008). Néanmoins, comme illustré dans la mise en place graduelle de cette stratégie de gestion au milieu du XXème siècle, elle repose sur plusieurs besoins de connaissances : comment se développent les locustes, comment migrent-ils, comment changent-ils de comportement et comment se reproduisent-ils. L'écologie des populations permet d'apporter des éléments de réponses à ces grandes questions démographiques. Uvarov (1921) avait identifié que pour pouvoir mettre en place une gestion préventive, il fallait localiser les zones de reproduction et grégarisation des locustes. Mais, pour certaines espèces, ces lieux de reproduction ou grégarisation varient dans le temps et l'espace. C'est le cas notamment du criquet pèlerin (Hemming et al., 1979). On estime qu'il peut grégariser sur des aires éparpillées entre la Mauritanie et l'Inde sur plus de 1 million de km². Il faut donc comprendre les facteurs environnementaux qui favorisent la reproduction et la grégarisation. Il faut ensuite savoir à partir de quelles densités les populations peuvent poser un risque de grégarisation et donc être traitées localement. Et finalement, les techniques de traitement n'étant pas toutes de la même efficacité, le niveau de mortalité minimum nécessaire à ces traitements doit être connu. Ainsi, les connaissances nécessaires à la mise en place d'une gestion préventive peuvent se résumer sous trois grandes questions de **recherches appliquées** :

- A.1 où et quand peuvent arriver les changements de comportement de la grégarisation ?
- A.2 quelles tailles de population ou densité peuvent mener à ces changements de comportement ?
- A.3 quelles réductions de population doivent être effectuées pour éviter le risque d'impact sur l'agriculture ?

Pour alimenter ces questions appliquées, des recherches plus fondamentales et des questions plus précises émergent. Pour mieux appréhender la question A.1, il est notamment nécessaire de comprendre le rôle de la végétation, des différentes espèces végétales trouvées dans les milieux de reproduction et grégarisation et des interactions qu'ont les criquets avec celles-ci pour évaluer comment elles favorisent la grégarisation. Les dynamiques de populations sont aussi fortement dépendantes des migrations. Dans le cas des locustes, il est important de comprendre comment les solitaires se déplacent et parfois se regroupent. Comprendre comment les grégaire migrent est également important pour anticiper les moments où ils vont envahir les milieux cultivés hors des zones de reproduction ou grégarisation. Et finalement, les processus de contrôles mis en place dans la gestion préventive peuvent avoir un effet sur les dynamiques de population, en particulier si les niveaux de traitements sont efficaces (en réponse à la question A.3). Mais les efforts de gestion varient dans le temps et entre pays en fonction de la perception des risques. Il y a donc toute une réflexion à avoir sur les dynamiques rétroactives de la gestion sur les dynamiques de populations. D'autres questions peuvent émerger, mais ces trois thèmes de re-

cherches impliqués dans le risque de pullulation des locustes résument le type de questions liés aux **facteurs environnementaux** :

- B.1 quels sont les liens plantes-insectes favorisant la multiplication et la grégarisation ?
- B.2 quels sont les facteurs influençant les migrations des solitaires vers des endroits où ont lieu la grégarisation et les migrations des grégaires hors de ces lieux ?
- B.3 comment la perception sociétale et les efforts de gestion influencent les dynamiques de populations des locustes ?

A un niveau encore un peu plus fondamental, des connaissances sont également nécessaires pour identifier les processus propres aux locustes et à leur polyphénisme de phase. D'un point de vu comportemental et physiologique, pour répondre à la question A.2 il est par exemple nécessaire de comprendre comment les locustes perçoivent leurs congénères et procèdent au changement de phase. Dans les processus de migrations évoqués dans la question B.2, les comportements individuels et de mouvements collectifs sont également à l'oeuvre et nécessitent des compréhensions approfondies, notamment pour expliquer et prévoir les mouvements de groupes caractéristiques des essaims et bandes larvaires des locustes. Ainsi, des questions de recherche qui s'intéressent aux traits comportementaux, physiologiques et d'histoires de vie liés au polyphénisme de phase stimulent également des recherches sur les **facteurs intrinsèques** :

- C.1 quels sont les mécanismes modifiant les traits comportementaux, physiologiques et d'histoire de vie en réponse à l'augmentation de densité ?
- C.2 quels sont les mécanismes de mise en mouvement de groupes et de conservation de la direction prise par le groupe ?

Une fois ces mécanismes identifiés, il est également intéressant de comprendre les processus évolutifs derrière ces caractéristiques. Comprendre les mécanismes d'expression des caractéristiques du polyphénisme de phase peuvent amener légitimement à se questionner sur les mécanismes de transmission de ces traits entre générations, que ce soit de manière génétique ou épigénétique. Une approche basée sur le succès reproducteur des individus peut ensuite essayer d'évaluer les avantages et contraintes évolutives des caractères exprimés dans chacune des deux phases. Cela peut également alimenter la compréhension de comment certaines espèces de criquets ont développé ce polyphénisme de phase, alors que d'autres moins ou pas du tout. Deux questions de recherches générales sur l'**évolution du polyphénisme** de phase ressortent donc :

- E.1 quels sont les mécanismes de transmission inter-générationnels des caractères exprimés par le polyphénisme de phase ?
- E.2 quels sont les avantages évolutifs de l'expression des traits des solitaires et des grégaires dans leurs conditions de densité respectives ?

Ces dix questions répertoriées par niveaux d'objectifs (appliqués pour A, plus fondamentaux pour B, C et E) et par facteurs (environnementaux pour B, intrinsèques pour C et évolutifs pour E) ne sont pas exhaustives. Les recherches sur les locustes s'étendent à de nombreux autres champs disciplinaires qui peuvent poser d'autres questions (elles auraient pu être les questions "D", absentes ici). Les questions listées ci-dessus sont celles qui ont motivé mes recherches depuis 2010 et motiveront principalement encore celles que je compte mener dans les années à venir. Ces questions peuvent également se retrouver dans l'espace de lecture de mes travaux sans l'axe de modélisation (Fig. 1.4).

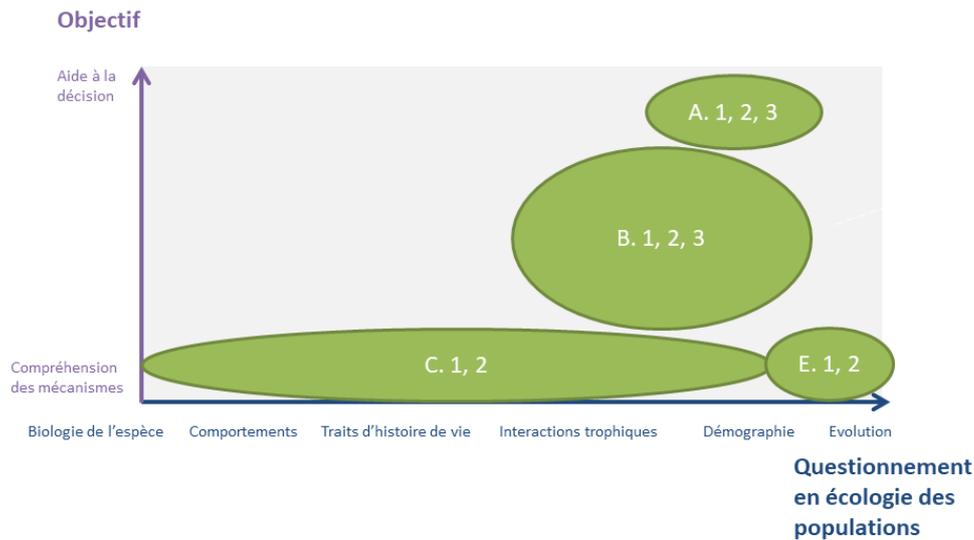


FIGURE 1.4 – Positionnement des questions de recherches sur les locustes dans le prisme de lecture de mes travaux sur deux des trois axes : 1) les questionnements en écologie des populations (en bleu), 2) les gradients d'objectifs (en violet). (Voir texte pour les questions)

Dans le chapitre 2 je me réfère à ces questions par leurs numéros à travers la présentation de certaines actions de recherches menées depuis 2010. J'organise la présentation de ces actions de recherches sur trois grandes lignes qui répondent partiellement à ces questions : 1) les dynamiques de populations de locustes et la prévision du risque (correspond principalement aux questions A et B) ; 2) les comportements de mouvements collectifs des locustes (correspond à la question C.2) ; et 3) le polyphénisme de phase et son évolution (correspond aux questions C.1 & E). Je ne peux pas couvrir tous les travaux menés depuis 2010 dans ces 3 parties, donc je me focalise sur les questions traitées avec des approches de modélisation en lien avec l'écologie des populations des locustes. Dans le chapitre 3, je précise comment les projets en cours et à venir pourront permettre de compléter les connaissances sur ces différentes questions en gardant la même première grande ligne du chapitre 2 mais en regroupant les deux suivantes. En chapitre 4, je discute des approches méthodologiques et conclue sur les avantages d'une approche "multi-points de vue" en écologie des populations.

Je vous propose de découper cet Encart 1.2 et de vous en servir de marque-page pour suivre la suite du document si vous lisez sur papier. Si vous lisez sur pdf, vous pouvez cliquer sur les numéros de questions pour revenir à sa définition.

Encart 1.2 : Marque-page détachable - Rappel sur les questions

- A.1 où et quand peuvent arriver les changements de comportement de la grégarisation ?
- A.2 quelles tailles de population ou densité peuvent mener à ces changements de comportement ?
- A.3 quelles réductions de population doivent être effectuées pour éviter le risque d'impact sur l'agriculture ?
- B.1 quels sont les liens plantes-insectes favorisant la multiplication et la grégarisation ?
- B.2 quels sont les facteurs influençant les migrations des solitaires vers des endroits où ont lieu la grégarisation et les migrations des grégaire hors de ces lieux ?
- B.3 comment la perception sociétale et les efforts de gestion influencent les dynamiques de populations des locustes ?
- C.1 quels sont les mécanismes modifiant les traits comportementaux, physiologiques et d'histoire de vie en réponse à l'augmentation de densité ?
- C.2 quels sont les mécanismes de mise en mouvement de groupes et de conservation de la direction prise par le groupe ?
- E.1 quels sont les mécanismes de transmission inter-générationnels des caractères exprimés par le polyphénisme de phase ?
- E.2 quels sont les avantages évolutifs de l'expression des traits des solitaires et des grégaire dans leurs conditions de densité respectives ?

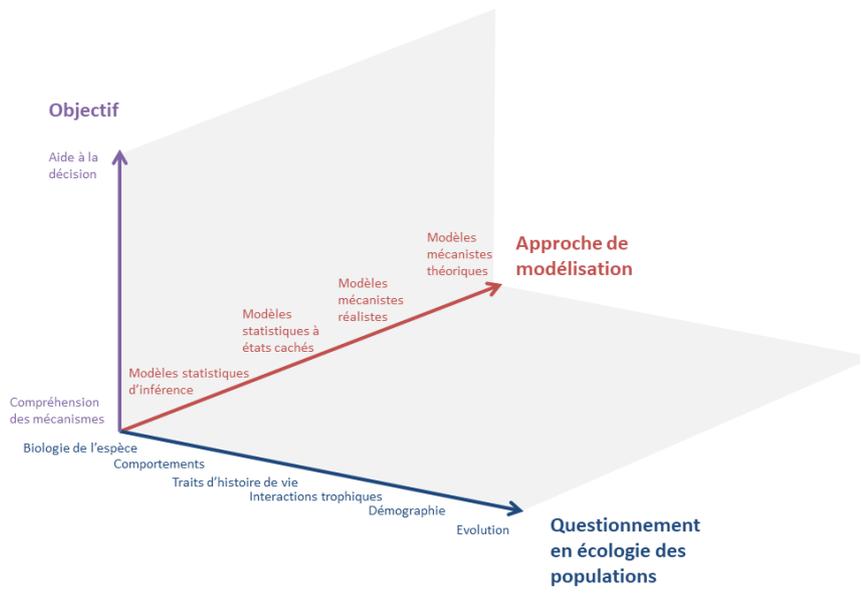


FIGURE 1.5 – Rappel (marque-page) : prisme de lecture en 3 dimensions.

Chapitre 2

Contributions depuis 2010

```

      8      8
      7      . . . .
      .      .
      Z      . .
      .      .
      +.     ?
      .N.M
      .      NM MM M
MM.      MM?MMMM?
.MM      =MZMMMMM
,MM      ,.MMMMMD.
NM      MMMZ.MMMM
.DMM    ..+MMM.+MMMM
. MM=   MMMM..
      IMM=M.M M.,$ M.
      .MMSID, MM.MMM.M .MMM
.O .MMDM .MMM= . O NM.
.= . = = MZMMM ??
D..   .. M.      M.
      M-M
      Z
      ~
      IO .M      =~ 7.

```

un criquet encodé...

2.1 Dynamiques de populations de locustes et prévision du risque

2.1.1 Des modèles pour améliorer la prévision du risque

Notion de risque et objectifs de modélisation

Le risque peut être défini comme l'effet de l'incertitude sur un objectif (International Standard Organization (ISO) standard 31000 :2009). Lorsque l'incertitude se résume à la probabilité d'occurrence d'un événement indésirable qui mène à des pertes, le risque peut se quantifier par la multiplication de la probabilité de l'évènement (α) et les pertes (sur l'objectif x) qu'il provoque :

$$\text{Risque}(\alpha, x) = P(\alpha) \times \text{Pertes}(x|\alpha) \quad (2.1)$$

Cette définition mathématique (aussi nommée "Valeur attendue" ou "Facteur de risque") permet, pour les risques environnementaux où la quantification des pertes est difficile et variable, de se focaliser surtout sur la partie probabilité de l'occurrence de l'évènement indésirable. Un cadre probabiliste s'impose donc lorsque l'on essaye de prédire un risque. Un cadre probabiliste permet d'éviter des interprétations subjectives d'une source d'information menant à une prédiction. Aussi, un cadre probabiliste permet d'inclure des sources d'informations diverses à travers des modèles statistiques exprimant la probabilité de l'évènement à contrôler.

Dans le cadre de la lutte antiacridienne (la gestion des pullulations de criquets de la famille des Acrididae), l'évènement indésirable général est une recrudescence des populations acridiennes qui mènerait à des pertes agricoles importantes. La lutte préventive a bien l'objectif d'essayer de diminuer ce risque en diminuant la probabilité d'atteindre des niveaux de populations générant des essaims qui feront des migrations incontrôlables. Mais pour réaliser cette diminution de niveau de population, il faut d'abord trouver ces populations.

Dans ce contexte, l'évènement indésirable est la grégarisation ou par défaut la présence de population transiens ou grégaire. La question des gestionnaires est de savoir "où envoyer des équipes de prospection ?" Des cartes pour orienter ces équipes et ainsi aider à diminuer le risque doivent présenter la probabilité d'occurrence des populations de criquets dans l'espace et pour une période à venir. Les modèles à développer tenteront donc de répondre à "où et quand peuvent arriver les changements de comportement de la grégarisation ?" (Question A.1)

État de l'art en 2010

A mon arrivée au Cirad, un projet financé par la Commission de Lutte contre le Criquet Pèlerin en Région Occidentale (CLCPRO, commission de l'Organisation des Nations Unis pour l'Alimentation et l'Agriculture : la FAO) à partir du Fond Français pour l'Environnement Mondial (FFEM) était en cours. Les partenaires du projet attendaient le développement d'une méthodologie pour la mise en place de modèles de prévision qui permettraient d'orienter les équipes de prospection sur le terrain à la recherche de criquet pèlerin. Trois grands types d'approches dans la littérature scientifique pouvaient aider à développer ce genre d'outils.

La première catégorie correspondait à ce que les collègues appelaient "biomodèles" (Launois, 1984; Lecoq, 1988; Launois and Lecoq, 1990) qui étaient généralement intégrés à des systèmes d'informations géographiques couplant des données d'origines diverses (météorologiques, satellitaires, distribution des espèces, etc). Ces modèles établissaient des prévisions sur la base de règles élaborées à partir des connaissances écologiques et biologiques des espèces de locustes. Un modèle sur le criquet Sénégalais, *Oedaleus senegalensis* (Krauss, 1877) était notamment encore utilisé au Sahel (Axelsen et al., 2009; Axelsen, 2009; Maiga et al., 2009). Mais les tentatives de biomodèles pour le criquet pèlerin (Launois, 1995) n'avaient pas été concluantes.

La deuxième catégorie d'études dans la littérature présentait des modèles mécanistes avec des approches diverses. Les travaux du groupe de Robert Cheke (Cheke and Holt, 1993; Holt and Cheke, 1996; Tratalos et al., 2010), permettait notamment de comprendre les processus importants à représenter dans les dynamiques de populations. Des modèles avaient été développés sur la base de mesures en laboratoire pour prévoir les temps de développement local des œufs

ou larves (Reus and Symmons, 1992). Le “Desert Locust Information Service” (DLIS) de la FAO utilisait ces modèles ainsi que des modèles de prévision de déplacements d’essaims (Cressman, 2008), mais n’avait pas d’outils intégrateurs permettant une cartographie des risques pour orienter les équipes de terrain.

La troisième catégorie d’études utilisait de l’imagerie satellitaire. Une série d’études couplant imagerie satellitaire et observations de terrain avaient permis d’illustrer le rôle de la structure spatiale de la végétation sur les dynamiques de grégarisation (Despland, 2003; Despland et al., 2004). Des études discutaient de la possibilité de caractériser des habitats végétalisés du criquet pèlerin à partir d’indices de végétation comme le Normalized Difference Vegetation Index (NDVI) (Tratalos and Cheke, 2006). Dans cette optique, un indicateur de verdissement de la végétation avait été développé à partir du NDVI (Pékel et al., 2010) et était utilisé par les chargés d’information de la gestion acridienne des pays affectés par le criquet pèlerin. Ce produit, ainsi que des images satellitaires de pluviométrie (Joyce et al., 2004) étaient utilisés pour orienter les prospections.

L’utilisation de l’imagerie satellitaire pour évaluer les conditions environnementales de développement de populations de criquet pèlerin était une technique déjà mise en place par la FAO et présente dans la littérature scientifique depuis les années 1970 (Pedgley, 1972). D’une manière plus générale, les images satellites étaient surtout utilisées pour la surveillance des habitats de trois espèces : le criquet pèlerin, le criquet australien *Chortoicetes terminifera* (Walker, 1870), et le criquet migrateur mais généralement sans modèle transformant l’information satellitaire en niveau de risque (voir notre revue dans Latchininsky et al., 2016). Des approches de modélisation intégrant ces données étaient donc bienvenues.

Méthodologie reliant données de terrain et satellitaires

Dès 2011, avec les collègues du projet CLCPRO-FFEM (notamment Valentine Lebourgeois, géomaticienne en CDD dans l’équipe), nous avons choisi d’avoir une approche statistique et probabiliste de la prévision de présence du criquet pèlerin. Nous avons mis en place une méthode de couplage des données issues de la télédétection et des prospections de terrain. Le principe est resté dans les études suivantes : il s’agit d’expliquer avec des modèles statistiques la présence ou l’absence de criquets au moment de la prospection avec des variables composites de l’état des habitats environnant la prospection dans l’espace et le temps. Le modèle statistique, une fois ajusté et validé, peut servir d’outils de prévision par extrapolation en donnant une probabilité de présence.

La première étude, dans le cadre du projet CLCPRO-FFEM portait sur deux zones pilotes de Mauritanie. La méthodologie statistique choisie était d’utiliser des régressions logistiques qui permettent d’expliquer des observations de présence ou absence avec une fonction de lien logit transformant cette information binaire en probabilité. Les informations sur les prospections étaient répertoriées dans une base de données structurée depuis les années 1980. Mais la disponibilité des informations satellitaires et l’élimination des périodes où circulaient des essaims (les relations criquet-environnement sont différentes et ne sont plus dans un contexte de gestion préventive) nous ont forcé à nous concentrer sur les données de 2005 à 2009 (2915 points sur les deux zones pilotes). A partir du NDVI, nous avons développé des indicateurs 1) de proportion d’habitat couvert par de la végétation et structure à grande échelle, 2) de quantité de végétation à différentes échelles spatiales, et 3) de dynamique de la végétation à des échelles spatiales réduites mais suivant différents intervalles de temps. Ces indicateurs ont été proposés sous différentes combinaisons dans les modèles de régression logistique avec une approche de type “brute-force” où toutes les combinaisons étaient testées. A l’aide d’un critère d’information basé sur la proposition d’Akaike (Bozdogan, 1987) nous avons pu montrer l’importance des variations de la couverture végétale dans les zones désertiques pour prédire la présence de criquets pèlerins solitaires. Notamment, les observations de présence étaient bien expliquées par une augmentation du NDVI un mois et demi avant la prospection. La méthodologie pouvait donc servir à anticiper l’observation de criquets pèlerins. Les résultats de ces travaux sont présentés dans

Piou et al. (2013).

Grâce à des financements Cirad, j'ai pu continuer ce travail en 2012 avec Ahmed Salem Benahi (du Centre National de Lutte Antiacridienne de Mauritanie) en stage avec nous pour quelques semaines, puis en 2013 avec un an de postdoc de Thibaud Rigot. Dans les deux cas, l'objectif a été d'étendre spatialement l'étendue des données et analyses. Thibaud Rigot a amélioré la méthode statistique en incluant des effets d'autocorrélations spatiales et nous avons pu observer qu'il était important de considérer la différence solitaire ou transiens/grégaire dans la présence de criquet mais qu'il était difficile d'améliorer les prévisions sur cette séparation.

En 2014-2015, lors d'une expertise pour le Centre Royal de Télédétection Spatiale du Maroc (CRTS), je me suis rendu compte que les échelles de prédictions spatiales et temporelles sur lesquelles nous travaillions étaient trop fines pour certains gestionnaires. J'ai dû reprendre la méthodologie en incluant des variables construites différemment. A la demande du CRTS, j'ai aussi inclus des variables de température et pluie. J'ai développé le modèle sur les données du Maroc de 2005 à 2013 (5583 points) et amélioré encore la méthode statistique en utilisant des forêts d'arbres décisionnels qui s'avèrent meilleurs prédicteurs que des modèles linéaires généralisés. A travers ces analyses, j'ai observé qu'il fallait représenter les dynamiques temporelles de développement de populations pour pouvoir prédire correctement la présence des transiens/grégaires. Ainsi, le modèle est devenu un couplage de deux modèles : un utilisant exclusivement les images satellitaires mais ne permettant pas de discerner entre présence de solitaires et présence de transiens/grégaires ; et l'autre utilisant également des données récentes de prospections pour pouvoir donner une estimation de risque de présence de transiens/grégaires. Les taux d'erreurs de ce double modèle n'étaient pas faroucheux (entre 20 et 45% d'erreur). Néanmoins, la plateforme de dissémination des prédictions du modèle du CRTS est opérationnelle depuis 2016 et utilisée par le Centre National de Lutte Antiacridienne d'Aït Melloul, à Agadir au Maroc.

En 2015-2017, dans le cadre du projet SMELLS financé par l'Agence Spatiale Européenne, avec les collègues de l'isardSAT, du CESBIO et de 4 centres anti-acridien (Algérie, Mali, Mauritanie et Maroc), nous avons développé et validé sur le terrain un nouveau produit de télédétection d'estimation de l'humidité du sol à 1km de résolution à partir d'une désagrégation de l'information du capteur SMOS (Soil Moisture and Ocean Salinity) à 40km de résolution (Escorihuela et al., 2018). L'humidité du sol étant un facteur clé dans l'oviposition, la survie des œufs (Hunter-Jones, 1964) et la croissance de la végétation, cet indicateur était important à rajouter au panel d'outils de télédétection dans la gestion préventive du criquet pèlerin. Avec ce nouvel indicateur, nous avons pu également continuer à développer des modèles statistiques couplant les données de prospections des 4 pays entre 2010 et 2016 (28565 points) aux conditions environnementales pouvant expliquer la présence/absence de criquet pèlerin. Nous avons pu montrer la possibilité d'anticiper de presque un mois la capacité de prévision des modèles en utilisant l'humidité du sol par rapport à la végétation. Les résultats de ces travaux sont dans Piou et al. (2019, tiré à part N°1).

Le rôle de la modélisation dans la prévision du risque acridien

Si l'on lit sous la forme $Y = f(X|Z)$ (voir 1.1) les modèles réalisés dans cette thématique, Y est la probabilité de présence de criquet pèlerin, X sont les conditions environnementales estimées à partir d'images satellitaires, et Z regroupe les connaissances de l'écologie de l'espèce. La fonction $f()$ représente ici des modèles de régression logistique ou des forêts d'arbres décisionnels. Les techniques de développement et d'ajustement de ces modèles ont eu à faire avec des quantités importantes de possibilités de variables X et des bases de données de plus en plus importantes. De ces dix années d'expériences sur la thématique j'identifie deux difficultés majeures dans ce genre de travaux : i) les jeux de données sont énormes à manipuler (Millions de pixels d'information satellitaire et jusqu'à plusieurs dizaines de milliers de points de prospections), ii) inclure trop de complexité dans les modèles rend la tâche ingérable. Ainsi, il faut faire attention à ce que les temps de calculs et les limites de mémoires des ordinateurs ne deviennent rapidement des goulots d'étranglements pour le développement des modèles. Les projets à venir devront améliorer $f()$,

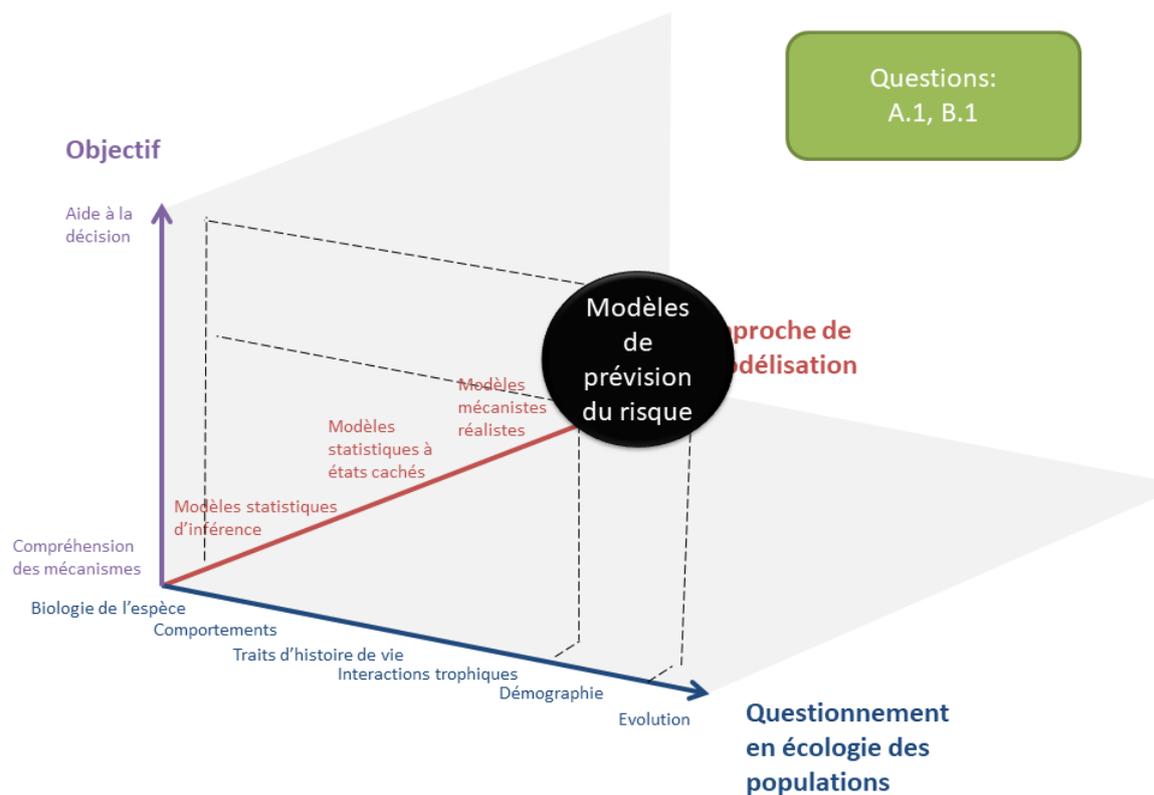


FIGURE 2.1 – Positionnement des travaux de modélisation pour la prévision du risque de présence du criquet pèlerin dans le prisme de lecture à trois axes (voir Fig. 1.2 pour la définition des axes). Les questions sont d’ordre démographique et éventuellement d’interaction trophique avec la végétation. Elles rentrent dans les questions A.1 et B.1 (voir questions section 1.2). L’objectif est de pouvoir aider à la décision d’envoyer des équipes de prospection sur le terrain. Les modèles réalisées utilisent des approches statistiques ajustées sur des données satellitaires et de terrain qui servent ensuite en extrapolation pour générer des prévisions.

notamment en incluant plus de connaissances dans Z mais en faisant attention à ces tailles de X et Y .

La figure 2.1 reprend le prisme de lecture présenté en introduction pour positionner les travaux réalisés sur la prévision du risque de présence du criquet pèlerin. La section 3.2.1 du chapitre 3 présente les améliorations et projets à venir. Mais une analyse critique des travaux réalisés peut déjà être présentée ici. Tout d’abord, la représentation de présence/absence de criquet dans les modèles (le Y des modèles) n’est qu’une partie très simpliste de la représentation des dynamiques de populations. Cette simplicité permet de développer des modèles opérationnels, mais elle montre aussi ses limites : la différence de prévision entre présence de solitaire ou présence de transiens/grégaire est très difficile à ajuster. C’est pour tenter de résoudre cette limite que des modèles représentant les processus à travers des états cachés devront être développés (Véran et al., 2015). Le récent recrutement dans notre équipe de Lucile Marescot comme chercheuse sur cette thématique (Fig. 3.1) devrait pouvoir faire avancer ces développements. Une autre option est de revenir vers des modèles partant des mécanismes populationnels pour représenter les dynamiques et évaluer ensuite le risque de grégarisation localisé. Cette approche est en cours de développement dans le projet ANR-JCJC PEPPER (voir section 3.2.2).

Les modèles développés peuvent se rapprocher des modèles de distribution d’espèce et profiter des avancées réalisées sur ce genre de modèles (e.g. Araújo and New, 2007; Dormann et al., 2007). Néanmoins, l’aspect dynamique des relations établies profère à ces modèles leurs propres

spécificités et pourrait générer une littérature propre à la distribution spatio-temporelle de certaines conditions démographiques d'une espèce.

D'autre part, la question sur le système de gestion est de savoir "où envoyer des équipes de prospection?" alors que la question à laquelle tentent de répondre ces modèles est "où et quand peuvent être observées des populations de criquet pèlerin?". L'approche probabiliste permet de relier les réponses à cette question aux prévisions du modèle dans un cadre de prévision du risque. Mais ces modèles n'intègrent pas encore les coûts potentiels à visiter ou ne pas visiter un site, les potentiels coûts si une grégarisation n'est pas contrôlée à son état initial ou encore les pertes agricoles qui pourraient advenir si une résurgence venait à arriver à la suite d'un mauvais choix de prospection. Ce genre d'intégration deviendra nécessaire dans un système préventif de plus en plus coûteux et nécessitant la rationalisation de ses moyens.

Finalement, avec le développement de ces modèles nous avons également pu renseigner ou corroborer à l'échelle des populations des mécanismes de la biologie et l'écologie du criquet pèlerin connus à l'échelle individuelle. Le rôle de la végétation dans le choix des sites de pontes et les processus de croissances et survie est évident et avait déjà été vérifié (voir également la sous-section suivante 2.1.2). Mais le rôle de l'humidité du sol n'avait pas été vérifié à l'échelle populationnelle. Ce genre de travaux de modélisation devraient donc pouvoir améliorer encore nos connaissances sur l'écologie du criquet pèlerin.

2.1.2 Le rôle de la végétation dans la grégarisation

Questions de grégarisation en interaction avec les plantes

Comme expliqué ci-dessus (Section 1.2), en parallèle à la question A.1 ("où et quand peuvent arriver les changements de comportement de la grégarisation?"), il faut identifier les densités de populations de locustes menant à la grégarisation pour pouvoir identifier les populations à contrôler ou non. Cette question A.2 ("quelles tailles de population ou densité peuvent mener à ces changements de comportement?") a stimulé beaucoup de recherches sur la relation entre les plantes et les comportements des criquets (question B.1 : "quels sont les liens plantes-insectes favorisant la multiplication et la grégarisation?"). Notamment, les structures spatiales où les plantes sont regroupées ont été prédites comme favorisant la grégarisation à l'aide de modèles mécanistes et d'expériences en laboratoire (Collett et al., 1998; Despland and Simpson, 2000; Despland et al., 2000) et en milieu semi-contrôlé (Bouaïchi et al., 1996). Ces prédictions ont été étayées ensuite par des études à différentes échelles spatiales à l'aide de mesures sur le terrain à petites et moyennes échelles (Despland, 2003; Ould Babah and Sword, 2004), de mesures de couverture végétales grâce à des images satellitaires couvrant plusieurs pays (Despland, 2003; Despland et al., 2004) et à une échelle intermédiaire du paysage (Despland et al., 2004). Toutes ces études montrent que plus la végétation est regroupée, plus les chances de rencontre entre criquets pèlerins solitaires augmentent et donc plus la probabilité de grégarisation à plus basse densité augmente.

Mais jusqu'en 2012, les densités mentionnées dans la littérature comme pouvant mener à un changement de comportement du criquet pèlerin n'étaient pas fonction de la couverture végétale. Des seuils approximatifs entre 250 et 500 adultes par ha étaient donnés par Duranton and Lecoq (1990). Ces mêmes auteurs donnaient des densités de $5/m^2$ pour les petites larves (stades de développement 1 à 3) et $0.5/m^2$ pour les grosses larves (stades de développement 4 et 5) comme étant des seuils de grégarisation. Les équipes de prospections sur le terrain utilisaient ces valeurs seuils mais sans forcément s'en servir pour décider de traitements à réaliser.

L'utilisation des données historiques et de prospection

En 2012, la CLCPRO débute le financement d'une bourse de thèse pour Sory Cissé sur le sujet de l'estimation des seuils de grégarisation, encadrée par Prof. Ahmed Mazih et Dr. Saïd Ghaout. A la demande de ses encadrants, je co-encadre Sory sur cette thématique et nous découpons le travail en trois volets : 1) une analyse des données historiques de Mauritanie pour estimer les

seuils de grégarisation des adultes, 2) la mise en place d'une méthodologie de vérification sur le terrain du comportement des larves et 3) l'estimation de seuils de grégarisation des larves grâce à des prospections dédiées utilisant la méthodologie de caractérisation comportementale du deuxième volet.

Pour le premier volet, nous mettons en place une analyse statistique de régression logistique expliquant la phase observée par les prospecteurs (solitaires ou transiens/grégaires) en fonction de la densité d'adultes et de deux variables de caractérisation de la végétation : l'état de verdissement et la couverture du sol. Ces variables sont collectées par les prospecteurs suivant le protocole de prise de données de la FAO, ce qui permet d'avoir un jeu de données homogènes sur la Mauritanie de 16119 points récoltés entre 2003 et 2011. Le résultat de ces analyses de régression logistique montrent bien que plus la végétation est sèche et réduite en couverture, plus les chances de trouver des criquets pèlerins grégaires étaient élevées à une densité équivalente. Le modèle statistique couplant densité d'adultes et caractéristiques de la végétation permet ainsi d'évaluer quand la probabilité de trouver des populations grégaires passe au dessus de 0.5, ce que nous considérons comme un seuil de grégarisation. Par exemple, en situation de végétation verte de couverture moyenne, le seuil est estimé à 680 adultes/ha alors qu'en végétation faible et sèche, le seuil tombe à 208 adultes/ha. Ces estimations de seuil et le modèle statistique sont présentés dans Cisse et al. (2013, tiré à part N°2). Ce modèle statistique fut ensuite validé comme outil potentiel de prévision avec des données externes dans Cissé et al. (2016).

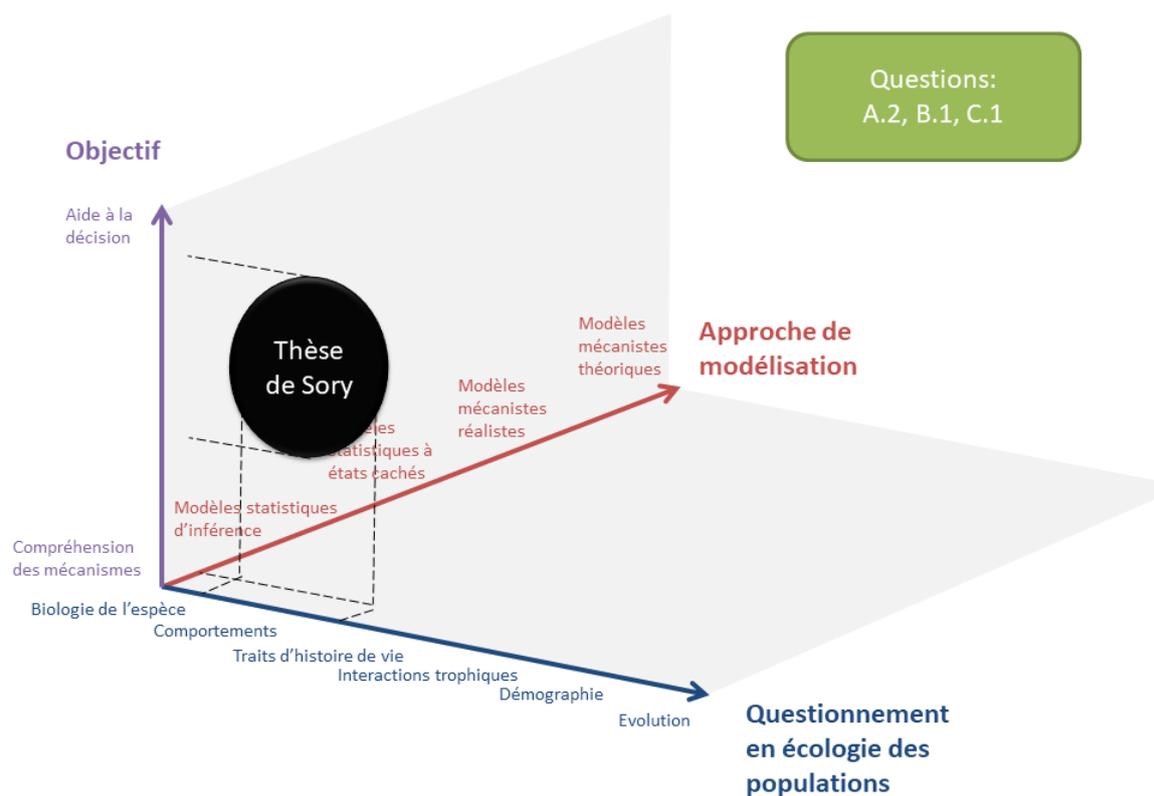


FIGURE 2.2 – Positionnement des travaux de thèse de Sory Cissé sur les seuils de grégarisation du criquet pèlerin dans le prisme de lecture à trois axes (voir Fig. 1.2 pour la définition des axes). Les questions sont d'ordre comportemental, de biologie de l'espèce et éventuellement d'interaction trophique avec la végétation. Elles rentrent dans les questions A.2, B.1 et C.1 (voir questions section 1.2). L'objectif est de pouvoir aider à la décision de traitement en fonction des densités rencontrées lors de prospection. Les modèles réalisées utilisent des approches statistiques ajustées sur des données de terrain.

Dans le deuxième volet, nous utilisons une approche de modélisation statistique de processus ponctuels pour relier le positionnement des criquets dans une arène circulaire à leur état grégaire ou solitaire. Cette approche permet de caractériser d’une manière simple et rapide des individus potentiellement collectés dans un même site et dont la phase comportementale n’est pas certaine. Nous remarquons d’ailleurs avec cette méthodologie qu’elle permet de différencier les mesures d’activités de celle de la répartition vis-à-vis des congénères et peut donc être complémentaire des arènes individuelles utilisées par Simpson et al. (Roessingh et al., 1993; Bouaïchi et al., 1996; Despland et al., 2000; Despland and Simpson, 2000; Cullen et al., 2012) qui génèrent un indice de niveau de grégarisation mélangeant les mesures d’activités et d’attraction. Ce travail est présenté dans Cisse et al. (2015a).

Pour le troisième volet (Cisse et al., 2015b), les deux approches de modélisation sont utilisées : 1) l’analyse de la distribution spatiale de larves collectées sur le terrain et disposées dans une arène circulaire permet de caractériser les comportements solitaires ou grégaires des individus et 2) une régression logistique couplant des caractéristiques de l’habitat à des mesures de densité de larves de criquet pèlerin permet d’estimer des seuils de grégarisation pour les larves. Le seuil de densité estimé pour une probabilité à 0.5 d’observer des larves grégaires est estimé à 2.45 larves/m². Néanmoins, ce travail ne met que partiellement en évidence le rôle de la hauteur et la couverture de la végétation dans la modification des seuils de grégarisation pour les larves. Les larves sont moins impactées par l’état des plantes que les adultes car les pontes sont généralement déjà positionnées dans des habitats favorables à leur développement. Mais les quantités de données bien moindres (148 sites) que pour le volet sur les adultes (16119 sites) invitent à prolonger ce travail en homogénéisant les processus d’échantillonnage sur la hauteur de la végétation dans les prospections des pays de la CLCPRO.

Le rôle de la modélisation dans l’analyse des processus de grégarisation

Si l’on lit sous la forme $Y = f(X|Z)$ (voir 1.1) les modèles réalisés dans cette thématique, Y est la probabilité que des criquets pèlerins soient grégaires, X représente la densité de criquet, et Z correspond à des modalités de structure et état de la végétation. La fonction $f()$ représente des modèles de régression logistique. La question répondue par ces modèles “à partir de quelle densité de criquet pèlerin peut-on s’attendre à observer des comportements grégaires?” est très proche de la question A.2. C’est l’avantage des modèles statistiques simples : ils permettent de vérifier directement un questionnement. Sans ces modèles simples, l’estimation de seuil de grégarisation n’avait été jusque là qu’une estimation empirique. La formalisation des relations entre ces variables a permis de mettre un cadre d’estimation de valeurs seuils de densité importantes pour les gestionnaires mais conceptuellement abstraite pour l’écologie du criquet. Ce cadre peut de plus être transféré à d’autres espèces de locustes ou étendu à d’autres phénomènes de seuil dans les comportements du criquet pèlerin tel que la marche des bandes larvaires ou la mise en mouvement des essaims d’adultes.

La figure 2.2 reprend le prisme de lecture présenté en introduction pour positionner les travaux réalisés sur le rôle de la végétation dans la grégarisation. Des études antérieures avaient déjà utilisé des approches de modélisation théorique pour comprendre les mécanismes (e.g. Collett et al., 1998). Les résultats de la thèse de Sory Cissé étaient plus spécifiquement destinés à aider aux décisions de traitements sur le terrain. Mais ces analyses ont pu également explorer des différences de mécanismes entre les larves et les adultes et posent des questions qui restent en suspend : a) la hauteur des plantes est elle plus importante que leur biomasse dans le processus de grégarisation des larves? b) un modèle commun entre les stades de développement pourrait-il être élaboré en fonction de la taille des individus et de la biomasse végétale? c) est-ce que ce modèle pourrait même s’étendre à différentes espèces de locustes vivant dans des biomasses végétales différentes?

Finalement, ces modèles statistiques représentant un processus clé dans les dynamiques de populations des locustes peuvent également être inclus comme “sous-modèle” dans des modèles populationnels. Le modèle de dynamiques de populations développé avec Vitalii Akimenko

(Akimenko and Piou, 2018) reprend ces fonctions mathématiques comme relations densité-dépendantes de passage d’une phase à l’autre. Une approche similaire est utilisée dans le modèle à base d’agents en cours de développement pour le projet ANR-JCJC PEPPER (section 3.2.2).

2.1.3 Des modèles pour évaluer le rôle des comportements humains dans les dynamiques de population

État de l’art en 2010

La question A.3 (quelles réductions de population doivent être effectuées pour éviter le risque d’impact sur l’agriculture?) a indirectement pour objectif de valider la stratégie de gestion préventive dans le contexte du contrôle des locustes. D’une manière générale, les études avant 2010 argumentent de la nécessité de mettre en place une gestion préventive sur la base des coûts pour maintenir celle-ci en comparaison à ceux générés par les invasions, qui sont généralement multipliés par un facteur 100 (Lecoq, 2004). Magor et al. (2008) proposent un modèle simulant des interventions rapides ou lentes en début de résurgence pour évaluer leurs impacts sur la dynamique de population du criquet pèlerin. Ils montrent l’importance de la lutte préventive en début de résurgence et argumentent sur la nécessité de mettre en place des systèmes préventifs réactifs, en particulier pour le criquet pèlerin. Néanmoins, Symmons (2009) remet en cause leur méthode de simulation mais surtout la stratégie même de la gestion préventive. Selon lui, des tentatives de traitement trop tôt dans le début de résurgence sont inutiles car inefficaces.

Mis à part ces deux papiers discutant de la gestion préventive, il n’existait pas dans la littérature sur les locustes en 2010 d’analyse par modélisation du rôle des traitements dans les dynamiques de population. Pourtant, la question B.3 (comment la perception sociétale et les efforts de gestion influencent les dynamiques de populations des locustes?) avait stimulé des réflexions sur des dynamiques cycliques de recrudescences de criquet de plusieurs espèces. Lecoq (1991) a proposé à la suite de l’invasion du criquet pèlerin de 1987-1989 l’hypothèse d’un “cycle vicieux” qui alternerait des phases de motivation et délaissement de la gestion préventive depuis la mise en place de celle-ci. En période d’invasions, les moyens mis en oeuvre pour arrêter celles-ci puis les empêcher de revenir sont colossaux et permettent une période sans résurgences importantes. Mais avec le temps, et le succès de cette gestion préventive, les gens se démotivent et les moyens décroissent. Finalement, une période de délaissement de la gestion préventive permet aux locustes de revenir d’autant plus fortement que les moyens à remettre en place pour les contrôler sont importants. Ainsi, une nouvelle crise arrive et remotive le système. Cette hypothèse a été documentée comme potentiellement à l’origine de plusieurs situations de crises (Lecoq, 2004), mais peu étudiée de manière théorique dans un système de simulation. Doré et al. (2008) expliquent que les jeux d’acteurs faisant parti du système de gestion doivent être pris en compte dans le système afin d’évaluer le rôle de ces acteurs sur les dynamiques de crises. Ils notent que les périodes de délaissement sont particulièrement ingrates pour les acteurs nationaux qui tentent de maintenir le système préventif. D’autant plus que le système d’alerte international ne reconnaît le besoin que lors d’une situation dépassant les capacités nationales, ce qui ne permet pas une réactivité rapide aux premiers symptômes d’une crise s’annonçant.

Un modèle à base d’agents du système de gestion

En 2011, avec Michel Lecoq, nous avons commencé à développer un modèle à base d’agents représentant le système de gestion. Ce modèle était principalement calqué sur les modalités d’intervention mises en place pour la gestion du criquet pèlerin. À partir de 2012, Pierre-Emmanuel Gay s’est formé en modélisation à base d’agents, ce qui a pu me permettre de lui déléguer cette thématique de travail. Je lui ai transmis le modèle originellement développé et nous l’avons ensuite amélioré et exploré ensemble.

Les éléments et paramètres de notre modèle ALMMAS (Anti-Locust Management Multi-Agent System) ont été déterminés en se basant sur nos connaissances et l’observation de la réalité avec un point de vu arrêté, qui pourrait ne pas être partagé par tous les acteurs de

ces systèmes (Belem and Müller, 2013). Néanmoins, cette connaissance des systèmes de lutte antiacridienne nous a permis, tant pour les déplacements des essaims de criquets que pour l’organisation et la hiérarchie de la chaîne de décisions, de proposer des règles de comportement et de dynamique globale. Nous avons choisi d’élaborer un modèle théorique, applicable à plusieurs acridiens ravageurs dans plusieurs pays ou continents. Il permet une première approche dans l’utilisation de la modélisation à base d’agents pour évaluer comment certains aspects de la lutte préventive antiacridienne pourraient être améliorés. Et les résultats que nous avons obtenus permettent de proposer quelques pistes d’amélioration.

Le premier opus avec ce modèle ALMMAS (Gay et al., 2018, tiré à part N°3) montre qu’il est possible de reproduire la cyclicité des périodes d’invasion de criquets à travers la dynamique d’intérêts qu’ont les bailleurs de la lutte antiacridienne au soutien de la lutte préventive. Ce résultat n’exclue pas que des facteurs environnementaux aient pu se modifier dans les années 1960 comme cela a été suggéré pour expliquer certains traits de la dynamique récente du Criquet pèlerin (Tratalos et al., 2010). Mais d’une manière parcimonieuse, nous avons montré avec ce modèle qu’une dynamique d’oubli progressif de l’importance de la lutte préventive (comme identifié par Lecoq, 1991) est suffisante pour générer la cyclicité des invasions observées chez plusieurs espèces de locustes depuis les années 1960 (Magor et al., 2008). En analysant la sensibilité du modèle, nous avons montré que l’augmentation de seulement 10% du budget décadaire permet de réduire les risques d’invasion d’un tiers sur une longue période. Cet effort financier peu coûteux par rapport aux impacts financiers d’une crise acridienne devrait sensibiliser les bailleurs à supporter de manière plus proactive la lutte préventive. Nos résultats montrent également qu’en cas de diminution des fonds de la part des bailleurs en période de rémission, la qualité de la lutte préventive dépend fortement de la flexibilité du nombre d’intervenants sur le terrain. Avoir la capacité d’optimiser le nombre d’équipes de terrain selon les ressources disponibles réduit par trois le risque d’invasion. Inversement, augmenter le nombre d’équipe de terrain sans pouvoir s’en séparer lorsque celles-ci deviennent excédentaires augmente la masse salariale aux dépens des actions de terrain et donc de la capacité même de mettre en place la lutte préventive.

Dans le deuxième travail avec ALMMAS (Gay et al., 2020), nous avons intégré des aspects de réalisme spatial qui peuvent modifier les dynamiques de résurgences et le succès de la gestion préventive. En particulier, nous nous sommes intéressé à la répartition spatiale des zones où les crises débutent (des zones de grégarisation), à leur accessibilité pour les équipes de terrain et à la possibilité d’avoir des zones d’ombres dans les dispositifs de prospection, notamment à cause d’insécurité. Nous montrons qu’avec seulement 5% d’un territoire sans accès, les efforts de maintien de budget constant pour éviter des invasions sont annulés. Nous avons aussi pu illustrer le fait qu’il est bien plus difficile de contenir une espèce de locuste présentant de multiples sites de grégarisation (tel que le criquet pèlerin en Afrique et Asie), qu’une espèce présentant une zone principale de grégarisation (tel que le locuste sud Américain, *S. cancellata*) du fait de la multiplicité des fronts à prospecter.

Ces augmentations de réalisme sur les aspects spatiaux ont ensuite motivé une collaboration sur les problèmes de gestion de *S. cancellata* avec Eduardo Trumper de l’institut de recherches agricoles d’Argentine. Ses questionnements étaient motivés par la possibilité que des prospections dirigées par les connaissances historiques puissent éventuellement “louper” un début d’invasion du fait qu’elle soit déjà sortie de l’aire de grégarisation ou que la grégarisation ait eu lieu à un nouvel endroit. Nous avons donc rajouté dans ALMMAS une orientation des équipes de prospection en fonction d’un poids représentant les connaissances historiques qu’une zone peut être favorable aux départs de résurgences ou non (Gay et al., 2021). Avec cet ajout de réalisme dans les comportements humains en lien avec la structure spatiale des dynamiques acridiennes, nous montrons que les zones hors des départs de résurgences doivent être prospectées, d’autant plus que les zones favorables aux résurgences sont nombreuses et éparpillées. Là encore, ces résultats montrent la difficulté de contenir une espèce telle que le criquet pèlerin avec sa distribution spatiale des aires de grégarisation extrêmement morcellée. Mais nous avons pu également insister

sur le fait que ces connaissances empiriques construites sur les expériences des prospecteurs sont particulièrement importantes pour maintenir un système de gestion préventif efficace.

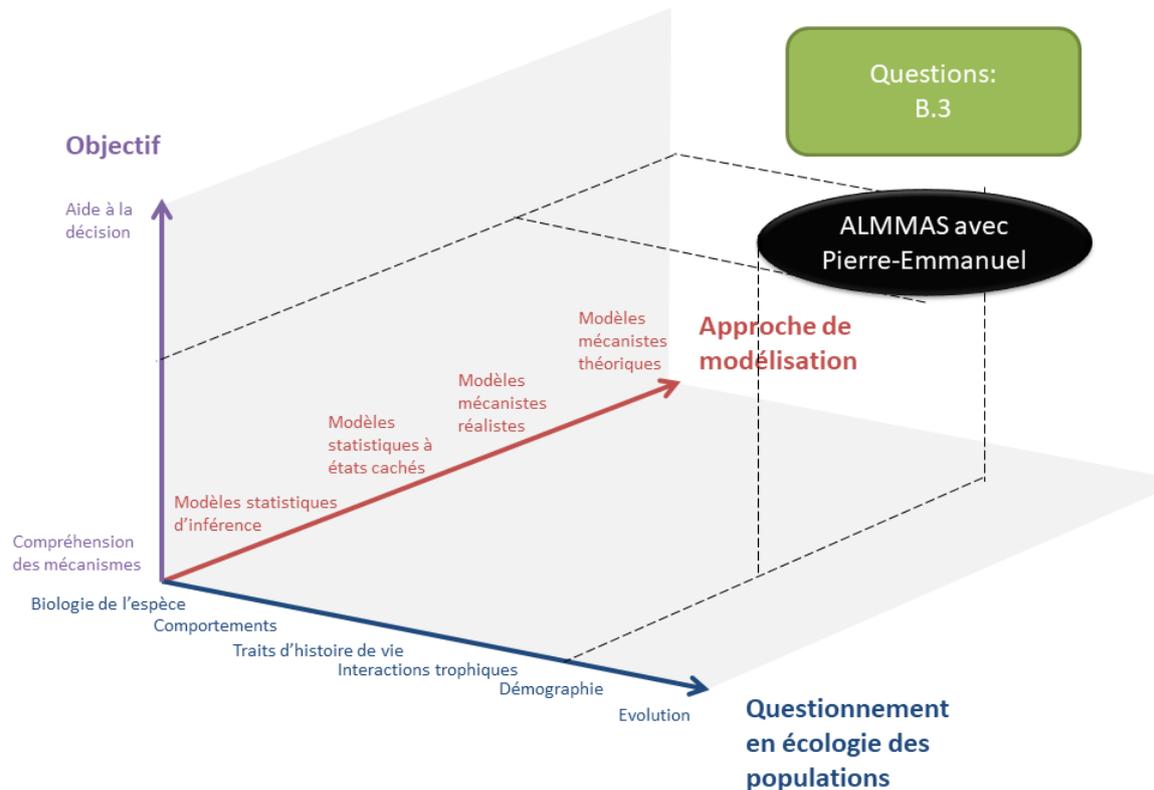


FIGURE 2.3 – Positionnement des travaux sur le modèle ALMMAS avec Pierre-Emmanuel Gay dans le prisme de lecture à trois axes (voir Fig. 1.2 pour la définition des axes). Les questions sont d’ordre démographique et d’“interaction trophique” avec les humains (comme “prédateurs” des locustes). Elles rentrent dans la question B.3 (voir questions section 1.2). L’objectif est de comprendre le rôle de différents comportement humains dans les dynamiques d’invasion acridiennes. Le modèle ALMMAS utilise une approche à base d’agents qui se veut générique et théorique mais il est partiellement calibré sur des données observées pour le rendre réaliste.

Le rôle de la modélisation dans l’analyse des effets des comportements humains

Si l’on lit sous la forme $Y = f(X|Z)$ (voir 1.1) l’utilisation du modèle ALMMAS, Y est la fréquence des invasions acridiennes, X représente les modalités de mise en place de la lutte antiacridienne, et Z correspond aux caractéristiques des socio-écosystèmes dans lesquels se développent les locustes (structure spatiale, système hiérarchique de la gestion, etc.). La fonction $f()$ représente un modèle à base d’agents théorique mais ajusté sur des données réelles afin de rendre les dynamiques acridiennes réalistes sur certains aspects temporels. L’approche de modélisation à base d’agents a permis de représenter les jeux de différents acteurs du systèmes de gestion et leurs interactions avec la dynamique acridienne. Ainsi, pour la question B.3 le modèle permet d’explorer comment ces différents comportements altèrent la fréquence et l’importance des invasions. Néanmoins, les questions de travail ont été multiples dans ces travaux, et c’est à travers les interprétations des résultats de l’ensemble de ces explorations que l’on commence à avoir des réponses générales à la question B.3. Pour revenir à la question A.3 des modèles plus spécifiques à chaque locuste seraient nécessaires.

La figure 2.3 reprend le prisme de lecture présenté en introduction pour positionner les travaux réalisés avec ALMMAS. Ce travail de modélisation à base d’agents est à un niveau

intermédiaire entre la compréhension des processus et l'aide à la décision car le modèle n'est pas spécifique à une situation donnée pour permettre une compréhension des mécanismes généraux, mais il permet de donner des grandes lignes de conseils aux gestionnaires. Aussi, il complète et justifie les travaux de modélisation du risque (section 2.1.1). En effet, les résultats d'ALMMAS montrent, dans les trois études, que le fait d'optimiser les zones à prospecter et surtout d'augmenter la connaissance sur les zones à prospecter permettent d'améliorer la gestion préventive et de la rendre beaucoup plus pérenne. Les gains économiques ne sont pas calculés dans ce modèle, mais des ratio coûts-bénéfices pourraient certainement être intégrés si le modèle était décliné spécifiquement à un cas d'étude.

L'accueil de ces résultats dans la communauté des acteurs de la gestion préventive a été très différent en fonction des positionnements de ceux-ci. Les personnes qui s'identifiaient dans le modèle comme les "commenditaires" de la gestion préventive et donc indirectement se positionnant comme bailleur ont en premier lieu franchement rejeté toute l'approche. Par contre, les personnes de terrains et gestionnaires des centres nationaux ont été très intéressés par les résultats et ont été demandeurs de plus de réalismes pour répondre à des questions plus précises. Ces demandes ont d'ailleurs été le moteur du deuxième travail puis ont motivé la collaboration sur le troisième volet. Les allers-retours autour de ce modèle ont finalement convaincu les collègues de la FAO lorsqu'ils ont vu l'impact que pouvaient avoir les résultats lorsqu'ils se retrouvent comme demandeur de financement pour maintenir la gestion préventive.

Des travaux de modélisation participative avec l'introduction des comportements humains de prise de décision dans la gestion devront permettre d'améliorer l'acceptation de ces approches de modélisation. En particulier, il sera possible de travailler plus spécifiquement sur le rôle de ces différents jeux d'acteurs dans des dynamiques acridiennes d'un secteur géographique donné. Aussi, la possibilité de coupler ce genre de modèle représentant les acteurs à des modèles spécifiques de dynamiques populationnelles d'une espèce de criquet devrait permettre de mettre en situation ces acteurs en face de situations qu'ils reconnaîtraient et donc de se rapprocher de leurs comportements réels dans des ateliers participatifs. Une petite partie des comportements humains (liés à la décision de traitement) sera explorée dans ce genre d'approche couplant modèle réaliste et ateliers avec les acteurs dans le cadre d'un projet démarrant en 2021 avec la CLCPRO.

2.2 Comportements de mouvements collectifs des locustes

2.2.1 État de l'art en 2013

Dès mon recrutement au Cirad et mes débuts de travaux sur les locustes, les modifications comportementales liées au polyphénisme de phase m'ont captivées. En particulier, les mouvements collectifs des locustes me paraissait fascinant et je voyais des opportunités d'explorer cela à l'aide de modèles à base d'agents. Lorsque les larves de criquet pèlerin sont à une densité suffisante ($2.45/m^2$, voir section 2.1.2), elles forment des groupes qui à certaines heures de la journée se déplacent de manière coordonnée. C'est ce qu'on nomme une marche orientée, un bel exemple de mouvement collectif émergent des comportements et interactions entre les individus (Buhl et al., 2006). En 2012-2013, lorsque je prépare mon expatriation au Maroc, je décide d'essayer de monter un petit projet autour de la thématique des mouvements collectifs des bandes larvaires de locustes. A l'époque, la Mauritanie avait presque tous les ans depuis plusieurs années de petites résurgences à contrôler. Ces résurgences menaient à la formation de quelques bandes larvaires et éventuellement d'essaims à partir de zones grégariques. La perspective d'avoir une capacité de prédiction de l'apparition et du déplacement des groupes permettait d'imaginer l'utilisation de produits alternatifs aux pesticides chimiques pour réduire les impacts environnementaux.

Pendant la dizaine d'année avant 2013, les travaux sur les mouvements collectifs des locustes s'était focalisés sur le rôle du cannibalisme dans la mise en marche des individus à l'état larvaire (Hansen et al., 2011; Bazazi et al., 2008, 2011). Des modèles à base d'agents proposaient un rôle prépondérant de l'évitement des congénères dans la mise en place de mouvement orienté des bandes larvaires (Buhl et al., 2006, 2011) et ont proposé une hypothèse d'évolution du polyphénisme de phase à partir du cannibalisme (Guttal et al., 2012). Du côté des mouvements d'essaims, des modèles particuliers (Edelstein-Keshet et al., 1998; Topaz et al., 2008) et des analyses de terrains (Rainey and Waloff, 1951; Waloff and Rainey, 1951; Bhatia and Mital, 1961; Waloff, 1963b; Rainey, 1967; Waloff, 1972; Steedman, 1977) tentaient de proposer des éléments permettant la prédiction de l'orientation du mouvement depuis plusieurs décennies.

Néanmoins, autant pour les déplacements des bandes larvaires que pour les essaims, les approches de modélisation utilisées jusqu'alors ne prenaient pas ou peu en compte le rôle de la structure de la végétation. Pourtant, les effets ralentissants de la végétation sur la vitesse de déplacement des bandes larvaires étaient connus (Coppin, 1999). De plus plusieurs travaux théoriques tel que Clark and Mangel (1984) proposaient que les mouvements collectifs d'animaux existent aussi de manière à essayer d'optimiser l'utilisation de leurs ressources alimentaires distribuées de manière hétérogène. Finalement, les travaux réalisés restaient généralement assez théoriques et ne permettaient pas une prédiction des déplacements des groupes pour une application plus efficace et écologique de la lutte préventive. Je proposais donc un sujet de thèse au Cirad pour une bourse doctorale sur la thématique des effets de la structure spatiale de la végétation sur les mouvements collectifs de criquets ravageurs de culture.

2.2.2 Une approche orientée par les fait stylisés : thèse de Jamila Dkhili sur les effets de la végétation dans les déplacements de bandes larvaires

Jamila Dkhili, co-encadrée avec Professeur Amina Idrissi de l'Université Ibn Zohr à Agadir, a débuté sa thèse en novembre 2013, quelques mois après mon arrivée en expatriation dans cette même ville. Nous avons mis en place un plan de travail lui permettant de se former à la modélisation à base d'agents mais également de réaliser des expérimentations en laboratoire pour compléter au mieux sa formation et les connaissances manquantes dans l'objectif de modélisation.

Dans un premier volet de sa thèse (Dkhili et al., 2017, tiré à part N°4), Jamila a adapté un modèle classiquement utilisé en modélisation des mouvements collectifs d'animaux basé sur trois règles d'interactions entre individus : l'attraction vers les congénères, l'alignement de la direction avec celles des voisins et l'évitement des voisins trop proches. L'objectif de ce travail

de modélisation était de comprendre le niveau d'importance de ces trois comportements dans la possibilité de reproduire des observations régulièrement réalisées dans la description des bandes larvaires de criquets : la forme du groupe, les gradients de densité d'individus au sein du groupe et la polarisation des individus (c'est à dire la faible variance dans leurs orientations : plus la polarisation est forte, plus les criquets marchent dans la même direction). Cette approche de modélisation analysant les processus sous-jacents qui permettent d'expliquer des observations récurrentes ou "faits stylisés" ("patterns" en anglais) est nommée "Pattern-oriented modelling" par Grimm et al. (2005). A travers cette approche, nous avons pu montrer qu'il fallait 1) un comportement d'alignement plus important que celui de l'attraction pour avoir une polarisation des individus dans le groupe, mais 2) le comportement d'attraction doit être présent pour obtenir des formes caractéristiques de bandes plus étendues sur les cotés qu'en profondeur, ce qui différencie les espèces de locustes des autres espèces de criquets formant des groupes. Un certain nombre de comportement propres aux criquets, dont l'alternance de pauses et de marches (nommé "pause-and-go" Ariel and Ayali, 2015), devaient également être codé dans ce modèle pour avoir toutes les caractéristiques reproduites.

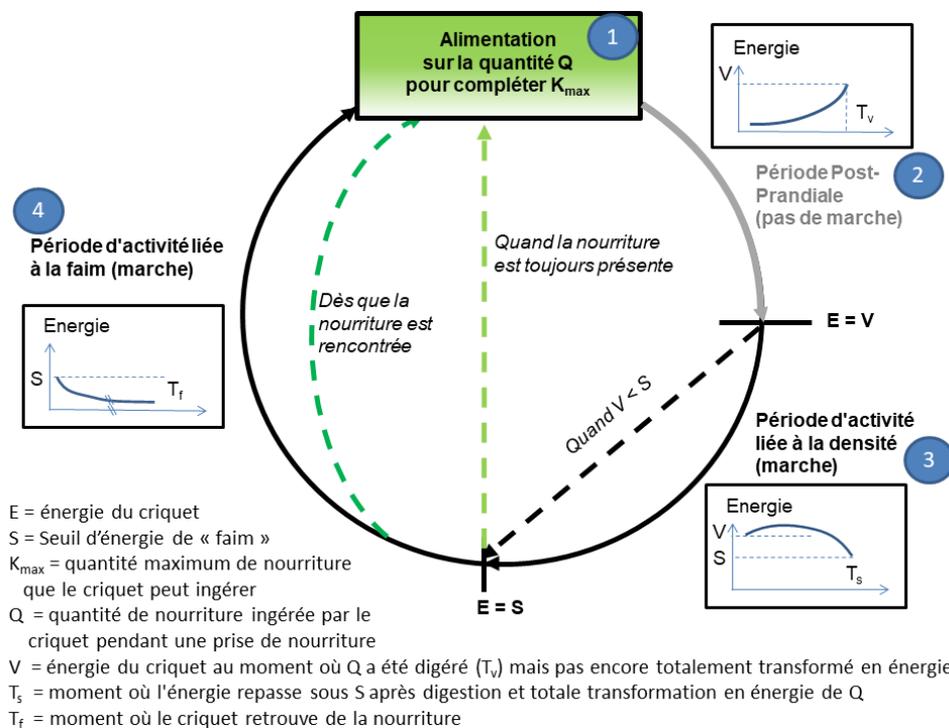


FIGURE 2.4 – Modèle conceptuel proposant une relation entre le comportement de marche des criquets (segment noir du cycle), le niveau d'énergie corporelle (petits graphiques) et le comportement alimentaire. Pendant l'alimentation (période 1), l'insecte ingère Q pour tenter de compléter K_{max} . La période post-prandiale (2) correspond à la digestion de la quantité Q ingérée mais peut éventuellement être raccourcie si E atteint une valeur V_{max} . Si $V > S$ à la fin de la période post-prandiale, alors un comportement de marche liée à la satiété peut se produire (période 3). La durée de la période 3 dépend de la différence entre V et S . Si $V < S$, la période 3 est sautée. Quand $E \leq S$, les comportements de marche seront altérés par la faim (période 4) et dès que la nourriture est rencontrée, l'individu se nourrit à nouveau (retour à 1).

En parallèle à ces travaux de modélisation, Jamila a conduit des expériences en laboratoire où elle a reproduit la marche orientée des groupes de criquet pèlerin dans une arène circulaire (Dkhili et al., 2019). En mettant en place un dispositif lui permettant d'introduire par en dessous de l'arène des obstacles disposés sous différentes répartitions spatiales et éventuellement portant de la végétation, elle a exploré l'effet de la végétation sur les mouvements collectifs de criquets. Elle a pu mettre en évidence qu'en fonction du degré de satiété des larves de criquets pèlerin,

la marche orientée du groupe s’arrêtait plus ou moins longtemps au moment de l’introduction de la végétation. Les individus ayant été alimentés quelques heures avant l’expérimentation se remettaient en marche quelques minutes après l’introduction de la végétation, alors que les individus à jeun depuis 24h s’arrêtaient pendant plusieurs heures. Le fait que de la végétation restait disponible même après la remise en marche des individus nous a enseigné que ce n’est pas directement la recherche de nourriture qui motive la marche des larves de criquets pèlerin. Pour synthétiser nos hypothèses, nous avons alors élaboré un modèle conceptuel reliant les comportements de marche et de prise de nourriture avec la quantité de nourriture ingérée et l’énergie corporelle des criquets (Figure 2.4, non présentée dans Dkhili et al. (2019)).

Dans son troisième chapitre de thèse (non publié), Jamila a continué à utiliser l’approche de Pattern-oriented modelling en rajoutant à son premier modèle un comportement de recherche de nourriture en fonction du degré de satiété des individus sur la base du modèle conceptuel élaboré à partir de ses expérimentations de laboratoire (Figure 2.4). Grâce à ces expériences, elle a pu calibrer l’importance de ce comportement de recherche de nourriture par rapport aux comportements d’alignement, cohésion et répulsion des individus. Ce modèle, une fois calibré et reproduisant plusieurs expériences de laboratoire (Buhl et al., 2006; Dkhili et al., 2019) a pu être exploré pour évaluer l’impact de la structure de la végétation à l’échelle du paysage à travers différents scénarios. Elle a pu théoriser sur les effets respectivement synchronisant ou asynchronisant d’une végétation hétérogène ou homogène sur les comportements des individus au sein d’un groupe. En effet, le modèle prédit que les individus des groupes rencontrant de la végétation après une longue marche sur terrain nu vont tous s’alimenter en même temps. Au contraire, la végétation continue permet un roulement entre les comportements de marche et d’alimentation. J’ai pu vérifier partiellement les prédictions de ce modèle pour le locuste Sud-Américain, *S. cancellata* en Argentine, en 2019 : lorsqu’une bande larvaire passe la journée à progresser dans une zone de végétation continue les individus alternent les comportements d’alimentation et de marche (Piou et al., 2022).

2.2.3 Le rôle de la modélisation dans l’analyse des mouvements collectifs

Si l’on lit sous la forme $Y = f(X|Z)$ (voir 1.1) le modèle final développé dans la thèse de Jamila Dkhili, Y sont les déplacements des bandes larvaires, X représente les caractéristiques de distribution et abondance de la végétation, et Z correspond aux comportements individuels des criquets constituant les bandes. La fonction $f()$ représente un modèle à base d’agents théorique mais confronté à des données réelles et faits stylisés afin de le rendre réaliste et de comprendre les processus sous-jacents aux observations régulières. Le modèle a permis d’explorer la question “comment la végétation altère les déplacements des bandes larvaires ?” qui correspond à une sous-question de la question C.2 (quels sont les mécanismes de mise en mouvement de groupes et de conservation de la direction prise par le groupe ?). Le premier modèle ne traitait pas de la végétation et la question de travail était plus focalisée sur le rôle des interactions inter-individuelles dans la structure des bandes larvaires. Dans ce cas, la question C.2 est plus spécifiquement adressée grâce à la compréhension du rôle des comportements d’agrégation et d’alignement dans le maintien des directions des bandes. Par contre, le dernier modèle permet de traiter une partie de la question B.2 (quels sont les facteurs influençant les migrations des solitaires vers des endroits où ont lieux la grégarisation et les migrations des grégaires hors de ces lieux ?) sur les facteurs modifiant les migrations, mais le premier modèle n’y touche pas.

La figure 2.5 reprend le prisme de lecture présenté en introduction pour positionner les travaux de la thèse de Jamila Dkhili. Ce travail de modélisation à base d’agents est resté à un niveau de compréhension des processus et n’a pas atteint une possibilité d’aide à la décision, même si le projet avait cette ambition. Pour atteindre cette possibilité, le dernier modèle pourrait être utilisé pour tester des modalités de traitement en barrière ou d’utilisation de pesticide qui pourrait se propager entre individus. A cet effet, le modèle pourrait servir de banc d’essais virtuel de nouvelles techniques de contrôle des bandes larvaires. Finalement, s’il était validé dans des cas réalistes, ce modèle pourrait également permettre de donner des conseils aux gestionnaires

dans des cas spécifiques.

Depuis la thèse de Jamila, plusieurs autres expérimentations en laboratoire et des observations de terrains nous ont permis de compléter les connaissances sur les déplacements des bandes larvaires (voir section 3.3.2). Mais dans l'optique de tester plus spécifiquement le lien entre les mouvements collectifs et le succès de prise de nourriture des individus, un modèle à base d'agents confronté à des faits stylisés et calibré pour représenter les comportements d'alimentation est également en cours d'ajustement dans la thèse de Camille Vernier (voir section 3.3.1). La modélisation à base d'agents est particulièrement adaptée à la représentation des mouvements collectifs de criquets et la littérature sur ce thème progresse rapidement (Ariel and Ayali, 2015). Les travaux sur les migrations des bandes larvaires sont les plus faciles à mener sur le terrain et en laboratoire. Pour compléter les connaissances sur la question B.2, des travaux sont nécessaires pour mieux comprendre et prévoir les migrations des essaims qui sont aussi des mouvements collectifs mais en 3 dimensions. Il faudrait également s'intéresser aux migrations des solitaires, qui restent généralement très peu étudiées même si nous savons qu'elles ont bien lieu et peuvent être importantes (Chapuis et al., 2014).

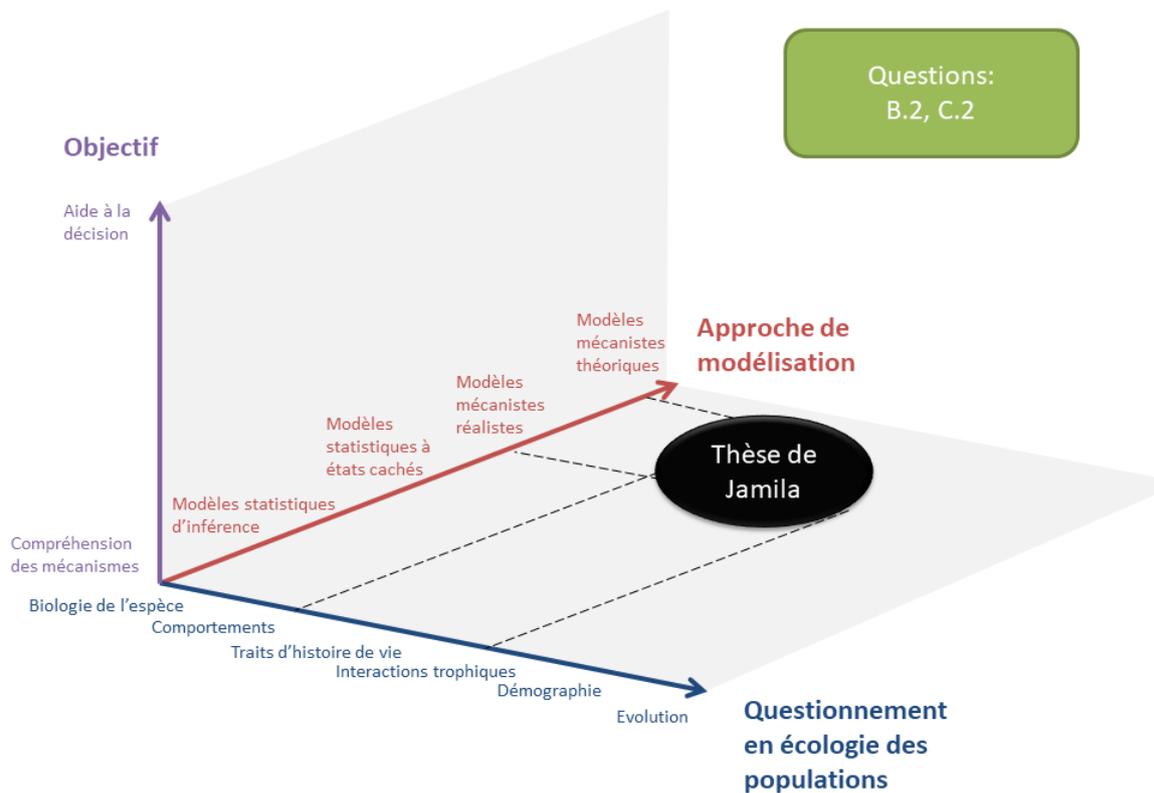


FIGURE 2.5 – Positionnement des travaux de la thèse de Jamila Dkhili dans le prisme de lecture à trois axes (voir Fig. 1.2 pour la définition des axes). Les questions sont d'ordre comportemental et trophique. Elles rentrent dans les questions B.2 et C.2 (voir questions section 1.2). L'objectif est de comprendre le rôle de la végétation sur les comportements de marche orientée des bandes larvaires des locustes. Les modèles utilisés sont des modèles à base d'agents théoriques mais ils ont été ajustés ou testés contre des données observées pour les rendre réalistes ou inférer les comportements sous-jacents.

2.3 Le polyphénisme de phase et son évolution

2.3.1 Origines des collaborations

En 2009, Pener and Simpson publient une revue des connaissances sur le polyphénisme de phase des locustes de plus de 220 pages et 667 références bibliographiques de 1920 à 2009. Les connaissances sur les facteurs affectant et les mécanismes du polyphénisme de phase étaient donc déjà fortement représentés dans la littérature scientifique. Les expressions de gènes induisant les différentes caractéristiques phénotypiques entre les phases étaient considérées comme une frontière des connaissances à cette époque. Mais la grande taille des génomes des Acrididae et le manque de génome complet décrit freinaient les compréhensions.

N'ayant que peu de compétences dans ces domaines, je me suis limité, pour cette partie d'acquisition de nouvelles connaissances sur le polyphénisme de phase et son évolution, à travailler en premier lieu en collaboration avec des spécialistes ayant fait leur thèse sur les locustes. Assez naturellement dès mon arrivée au Cirad, j'ai commencé à collaborer avec Marie-Pierre Chapuis, collègue du Cirad recrutée quelques années avant moi et spécialiste de la génétique des populations. Nous avons élaboré un projet de recherche à l'interface entre nos intérêts : estimer la partie héritable dans la transmission de certains traits d'histoires de vie et caractéristiques phasaires.

En 2011, j'ai eu l'occasion de rencontrer Koutaro Maeno en postdoc financé par son pays d'origine, le Japon, qui débutait des recherches de terrain en Mauritanie. Comme Koutaro est un spécialiste des mécanismes sous-jacents au polyphénisme de phase, j'ai pu apprendre beaucoup de lui puis avec lui, notamment en l'invitant à venir travailler dans notre laboratoire d'élevage de criquet à Montpellier puis à Agadir pendant mon expatriation. Les deux sous-sections suivantes brossent donc rapidement les collaborations avec ces deux collègues en mettant l'accent sur les modèles développés ensemble.

2.3.2 Collaborations avec Koutaro Maeno sur des expressions du polyphénisme de phase

Différences phasaires dans la reproduction

Plusieurs théories prédisent que les oeufs d'une espèce devraient être plus gros lorsque les conditions de ressources vont être limitées pour les descendants (e.g. Sibly et al., 1988). Le criquet pèlerin modifie de manière plastique la taille des oeufs en fonction de sa phase. Les femelles grégaires pondent moins d'oeufs, mais de grosse taille, tandis que les femelles solitaires pondent de nombreux petits oeufs (Norris, 1952). Les conditions de vie des larves grégaires peuvent être plus difficiles que celles des solitaires si l'on considère que la grégarisation a lieu dans des zones de dessèchements et diminution de la végétation (Cisse et al., 2013). Pour vérifier que les capacités de survie des larves sortant des gros oeufs étaient supérieures à la survie des larves sortant des petits oeufs, nous avons mené avec Koutaro, des expériences de privation de nourriture. Nous avons pu voir que non seulement les larves grégaires survivaient plus longtemps, mais également que cette survie était corrélée à la quantité de stocks d'énergie allouée par les femelles dans leurs oeufs (Maeno et al., 2013a). Le compromis taille-nombre d'oeufs que les femelles du criquet pèlerin doivent faire correspond donc bien à une adaptation à des conditions de survie plus difficile en phase grégaire.

Dans des travaux supplémentaires, nous avons voulu évaluer à quelle vitesse les femelles modifiaient leur tailles d'oeufs en fonction de leur perception de la densité. Il était déjà connu que des femelles solitaires rencontrant une situation de vie en groupe au moment de la reproduction se mettent à produire des gros oeufs qui donneraient des larves plus foncées que les petits oeufs (Maeno and Tanaka, 2008). Mais l'effet de ces tailles d'oeufs sur la coloration des larves était remis en question (Nishide and Tanaka, 2019). Nous avons pu vérifier à Agadir sur une autre souche de criquet pèlerin que cette modification de tailles d'oeufs avait bien lieu lorsque des

fémmelles isolées étaient mises en groupe et que les oeufs plus gros produisaient des larves de coloration plus foncées (Maeno et al., 2020).

En parallèle de ces travaux de laboratoire, Koutaro a mené des observations de terrains pendant 8 ans en Mauritanie pour documenter différents comportements en milieu naturel (Maeno et al., 2012, 2013b). Sa plus grande découverte a été d'observer que les femelles transiens quittent les groupes de mâles pour former des groupes dominés par les femelles lorsqu'elles sont matures sexuellement mais pas prêtes à pondre des oeufs. Les mâles transiens, de leurs côtés, forment des groupes aux comportements similaires à des lek, c'est à dire des comportements de compétition entre mâles pour sélectionner les reproducteurs. Nous avons pu montrer avec des suivis précis de maturité des ovocytes et des tests complémentaires en laboratoire que ces comportements qui changent en fonction de la phase sont une adaptation à la vie de groupe pour réduire les conflits sexuels, et notamment le harcèlement des mâles envers les femelles (Maeno et al., 2021a). Dans cette étude, nous avons pu proposer des hypothèses évolutives suivant différents modèles évolutifs des comportements de lek pour tenter d'expliquer ces comportements reproducteurs densité-dépendants.

Modélisation des comportements de thermorégulation des larves transiens

Le criquet pèlerin doit supporter des amplitudes thermiques importantes entre les chaleurs extrêmes des journées des déserts du Sahara, d'Arabie ou d'Inde et les nuits qui peuvent descendre à moins de 0°C à certaines périodes de l'année. En tant qu'ectotherme, comme tous les insectes, sa température corporelle est fortement liée à ces températures de l'air. Néanmoins, des comportements de réchauffement au soleil peuvent lui permettre d'atteindre plus rapidement le matin une température corporelle idéale, et des comportements de recherche de l'ombre lui évitent des températures léthales aux heures les plus chaudes de la journée. Ces comportements étaient partiellement connus et peuvent être reliés aux cycles éthologiques journaliers (Ellis and Ashall, 1957). Pour compléter ces connaissances et vérifier que ces comportements de thermorégulation étaient en lien avec une optimisation de la digestion des aliments ingérés, Koutaro a réalisé des observations éthologiques de terrain accompagnées de mesures de températures corporelles à l'aide d'une caméra thermique et de mesures de contenus stomacaux sur des groupes de larves transiens en Mauritanie. Nous avons complété ces observations de terrain par des analyses en laboratoire pour évaluer la température corporelle idéale pour la digestion. Ces travaux sont présentés dans Maeno et al. (2021b, tiré à part N°5).

Nous avons pu montrer avec cette étude que les larves de criquet pèlerin ont une température corporelle idéale autour de 40°C pour la digestion. Les comportements de thermorégulation sont clairement orientés pour atteindre puis rester à cette température. Nous avons pu voir que la marche collective a bien lieu après une période de réchauffement des corps, généralement à travers un comportement de regroupement aux endroits les plus chauds sur le sol le matin. Les contenus stomacaux ont montré que la prise de nourriture s'alterne avec la marche pendant la journée et que la digestion se fait d'autant plus vite que la température corporelle est proche des 40°C. Ainsi, nous avons observé que les larves quittent des zones de nourritures (où il en reste encore) en marchant et n'ont généralement pas fini de digérer lorsqu'il reprennent l'activité d'alimentation. Nous avons pu également documenter les températures minimale et maximale de prise de nourriture et estimer la température corporelle léthale à 50.9°C.

Ces différents paramètres de températures et la documentation fine des comportements à plusieurs dates en Mauritanie ont permis ensuite de calibrer un modèle biophysique développé par Kearney and Porter (2017, 2020). Nous avons rencontré Mike Kearney lors d'une conférence de l'Orthopterist Society à Agadir en mars 2019. A la suite de la présentation de son modèle, nous avons rapidement identifié que cette approche pouvait être adaptée au criquet pèlerin avec toutes les informations collectées par Koutaro sur le terrain. Ainsi, en quelques semaines d'interactions avec Mike, nous avons pu ajuster et calibrer ce modèle biophysique qui permet de prédire les comportements d'activité et thermorégulation à partir d'information extraite de modèles climatiques. Les observations éthologiques de Koutaro ont ensuite servi pour la validation du

modèle. Grâce à ce travail, il est maintenant possible de recalculer le temps d'activité journalier du criquet pèlerin dans n'importe quel point de son aire de distribution depuis 1960. C'est cette étude qui a stimulé l'étude de terrain sur les comportements et évaluation de paramètres de température idéale de *S. cancellata* en Argentine (Piou et al., 2022), ce qui devrait permettre de faire des prévisions similaires pour le locuste Sud Américain.

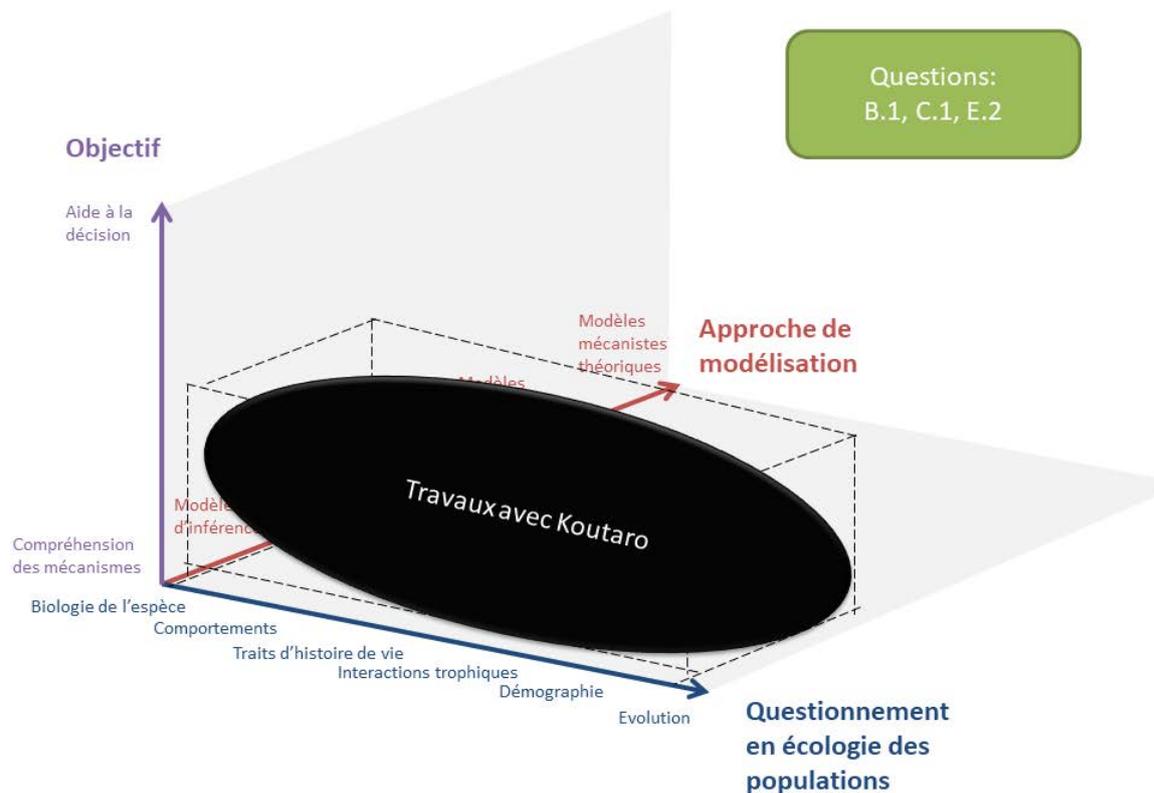


FIGURE 2.6 – Positionnement des travaux avec Koutaro Maeno dans le prisme de lecture à trois axes (voir Fig. 1.2 pour la définition des axes). Les questions couvrent des échelles variées de la physiologie à l'évolution du polyphénisme de phase. Elles rentrent dans les questions B.1, C.1 et E.2 (voir questions section 1.2). L'objectif général est de comprendre les mécanismes sous-jacents à l'expression du polyphénisme de phase des locustes. Les modèles utilisés sont des modèles statistiques d'inférence ou mécaniste dans le cas de Maeno et al. (2021b).

L'apport de la modélisation dans la compréhension du polyphénisme de phase

Un de mes apports dans la plupart des travaux en collaboration avec Koutaro (Figure 2.6) a été de lui permettre d'utiliser des approches statistiques adaptées pour vérifier les hypothèses de travail. Pour la plupart des travaux sur les différences phasaires dans la reproduction ce sont surtout des modèles d'inférence avec des tests d'hypothèses à deux ou trois traitements ou des comparaisons de distributions. Les modèles sous la forme $Y = f(X|Z)$ (voir 1.1) sont généralement constitués de Y comme variable dépendante (e.g. la taille des oeufs dans Maeno et al., 2020), X les traitements (e.g. les conditions d'élevage des femelles) et Z les covariables (e.g. la taille des femelles) qui rentrent dans un modèle statistique $f()$ (e.g. une ANCOVA). Parfois, lorsque les analyses statistiques fréquentistes étaient mises en doute ou à la limite des conditions d'hypothèses fondamentales (e.g. le respect de la normalité), j'ai proposé des vérifications avec des approches de statistiques Bayésiennes (comme présenté en matériel supplémentaire de Maeno et al., 2020). Tous ces travaux sur les différences phasaires dans la reproduction participent

à répondre à la question C.1 (quels sont les mécanismes modifiant les traits comportementaux, physiologiques et d'histoire de vie en réponse à l'augmentation de densité?).

Le travail de modélisation des comportements de thermorégulation est une approche mécaniste. Dans ce cas, si l'on lit sous la forme $Y = f(X|Z)$ (voir 1.1) le modèle, Y sont les comportements du criquet pèlerin, X représente des variables environnementales (température, vent et humidité relative), et Z correspond aux connaissances biophysiques et aux modèles intermédiaires permettant de passer des variables environnementales à la température corporelle puis aux comportements. La fonction $f()$ représente l'ensemble de ce modèle biophysique mécaniste incluant ces différents calculs. Dans ce cas, ce modèle permet de prédire les comportements et donc les heures potentielles d'activité du criquet pèlerin. Il sera utile dans le développement d'outils de prévision (comme en section 2.1.1) et d'analyse des effets potentiels du changement climatique sur les dynamiques des populations du criquet pèlerin (voir projets en section 3.2.2).

Il est assez logique que ce soit principalement de la modélisation statistique qui soit mobilisée pour décrire les processus et construire des connaissances nouvelles sur les expressions du polyphénisme de phase. Néanmoins, l'approche mécaniste sur l'aspect des comportements liés à la thermorégulation montre l'intérêt de modèle intégratif des connaissances. De nombreuses connaissances sur le polyphénisme se sont accumulées (voir comme mentionné plus haut Pener and Simpson, 2009), et la synthèse de ces connaissances dans des modèles mécanistes devrait permettre de mieux évaluer leurs implications dans les dynamiques de population. C'est en partie ce que j'ai pu faire en collaboration avec un collègue mathématicien expert des modèles de propagation d'ondes, Vitalii Akimenko (Akimenko and Piou, 2018). Ce modèle a intégré de nombreux aspects d'expression du polyphénisme, dont le compromis taille - nombre d'oeufs (Maeno et al., 2013a) et les seuils de grégarisation (Cisse et al., 2013). Nous avons pu illustrer le fait qu'avec l'influence de ces caractéristiques, le temps de maturation des adultes devenait un paramètre clé dans les dynamiques. Ce modèle montre aussi que les populations solitaires n'ont pas de niveau stable autre qu'à une densité proche de zéro et qu'ainsi dès que les conditions environnementales sont favorables, les populations de criquet pèlerin devraient devenir grégaire. Des approches intégratrices supplémentaires devraient être développées et éventuellement participer à la prévision du risque (voir section 3.2.2).

2.3.3 Les travaux en collaboration avec Marie-Pierre Chapuis sur la transmission des traits phasaires

Les approches de modélisation de dynamiques de populations que je voulais développer et l'intérêt qu'avait Marie-Pierre à retracer les histoires évolutives des locustes nous ont amenés en 2010 à nous intéresser ensemble à mieux comprendre les histoires de vie des acridiens et la manière dont certains facteurs environnementaux influent sur celles-ci. L'alimentation et la température sont deux des variables environnementales les plus importantes pour la croissance et la reproduction des insectes. Plusieurs études antérieures avaient montré que la qualité de l'alimentation (e.g. Van Huis et al., 2008) et de la température (e.g. Hamilton, 1936; Hoste et al., 2002) ont des effets importants sur une variété de traits d'histoire de vie du criquet pèlerin (en particulier, les temps de développement et de maturation). Cependant, comment ces deux facteurs interagissent pour influencer les normes de réaction de croissance et de reproduction était mal compris chez les criquets. De plus, l'héritabilité des caractères d'histoire de vie dans chaque environnement et la mesure des corrélations génétiques n'avaient jamais été étudiées. Parallèlement, l'analyse de la plasticité phénotypique en réponse à la densité dans un environnement complexe (e.g. favorable versus stressant) n'avait été que rarement abordée, et pouvait se révéler très informative sur le polyphénisme de phase des locustes. Ces connaissances biologiques nous paraissaient importantes pour débiter l'étude de l'apparition et de l'évolution de la plasticité phénotypique chez les locustes (Figure 2.7).

Pour répondre à ces questionnements, nous avons recruté Benjamin Péliissié en postdoc en janvier 2011 sur fond Cirad pour deux ans en remplacement d'un agent en congés pour création d'entreprise. Benjamin devait développer un projet de recherche dans un cadre de génétique

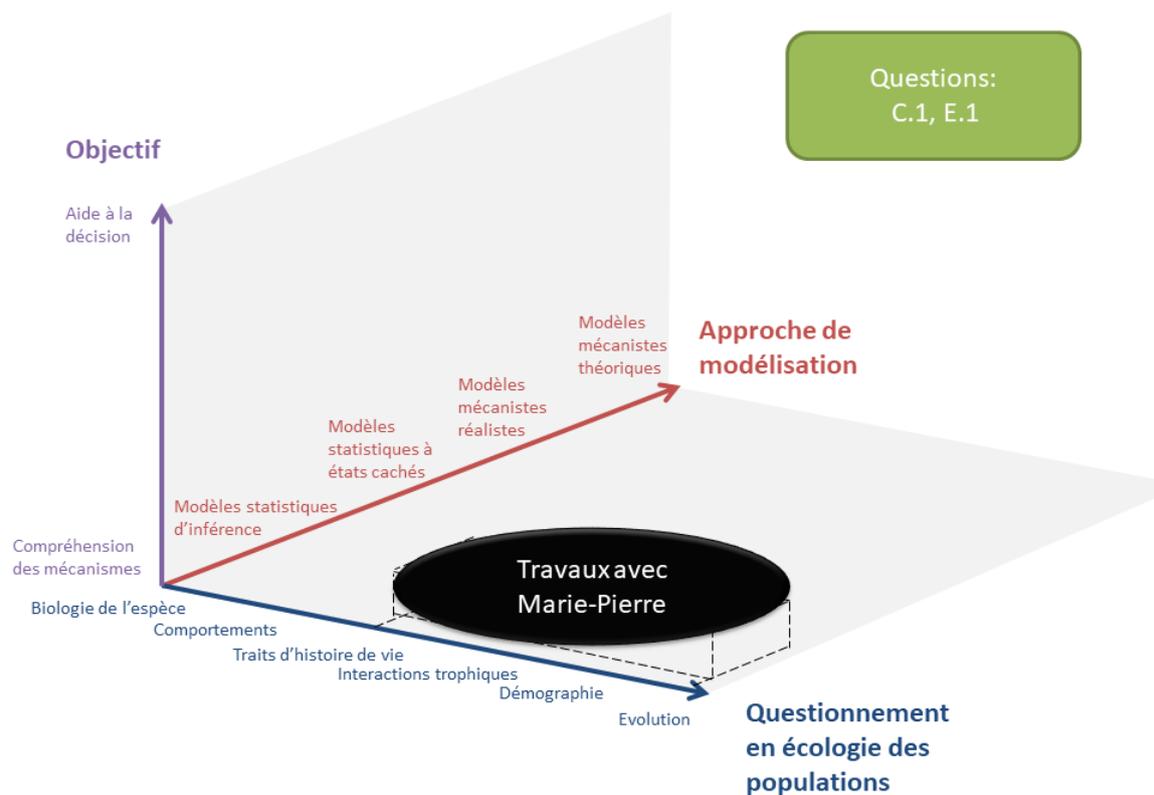


FIGURE 2.7 – Positionnement des travaux avec Marie-Pierre Chapuis dans le prisme de lecture à trois axes (voir Fig. 1.2 pour la définition des axes). Les questions vont de la caractérisation et la transmission des traits d’histoire de vie à l’évolution du polyphénisme de phase. Elles rentrent dans les questions C.1 et E.1 (voir questions section 1.2). L’objectif général est de comprendre les mécanismes de transmission de traits importants dans le polyphénisme de phase des locustes. Les modèles utilisés sont des modèles statistiques de génétique quantitative.

quantitative pour évaluer l’héritabilité des traits d’histoire de vie. Pas moins de 10 personnes ont été impliquées à différents degrés pour le maintien des élevages pendant un an et demi et la collecte de données quotidiennes de tailles et poids des larves de criquet pèlerin pendant deux périodes de deux et trois mois. Malheureusement, un certain nombre de limitations et problèmes d’élevages ne nous ont pas permis d’étudier tous les facteurs croisés souhaités au début (densité, température et qualité de nourriture). Néanmoins, nous avons réussi à étudier dans une première étude l’héritabilité au sens large de certains traits d’histoire de vie (Pélissier et al., 2016). Nous avons trouvé des héritabilités nulles seulement pour la masse corporelle au moment du passage à l’âge adulte. Cela nous montre qu’une sélection stabilisatrice a dû agir sur ce trait alors qu’une sélection directionnelle peut encore influencer le taux de croissance, le temps de développement et la mue surnuméraire pour optimiser la masse corporelle. Le fait que la mue surnuméraire est fortement biaisée sexuellement (plus fréquente chez les femelles que les mâles), laisse entrevoir un conflit génétique dû à une sélection sexuellement antagoniste sur ce trait, ce qui pourrait empêcher sa fixation.

Dans une deuxième étude sur la 4^{ème} génération d’élevage, avec un pedigree renseigné sur toutes les générations, nous avons pu évaluer l’héritabilité (au sens strict) de dix traits plus ou moins liés à la fitness sous deux conditions de température (Chapuis et al., 2021). Nous avons quantifié les changements de variance génétique additive provoquée par le stress thermique (basse température) pendant l’ensemble de la période de développement larvaire. Les traits connus comme soumis à une forte sélection stabilisatrice (masse corporelle larvaire maximale,

capacité de dispersion, survie) ont montré une invariance génétique avec le stress environnemental, tandis que les traits connus comme moins associés à la fitness (homochromie, traits de réponse morphologique à la densité) ont montré une augmentation marquée de la variance génétique additive avec le stress. Les traits impliqués dans la plasticité phénotypique adaptative (liés à la compensation de croissance due aux basses températures : pigmentation noire, vitesse de développement, mue surnuméraire) ont montré quelques changements dans la variance génétique additive. Dans l'ensemble, nos résultats indiquent, en accord avec les attentes théoriques, que le stress environnemental peut augmenter la variance génétique additive disponible dans certains traits du criquet pèlerin, mais que ceux qui sont étroitement liés à la fitness ne sont pas affectés. Potentiellement, les résultats de ces deux études laissent penser qu'avec la modification des conditions environnementales (éventuellement aux changements climatiques), certains traits peuvent évoluer pour le criquet pèlerin, notamment ceux liés à la plasticité phénotypique du polyphénisme de phase et à la stratégie de croissance.

Les données de traits individuels ont été analysés à l'aide d'une famille de modèles de génétique quantitative : des modèles linéaires mixtes. Ces modèles sont des approches statistiques qui permettent de considérer des structures de variance-covariance dans les mesures des différents échantillons. Dans notre cas, comme en général en génétique quantitative, les échantillons sont les individus et les informations de variance-covariance sont tirées des pedigrees des individus : plus des individus sont connectés (plein frère par exemple), plus ils auront un fort appariement et connexion dans la variance. C'est à partir de ces modèles que l'on peut découper la variance en variance génétique, environnementale et résiduelle et sous certains design d'appariement évaluer la variance génétique additive.

Pour ces modèles de génétique quantitative, si l'on conserve la forme $Y = f(X|Z)$ (voir 1.1) alors Y représente les mesures de traits pour lesquels on veut découper la variance, X représente des co-variables phénotypiques et les traitements (température), et Z correspond à la matrice d'appariement (la structure génétique). La fonction $f()$ représente les modèles linéaires mixtes. Ce n'est qu'une fois le modèle statistique ajusté qu'on peut découper la variance entre génétique, environnementale et résiduelle et estimer ensuite l'héritabilité et l'évolvabilité. Ces modèles permettent donc de répondre à des questions de "quelle est la part de variance génétique dans la variance globale observée sur un trait?". Cette question rentre dans la question E.1 (quels sont les mécanismes de transmission inter-générationnels des caractères exprimés par le polyphénisme de phase?).

La plupart des analyses de modélisation statistiques ont été conduites par Benjamin Pélissié puis Hélène Jourdan car ces analyses demandent l'utilisation d'outils spécifiques que je n'ai pas pris le temps d'apprendre à utiliser. Marie-Pierre et moi avons par contre supervisé la conceptualisation de ces analyses et Marie-Pierre a ensuite repris les outils pour la deuxième étude. En complément, j'ai pu réaliser certaines analyses statistiques hors du contexte de génétique quantitative, surtout dans la description de la croissance individuelle. D'autres analyses pourraient être faites sur ces données car certaines informations n'ont pas encore été traitées. Notamment, des modèles hiérarchiques décrivant les interactions entre les différents traits individuels pourraient être construits. Ce genre de modèle plus intégratif à l'échelle de l'individu pourrait ensuite être utilisé dans des approches mécanistes populationnelles (e.g. section 3.2.2).

Chapitre 3

Les projets en cours et à venir



Groupe de larves de criquet pèlerin de stade L5 en Mauritanie (Photo : Koutaro Maeno)

3.1 Des contributions passées aux projets...

Comme annoncé en introduction (section 1.2), les travaux en cours ou à venir sont présentés dans ce chapitre. Je n'ai pas planifié une modification totale de mes travaux dans les années à venir, notamment car les projets actuels se construisent en partie sur les acquis des précédents. Je reviendrai en discussion (section 4) sur les évolutions méthodologiques. Mais les questions et motivations ne sont pas très différentes.

Le chapitre se découpe en deux sections principales. La section 3.2 présente les améliorations et orientations sur les travaux de modélisation de dynamiques de populations de locustes et la prévision du risque. Dans cette section, la dernière sous-section 3.2.3 présente des travaux sur des nouvelles techniques de gestion d'insectes. Ces travaux utilisent de la modélisation mais sortent du cadre spécifique des locustes. Mon intérêt pour cette nouvelle branche de questionnement est d'évaluer si des techniques utilisées pour d'autres insectes pourraient être des pistes de contrôle des locustes plus respectueuses de l'environnement. Les deux autres sous-sections reprennent les projets avec des approches de modélisation statistique puis mécaniste à base d'agents.

La section 3.3 explique mes réflexions sur les motivations et interactions des locustes qui font émerger les mouvements collectifs. J'inverse le plan du chapitre 2 en discutant d'abord d'aspects évolutifs de ces comportements pour finir sur des nouvelles observations qui devraient permettre de proposer des modèles théoriques.

3.2 Dynamiques de populations de locustes et prévision du risque

3.2.1 Les améliorations des modèles de prévision à faire

Comme expliqué dans la section 2.1.1, les modèles de prévision du risque développés entre 2010 et 2019 sont des modèles statistiques de régression logistique ou de forêt d'arbres décisionnels. Deux priorités me semblent importantes pour les 5 à 10 années à venir : 1) rendre opérationnels et adaptatifs les outils de prévision afin d'impliquer au maximum les acteurs de la gestion préventive comme utilisateurs et sources d'amélioration de ces modèles ; 2) travailler sur la représentation de mécanismes sous-jacents influençant les dynamiques de populations des locustes en se focalisant notamment en premier lieu sur la grégarisation.

Pour la première priorité, un projet de recherche avec la CLCPRO, financé par l'Agence Française pour le Développement, intitulé "Consolider les bases de la stratégie de lutte préventive et développer la recherche opérationnelle sur le Criquet pèlerin en région occidentale" a débuté en 2021 pour 4 ans. Parmi les 4 composantes pilotées par le Cirad dans ce projet, la composante "modélisation pour la prévision du risque" a pour objectif de développer un modèle régional de carte de risque sur la probabilité de présence du Criquet pèlerin. En se basant sur les approches et images satellitaires utilisées dans les travaux précédents (humidité du sol, indice de végétation, etc.), il s'agit maintenant de développer et rendre opérationnel un modèle pour l'orientation des équipes de prospections dans au moins deux pays : le Maroc et la Mauritanie.

Pour la deuxième priorité, j'ai proposé à la direction de mon unité puis à celle de mon département Cirad un recrutement d'un.e cadre de recherche en modélisation statistique pour la prévision du risque acridien pour améliorer nos compétences en modélisation de processus sous-jacents. Cette demande a été arbitrée favorablement en janvier 2021 et le recrutement a pu être réalisé en juillet 2021. La personne recrutée, Lucile Marescot, était en contrat à durée déterminée avec nous pour travailler sur un modèle à base d'agents (voir section 3.2.2) mais avait toutes les compétences requises en statistiques. Elle a pris son poste de cadre de recherche à durée indéterminée au Cirad au 1er octobre 2021. Cette nouvelle recrue dans le collectif devrait donc permettre d'améliorer les modèles de prévision et nos compréhensions des interactions environnement - dynamiques des populations de locustes. Afin qu'elle puisse prendre en main la thématique elle pourra passer au moins sa première année à développer avec moi le modèle de prévision pour la CLCPRO (Figure 3.1).

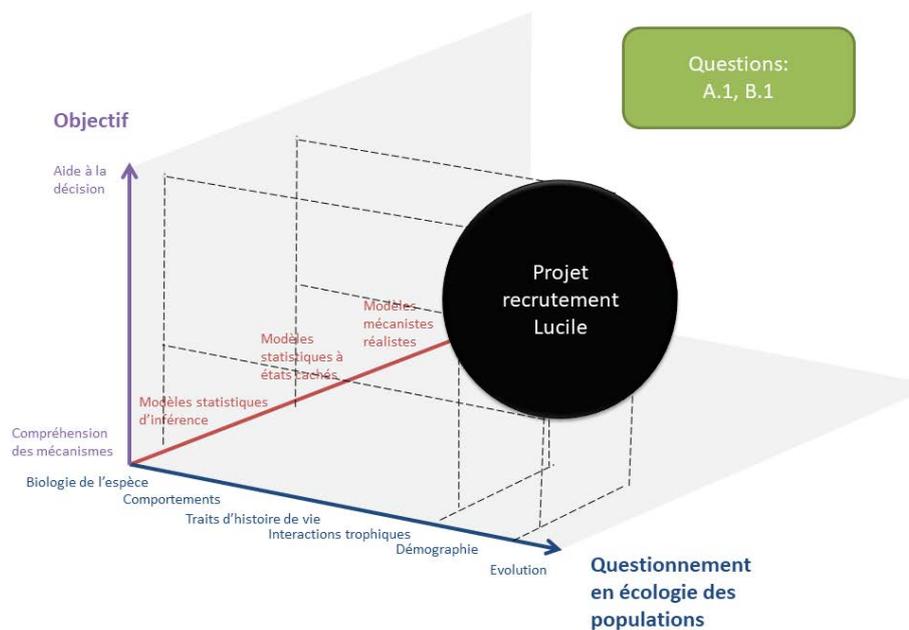


FIGURE 3.1 – Positionnement du projet lié au recrutement réalisé en 2021 (attribué à Lucile Marescot) de modélisation pour la prévision du risque de présence du criquet pèlerin dans le prisme de lecture à trois axes (voir Fig. 1.2 pour la définition des axes). Les questions sont d'ordre démographique et éventuellement d'interaction trophique avec la végétation. Elles rentrent dans les questions A.1 et B.1 (voir questions section 1.2). L'objectif est de pouvoir aider à la décision d'envoyer des équipes de prospection sur le terrain. Les modèles réalisées utiliseront des approches statistiques (comme Fig. 2.1) mais en incluant plus de réalisme de dynamique de population à travers la représentation d'états cachés dans ces modèles.

La question A.1 (où et quand peuvent arriver les changements de comportement de la grégarisation ?) sera toujours le moteur de cet axe de recherche. Les travaux sur le rôle de la végétation dans la grégarisation (section 2.1.2) pourront certainement alimenter les modèles à états cachés représentant ce processus de grégarisation. Les questions de recherches un peu plus fondamentales en écologie entrant dans la question B.1 (quels sont les liens plantes-insectes favorisant la multiplication et la grégarisation ?) pourront faire l'objet de réanalyse des effets des structures agrégées de la végétation sur les probabilités de grégarisation à grande échelle spatiale (e.g. Despland et al., 2004). Il pourra également être intéressant d'intégrer des effets hiérarchiques tels que développés avec Douglas Lawton récemment (Lawton et al., sub) qui consistent à considérer que les effets des variables environnementales favorisant la grégarisation et l'apparition de résurgences sont imbriqués avec des effets régionaux à différents niveaux.

3.2.2 Vers des modèles mécanistes plus intégratifs

Objectif 2 du projet PEPPER

Comme expliqué en section 2.1.1 la prévention des risques de pullulation des locustes pourra bénéficier de modèles partant des mécanismes populationnels pour représenter les dynamiques et évaluer ensuite le risque de grégarisation localisé. Ces modèles mécanistes et intégratifs de connaissance sont en cours de développement dans le cadre du deuxième objectif du projet ANR-JCJC PEPPER (Figure 3.2, voir section 3.3.1 pour l'objectif 1). La fin de développement et la calibration d'un modèle à base d'agents nommé ABLOMO (pour "Agent Based LOcust MODEL") décrivant les dynamiques populationnelles à l'échelle de l'Afrique de l'Ouest est en cours. Dans ce modèle les agents sont des cohortes d'individus partageant les mêmes caractéristiques (age,

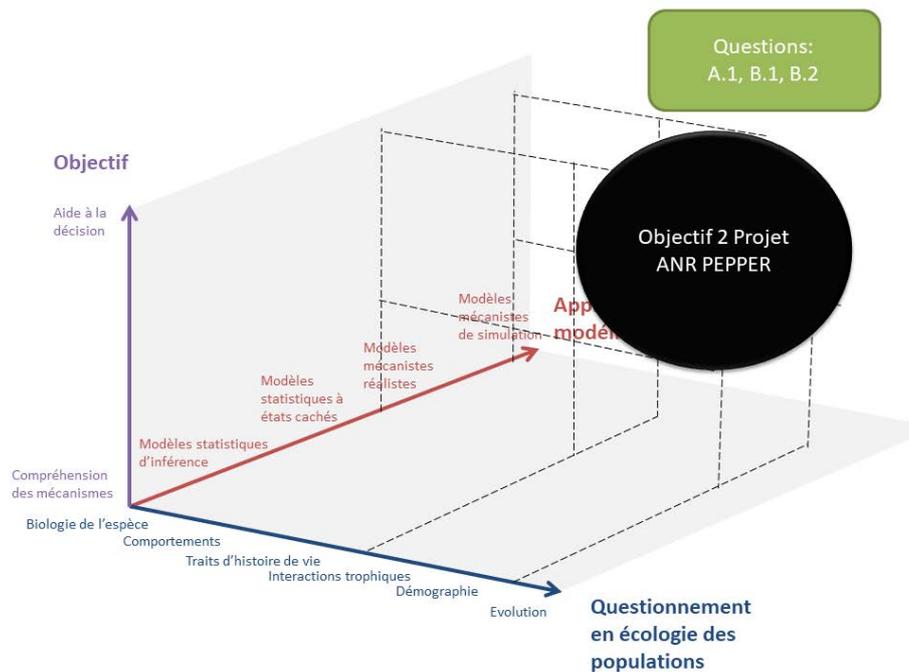


FIGURE 3.2 – Positionnement de l’objectif 2 du projet PEPPER de modélisation mécaniste pour la prévision du risque de grégarisation du criquet pèlerin dans le prisme de lecture à trois axes (voir Fig. 1.2 pour la définition des axes). Les questions sont d’ordre démographique et d’interaction trophique avec la végétation. Elles rentrent dans les questions A.1, B.1 et B.2 (voir questions section 1.2). L’objectif est de pouvoir aider à la décision d’envoyer des équipes de prospection sur le terrain. Les modèles réalisés utiliseront des approches mécanistes incluant des processus biologiques au niveau des agents (cohortes ou groupes de locustes) pour faire émerger les migrations et dynamiques de population.

niveau de développement, phase, etc.). Les processus de temps d’incubation, de croissance, de survie et de reproduction sont développés à partir de modèles déjà ajustés sur le criquet pèlerin (Roffey and Magor, 2003). Les connaissances accumulées sur la question A.2 de grégarisation (Cisse et al., 2013, 2015b), les relations aux plantes de la question B.1 à grande échelle spatiale (Piou et al., 2013) et des processus de migration (question B.2) sont aussi intégrés. Les données d’observation de terrain utilisées pour le développement des modèles de prévision du risque (sections 2.1.1 et 3.2.1) permettront de calibrer le modèle. Mais la partie migration est la plus compliquée et celle où le moins de connaissances peuvent être intégrées, notamment pour les solitaires.

Ainsi, toujours dans le cadre de ce projet, un modèle plus spécifiquement orienté vers la prévision des déplacements des essaims (question B.2) a été développé lors d’un stage de Master 2/ fin d’étude de cycle d’ingénieur avec Maeva Sorel. Ce modèle, nommé SANDMAN (pour “Swarm migrAtion uNder winD, teMperature and vegetAtion iNfluence”) sera présenté dans une première publication en cours de rédaction. Il représente les essaims comme agents qui interagissent avec la couverture végétale (informé par des cartes de NDVI), bougent en fonction du vent et de la température (données téléchargées de modèle climatique du “Modern-Era Retrospective analysis for Research and Applications”) et éventuellement disparaissent lorsqu’ils n’arrivent plus à s’alimenter. A travers une approche “Pattern-oriented”, nous avons analysé et reproduit les dynamiques de mouvement d’essaims du criquet pèlerin documentés lors des récentes invasions : en 2004 pour l’Afrique de l’Ouest et du Nord, en 2019-2020 pour l’Afrique de l’Est. Ce modèle pourra être une base pour améliorer ABLOMO, mais également un outils à part entière si nous arrivons à l’opérationnaliser avec Pierre-Emmanuel Gay dans les années à venir.

Deux composantes du projet avec la CLCPRO

Des modèles intégratifs de connaissances tel que le modèle ABLOMO (ou des versions simplifiées ou inspirées) devraient également servir dans deux composantes du projet avec la CLC-PRO. **La composante “modélisation des connaissances expertes”** du projet vise à définir les seuils d’intervention rapide. Les interventions dans la gestion préventive antiacridienne sont de plusieurs types : l’envoi d’une équipe de terrain pour effectuer des prospections extensives ou intensives, l’envoi d’une équipe de terrain pour effectuer des traitements, l’envoi d’autres types d’unité (aéroportées, de suivi environnemental, de coordination, etc. . .) et finalement la mise en place de traitements localisés. Ce sont ces dernières interventions qui seront investiguées dans le cadre de cette activité et nommées “interventions rapides”. Les critères et seuils de décision pour réaliser des traitements préventifs sont en effet multiples et variables d’un pays à l’autre. Dans l’optique d’essayer d’homogénéiser les pratiques et surtout de transmettre les critères et seuils de décisions dans les formations de prospecteurs acridiens, cette activité proposera de modéliser les connaissances expertes et d’évaluer le bien-fondé des décisions prises par les experts en situation d’intervention rapide. L’objectif est de produire une première version d’un guide de référence co-constituit et validé par les experts et à destination de ceux-ci.

Ce travail va être réalisé avec Etienne Delay, Jean-Pierre Müller et des étudiants. Dans la dernière partie des activités de cette composante, nous planifions d’utiliser un modèle de simulation tel que ABLOMO pour remettre en situation les critères et seuils de décision des acteurs et mettre ces résultats en discussion pour construire, partager et valider collectivement les stratégies et seuils d’intervention définis par la modélisation des connaissances expertes. Le modèle à base d’agents servira alors de simulateur pour faire discuter les acteurs de la gestion préventive autour de leurs décisions. Ce travail devrait permettre d’aller plus loin dans l’estimation des effets des perceptions et actions humaines sur les dynamiques de populations de locustes (questions A.3 et B.3). Idéalement, les résultats de ce projet pourraient dans le futur alimenter un modèle couplant ABLOMO et ALMMAS dans la représentation de l’ensemble du système pour répondre plus finement à la question A.3 pour le criquet pèlerin et évaluer la stratégie de gestion préventive.

La deuxième composante du projet avec la CLCPRO qui utilisera des modèles intégratifs de connaissance est **la composante “changement climatique”**. Cette activité va étudier la nature de l’impact du changement climatique sur les populations du Criquet pèlerin. Une première étude réalisé par notre unité a essayé de prévoir les risques éventuels de modification de l’aire de distribution du criquet pèlerin dans le contexte du changement climatique Meynard et al. (2017). Mais ce modèle est resté corrélationnel au niveau de variables climatiques synthétiques du climat et sans modélisation de dynamiques de population. Les connaissances sur l’écologie du criquet pèlerin permettent de synthétiser dans des modèles mécanistiques les relations entre les conditions climatiques et les dynamiques de population, en particulier les phénomènes de grégarisation. A l’aide de modèles statistiques couplant des données historiques et des variables climatiques passées, un premier objectif est d’évaluer comment celles-ci, se modifiant sous le processus du changement climatique, ont pu modifier les dynamiques de populations du criquet pèlerin. Un deuxième objectif est d’explorer des scénarios de changement climatique avec un simulateur de dynamiques de populations du criquet pèlerin pour évaluer comment ces populations pourraient répondre aux changements climatiques dans un horizon de 30 ans. Ce travail sera fait à travers un financement de thèse attribué à Fanny Herbillon qui a commencé en octobre 2021 et sous la supervision de Christine Meynard et moi (Figure 3.3).

Nous utiliserons un couplage statistique de données de terrain et d’information sortant du modèle mécanistique permettant de reconstruire les temps d’activité du criquet pèlerin à partir du microclimat passé (voir Maeno et al., 2021b, Figure et section 2.3.2). Nous utiliserons

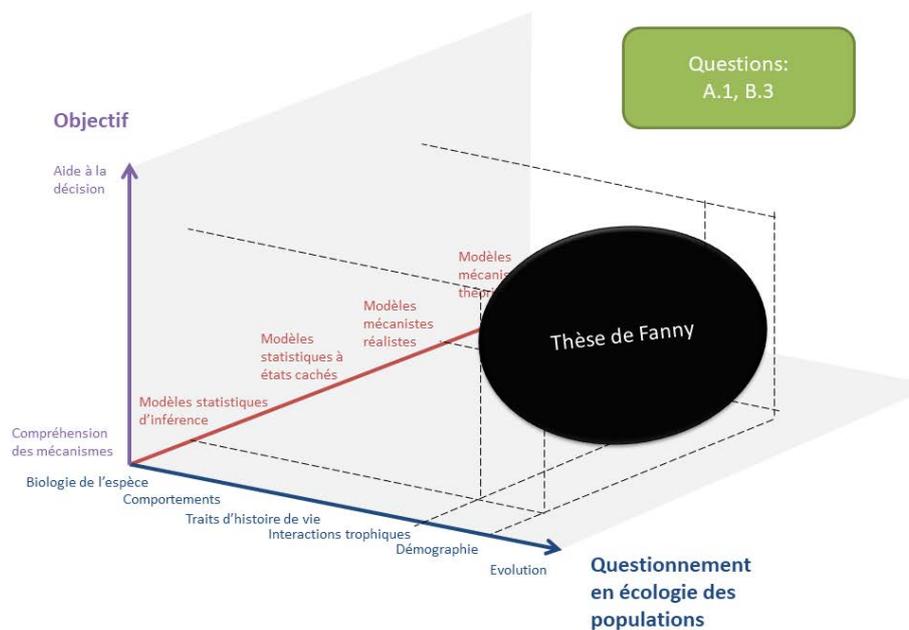


FIGURE 3.3 – Positionnement des travaux de modélisation de la thèse de Fanny Herbillon dans le prisme de lecture à trois axes (voir Fig. 1.2 pour la définition des axes). Les questions sont d'ordre démographique et rentrent dans les questions A.1 et B.3 (voir questions section 1.2). L'objectif est d'évaluer les effets potentiels du changement climatique sur les dynamiques et localisation des résurgences du criquet pèlerin. Les modèles à développer utiliseront 1) des approches statistiques incluant des mécanismes pour évaluer les effets passés du changement climatique et des traitements réalisés par la gestion préventive ; 2) des approches mécanistes à base d'agents pour évaluer les effets futurs potentiels du changement climatique.

les données historiques de prospections indiquant les observations de criquet pèlerin. Une analyse statistique couplant à ces observations les informations liées aux traitements réalisés et les sorties du modèle mécaniste de thermorégulation permettra d'identifier si des modifications climatiques peuvent expliquer des variations de fréquence de grégarisation du criquet pèlerin dans son aire de distribution historique. Ces travaux permettront de pondérer le rôle du climat avec les traitements réalisés (question A.3), facteur généralement oublié dans les analyses de données historiques (e.g. Tratalos et al., 2010).

Les prévisions à moyen terme des risques de développement des résurgences du criquet pèlerin ne peuvent se baser que sur une intégration des processus biologiques et écologiques comprenant les influences du climat sur la disponibilité en aliments, la survie et la vitesse de croissance des criquets. Le modèle mécanistique à développer pour évaluer les risques futurs intégrera donc ces processus en couplant le modèle d'activité à partir du microclimat mentionné ci-dessus et des processus représentés dans le modèle ABLOMO. Une fois le modèle mécanistique développé, celui-ci sera utilisé pour effectuer des simulations de développement de populations du criquet pèlerin. Des séries temporelles de prévisions de pluviométrie et température seront utilisées comme variables de forçage de ces simulations. Elles seront réalisées sur une cartographie réaliste des pays membres de la CLCPRO sous plusieurs scénarios : i- sous scénario de climat actuel, ii- sous scénario de climat prévu à 30 ans dans un cas optimiste de réduction des émissions de gaz à effet de serres, iii- sous scénario de climat prévu à 30 ans dans un cas pessimiste d'augmentation des émissions de gaz à effet de serres. L'analyse des résultats de ces simulations permettra d'identifier les zones qui pourraient devenir plus à risque de départ d'invasions et où la surveillance devra être renforcée (question A.1).

Projet Bay Sa Waar

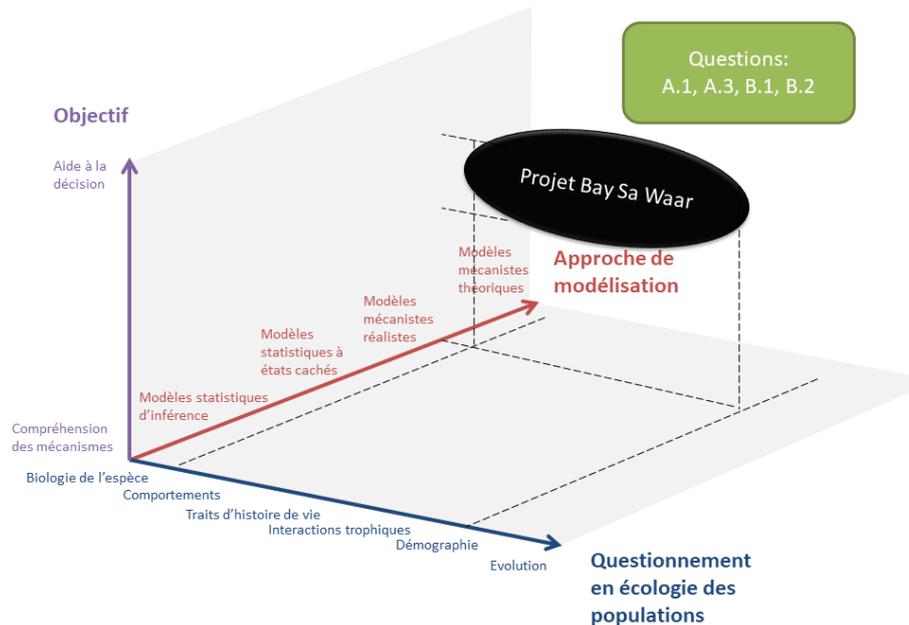


FIGURE 3.4 – Positionnement des travaux de modélisation pour le projet Bay Sa Waar dans le prisme de lecture à trois axes (voir Fig. 1.2 pour la définition des axes). Les questions sont d'ordre démographique et d'interaction trophique avec la végétation pour une meilleure gestion d'*Oedaleus senegalensis*, le criquet Sénégalais. Elles rentrent dans les questions A.3, B.1 et B.2 (voir questions section 1.2). L'objectif est de pouvoir aider à la décision d'utiliser l'amendement des sols pour réduire les risques de pullulation et impact d'*O. senegalensis*. Le modèle en cours de développement utilise une approche mécaniste à base d'agents incluant des processus de choix nutritionnels des individus en fonction de la teneur en protéines et sucres des plantes pour faire émerger les migrations et dynamiques de population.

Arianne Cease, spécialiste de l'écologie nutritionnelle des criquets ravageurs, professeure à l'Arizona State University, m'a invité en 2019 à participer à une deuxième phase de son projet "Bay Sa Waar" (ce qui signifie "Des communautés pour une agriculture durable" en Wolof) qui vise à proposer des alternatives de gestion du criquet Sénégalais. *Oedaleus senegalensis*, cause des dommages sur les cultures de mil, particulièrement dans la zone de convergence inter-tropicale du Sahel en Afrique. Contrairement au paradigme de la limitation des protéines qui stipule que l'azote des plantes est le nutriment limitant pour la survie des herbivores, des études ont montré que le criquet sénégalais a des besoins plus importants en glucides qu'en protéines (Le Gall et al., 2020b). Des études expérimentales, réalisées par l'équipe d'Arianne à l'échelle de la parcelle, ont montré que l'amendement des sols peut affecter la survie et la fécondité d'*O. senegalensis* (Le Gall et al., 2020a). Toutefois, la mesure dans laquelle les techniques d'amendement influencent l'émergence de comportements collectifs (migration, nourrissage de groupe) et contrôle la dynamique des populations à l'échelle du paysage reste encore méconnue. Pour adresser cette question, notre participation au projet vise à construire un modèle de prédiction des effets de l'amendement des sols sur le criquet sénégalais à l'échelle du Sénégal et évaluer les superficies amendées nécessaires pour la gestion de cette espèce (Figure 3.4).

Lucile Marescot recrutée en contrat à durée déterminée (équivalent postdoc) en février 2021 a commencé à développer le modèle en couplant des modèles d'écologie nutritionnelle au niveau individuel (Senior et al., 2016) à des processus populationnels décrits dans des biomodèles développés par l'équipe du Cirad travaillant sur les criquets dans les années 1970-90 (Launois, 1979). Ce modèle à base d'agents permet d'explorer comment l'amendement des sols peut mo-

difier les dynamiques des populations à différentes échelles spatiales : de globales (à l'échelle du Sénégal) à locales (à l'échelle des parcelles). Un travail d'exploration et de validation du modèle reste à faire. Mais les résultats préliminaires laissent penser que des effets à grande échelle pourraient être visibles. Le modèle est aussi prometteur sur la possibilité de l'utiliser avec les acteurs pour décider de stratégie à l'échelle de communautés villageoises. Des données de terrain sont néanmoins manquantes pour bien valider le modèle et avec Ariane et Lucile, nous espérons pouvoir recruter d'autres postdocs et thésards pour ces travaux dans les années qui viennent.

3.2.3 Vers tester des nouvelles techniques de gestion : Projet Pest-Free Fruits

Ces expertises en développement de modèles intégratifs de connaissances (section précédente 3.2.2) m'ont amené à être sollicité sur d'autres thématiques que les locustes. Thierry Brévault, chercheur au Cirad, m'a invité à faire partie d'un projet sur la technique de l'insecte stérile boostée (TIS boostée), une nouvelle méthode de gestion d'insectes qui consiste à libérer des mâles stériles contaminés par un entomopathogène. Les systèmes d'études du projet Leap-Agri Pest-Free Fruits initié en 2018 et finissant en 2022 sont les vergers de manguiers, notamment ceux du Sénégal. Actuellement, le problème principal sur les mangues est la mouche orientale des fruits, *Bactrocera dorsalis* (Hendel 1912), qui est une espèce invasive en Afrique de l'Ouest depuis une quinzaine d'année. Cette mouche, et le genre *Bactrocera* en général, a été beaucoup étudié car elle est invasive dans de nombreux pays. Ainsi, avant de pouvoir lâcher des mâles stériles contaminés par un pathogène, la partie modélisation du projet a pour objectif général de tester les conditions de réussites de la TIS boostée pour ce système en particulier et pour les mouches des fruits en général.

La première partie spécifique à *B. dorsalis* au Sénégal doit explorer les conditions de succès de l'innovation à travers des analyses de sensibilités d'un modèle représentant la partie biologique, la dispersion spatiale des mouches, la dissémination de l'entomopathogène, et la partie socio-technique des systèmes. Elle se concentre sur le cas spécifique de plantations de manguiers dans la région des Niayes au Sénégal. Ce travail a été confié à une thésarde, Esther Gnilane Diouf, qui a débuté en Avril 2019 sous la supervision de Professeur Saliou Ndiaye, entomologiste et modélisateur de l'Université de Thiès, de Thierry et moi (Figure 3.5). Le modèle développé par Esther, nommé BOOSTIT (pour "BactrOcera dOrsaliS boosTed sIT"), utilise une approche à base d'agents. Il intègre des connaissances biologiques et écologiques sur cette mouche, ses interactions avec les manguiers et la transmission du pathogène considéré par le projet : le *Metarhizium anisopliae* (Sorokin 1883). Il simule la dynamique spatio-temporelle de la population de mouches dans trois contextes paysagers différents. Les lâchers de mâles stériles infectés et non infectés sont simulés et permettent la transmission de l'agent pathogène au sein de la population de mouches sauvages suite à des interactions entre individus. Le modèle a été validé en comparant les dynamiques de populations simulées avec les dynamiques réelles de mâles capturés dans trois paysages de la région des Niayes au Sénégal. BOOSTIT permettra d'explorer sous quelles conditions de date de début, fréquence, quantité de mâles et disposition spatiale les lâchés doivent être réalisés pour optimiser la TIS boostée.

La deuxième partie du projet doit explorer plus généralement les conditions de succès de la TIS boostée dans le contrôle de différents ravageurs en fonction de leurs dynamiques de populations, des caractéristiques de l'entomopathogène et de la densité cible à atteindre. Cette étape de modélisation permettra de généraliser les résultats du projet Pest-Free Fruits à d'autres agroécosystèmes. Ce travail a été débuté grâce à un stage de Master 2 / fin d'étude de cycle d'ingénieur, confié à Fanny Herbillon entre Avril et Septembre 2021. Fanny, sous ma supervision et l'aide de Thierry, Esther et Marion Haramboure, une autre collègue du Cirad, a développé un modèle à base d'agents théorique simulant des populations d'insectes en explosion démographique. Les paramètres décrivant le cycle de vie, les comportements de reproduction et de potentiels regroupements des individus permettent de représenter des insectes variés comme le criquet pèlerin, la mouche Tsé-tsé, *B. dorsalis* ou *Ceratitis capitata* (une autre mouche des fruits). Le modèle représente un événement de lâcher des mâles stériles et les conditions de

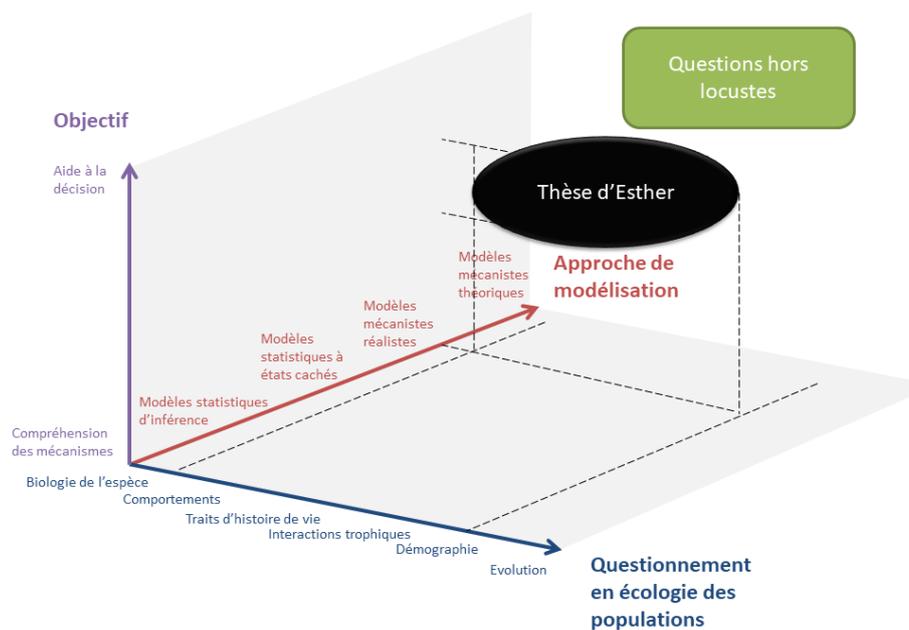


FIGURE 3.5 – Positionnement des travaux de modélisation pour le projet de thèse d’Esther Gniane Diouf dans le prisme de lecture à trois axes (voir Fig. 1.2 pour la définition des axes). Les questions sont d’ordre démographique, d’interaction trophique et sur les comportements reproducteurs. L’objectif est d’évaluer sous quelles conditions la technique de l’insecte stérile boosté pourrait être efficace pour contrôler les populations de *Bactrocera dorsalis* dans les vergers de mangues des Niayes au Sénégal. Le modèle développé utilise une approche à base d’agents incluant des processus de choix de partenaires pour la reproduction, de transmission de pathogène et d’interaction avec les différentes variétés de fruits et leurs phénologies pour faire émerger des dynamiques de populations des mouches.

transfert des pathogènes entre individus lorsque ces mâles sont porteurs d’un pathogène. Nous avons pu explorer les conditions dans lesquelles le ratio mâles stériles / mâles sauvage à relâcher pour endiguer la croissance de la population était inférieur avec la TIS boostée qu’avec la TIS sans pathogène.

Les résultats du stage de Fanny sont encore à valoriser. Mais ce modèle, celui d’Esther ainsi que celui développé dans le cadre du projet Bay Sa Waar par Lucile sont intéressants pour illustrer la capacité des modèles à base d’agents intégratifs à être utilisés pour tester des nouvelles techniques de gestion. Des projets dans ce sens pourront être encore développés, notamment pour tester les conditions de réussites de technique de contrôle du criquet pèlerin utilisant des pathogènes naturels qui se transmettraient au moment de la grégarisation (seule piste de résultats concluant pour le criquet pèlerin dans les résultats du modèle de Fanny).

3.3 Comportements de mouvements collectifs des locustes et évolution du polyphénisme

3.3.1 L’évolution du polyphénisme par le prisme de la coopération

La confrontation interdisciplinaire peut mener à des idées nouvelles. Avec Etienne Delay, à partir de fin 2015 alors qu’il était en postdoc de géographie sur les coopératives humaines gérant les ressources en eau, nous avons confronté comportements humains et comportements des locustes. Après quelques mois de réflexions et discussions, nous sommes arrivés à des parallèles pour analyser une hypothèse de travail : la coopération entre individus est favorisée lorsque les

ressources sont peu ou pas prévisibles et limitées dans le temps ou l'espace. Nos sujets humains et locustes étant trop éloignés pour les traiter ensemble, nous avons décidé de nous élever en abstraction en travaillant sur des systèmes théoriques. Les travaux de l'équipe de Martin Nowak (Nowak, 2006; Allen et al., 2017) sur les conditions d'évolution de la coopération et de Epstein and Axtell (1996) et Pepper and Smuts (2000) sur l'utilisation de la modélisation à base d'agent pour explorer théoriquement les comportements d'interactions entre individus autour d'une ressource nous ont alors fortement influencés. Nous avons élaboré et analysé un modèle à base d'agent qui montre que les situations de limitations de ressources dans l'espace ou dans le temps donnent des avantages aux comportements de coopération dans des groupes égalitaristes¹ (Delay and Piou, 2019).

Le retour de la théorie à la situation spécifique des locustes s'est traduit en premier objectif du projet PEPPER. Un certain nombre de concepts théoriques et une remise en question des hypothèses évolutives dominantes dans la littérature pour expliquer le polyphénisme de phase étaient nécessaires. Les comportements de regroupement et le mouvement collectif des locustes ont été interprétés comme une adaptation à la migration (Ellis, 1953) qui réduit notamment les risques de prédation (Reynolds et al., 2009). Puis, comme expliqué plus haut, le polyphénisme de phase a été supposé être une réponse évolutive à l'évitement du cannibalisme (Bazazi et al., 2011; Guttal et al., 2012). L'évitement du cannibalisme semble néanmoins insuffisant pour expliquer les causes proximales et les facteurs évolutifs des mouvements collectifs des criquets. Tout d'abord, cette hypothèse ne concerne que les juvéniles lors de la marche en bandes. Elle laisse de côté les interactions interindividuelles qui pourraient se produire à d'autres moments de la vie. Et la force d'évitement du cannibalisme est difficilement transposable aux essais tridimensionnels lorsque les individus ailés se déplacent en masse. Deuxièmement, le cannibalisme est très rarement observé dans des conditions naturelles lorsque la végétation est disponible (Ariel and Ayali, 2015; Maeno et al., 2021b; Piou et al., 2022). Enfin, l'hypothèse du cannibalisme a été illustrée dans un modèle considérant un coût individuel d'interaction avec un congénère (être cannibalisé) et un gain d'interaction avec un congénère (cannibaliser) dans un monde théorique (Guttal et al., 2012). Cependant, les criquets bénéficient d'autres avantages lorsqu'ils vivent en groupe. Par exemple, le comportement de regroupement dilue le risque de prédation (Reynolds et al., 2009) et permet une thermorégulation positive plus rapide le matin (Maeno et al., 2021b).

Un autre avantage au niveau individuel qui n'avait pas été exploré est l'optimisation de l'utilisation des ressources au niveau du groupe. Pour *S. gregaria*, son habitat désertique présente une distribution des ressources imprévisible dans l'espace et le temps. L'optimisation de l'utilisation de ressources disposées de manière hétérogène dans l'espace a déjà été montrée pour expliquer l'évolution des mouvements de groupe chez les poissons (Reuter et al., 2016). Dans cette hypothèse, les comportements individuels qui génèrent des mouvements collectifs peuvent être sélectionnés par une augmentation des chances de rencontrer de la nourriture dans un environnement hétérogène. Et dans le contexte de la sélection de groupe (Wilson and Wilson, 2007), les groupes qui contiennent le plus d'individus ayant développé la capacité de changer de comportement lorsque les ressources commencent à manquer peuvent être sélectionnés contre les groupes qui ne changent pas de comportement. Les bénéfices mutuels générés par les comportements consistant à former des bandes ou des essaims et à se comporter de manière à renforcer et maintenir la cohésion et le succès du groupe sont des interactions positives de chaque individu avec son groupe. Ces comportements d'interactions positives sont une sorte de coopération dans le sens où ils génèrent éventuellement des coûts pour l'individu au comportement ciblé mais apportent des bénéfices au reste du groupe (définition de West et al., 2007).

Il a été démontré que la coopération est capable d'émerger dans un environnement hétérogène en l'absence de sélection de parentelle (Pepper and Smuts, 2000). De plus, il est connu que la coopération peut résulter d'une adaptation évolutive à des conditions environnementales difficiles (Smaldino et al., 2013). Un travail de modélisation évolutive a également montré que la

1. Ici, égalitariste correspond au comportement de partage équitable des ressources entre individus d'un même groupe.

coopération dans un jeu de type dilemme du prisonnier peut coévoluer avec le mouvement collectif (Joshi et al., 2017). La recherche collective de nourriture est favorisée dans les environnements à ressources inégales (Lihoreau et al., 2017) et dans les groupes ayant des besoins nutritionnels identiques (Senior et al., 2016). Enfin, la plasticité phénotypique a souvent été démontrée comme une réponse évolutive aux conditions environnementales variables (par e.g. Reed et al., 2010). Par conséquent, l'hypothèse d'un rôle potentiel de l'environnement hétérogène et de la sélection de groupe sur la coévolution du comportement de regroupement coopératif, du comportement de mouvement collectif et d'autres traits liés au polyphénisme de phase peut être proposée.

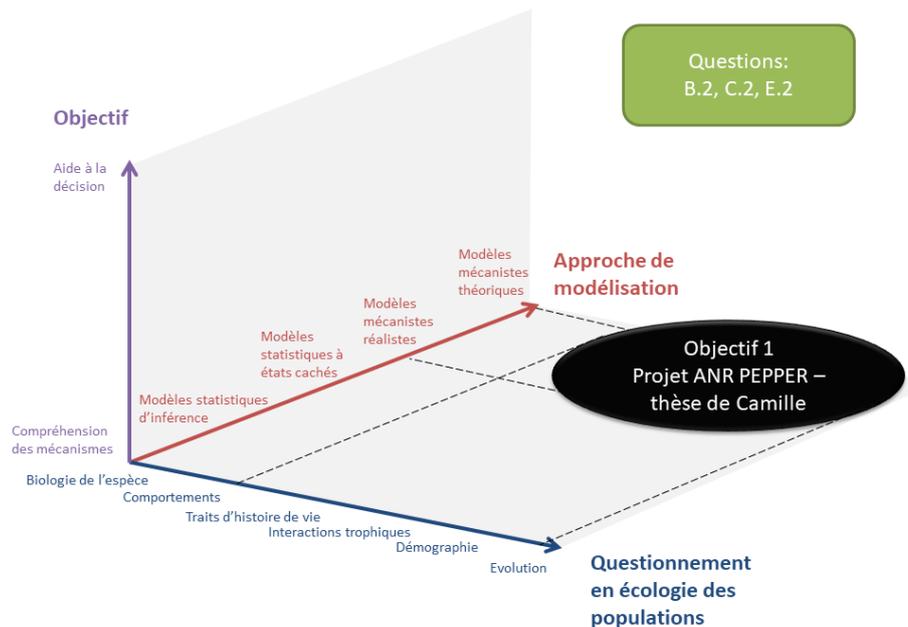


FIGURE 3.6 – Positionnement des travaux de modélisation pour l'objectif 1 du projet PEPPER dans le prisme de lecture à trois axes (voir Fig. 1.2 pour la définition des axes). Les questions sont d'ordre évolutives, démographiques, d'interaction trophique et sur les comportements de mouvements collectifs. Elles rentrent dans les questions B.2, C.2 et E.2. L'objectif est d'évaluer sous quelles conditions de variabilité spatiale et temporelle de ressource végétale le comportement de marche collective des locustes est sélectionné. Le modèle développé dans le cadre de la thèse de Camille Vernier utilise une approche à base d'agents simulant les comportements de recherche de nourriture et d'interactions inter-individuelles pour des larves de locustes solitaires ou grégaires.

Ainsi, dans l'objectif 1 du projet PEPPER nous souhaitons tester spécifiquement l'hypothèse selon laquelle une norme de réaction plastique des comportements caractéristiques du polyphénisme de phase pourrait émerger en réponse à l'optimisation de l'utilisation des ressources dans un contexte de facteurs de stress environnementaux variables dans l'espace et dans le temps. Nous pensons que ces conditions environnementales modifient les compromis entre les coûts et les avantages d'être dans le groupe et d'interagir fortement avec les congénères. Nous voulons explorer les régimes spécifiques de variation environnementale des ressources qui favorisent l'évolution du polyphénisme de phase et évaluer dans quelles conditions la sélection de groupe se produit sur les comportements de regroupement et/ou de mouvement collectif.

Dans le projet PEPPER, ce travail a été confié à Camille Vernier, inscrite en thèse depuis septembre 2019 sous la supervision de Jean-Pierre Rossi, Marie-Pierre Chapuis et moi. Il rentre dans la question E.2 et nous pensons l'aborder avec des modèles démogénétiques à base d'agents (e.g. Piou and Prévost, 2012, 2013) pour tester les conditions d'émergence du polyphénisme de phase (Figure 3.6). Dans le cadre de la thèse de Camille, l'approche évolutive a finalement été peu explorée, mais un modèle à base d'agent a été développé et ajusté avec une approche sur les

faits stylisés comme dans la thèse de Jamila (Dkhili et al., 2017, et voir section 2.2.2). Avec ce modèle, les comportements solitaires ou grégaires dans la recherche de nourriture sont comparés et liés à un succès de croissance. Les explorations des succès des deux stratégies sur différents paysages sont encore en cours, et devraient permettre de donner un premier niveau de réponse. De plus, la thèse de Camille permettra d’avancer sur d’autres compréhensions des mouvements de groupes (section suivante 3.3.2). D’autres thèses ou collaborations pourront compléter et aborder en profondeur l’objectif 1 du projet PEPPER dans des projets futurs et reconnecter les résultats du modèle théorique (Delay and Piou, 2019) à l’évolution du polyphénisme de phase des locustes.

3.3.2 Des nouvelles compréhensions sur les mouvements collectifs de locustes

Depuis la thèse de Jamila (section 2.2.2) nous avons conduit d’autres expérimentations en laboratoire qui doivent encore être valorisées. En 2016, avec Nicolas Leménager, Julien Foucaud et Marie-Pierre Chapuis, nous avons conduit des expérimentations de mise en marche de *Locusta migratoria* en fonction de la densité dans une arène circulaire identique à celle utilisée par Buhl et al. (2006). Cette expérience nous permet de comparer les deux espèces modèles de locustes (Buhl et al., 2006, ont utilisé *S. gregaria*) et d’aller plus finement dans les processus de marches coordonnées. Les résultats montrent que le comportement de pause-and-go (Bazazi et al., 2012) est bien présent chez *L. migratoria*. Ce comportement individuel consiste en alternance de moments plus ou moins longs de marche et de moments de pause pendant lesquels le criquet évalue son environnement. Comme pour *S. gregaria* nos résultats montrent deux fréquences différentes des longueurs des moments de pause et marche au niveau individuel : 1) des marches courtes intercallées de pauses longues ou 2) des marches longues intercallées de pauses courtes. Mais nos résultats permettent de relier ces deux fréquences à des périodes de marche désordonné ou ordonné au niveau du groupe. Ainsi, ces deux modalités de déplacement correspondent à des mouvements de recherche à petite échelle ou mouvement de déplacement en groupe à grande échelle. Ces fréquences peuvent se relier à des Levy-walks et ainsi à de l’optimisation de la recherche de nourriture (Wosniack et al., 2017). Nous devons évaluer dans des expérimentations à venir si les niveaux de satiétés des locustes modifient les vitesses de mise en mouvement coordonné et les fréquences de pauses et marches, ce que laisse supposer les données de l’expérience de laboratoire de Jamila (Dkhili et al., 2019).

Des observations de terrains avec Sorry Cissé sur des bandes larvaires de *S. gregaria* en mouvement sur sol nu doivent également être valorisées. Ces observations nous montrent entre autre que la distribution des voisins d’individus dans une bande en mouvement est anisotrope² avec plus de voisins sur les cotés que devant et derrière. Ces résultats ne suivent pas l’hypothèse de comportement proposée par l’évitement du cannibalisme. Au contraire, ils laissent penser que les comportements d’alignement sont important lors des pauses dans le pause-and-go de la marche des locustes. Là encore, des explorations en relation avec la satiété, l’heure de la journée et des variables environnementales permettraient de vérifier que ces comportements correspondent à des adaptations à la recherche de nourriture en milieux hétérogènes.

Nos récents travaux sur la thermorégulation d’individus dans des bandes larvaires de *S. gregaria* (Maeno et al., 2021b) et de *S. cancellata* (Piou et al., 2022) ont rappelé que la marche est dépendante de la température. Ils montrent que les prises de nourritures sont en alternance avec les moments de marche au niveau individuel. En analysant les données stomachales de tous ces relevés, nous avons également pu observer que la prise de nourriture dans la bande ne se fait pas au détriment de certains individus, et au contraire qu’ils sont plutôt “égalitaristes”³. Ce nouveau critère permet actuellement de calibrer le modèle de Camille. Il sera intéressant de tester expérimentalement comment la variance de satiété des individus au sein d’un groupe peut perturber la marche collective. Le partage égalitaire des ressources peut également être considéré dans l’évolution de la vie en groupe en milieu hétérogène (Fronhofer et al., 2011) et

2. La distribution est dépendante de la direction de l’individu considéré.

3. Le partage de la nourriture est équitable entre individus d’une même bande.

nous avons vu qu'il favorise la coopération dans le travail avec Etienne (Delay and Piou, 2019). Dans des travaux théoriques, ces observations pourraient donc être utilisées comme argument supplémentaire pour l'évolution du polyphénisme de phase.

Dans la thèse de Camille Vernier, des expériences en laboratoire ont été mises en place pour évaluer le rôle de l'odeur des fèces dans les déplacements des bandes larvaires. Si les interactions locales sont bien les moteurs et catalyseurs des mouvements dans le groupe, il est moins évident de comprendre comment des individus restés en arrières de ces groupes arrivent à rejoindre l'ensemble du groupe. Nous travaillons depuis 2020 sur une hypothèse supplémentaire aux processus impliqués dans la marche des bandes larvaires : les individus en arrière suivraient le gradient olfactif généré par les fèces déposées par ceux en front de bande. Les expériences de Camille confirment le rôle attractif des fèces et des composés volatiles ont été identifiés comme probables médiateurs de cette attraction. Des expériences à venir portées par Nicolas Leménager permettront de décortiquer le rôle de la satiété des individus et des aliments ingérés dans ces attractions.

Les allers-retours entre observations en laboratoire, observations de terrain et modèles de simulation sur les mouvements collectifs des locustes et du criquet pèlerin en particulier nous permettent de nouvelles compréhensions. Elles devraient nous amener à pouvoir proposer d'ici quelques années un modèle conceptuel des déplacements des bandes larvaires avec plusieurs échelles d'interactions imbriquées : 1) interactions visuelles en local (du cm à quelques m) qui influent sur les comportements de pause-and-go, de prise de nourriture et d'alignement et d'attraction avec et vers les congénères ; 2) interactions olfactives à moyennes échelles (du m au km) qui jouent sur la recherche de nourriture, la capacité de retrouver les groupes pour les individus à l'arrière, et le regroupement des bandes entre elles ; et 3) interactions indirectes à travers les modifications effectuées sur la végétation à grande échelles (jusqu'à plusieurs kilomètres) qui structurent les itinéraires des bandes, finissent de les regrouper et favorisent les comportements grégaires dans certains paysages. Intégrer à ce modèle conceptuel celui proposé sur la relation entre la prise de nourriture et la marche (Figure 2.4) ou des modèles liés aux choix des macronutriments (Lihoreau et al., 2017) permettront de mieux relier les interactions entre la végétation et ces déplacements par mouvements collectifs. La nécessité d'optimiser la prise de nourriture des individus dans le groupe pourrait être analysée pour chaque niveau d'échelle d'interaction et de comportement. Des modèles de simulation utilisant ce modèle conceptuel pourront être confrontés à des données de terrain de différentes natures et confirmer la bonne intégration de ces connaissances. La question C.2 pourrait ainsi être approfondie et aider à résoudre les questions de prévisions (B.2 puis A.1).

Une meilleure compréhension des mouvements coordonnés des bandes larvaires devrait de toute façon mener à des techniques de contrôles plus respectueuses de l'environnement avec l'utilisation de traitements en barrière optimisés et l'évaluation de la possibilité d'utiliser des biopesticides en traitements en barrière. In fine, si nous arrivons à comprendre clairement le rôle d'interactions proximales et distales et les éventuelles odeurs qui pourraient modifier suffisamment les comportements individuels pour orienter les bandes larvaires ou même les essaims, des techniques de contrôle basées sur des systèmes d'attraction-répulsion ("push-pull" strategies voir par e.g. Cook et al., 2007) pourraient être imaginés. Ces recherches plus appliquées bénéficieront des avancées fondamentales.

Chapitre 4

Discussion et conclusion



Un adulte solitaire de criquet pèlerin préparé pour collection
(Collecté et offert par Koutaro Maeno, photo : Cyril Piou)

4.1 Les modèles développés et en cours

Comme expliqué en introduction, la question sur l'objet ou le système d'étude A est la motivation pour créer un modèle A^* qui aidera à répondre à cette question. Ainsi, il est assez logique que mon travail de modélisation en écologie des populations de locustes, qui se découpe en une dizaine de grandes questions (rappel à l'encart 1.2) et des multitudes de questions spécifiques, se traduise également en une multitude de modèles : à chaque question son modèle. De plus, pour certaines questions (par exemple la question A.1), nous avons développé plusieurs possibilités d'approches et donc plus qu'un modèle par question. On obtient alors une sorte de "collection" de modèles, avec chacun leurs spécificités. En faire une analyse critique peut-être intéressant pour apprendre des différences et similitudes entre ces modèles et des lacunes restantes.

Dans le tableau 4.1, les modèles développés et présentés dans le chapitre 2 sont répertoriés avec un rappel des questions adressées sur le système, les questions auxquelles les modèles peuvent répondre et un découpage de la lecture du modèle sous la forme $Y = f(X|Z)$. Le tableau 4.2 présente un découpage similaire pour les modèles en cours de développement ou de valorisation décrits dans le chapitre 3. Il est possible de remarquer avec ces tableaux que les questions adressées du système ne sont pas exactement les questions auxquelles peuvent répondre ces modèles. Il faut toujours une part d'interprétation des résultats pour pouvoir revenir à la question sur le système (comme expliqué en introduction, section 1.1). Les questions des modèles statistiques sont plus proches des questions sur le système que celles auxquelles peuvent répondre les modèles mécanistes (modèles à base d'agents inclus, voir tableau 4.1). Par construction, les modèles statistiques sont utilisés pour valider des hypothèses à partir de données, alors que les modèles mécanistes sont utilisés pour faire des prédictions à partir d'ensemble d'hypothèses.

Lorsque l'on compare les tableaux 4.1 et 4.2, il est possible de remarquer plusieurs évolutions dans mes travaux. Tout d'abord, depuis 2-3 ans, les projets financés proposent de plus en plus de modèles intégratifs avec des approches à base d'agents. Les modèles statistiques pourront encore être utilisés dans les projets à venir, notamment en collaboration avec Koutaro Maeno. Mais le recrutement de Lucile Marescot, qui a plus de compétences que moi en statistiques, permettra d'aller sur des constructions plus complexes de ces modèles et d'intégrer des mécanismes sous-jacents. Je pourrai donc continuer à me focaliser un peu plus sur les modèles à base d'agents. Une deuxième évolution est la représentation de plus en plus importante de dynamiques de populations dans les modèles en cours ou à venir. Alors que pendant mon début de carrière sur les locustes, j'apprenais énormément sur leur écologie, leur comportement et les dynamiques, je ne me risquais pas encore à vouloir représenter les dynamiques de populations dans leur ensemble (sauf avec un modèle mathématique, non expliqué ici, mais développé avec Vitalii Akimenko, voir Akimenko and Piou (2018)). Par contre, les deux tableaux montrent que le rapport entre questions fondamentales et appliquées reste dans mes travaux : il y a toujours autant de questions A dans le tableau 4.2 que dans le tableau 4.1. Les explorations de nouvelles méthodologies de contrôle sont aussi des questions appliquées. Les besoins de réponses des partenaires du Sud sont une de mes motivations principales, et développer les connaissances en partenariat avec eux est un mandat du Cirad. J'apprécie d'autant plus d'avoir ces questions appliquées qu'elles amènent toujours des besoins en connaissances plus fondamentales.

Pour continuer l'analyse critique, le reste de ce chapitre se découpe en trois parties : les modèles à base d'agents, les modèles statistiques et l'approche multi-points de vue.

TABLE 4.1 – Récapitulatif des modèles présentés dans les travaux réalisés depuis 2010 (chapitre 2) avec remise en parallèle des questions sur le système A et les questions traitées par les modèles A^* (voir figure 1.1). La première colonne renvoie vers les sections du manuscrit correspondantes. Les codes des questions présentées en section 1.2 sont entre parenthèses dans la deuxième colonne.

§	Question(s) sur le système	Question du modèle $Y = f(X Z)$	Y	X	Z	$f()$
2.1.1	où envoyer des équipes de prospections ? (A.1 & en partie B.1)	où et quand peuvent être observées des populations de criquet pèlerin ? (CLCPRO-FFEM, CRTS, SMELLS)	probabilité de présence de criquet pèlerin	conditions environnementales (humidité du sol, indices de végétation)	écologie de l'espèce	modèles statistiques
2.1.2	quelle densité peut mener à la grégarisation ? (A.2 & en partie B.1 et C.1)	en fonction de la végétation, à partir de quelle densité de criquet pèlerin peut-on s'attendre à observer des comportements grégaires ? (thèse de Sory Cissé)	probabilité que des criquets pèlerins soient grégaires	densité de criquet	modalité de structure et état de la végétation	régression logistique
2.1.3	comment la perception sociétale et les efforts de gestion influencent les dynamiques de populations ? (B.3 & en partie A.3)	quelles modalités de gestion réduisent les fréquences et l'intensité des invasions ? (modèle ALMMAS)	fréquence des invasions acridiennes	modalités de mise en place de la lutte antiacridienne	caractéristiques des socio-écosystèmes	modèle à base d'agents
2.2.2	quels sont les facteurs influençant les migrations des bandes larvaires ? (partie de B.2 & C.2)	comment la végétation altère les déplacements des bandes larvaires ? (thèse de Jamila Dkhili)	déplacements des bandes larvaires	caractéristiques de la végétation	comportements individuels	modèle à base d'agents
2.3.2	quelles sont les différences phasaires dans la reproduction du criquet pèlerin ? (partie de C.1)	e.g. Maeno et al. (2020) : comment la taille des oeufs est modifiée par les femelles en fonction de la densité ? (Collaboration avec Koutaro Maeno)	taille des oeufs	conditions d'élevage	taille des femelles	analyse de covariance
2.3.2	quels sont les mécanismes modifiant les traits comportementaux des larves de criquet pèlerin ? (partie de C.1)	quelles sont les réponses comportementales du criquet pèlerin aux conditions de température, vent et humidité relative ? (Collaboration avec Koutaro Maeno)	activité du criquet pèlerin	conditions environnementales	relations environnements - température corporelle - activité	modèle mécaniste biophysique
2.3.3	quels sont les mécanismes de transmission des caractères phasaires ? (E.1)	quelle est la part de variance génétique dans la variance globale observée sur un trait ? (Collaboration avec Marie-Pierre Chapuis, postdoc de Benjamin Pélissié)	mesures de traits	co-variables phénotypiques et traitements	matrice d'apparement	modèles linéaires mixtes

TABLE 4.2 – Récapitulatif des modèles présentés dans les travaux en cours ou à venir (chapitre 3) avec remise en parallèle des questions sur le système A et les questions traitées par les modèles A^* comme dans 4.1.

§	Question(s) sur le système	Question du modèle $Y = f(X Z)$	Y	X	Z	$f()$
3.2.1	où envoyer des équipes de prospections ? (A.1 & en partie B.1)	où et quand peuvent être observé des populations de criquet pèlerin ? (CLCPRO-AFD, recrutement de Lucile Marescot)	probabilité de présence de criquet pèlerin	conditions environnementales (humidité du sol, indices de végétation)	écologie de l'espèce	modèles statistiques
3.2.2	où envoyer des équipes de prospections ? (A.1, en partie B.1 & B.2)	où et quand peuvent être observé des populations de criquet pèlerin ? (projet PEPPER (Obj. 2), modèle ABLOMO)	développement de populations de criquet pèlerin	conditions environnementales (T°C, vents, végétation)	écologie de l'espèce	modèle à base d'agents
3.2.2	quels sont les facteurs influençant les migrations des essaims ? (partie de B.2 & C.2)	comment le vent, la température et la végétation influencent la migration des essaims de criquet pèlerin ? (projet PEPPER (Obj. 2), modèle SANDMAN, stage de Maeva Sorel)	déplacements des essaims de criquet pèlerin	conditions environnementales (T°C, vents, végétation)	comportement et physiologie des locustes	modèle à base d'agents
3.2.2	quelles réductions de population doivent être effectuées pour éviter le risque d'impact sur l'agriculture ? (A.3, en partie B.1 & B.2)	quelle proportion des sols doivent être amendés pour contrôler les populations d' <i>Oedaleus senegalensis</i> ? (projet Bay Sa Waar, postdoc de Lucile Marescot)	développement de populations du criquet Sénégalais	amendements des sols	choix alimentaires, écologie de l'espèce	modèle à base d'agents
3.2.3	quelles sont les conditions de réussites de la technique de l'insecte stérile boostée ? (hors questions locustes)	où, quand et à quelle fréquence les lâchers de mâles stériles contaminés doivent être réalisés pour contrôler <i>Bactrocera dorsalis</i> ? (projet Pest-Free Fruits, modèle BOOSTIT, thèse d'Esther Diouf)	développement de population de <i>B. dorsalis</i>	distribution spatiale et temporelle des lâchers de mâles stériles contaminés	comportements individuels, écologie du pathogène, phénologie des mangues	modèle à base d'agents
3.2.3	quelles sont les conditions de réussites de la technique de l'insecte stérile boostée ? (hors questions locustes)	pour quelles caractéristiques de cycle de vie des insectes et capacités de contamination des pathogènes la TIS boostée fonctionne mieux que la TIS ? (projet Pest-Free Fruits, stage de Fanny Herbillon)	développement de population d'insectes	ratio des mâles stériles / mâles sauvages en TIS ou TIS boostée	cycle de vie des insectes, capacité de transmission du pathogène	modèle à base d'agents
3.3.1	quels sont les avantages des comportements de mouvement en bandes larvaires ? (partie de B.2, C.2 & E.2)	dans quelles conditions de variabilité spatiale et temporelle de ressource végétale le comportement de marche collective des locustes est favorisé ? (thèse de Camille Vernier)	succès de collecte de nourriture des individus	distribution spatiale de la végétation	comportements individuels	modèle à base d'agents

4.2 La modélisation à base d’agents pour l’écologie des locustes

Les modèles que nous avons développés depuis 2010 et que nous développons encore avec une approche agent (Tableau 4.3) n’ont pas tous le même niveau d’intégration pour les entités de base du système. Les modèles s’intéressant aux mouvements collectifs (sections 2.2, 3.3.1) gardent l’approche originale où un agent est un individu, c’est à dire ici un locuste. L’utilisation de la modélisation à base d’agent dans ces cas est assez évident puisque c’est bien à travers ces interactions inter-individuelles que les groupes se forment et se déplacent. Par contre, dans les modèles intégratifs en cours de développement nécessitant la description des dynamiques de populations d’insectes qui sont fluctuantes sur des ordres de grandeurs importants ($> 10^4$), nous avons généralement pris l’option de considérer qu’un agent représente N individus pouvant être d’une même nature (ABLOMO, SANDMAN, modèle pour le projet Bay Sa Waar, BOOSTIT : sections 3.2.2 et 3.2.3). Dans tous ces cas, les interactions inter-individuelles sont importantes mais peuvent être simplifiées pour répondre à la question sur le système. Par contre, les interactions individu-environnement sont primordiales et en particulier celles entre les individus et leurs ressources spatialement distribuées (végétation dans ABLOMO et SANDMAN, ratio de nutriments dans Bay Sa Waar ou plus spécifiquement un type de fruit dans BOOSTIT). La spatialisation des processus dans tous ces modèles est particulièrement importante. Ainsi, les modèles ayant des agents à N individus conservent un des apports importants de la modélisation à base d’agents à travers les interactions locales.

Le modèle du stage de Fanny utilise l’approche classique en écologie où un agent représente un individu, malgré la simulation de dynamiques de populations de tailles importantes. Mais dans ce cas, les interactions ne sont pas spatialisées et ce qui compte est la spécificité et l’histoire propre individuelle : c’est à partir de ces éléments que la propagation des pathogènes dans la TIS boostée peut-être simulée. Nous avons essayé, pendant le stage de Fanny, d’utiliser une approche mathématique à compartiments (systèmes d’équations différentielles). Marion Haramboure, qui avait développé ce genre de modèle pendant sa thèse, nous a aidé sur cette tâche. Mais lorsque nous avons essayé de retranscrire les différentes options de compétition spermatique en plus des niveaux de compétition des mâles sauvages ou stériles, le modèle mathématique devenait extrêmement compliqué et n’avait ainsi plus d’avantage sur l’approche à base d’agents simulateur.

Dans le cas d’ALMMAS, les agents sont des humains regroupés dans des rôles institutionnels hiérarchisés. Les prospecteurs interagissent avec le centre national qui lui-même dépend de la source de financement. Les agents du modèle ont des comportements différents entre niveaux hiérarchiques et leurs interactions ne sont pas locales. Par contre, l’approche à base d’agents permet de représenter des dynamiques spatialisées et des interactions prospecteurs-locustes qui sont bien locales. Cette représentation spatialisée nous a permis d’explorer les questions de distribution et structuration des zones de reproduction principales des locustes. J’ai conceptuellement du mal à imaginer une autre approche que la modélisation à base d’agents pour représenter ces systèmes.

TABLE 4.3 – Modèles à base d’agents discutés, les questions qu’ils adressent, leurs objectifs appliqués ou fondamentaux et les parties du POM utilisées.

§	Modèle	Question(s) sur le système	Objectif de la modélisation	Partie du POM utilisée
2.2.2	Modèle de déplacement de bandes larvaires dans la thèse de Jamila	C.2	Compréhension de mécanismes	Comparaison de théories alternatives
3.3.2	Modèle de déplacement de bande larvaires dans la thèse de Camille (en cours)	E.2, C.2 & B.2	Compréhension de mécanismes	Comparaison de théories alternatives & diminution de l’incertitude
3.2.2	SANDMAN (stage de Maeva) (à publier)	B.2 & C.2	Compréhension de mécanismes pour l’aide à la gestion	Comparaison de théories alternatives & diminution de l’incertitude
2.1.3	ALMMAS (avec Pierre-Emmanuel)	A.3 & B.3	Compréhension de mécanismes pour l’aide à la gestion	Diminution de l’incertitude
3.2.2	ABLOMO (projet PEPPER, en cours)	A.1, B.1 & B.2	Aide à la gestion	Diminution de l’incertitude
3.2.2	Modèle de dynamiques de populations d’ <i>O. senegalensis</i> (projet Bay Sa Waar, en cours)	A.3, B.1 & B.2	Compréhension de mécanismes pour l’aide à la gestion	Diminution de l’incertitude
3.2.3	Modèle théorique de dynamiques de populations d’insectes dans le stage de Fanny (à publier)	Hors locustes (mais questions plutôt appliquées)	Compréhension de mécanismes pour l’aide à la gestion	non utilisé
3.2.3	BOOSTIT (thèse d’Esther) (à publier)	Hors locustes (mais questions appliquées)	Aide à la gestion	Diminution de l’incertitude

Dans tous ces modèles à base d’agents (sauf celui du stage de Fanny), le “Pattern-oriented modelling” (POM, Grimm et al., 2005) permet de relier les observations et régularités du monde réel au développement du modèle et à son exploration. Les modèles de Jamila et Camille sont fortement ancrés dans la partie “comparaison de théories alternatives” du POM pour comprendre des processus sous-jacents aux multiples faits stylisés observés dans le monde réel et à reproduire par le modèle. SANDMAN a partiellement utilisé cette approche pour vérifier le rôle du vol à contre-vents des essaims. Les modèles ALMMAS, SANDMAN, BOOSTIT, le modèle du projet Bay Sa Waar et ABLOMO ont été ou seront confrontés aux observations réelles pour “diminuer l’incertitude” des modèles, la deuxième partie du POM. On peut remarquer que l’objectif de comparaison de théories alternatives a plutôt été utilisé sur des modèles se focalisant sur une partie du cycle de vie (marche des bandes larvaires ou déplacement des essaims) alors que l’objectif de diminution de l’incertitude a paru nécessaire pour les modèles reproduisant des dynamiques de population ou de gestion (pour ALMMAS). On retrouve un gradient fondamental - appliqué dans les objectifs de modélisation et d’analyse à travers le POM, logiquement lié aux questions qu’ils adressent (Tableau 4.3). Les modèles les plus fondamentaux utilisent plutôt la comparaison de théories alternatives alors que les modèles qui servent ou devraient servir d’aide à la gestion utilisent la diminution de l’incertitude du POM pour les rendre plus réalistes et proches des besoins d’information des gestionnaires. Ce gradient se retrouve aussi naturellement dans les niveaux de questions adressées par les modèles (C = fondamental vers A = appliqué du haut vers le bas du tableau 4.3). Cette connection entre méthodes de modélisation et objectifs de la recherche rejoint les gradients entre modèles théoriques simples et modèles descriptifs riches en processus (le gradient KISS - KIDS d’Edmonds and Moss, 2004).

Sans avoir comme objectif de tout devoir explorer à travers une approche de modélisation, il est possible d’expliquer pourquoi certaines questions ne sont pas abordées avec des modèles

à base d'agents dans mes travaux. Les questions A.2 et B.1 ont été explorées par Collett et al. (1998) avec un modèle à base d'agents simple pour expliquer le rôle de la distribution spatiales des plantes dans la grégarisation. J'ai utilisé ce modèle pour illustrer le concept de la relation entre la distribution des plantes et le risque de grégarisation en cours d'introduction aux problématiques des locustes (pour des ingénieurs de protection des plantes). Il m'a également inspiré un tutoriel pour découvrir la plateforme Netlogo que j'utilise en formation de modélisation à base d'agents. Mais pour aller plus loin à partir de ce modèle pour les questions A.2 et B.1, il faudrait représenter les préférences alimentaires des criquets solitaires et éventuellement avoir des distributions de plantes spécifiques. Cela demanderait du travail de terrain, mais pourrait être intéressant. Les questions C.1 et E.1 regroupent des questions d'identification de mécanismes à une échelle infra-individuelle (physiologie, héritabilité, etc.). Des modèles mécanistes peuvent servir à illustrer ou mieux comprendre ces processus. Mais l'approche à base d'agents se semble pas adaptée et les modèles statistiques d'inférence sont plus appropriés.

4.3 Les modèles statistiques pour l'écologie des locustes

L'apport d'approches statistiques en modélisation du risque de pullulation est évident (pour la question A.1). L'utilisation de données d'observation de terrain et de données satellitaires dans ces modèles les rendent robustes et réutilisables. Mais il faut tout de même faire attention à ne pas tomber dans des situations de surparamétrisation, problème facilement rencontré avec des grands jeux de données comme les données de prospections acridiennes (avec des milliers de points). Lorsque l'on regarde les dynamiques de populations du criquet pèlerin ou certaines autres espèces de locustes des spécificités annuelles apparaissent. En particulier, les dynamiques en début de crises importantes sont toutes différentes et si les mécanismes écologiques et biologiques sous-jacents sont les mêmes, une modélisation statistique trop ajustée sur un événement de crise ne capturera pas la diversité de réponses de ces mécanismes et perdra de sa capacité prévisionnelle. Ces spécificités limitent notamment l'utilisation de produits de télédétection trop récents car il faut un recul d'information suffisamment large pour pouvoir capturer ces spécificités annuelles.

Comme expliqué précédemment, l'utilisation de modèles statistiques représentant les processus sous-jacents aux dynamiques observées devrait permettre d'améliorer la capacité prédictive des modèles. Les approches à états cachés et modèles hiérarchiques devraient permettre cela (Rivot et al., 2004; Fabre et al., 2010) mais elles impliquent également de la gestion de complexité de modèles comparable au développement des modèles à base d'agents. Les compétences spécifiques de Lucile Marescot aideront énormément sur ces aspects.

Les modèles statistiques ajustés sur des expériences en laboratoire ou des jeux de données de terrain peuvent alimenter les modèles mécanistes. Les travaux sur les seuils de grégarisation sont un exemple de cela. Mais l'inverse devrait aussi être vrai dans les années à venir à travers les travaux de la thèse de Fanny qui utilisera le modèle mécaniste de thermorégulation pour alimenter un modèle statistique. Ces échanges et complémentarités entre approches sont stimulantes car elles permettent de palier aux limitations de chacune des méthodologies.

Dans mes travaux certaines questions n'ont pas du tout été abordées avec des modèles statistiques. Pour les questions A.3 et B.3, il est difficile d'avoir des données d'observation permettant de décortiquer les effets des perceptions et actions des humains car les cas réels sont peu nombreux. S'il est possible d'évaluer statistiquement l'efficacité locale d'un traitement, il est beaucoup plus difficile d'évaluer l'efficacité de l'ensemble du système de prévention qui vise à éviter des invasions. Dans ces systèmes de gestion, il est impossible d'expérimenter pour avoir des situations reproductibles à l'identique donc il est particulièrement difficile sans modèle de simulation d'évaluer les quantités à traiter pour réguler des populations en cours de grégarisation. Pour la question B.2, si des données de suivis d'essaims ou de bandes larvaires sont disponibles il sera possible d'analyser statistiquement les effets de paramètres environnementaux modifiant les trajectoires. Les migrations de solitaires restent un problème peu étudié et les tentatives de capture-marquage-recapture ou de suivi génétique n'ont pas fonctionnées ces 30 dernières

années (mais voir Chapuis et al., 2014). Des modèles statistiques reconstruisant les dynamiques de populations à partir de données de réseaux de piégeages pourraient être une solution pour inférer ces mouvements de solitaires. Des travaux dans ce sens ont été réalisés dans les années 1970 sur les criquets du Sahel (Lecoq, 1978) ou le criquet migrateur à Madagascar (Lecoq, 1975), et plus récemment sur le criquet nomade (Lecoq et al., 2006). Analyser des données de suivi temporel à différents endroits avec des modèles à états cachés (McClintock et al., 2020) devrait permettre d’avoir des connaissances plus fines des migrations des solitaires.

Pour la question C.2, les statistiques aident à caractériser les dynamiques de mouvements de groupes et peuvent même être utilisées pour inférer les comportements individuels (Lukeman et al., 2010; Mann, 2011). Le couplage de ces analyses avec des modèles à base d’agent pour vérifier les processus sous jacents est de plus en plus utilisé pour l’analyse des mouvements collectifs en écologie (Calovi et al., 2018). Il serait particulièrement intéressant de développer ces approches sur les mouvements collectifs de locustes. Pour finir, la question E.2 pourrait aussi être exploré à l’aide de modèles statistiques. Les nouvelles méthodologies d’analyse de signature de sélection (Vitalis et al., 2014) et des approches de génomiques fonctionnelles (Hopkins et al., 2020) pourraient être utilisées dans des comparaisons entre espèces de criquets génétiquement proches présentant ou non le polyphénisme de phase. Mais je laisserai ce genre d’analyse à des gens bien plus experts que moi en génétique.

4.4 Une approche multi-points de vue pour étudier les locustes

Dans les appels à projets scientifiques, des approches pluridisciplinaires sont généralement encouragées pour permettre d’aller de recherches fondamentales à des questions appliquées pour les bénéficiaires des projets, pour intégrer différents niveaux d’une même problématique, ou pour pouvoir traiter de plusieurs problématiques en essayant de faire des ponts théoriques entre-elles. Ces approches pluridisciplinaires n’ont pas toutes la même interpénétration des disciplines. Par exemple, en sciences du vivant, des projets couplant physiologie et écologie ou évolution et écologie génèrent des co-disciplines qu’il devient difficile de séparer une fois qu’elles ont généré leur propre champ d’action (l’écophysiologie et l’écologie évolutive sont des exemples de disciplines où il est difficile de séparer les disciplines d’origines). Dans ce cas, un seul point de vue reste étudié. Par contre, dès que plusieurs disciplines clairement séparables sont sollicitées, plusieurs points de vue des systèmes d’études et des problèmes à résoudre apparaissent. Pour certains projets pluridisciplinaires, les disciplines ne se côtoient pas réellement et n’échangent pas conceptuellement. Les points de vue sont multiples, mais il n’y a pas d’intégration de ceux-ci. Dans le cas de projets interdisciplinaires par contre, les points de vue des différentes disciplines sont confrontés. Généralement l’objectif est alors d’arriver à des résultats différents de ceux obtenus si les disciplines avaient suivi leurs études séparément. On arrive dans ces cas à des synthèses multi-points de vue, où une discipline ne domine pas par son point de vue.

Dans l’analyse des systèmes complexes, il est généralement admis qu’une observation à un seul niveau d’intégration est insuffisant pour comprendre les processus et caractéristiques du système. Par définition, les approches de modélisation des systèmes complexes, telle que la modélisation à base d’agents, ont besoin de considérer les dynamiques globales du système comme la résultante des interactions de ses éléments le constituant. Là encore, plusieurs points de vue sont possibles. Au minimum, les deux niveaux d’observation du système génèrent des points de vue différents. Mais dans beaucoup de cas, les systèmes complexes tels que les sociétés humaines ou les écosystèmes naturels ont besoin d’être analysés sous plusieurs angles ou sur plusieurs questions ce qui génère également une multitude de points de vue. En sciences informatiques, des méthodologies pour analyser les bases de données et systèmes complexes à travers des points de vue multiples permettent de ne pas perdre l’information de ces différentes approches (e.g. Belem and Müller, 2013). Ainsi, le choix d’une approche multi-points de vue permet de laisser discuter des disciplines et d’analyser les systèmes sans perdre trop d’information.

Lorsqu'on superpose mes travaux sous le prisme de lecture proposé en introduction (Figures 2.1 à 3.6 excepté 2.4), on réalise bien que ceux-ci recouvrent un espace important (Figure 4.1). En terme de questionnements en écologie des populations, les connaissances sollicitées et accumulées recourent un large spectre : de la biologie de l'espèce à son écologie, des comportements individuels aux dynamiques de populations, des interactions trophiques et anthropiques aux processus évolutifs. Je pense que c'est le rôle de modélisateur, en tant qu'intégrateur de connaissances mais aussi questionnant différentes sous-disciplines qui m'a permis ou parfois forcé à toucher cette diversité de champs. Dans ces questionnements multiples, on arrive à des points de vue multiples à travers des domaines scientifiques distincts qui génèrent au moins des coopérations pluridisciplinaires, et parfois interdisciplinaires. En faisant de la modélisation dans ces différents domaines, mais avec une problématique commune et des approches méthodologiques connexes, j'ai pu élaborer une approche multi-points de vue du même problème. En plus de pouvoir s'y intéresser à partir de plusieurs disciplines, les locustes et leur gestion peuvent être qualifiés de systèmes complexes à bien des égards : au niveau de leurs marches coordonnées, dans leurs dynamiques de populations à deux phases, ou pour le système de gestion. Ils sont donc particulièrement adaptés à cette considération multi-points de vue.

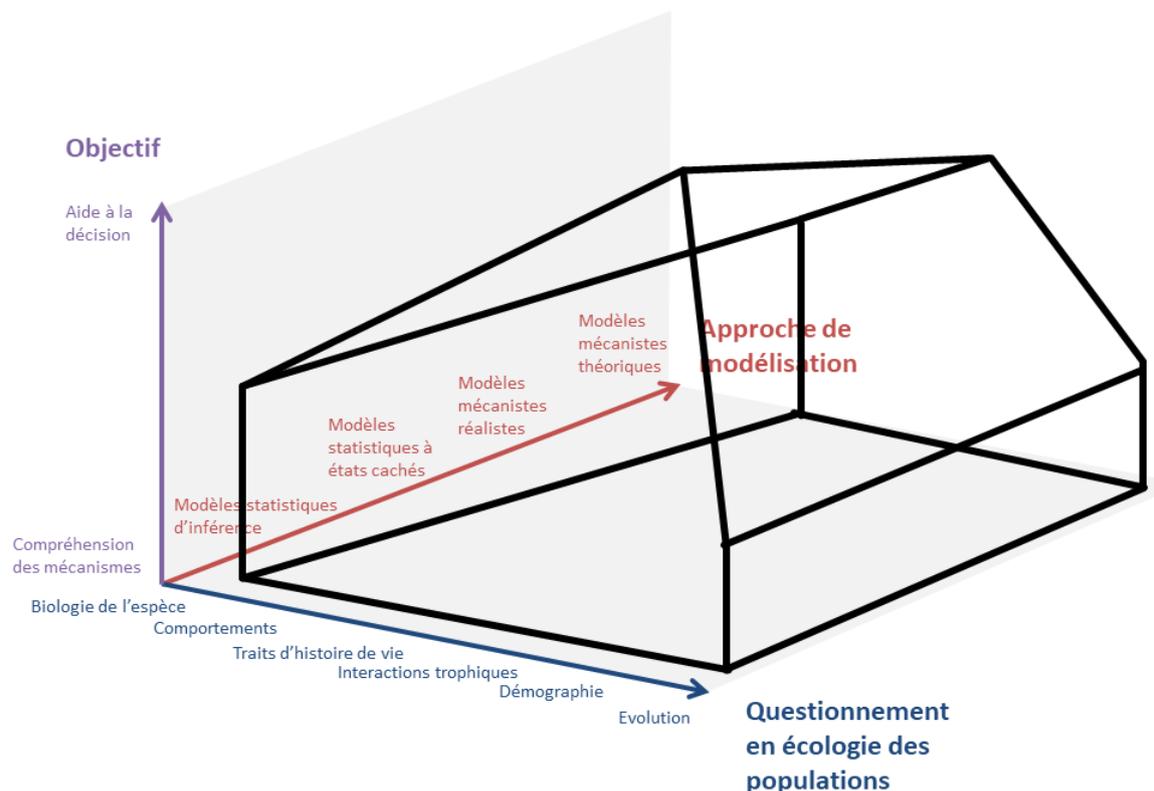


FIGURE 4.1 – Polyèdre de recouvrement des différents travaux de modélisation présentés dans le mémoire dans le prisme de lecture à trois axes (voir Fig. 1.2 pour la définition des axes). L'objectif de gestion étant principalement autour des dynamiques de population, il est naturel que le pic du polyèdre (ou faitière du toit de la “maison”) se situe à ce niveau.

Le rôle de modélisateur comme intégrateur de connaissances était déjà présent pendant mon post-doc sur le saumon Atlantique (Figure 1.3). Le temps, les nombreuses opportunités de collaboration, la volonté de répondre à des problématiques soulevées par des partenaires gestionnaires et la possibilité de varier les approches de modélisation ont permis d'étendre ce rôle dans le prisme en 3 dimensions dans mon travail sur les locustes, et en particulier sur le criquet pèlerin. Mon rôle d'intégrateur n'est d'ailleurs possible que grâce aux coopérations

avec les collègues plus spécialistes de certains domaines. Mon temps d'expatriation dans le centre antiacridien du Maroc a d'ailleurs favorisé ces apprentissages. Il est probable qu'un rôle identique pourrait être imaginé sur d'autres modèles biologiques, mais il faut du temps, de multiples collaborations et une immersion dans le sujet.

L'avantage principal de cette approche multi-points de vue devrait se ressentir d'autant plus que les connaissances accumulées sur les questions plus fondamentales alimentent celles nécessaires à l'aide à la décision pour la gestion. Les modèles peuvent également servir à cela. Nous avons vu que des modèles répondant à une question peuvent être imbriqués dans des modèles s'intéressant à des questions différentes ou de niveau d'intégration supérieur (e.g. section 3.2.2). Ce genre d'interactions entre modèles est gratifiant des deux cotés à travers la reconnaissance de l'utilité du modèle imbriqué d'une part et la capacité intégratrice du modèle imbriquant d'autre part. Les années à venir, avec les opportunités de collaborations et de projets qui se dessinent devraient être stimulantes aussi pour l'intégration potentielle de modèles s'alimentant les uns les autres (Figure 4.2) avec toujours comme objectif d'éviter que de nouvelles invasions de locustes ne reviennent.

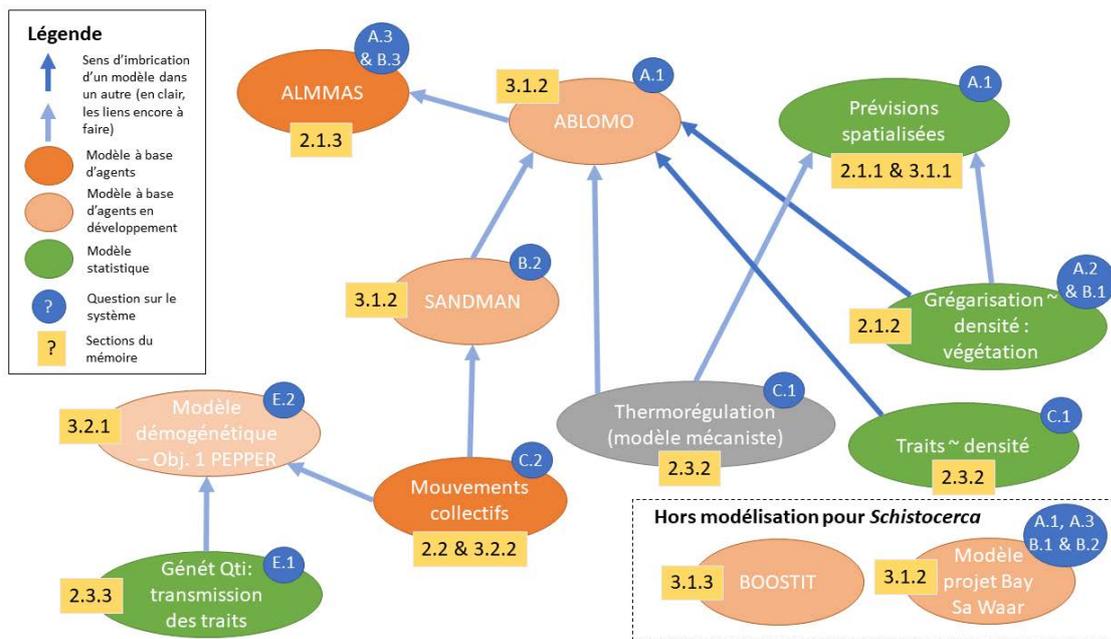


FIGURE 4.2 – Interactions potentielles que pourraient développer les différents travaux de modélisation présentés dans le mémoire. On peut remarquer qu'à travers l'intégration/l'imbrication de modèles les uns dans les autres, les questions s'alimentent également les unes les autres... et remontent vers l'objectif général de mieux comprendre et maîtriser les locustes.

4.5 Conclusions sur mon positionnement

Mon positionnement comme écologue spécialiste de la modélisation des locustes ne devrait pas être modifié rapidement. Par contre, mon rôle comme animateur d'un groupe de travail sur cette thématique est en train d'émerger. Ma période d'expatriation m'a permis de me confronter aux réalités de terrain et de tisser un réseau partenarial international. Pendant cette période, je ne co-encadrais pas plus de deux thésards à la fois (Sorry Cissé 2012-2015, Jamila Dkhili 2013-2018, Mathias Kayalto 2017-2020), et les projets en collaboration impliquaient directement des travaux de ma part. Même si je n'étais pas seul, mes activités de recherches étaient ainsi plutôt solitaires.

Depuis 2019, je change de phase, essaie d'augmenter la densité locale, et "grégarise" pour pouvoir "marcher" vers de nouvelles connaissances avec un groupe de collaborateurs et étudiants. Les opportunités d'encadrement se multiplient et les projets prennent de l'ampleur. Je recrute des collaborateurs, que j'essaie de conserver dans des ressources humaines que j'ai formées. Je tente dans la mesure du possible de pérenniser les activités. Les collaborations se font de plus en plus en groupe et je délègue. Par exemple, j'implique au maximum Nicolas Leménager dans les travaux avec Koutaro ; Lucile Marescot reste fortement connectée aux projets avec Arianne Cease ; j'invite Pierre-Emmanuel Gay dans les travaux de modélisation avec des étudiants ; et je sollicite des collègues dans et hors du CBGP pour collaborer dans les projets. J'ai besoin de ces collaborations multiples pour continuer avec le multi-points de vue et j'espère que de nouvelles collaborations naitront pour de nouveaux projets.

Comme les criquets, au niveau des gens avec lesquels j'interagis au plus proche, j'essaie de favoriser l'égalitarisme dans le partage de la ressource pour favoriser la coopération : depuis décembre 2020 j'organise des temps d'"écoutes grégaires" hebdomadaires pour que chacun puisse partager de l'information avec le groupe. Mais j'assume ma position de leader dans ce groupe, ce qui nous différencie des groupes anarchistes de locustes. Les étudiants ont besoin d'orientation. Les responsabilités dans les projets collaboratifs ne sont pas interchangeable. Et d'une manière générale, les humains ont plus de mal que les criquets à former et conserver des structures anarcho-grégaires (MacDonald, 2018).

Bibliographie

- Akimenko, V. V. and Piou, C. (2018). Two-compartment age-structured model of solitary and gregarious locust population dynamics. *Mathematical Methods in the Applied Sciences*, 41(18) :8636–8672.
- Albrecht, F. (1955). La densité des populations et la croissance chez *Schistocerca gregaria* (forsk.) et *Nomadacris septemfasciata* (serv.); la mue d'ajustement. *Journal d'Agriculture Tropicale et de Botanique Appliquée*, II(3-4) :111–192.
- Allen, B., Lippner, G., Chen, Y.-T., Fotouhi, B., Momeni, N., Yau, S.-T., and Nowak, M. A. (2017). Evolutionary dynamics on any population structure. *Nature*, 544 :227.
- Araújo, M. B. and New, M. (2007). Ensemble forecasting of species distributions. *Trends in ecology & evolution*, 22(1) :42–47.
- Ariel, G. and Ayali, A. (2015). Locust collective motion and its modeling. *PLOS Computational Biology*, 11(12) :e1004522.
- Axelsen, J., Petersen, B., Maiga, I., Niassy, A., Badji, K., Ouambama, Z., Sønderkov, M., and Kooyman, C. (2009). Simulation studies of senegalese grasshopper ecosystem interactions ii : the role of egg pod predators and birds. *International Journal of Pest Management*, 55(2) :99–112.
- Axelsen, J. A. (2009). Simulation studies of senegalese grasshopper ecosystem interactions i : the ecosystem model. *International Journal of Pest Management*, 55(2) :85–97.
- Ayali, A. (2019). The puzzle of locust density-dependent phase polyphenism. *Current Opinion in Insect Science*, 35 :41–47.
- Bahana, J. and Byaruhanga, E. (1999). Advances and review of strategies for red locust plague prevention : The control of red locust, *Nomadacris septemfasciata* (serville) into the 21st century. *Insect Science and its Applications*, 19(4) :265–272.
- Bazazi, S., Bartumeus, F., Hale, J. J., and Couzin, I. D. (2012). Intermittent motion in desert locusts : Behavioural complexity in simple environments. *PLoS Comput Biol*, 8(5) :e1002498.
- Bazazi, S., Buhl, J., Hale, J. J., Anstey, M. L., Sword, G. A., Simpson, S. J., and Couzin, I. D. (2008). Collective motion and cannibalism in locust migratory bands. *Current Biology*, 18(10) :735–739.
- Bazazi, S., Romanczuk, P., Thomas, S., Schimansky-Geier, L., Hale, J. J., Miller, G. A., Sword, G. A., Simpson, S. J., and Couzin, I. D. (2011). Nutritional state and collective motion : from individuals to mass migration. *Proceedings of the Royal Society, B*, 278(1704) :356–363.
- Belem, M. and Müller, J. P. (2013). An organizational model for multi-scale and multi-formalism simulation : Application in carbon dynamics simulation in west-african savanna. *Simulation Modelling Practice and Theory*, 32 :83–98.

-
- Bhatia, D. R. and Mital, V. P. (1961). Displacement of invading desert locust swarms during 1959 in india in relation to wind movements. *Indian Journal of Entomology*, XXIII(III) :225–229.
- Bouaïchi, A., Simpson, S., and Roessingh, P. (1996). The influence of environmental microstructure on the behavioural phase state and distribution of the desert locust *Schistocerca gregaria*. *Physiological Entomology*, 21 :247–256.
- Bozdogan, H. (1987). Model selection and akaike’s information criterion (aic) : the general theory and its analytical extensions. *Psychometrika*, 52(3) :345–370.
- Buhl, J., Sumpter, D., Couzin, I., Hale, J., Despland, E., Miller, E., and Simpson, S. (2006). From disorder to order in marching locusts. *Science*, 312 :1402–1406.
- Buhl, J., Sword, G., Clissold, F., and Simpson, S. (2011). Group structure in locust migratory bands. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 65(2) :265–273.
- Calovi, D. S., Litchinko, A., Lecheval, V., Lopez, U., Pérez Escudero, A., Chaté, H., Sire, C., and Theraulaz, G. (2018). Disentangling and modeling interactions in fish with burst-and-coast swimming reveal distinct alignment and attraction behaviors. *PLOS Computational Biology*, 14(1) :e1005933.
- Carlson, S. and Seamons, T. (2008). A review of quantitative genetic components of fitness in salmonids : implications for adaptation to future change. *Evolutionary Applications*, 1(2) :222–238.
- Chapuis, M.-P., Plantamp, C., Blondin, L., Pagès, C., Vassal, J.-M., and Lecoq, M. (2014). Demographic processes shaping genetic variation of the solitary phase of the desert locust. *Molecular Ecology*, 23(7) :1749–1763.
- Chapuis, M.-P., Péliissié, B., Piou, C., Chardonnet, F., Pagès, C., Foucart, A., Chapuis, E., and Jourdan-Pineau, H. (2021). Additive genetic variance for traits least related to fitness increases with environmental stress in the desert locust, *Schistocerca gregaria*. *Ecology and Evolution*, 11 :13930–13947.
- Cheke, R. and Holt, J. (1993). Complex dynamics of desert locust plagues. *Ecological Entomology*, 18 :109–115.
- Cissé, S., Ghaout, S., Babah Ebbe, M. A., Kamara, S., and Piou, C. (2016). Field verification of the prediction model on desert locust adult phase status from density and vegetation. *Journal of Insect Science*, 16(1) :1–4.
- Cisse, S., Ghaout, S., Mazih, A., Babah Ebbe, M. A. O., Benahi, A. S., and Piou, C. (2013). Effect of vegetation on density thresholds of adult desert locust gregarization from survey data in mauritania. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 149(2) :159–165.
- Cisse, S., Ghaout, S., Mazih, A., Jourdan-Pineau, H., Maeno, K. O., and Piou, C. (2015a). Characterizing phase-related differences in behaviour of *Schistocerca gregaria* with spatial distribution analysis. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 156(2) :128–135.
- Cisse, S., Ghaout, S., Mazih, A., Ould Babah Ebbe, M. A., and Piou, C. (2015b). Estimation of density threshold of gregarization of desert locust hoppers from field sampling in mauritania. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 156(2) :136–148.
- Clark, C. W. and Mangel, M. (1984). Foraging and flocking strategies : information in an uncertain environment. *American Naturalist*, 123(5) :626–641.
- Collett, M., Despland, E., Simpson, S., and Krakauer, D. (1998). Spatial scales of desert locust gregarization. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 95 :13052–13055.

-
- Cook, S. M., Khan, Z. R., and Pickett, J. A. (2007). The use of push-pull strategies in integrated pest management. *Annual Review of Entomology*, 52(1) :375–400.
- Coppen, G. (1999). A simple model to estimate the optimal separation and swath width of ulv-sprayed barriers of chitin synthesis inhibitors (csi) to control locust hopper bands. *Crop Protect.*, 18 :151–158.
- Cressman, K. (2008). The use of new technologies in desert locust early warning. *Outlooks on Pest Management*, 19(2) :55–59.
- Cullen, D., Sword, G., and Simpson, S. (2012). Optimizing multivariate behavioural syndrome models in locusts using automated video tracking. *Animal Behaviour*, 84 :771–784.
- Delay, E. and Piou, C. (2019). Mutual aid : When does resource scarcity favour group cooperation? *Ecological Complexity*, 40 :100790.
- Despland, E. (2003). Fractal index captures the role of vegetation clumping in locust swarming. *Functional Ecology*, 17 :315–322.
- Despland, E., Collett, M., and Simpson, S. (2000). Small-scale processes in desert locust swarm formation : vegetation patterns influence gregarization. *Oikos*, 88 :652–662.
- Despland, E., Rosenberg, J., and Simpson, S. (2004). Landscape structure and locust swarming : a satellite’s eye view. *Ecography*, 27 :381–391.
- Despland, E. and Simpson, S. (2000). The role of food distribution and nutritional quality in behavioural phase changes in the desert locust. *Animal Behaviour*, 59 :643–652.
- Dkhili, J., Berger, U., Idrissi Hassani, L. M., Ghaout, S., Peters, R., and Piou, C. (2017). Self-organized spatial structures of locust groups emerging from local interaction. *Ecological Modelling*, 361 :26–40.
- Dkhili, J., Maeno, K. O., Idrissi Hassani, L. M., Ghaout, S., and Piou, C. (2019). Effects of starvation and vegetation distribution on locust collective motion. *Journal of Insect Behavior*, 32(3) :207–217.
- Doré, A., Barbier, M., Lecoq, M., and Ould Babah, M. A. (2008). Prévention des invasions de criquets pèlerins : analyse socio-technique d’un dispositif de gestion du risque. *Cahiers Agricultures*, 17(5) :457–464.
- Dormann, C. F., McPherson, J. M., Araújo, M. B., Bivand, R., Bolliger, J., Carl, G., Davies, R. G., Hirzel, A., Jetz, W., and Kissling, D. W. (2007). Methods to account for spatial autocorrelation in the analysis of species distributional data : a review. *Ecography*, 30(5) :609–628.
- Durantón, J.-F. and Lecoq, M. (1990). *Le Criquet pèlerin au Sahel*. Acridologie Opérationnelle, n° 6. CIRAD-PRIFAS, Montpellier.
- Edelstein-Keshet, L., Watmough, J., and Grunbaum, D. (1998). Do travelling band solutions describe cohesive swarms? an investigation for migratory locust. *Journal of Mathematical Biology*, 36 :515–549.
- Edmonds, B. and Moss, S. (2004). From kiss to kids—an ‘anti-simplistic’ modelling approach. In *International workshop on multi-agent systems and agent-based simulation*, pages 130–144. Springer.
- Ellis, P. (1956). Differences in social aggregation in two species of locust. *Nature*, 178 :1007.

-
- Ellis, P. (1959). Learning and social aggregation in locust hoppers. *Animal Behaviour*, VII(1-2) :91–106.
- Ellis, P. and Ashall, C. (1957). Field studies on diurnal behaviour, movement and aggregation in the desert locust (*Schistocerca gregaria* forskål). *Anti-Locust Bulletin*, 25 :1–94.
- Ellis, P. E. (1953). Social aggregation and gregarious behaviour in hoppers of *Locusta migratoria migratorioides* (r. & f.). *Behaviour*, V(3) :226–260.
- Epstein, J. M. and Axtell, R. (1996). *Growing artificial societies : social science from the bottom up*. Brookings Institution Press.
- Escorihuela, M. J., Merlin, O., Stefan, V., Moyano, G., Eweys, O. A., Zribi, M., Kamara, S., Benahi, A. S., Ebbe, M. A. B., Chihrane, J., Ghaout, S., Cissé, S., Diakit , F., Lazar, M., Pellarin, T., Grippa, M., Cressman, K., and Piou, C. (2018). Smos based high resolution soil moisture estimates for desert locust preventive management. *Remote Sensing Applications : Society and Environment*, 11 :140–150.
- Fabre, F., Dedryver, C.-A., Plantegenest, M., Hull , M., and Rivot, E. (2010). Hierarchical bayesian modelling of plant colonisation by winged aphids : Inferring dispersal processes by linking aerial and field count data. *Ecological Modelling*, 221(15) :1770–1778.
- Faure, J. C. (1932). The phases of locusts in south africa. *Bulletin of Entomological Research*, 23(3) :293–405.
- Fronhofer, E. A., Pasurka, H., Mitesser, O., and Poethke, H. J. (2011). Scarce resources, risk sensitivity, and egalitarian resource sharing. *Evolutionary Ecology Research*, 13(3) :253–267.
- Gast n, J. (1969). S ntesis hist rica de las invasiones de langosta en la argentina. *Publicaci n Miscel nea. Buenos Aires, Argent. : Secr. Estado Agric. Ganad. Rep b. Argent.*, 433.
- Gay, P.-E., Lecoq, M., and Piou, C. (2018). Improving preventive locust management : insights from a multi-agent model. *Pest Management Science*, 74 :46–58.
- Gay, P.-E., Lecoq, M., and Piou, C. (2020). The limitations of locust preventive management faced with spatial uncertainty : exploration with a multi-agent model. *Pest Management Science*, 76(3) :1094–1102.
- Gay, P.-E., Trumper, E., Lecoq, M., and Piou, C. (2021). Importance of human capital, field knowledge and experience to improve pest locust management. *Pest Management Science*, 77(12) :5463–5474.
- Grimm, V., Revilla, E., Berger, U., Jeltsch, F., Mooij, W. M., Railsback, S. F., Thulke, H.-H., Weiner, J., Wiegand, T., and DeAngelis, D. L. (2005). Pattern-oriented modeling of agent-based complex systems : lessons from ecology. *Science*, 310 :987–991.
- Guttal, V., Romanczuk, P., Simpson, S. J., Sword, G. A., and Couzin, I. D. (2012). Cannibalism can drive the evolution of behavioural phase polyphenism in locusts. *Ecology Letters*, 15 :1158–1166.
- Hamilton, A. (1936). The relation of humidity and temperature to the development of three species of african locusts *Locusta migratoria migratorioides* (r. & f.) *Schistocerca gregaria* (forsk.) *Nomadacris septemfasciata* (serv.). *Transactions of the Royal Entomological Society of London*, 85 :1–60.
- Hamilton, A. (1950). Further studies on the relation of humidity and temperature to the development of two species of african locusts : *Locusta migratoria migratorioides* (r. & f.) and *Schistocerca gregaria* (forsk.). *Transactions of the Royal Entomological Society of London*, 101 :1–58.

-
- Hansen, M., Buhl, J., Bazazi, S., Simpson, S., and Sword, G. (2011). Cannibalism in the lifeboat — collective movement in australian plague locusts. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, pages 1–6.
- Hard, J. J., Gross, M. R., Heino, M., Hilborn, R., Kope, R. G., Law, R., and Reynolds, J. D. (2008). Evolutionary consequences of fishing and their implications for salmon. *Evolutionary Applications*, 1(2) :388–408.
- Hemming, C., Popov, G., Roffey, J., and Waloff, Z. (1979). Characteristics of desert locust plague upsurges. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, series B*, 287 :375–386.
- Holt, J. and Cheke, R. (1996). Models of desert locust phase changes. *Ecological Modelling*, 91 :131–137.
- Hopkins, D. P., Tyukmaeva, V. I., Gompert, Z., Feder, J., and Nosil, P. (2020). Functional genomics offers new tests of speciation hypotheses. *Trends in Ecology & Evolution*, 35(11) :968–971.
- Hoste, B., Luyten, L., Claeys, I., Clynen, E., Rahman, M. M., Loof, A., and Breuer, M. (2002). An improved breeding method for solitary locusts. *Entomologia experimentalis et applicata.*, 104(2/3) :281–288.
- Hunter, D. M. (2004). Advances in the control of locusts (orthoptera : Acrididae) in eastern australia : from crop protection to preventive control. *Australian Journal of Entomology*, 43(3) :293–303.
- Hunter-Jones, P. (1964). Egg development in the desert locust (*Schistocerca gregaria* forsk.) (orthoptera : Acrididae) in relation to availability of water. *Proceedings of the Royal Entomological Society of London, series A (General Entomology)*, 39(1-3) :25–33.
- Jensen, A., Johnsen, B., and Saksgaard, L. (1989). Temperature requirements in atlantic salmon (*salmo salar*), brown trout (*salmo trutta*), and arctic char (*salvelinus alpinus*) from hatching to initial feeding compared with geographic distribution. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 46(5) :786–789.
- Joshi, J., Couzin, I. D., Levin, S. A., and Guttal, V. (2017). Mobility can promote the evolution of cooperation via emergent self-assortment dynamics. *PLOS Computational Biology*, 13(9) :e1005732.
- Joyce, R. J., Janowiak, J. E., Arkin, P. A., and Xie, P. (2004). Cmorph : A method that produces global precipitation estimates from passive microwave and infrared data at high spatial and temporal resolution. *Journal of Hydrometeorology*, 5(3) :487–503.
- Kearney, M. R. and Porter, W. P. (2017). Nichemapr – an r package for biophysical modelling : the microclimate model. *Ecography*, 40(5) :664–674.
- Kearney, M. R. and Porter, W. P. (2020). Nichemapr – an r package for biophysical modelling : the ectotherm and dynamic energy budget models. *Ecography*, 43(1) :85–96.
- Lassalle, G. and Rochard, E. (2009). Impact of twenty-first century climate change on diadromous fish spread over europe, north africa and the middle east. *Global Change Biology*, 15(5) :1072–1089.
- Latchininsky, A., Piou, C., Franc, A., and Soti, V. (2016). *Applications of Remote Sensing to Locust Management*, pages 263–294. ISTE editions.
- Launois, M. (1979). An ecological model for the study of the grasshopper *Oedaleus senegalensis* in west africa. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, series B*, 287 :345–355.

-
- Launois, M. (1984). Les biomodèles à géométrie variable appliqués à la surveillance des criquets ravageurs. *Agronomie Tropicale*, 39(3) :269–274.
- Launois, M. (1995). Le biomodèle sgr : un modèle synoptique de veille et d’alerte précoce spécifique au criquet pèlerin sur l’ensemble de son aire d’habitat. *Conférence internationale sur les nouvelles stratégies de lutte antiacridienne, Bamako, Mali, 3-8 avril 1995*.
- Launois, M. and Lecoq, M. (1990). Biomodélisation et stratégies de lutte antiacridienne en Afrique et à Madagascar. *Mededelingen Faculteit Landbouwwetenschappen Rijksuniversiteit Gent*, 55(2a) :225–234.
- Lawton, D., Scarth, P., Deveson, E., Piou, C., Spessa, A., Waters, C., and Cease, A. (sub.). Seeing the locust in the swarm : accounting for spatiotemporal hierarchy improves ecological models of insect populations. *Ecography*.
- Le Gall, M., Word, M. L., Thompson, N., Beye, A., and Cease, A. J. (2020a). Nitrogen fertilizer decreases survival and reproduction of female locusts by increasing plant protein to carbohydrate ratio. *Journal of Animal Ecology*, 89(10) :2214–2221.
- Le Gall, M., Word, M. L., Thompson, N., Manneh, B., Beye, A., and Cease, A. J. (2020b). Linking land use and the nutritional ecology of herbivores : A case study with the Senegalese locust. *Functional Ecology*, 34(1) :167–181.
- Lecoq, M. (1975). *Les déplacements par vol du Criquet migrateur malgache en phase solitaire : leur importance sur la dynamique des populations et la grégarisation*. Les Acridiens, n° 2. Ministère de la Coopération, Paris.
- Lecoq, M. (1978). Les déplacements par vol à grande distance chez les acridiens des zones sahélienne et soudanienne en Afrique de l’ouest. *Compte Rendu de l’Académie des Sciences de Paris, série D*, 286(6 février) :419–422.
- Lecoq, M. (1988). Les biomodèles en acridologie et leurs applications opérationnelles. *Meeting on Desert Locust Research, Rome, Italy, 18-20 October 1988*, pages 82–99.
- Lecoq, M. (1991). *Le Criquet pèlerin : enseignements de la dernière invasion et perspectives offertes par la biomodélisation*, pages 71–98. Universités francophones. Actualité scientifique. John Libbey Eurotext, Paris.
- Lecoq, M. (2004). Vers une solution durable au problème du criquet pèlerin? *Sécheresse*, 15(3) :217–224.
- Lecoq, M., Franc, A., Luong-Skovmand, M. H., Raveloson, A., and Ravelombony, V. d. P. (2006). Ecology and migration patterns of solitary red locusts, *Nomadacris septemfasciata* (serville) (Orthoptera : Acrididae) in southwestern Madagascar. *Annales de la Société Entomologique de France (nouvelle série)*, 42(2) :197–205.
- Lihoreau, M., Charleston, M. A., Senior, A. M., Clissold, F. J., Raubenheimer, D., Simpson, S. J., and Buhl, J. (2017). Collective foraging in spatially complex nutritional environments. *Philosophical Transactions of the Royal Society B : Biological Sciences*, 372(1727).
- Lotka, A. J. (1925). *Elements of physical biology*. Williams & Wilkins.
- Ludwig, J. A. and Reynolds, J. F. (1988). *Statistical ecology : a primer in methods and computing*, volume 1. John Wiley & Sons.
- Lukeman, R., Li, Y.-X., and Edelstein-Keshet, L. (2010). Inferring individual rules from collective behavior. *Proceedings of the National Academy of Science of USA*, 107(28) :12576–12580.

-
- MacDonald, C. (2018). *L'ordre Contre L'harmonie : Anthropologie de L'anarchisme*. Pétra, Paris, France.
- Maeno, K. and Tanaka, S. (2008). Maternal effects on progeny body size and color in the desert locust, *Schistocerca gregaria* : density- and reproductive cycle-dependent variation. *Journal of Insect Physiology*, 54 :1072–1080.
- Maeno, K. O., Piou, C., Ely, S. O., Mohamed, S. O., Jaavar, M. E. H., Babah, M. A. O., and Nakamura, S. (2012). Field observations of the sheltering behavior of the solitary phase of the desert locust, *Schistocerca gregaria*, with particular reference to antipredator strategies. *Japan Agricultural Research Quarterly*, 46(4) :339–345.
- Maeno, K. O., Piou, C., Ely, S. O., Mohamed, S. O., Jaavar, M. E. H., Ghaout, S., and Ebbe, M. A. O. B. (2021a). Density-dependent mating behaviors reduce male mating harassment in locusts. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 118(42) :e2104673118.
- Maeno, K. O., Piou, C., and Ghaout, S. (2020). The desert locust, *Schistocerca gregaria*, plastically manipulates egg size by regulating both egg numbers and production rate according to population density. *Journal of Insect Physiology*, 122 :104020.
- Maeno, K. O., Piou, C., Kearney, M. R., Ely, S. O., Mohamed, S. O., Jaavar, M. E. H., and Babah Ebbe, M. A. O. (2021b). A general model of the thermal constraints on the world's most destructive locust, *Schistocerca gregaria*. *Ecological Applications*, 31(4) :e02310.
- Maeno, K. O., Piou, C., Ould Babah, M. A., and Nakamura, S. (2013a). Eggs and hatchlings variations in desert locusts : phase related characteristics and starvation tolerance. *Frontiers in Physiology*, 4.
- Maeno, K. O., Piou, C., Ould Ely, S., Babah, M. A. O., Pélissié, B., Ould Mohamed, S., Jaavar, M. E. H., Etheimine, M., and Nakamura, S. (2013b). Plant size-dependent escaping behavior of gregarious nymphs of the desert locust, *Schistocerca gregaria*. *Journal of Insect Behavior*, 26 :623–633.
- Magor, J. I., Lecoq, M., and Hunter, D. M. (2008). Preventive control and desert locust plagues. *Crop Protection*, 27(12) :1527–1533.
- Maiga, I., Axelsen, J., Badji, K., and Kooyman, C. (2009). Simulation studies of senegalese grasshopper ecosystem interactions iii : optimization of grasshopper control. *International Journal of Pest Management*, 55(2) :113–120.
- Malthus, T. R. (1798). *An Essay on the Principle of Population*. Cambridge university press.
- Mann, R. P. (2011). Bayesian inference for identifying interaction rules in moving animal groups. *PLoS ONE*, 6(8) :e22827.
- McClintock, B. T., Langrock, R., Gimenez, O., Cam, E., Borchers, D. L., Glennie, R., and Patterson, T. A. (2020). Uncovering ecological state dynamics with hidden markov models. *Ecology Letters*, 23(12) :1878–1903.
- Meynard, C. N., Gay, P.-E., Lecoq, M., Foucart, A., Piou, C., and Chapuis, M.-P. (2017). Climate-driven geographic distribution of the desert locust during recession periods : Subspecies' niche differentiation and relative risks under scenarios of climate change. *Global Change Biology*, 23(11) :4739–4749.
- Minsky, M. (1965). *Matter, mind and models*, page 45–49. Congress, I. F. of Information Processing.

-
- Mouquet, N., Lagadeuc, Y., Devictor, V., Doyen, L., Duputié, A., Eveillard, D., Faure, D., Garnier, E., Gimenez, O., Huneman, P., et al. (2015). Predictive ecology in a changing world. *Journal of Applied Ecology*, 52(5) :1293–1310.
- Nishide, Y. and Tanaka, S. (2019). Re-examination of the maternal control of progeny size and body color in the desert locust *Schistocerca gregaria* : differences from previous conclusions. *Journal of Insect Physiology*, 114 :145–157.
- Norris, M. (1952). Reproduction in the desert locust (*Schistocerca gregaria* forskål) in relation to density and phase. *Anti-Locust Bulletin*, 13 :1–51.
- Nowak, M. A. (2006). Five rules for the evolution of cooperation. *Science*, 314(5805) :1560–1563.
- Ould Babah, M. and Sword, G. (2004). Linking locust gregarization to local resource distribution patterns across a large spatial scale. *Environmental Entomology*, 33(6) :1577–1583.
- Pedgley, D. (1972). Satellite detection of potential breeding sites of the desert locust. *Proceedings of the Symposium on Remote Sensing*, pages 155–158.
- Pener, M. and Simpson, S. (2009). Locust phase polyphenism : an update. *Advances in Insect Physiology*, 36 :1–272.
- Pepper, J. W. and Smuts, B. B. (2000). *The evolution of cooperation in an ecological context : an agent-based model*, pages 45–76. Oxford University Press, Oxford.
- Piou, C., Gay, P.-E., Benahi, A. S., Babah Ebbe, M. A. O., Chihrane, J., Ghaout, S., Cisse, S., Diakite, F., Lazar, M., Cressman, K., Merlin, O., and Escorihuela, M.-J. (2019). Soil moisture from remote sensing to forecast desert locust presence. *Journal of Applied Ecology*, 56(4) :966–975.
- Piou, C., Lebourgeois, V., Benahi, A. S., Bonnal, V., Jaavar, M. E. H., Lecoq, M., and Vassal, J.-M. (2013). Coupling historical prospection data and a remotely-sensed vegetation index for the preventative control of desert locusts. *Basic and Applied Ecology*, 14(7) :593–604.
- Piou, C. and Prévost, E. (2012). A demo-genetic individual-based model for atlantic salmon populations : Model structure, parameterization and sensitivity. *Ecological Modelling*, 231 :37–52.
- Piou, C. and Prévost, E. (2013). Contrasting effects of climate change in continental vs. oceanic environments on population persistence and microevolution of atlantic salmon. *Global Change Biology*, 19 :711–723.
- Piou, C., Taylor, M. H., Papaïx, J., and Prévost, E. (2015). Modelling the interactive effects of selective fishing and environmental change on atlantic salmon demogenetics. *Journal of Applied Ecology*, 52 :1629–1637.
- Piou, C., Zagaglia, G., Medina, H. E., Trumper, E., Brizuela, X. R., and Maeno, K. O. (2022). Band movement and thermoregulation in *Schistocerca cancellata*. *Journal of Insect Physiology*, accepted.
- Pékel, J., Ceccato, P., Vancutsem, C., Cressman, K., Vanbogaert, E., and Defourny, P. (2010). Development and application of multi-temporal colorimetric transformation to monitor vegetation in desert locust habitat. *IEEE Journal of Selected Topics in Applied Earth Observations and Remote Sensing*, 4(2) :318–326.
- Pélissié, B., Piou, C., Jourdan-Pineau, H., Pagès, C., Blondin, L., and Chapuis, M.-P. (2016). Extra molting and selection on nymphal growth in the desert locust. *PLoS ONE*, 11(5) :e0155736.

-
- Rainey, R. C. (1967). Radar observations of locust swarms. *Science*, 157(3784) :98–99.
- Rainey, R. C. and Waloff, Z. (1951). Flying locusts and convection currents. *Anti-Locust Bulletin*, 9 :51–72.
- Reed, T. E., Waples, R. S., Schindler, D. E., Hard, J. J., and Kinnison, M. T. (2010). Phenotypic plasticity and population viability : the importance of environmental predictability. *Proceedings of the Royal Society B : Biological Sciences*, 277(1699) :3391–3400.
- Reus, J. and Symmons, P. (1992). A model to predict the incubation and nymphal development periods of the desert locust, *Schistocerca gregaria* (orthoptera : Acrididae). *Bulletin of Entomological Research*, 82 :517–520.
- Reuter, H., Kruse, M., Rovellini, A., and Breckling, B. (2016). Evolutionary trends in fish schools in heterogeneous environments. *Ecological Modelling*, 326 :23–35.
- Reynolds, A., Sword, G., Simpson, S., and Reynolds, D. (2009). Predator percolation, insect outbreaks and phase polyphenism. *Current Biology*, 19(1) :20–24.
- Rivot, E., Prévost, E., Parent, E., and Baglinière, J. L. (2004). A bayesian state-space modelling framework for fitting a salmon stage-structured population dynamic model to multiple time series of field data. *Ecological Modelling*, 179(4) :463–485.
- Roessingh, P., Simpson, S., and James, S. (1993). Analysis of phase-related changes in behaviour of desert locust nymphs. *Proceedings of the Royal Society of London, series B*, 252 :43–49.
- Roffey, J. and Magor, J. (2003). Desert locust population parameters. Desert locust field research stations, technical series, FAO, Rome.
- Senior, A. M., Lihoreau, M., Charleston, M. A., Buhl, J., Raubenheimer, D., and Simpson, S. J. (2016). Adaptive collective foraging in groups with conflicting nutritional needs. *Royal Society Open Science*, 3(4).
- Sibly, R., Calow, P., and Smith, R. H. (1988). Optimal size of seasonal breeders. *Journal of Theoretical Biology*, 133(1) :13–21.
- Smaldino, P. E., Schank, J. C., and McElreath, R. (2013). Increased costs of cooperation help cooperators in the long run. *The American Naturalist*, 181(4) :451–463.
- Song, H. (2011). Density-dependent phase polyphenism in nonmodel locusts : a minireview. *Psyche (Journal of Entomology)*, 2011(741769) :1–16.
- Steedman, A. (1977). Movements of swarms of the desert locust, *Schistocerca gregaria* (forsk.), across the northern red sea. *Acrida*, 6(1) :109–140.
- Symmons, P. (2009). A critique of "preventive control and desert locust plagues". *Crop Protection*, 28 :905–907.
- Taylor, E. (1991). A review of local adaptation in salmonidae, with particular reference to pacific and atlantic salmon. *Aquaculture*, 98(1-3) :185–207.
- Thorpe, J., Mangel, M., Metcalfe, N., and Huntingford, F. (1998). Modelling the proximate basis of salmonid life-history variation, with application to atlantic salmon, *salmo salar* l. *Evolutionary Ecology*, 12(5) :581–599.
- Topaz, C. M., Bernoff, A. J., Logan, S., and Toolson, W. (2008). A model for rolling swarms of locusts. *The European Physical Journal - Special Topics*, 157(1) :93–109.

-
- Tratalos, J. and Cheke, R. (2006). Can ndvi gac imagery be used to monitor desert locust breeding areas? *Journal of Arid Environments*, 64 :342–356.
- Tratalos, J., Cheke, R., Healey, R., and Stenseth, N. (2010). Desert locust populations, rainfall and climate change : insights from phenenological models using gridded monthly data. *Climate Research*, 43(3) :229–239.
- Uvarov, B. (1921). A revision of the genus *Locusta* l. (=pachytylus, fieb.), with a new theory as to the periodicity and migrations of locusts. *Bulletin of Entomological Research*, 12(2) :135–163.
- Van Huis, A., Woldewahib, G., Toleubayev, K., and van der Werf, W. (2008). Relationships between quality and fitness in the desert locust, *Schistocerca gregaria* and its distribution over habitats on the red sea coastal plain of sudan. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 127(2) :1–13.
- Verhulst, P.-F. (1838). Notice sur la loi que la population suit dans son accroissement. *Corresp. Math. Phys.*, 10 :113–126.
- Vitalis, R., Gautier, M., Dawson, K. J., and Beaumont, M. A. (2014). Detecting and measuring selection from gene frequency data. *Genetics*, 196(3) :799–817.
- Volterra, V. (1926). Fluctuations in the abundance of a species considered mathematically. *Nature*, 118(2972) :558–560.
- Véran, S., Simpson, S., Sword, G., Deveson, E., Piry, S., Hines, J., and Berthier, K. (2015). Modeling spatiotemporal dynamics of outbreaking species : influence of environment and migration in a locust. *Ecology*, 96(3) :737–748.
- Waloff, Z. (1946). Seasonal breeding and migration of the desert locust (*Schistocerca gregaria* forskål) in eastern africa. *Anti-Locust Memoir*, 1 :1–74.
- Waloff, Z. (1963a). Field studies on solitary and transiens desert locust in the red sea area. *Anti-Locust Bulletin*, 40 :1–93.
- Waloff, Z. (1963b). Gregarious behaviour in flying locust swarms. *Animal Behaviour*, 11(2-3).
- Waloff, Z. (1966). The upsurges and recessions of the desert locust plague : an historical survey. *Anti-Locust Memoir*, 8 :1–111.
- Waloff, Z. (1972). Orientation of flying locusts, *Schistocerca gregaria* (forsk.) in migrating swarms. *Bulletin of Entomological Research*, 62 :1–72.
- Waloff, Z. and Rainey, R. C. (1951). Field studies on factors affecting the displacements of desert locust swarms in eastern africa. *Anti-Locust Bulletin*, 9 :1–50.
- West, S. A., Griffin, A. S., and Gardner, A. (2007). Social semantics : altruism, cooperation, mutualism, strong reciprocity and group selection. *Journal of Evolutionary Biology*, 20(2) :415–432.
- Wilson, D. and Wilson, E. (2007). Rethinking the theoretical foundation of sociobiology. *The Quarterly Review of Biology*, 82(4) :327–348.
- Wosniack, M. E., Santos, M. C., Raposo, E. P., Viswanathan, G. M., and da Luz, M. G. E. (2017). The evolutionary origins of lévy walk foraging. *PLOS Computational Biology*, 13(10) :e1005774.
- Zhang, L., Lecoq, M., Latchininsky, A., and Hunter, D. M. (2019). Locust and grasshopper management. *Annual Review of Entomology*, 64 :15–34.

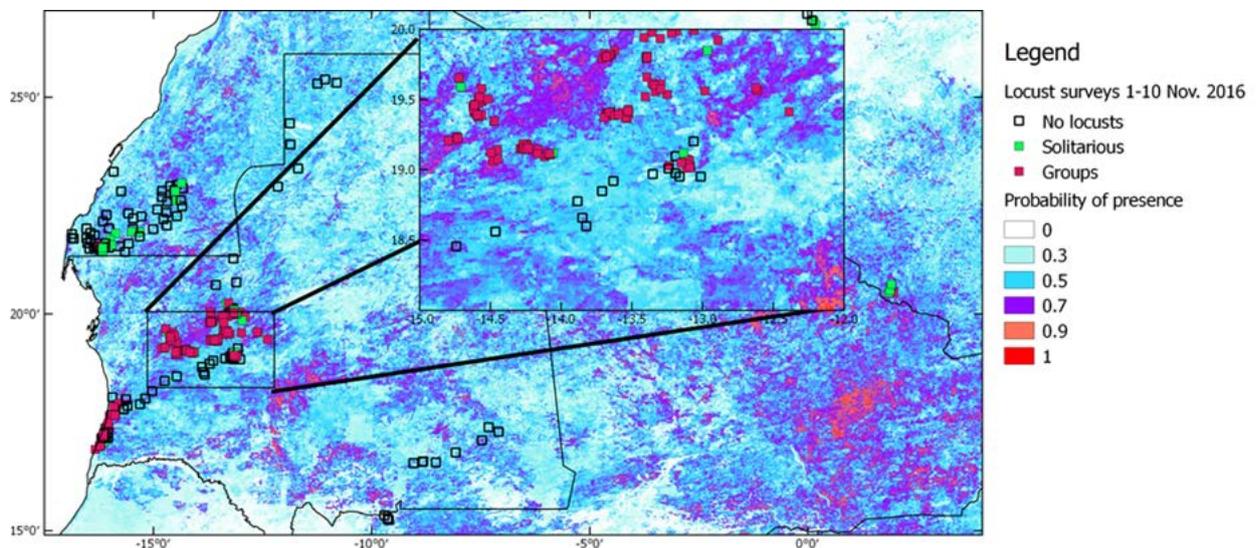
Zolotarevsky, B. (1929). Sur le comportement de *Locusta migratoria* l. subsp. *migratorioides* rh. & frm. phasis transiens. *Comptes Rendus des Séances de l'Académie des Sciences*, 189(Séance du 17 Juillet 1929) :131.

Troisième partie

Tirés à part

Chapitre 1

Soil moisture from remote sensing to forecast desert locust presence.



Extrapolation du modèle de Random Forest élaboré dans cette étude à partir de l'humidité du sol et de l'indice de végétation pour prévoir les probabilités de présence de criquet pèlerin en Mauritanie la première décade de novembre 2016, et superposition des points de prospections réalisés dans cette même période.

Soil moisture from remote sensing to forecast desert locust presence

Cyril Piou^{1,2,3}  | Pierre-Emmanuel Gay¹ | Ahmed Salem Benahi⁴ |
 Mohamed Abdallahi Ould Babah Ebbe^{4,5}  | Jamal Chihrane² | Saïd Ghaout² |
 Sory Cisse⁶ | Fakaba Diakite⁶ | Mohammed Lazar⁷ | Keith Cressman⁸ |
 Olivier Merlin⁹  | Maria-José Escorihuela¹⁰ 

¹CBGP, CIRAD, INRA, IRD, Montpellier SupAgro, Univ Montpellier, Montpellier, France; ²Centre National de Lutte Antiacridienne, Ait-Melloul, Inezgane, Morocco; ³University Ibn Zohr, Agadir, Morocco; ⁴Centre National de Lutte Antiacridienne, Nouakchott, Mauritania; ⁵Institut du Sahel (INSAH)/CILSS, Bamako, Mali; ⁶Centre National de Lutte contre le Criquet pèlerin, Bamako, Mali; ⁷Institut National de la Protection des Végétaux, Alger, Algeria; ⁸Food and Agriculture Organization of the United Nations, Rome, Italy; ⁹CESBIO, Univ Toulouse, IRD, UPS, CNRS, CNES, Toulouse, France and ¹⁰isardSAT, Parc Tecnològic Barcelona Activa, Barcelona, Spain

Correspondence

Cyril Piou

Email: cyril.piou@cirad.fr

Funding information

European Space Agency

Handling Editor: Cate Macinnis-Ng

Abstract

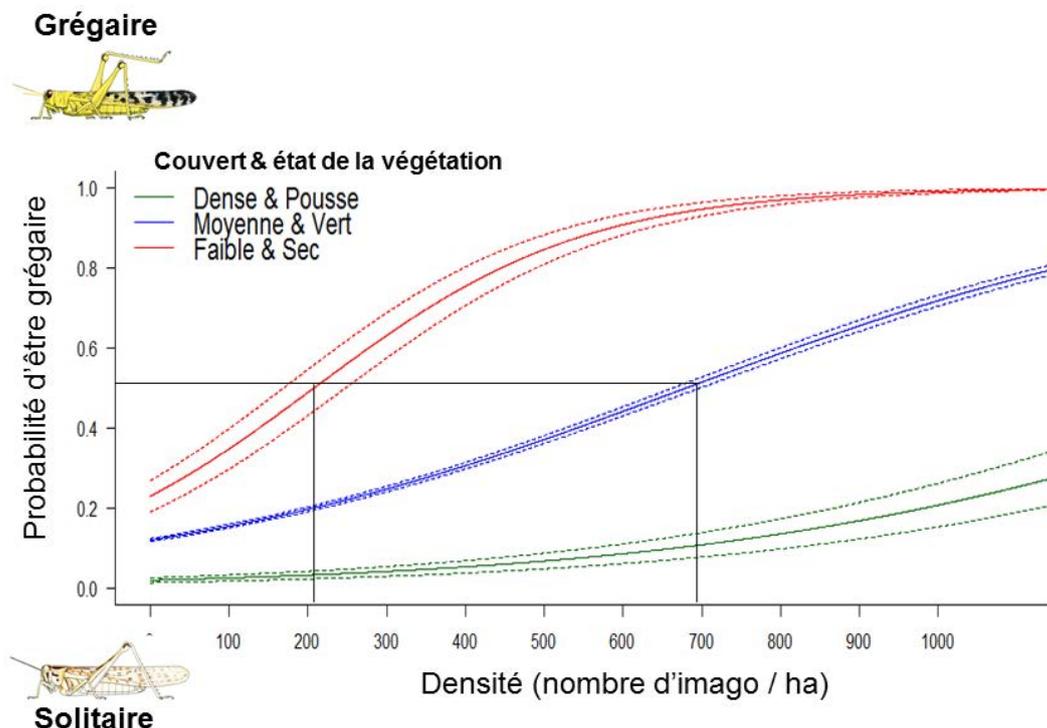
1. Preventive control of desert locusts is based on monitoring recession areas to detect outbreaks. Remote sensing has been increasingly used in the preventive control strategy. Soil moisture is a major ecological driver of desert locust populations but is still missing in the current imagery toolkit for preventive management.
2. By means of statistical analyses, combining field observations of locust presence/absence and soil moisture estimates at 1 km resolution from a disaggregation algorithm, we assess the potential of soil moisture to help preventive management of desert locust.
3. We observe that a soil moisture dynamics increase of above 0.09 cm³/cm³ for 20 days followed by a decrease of soil moisture may increase the chance to observe locusts 70 days later. We estimate the gains in early warning timing compared to using imagery from vegetation to be 3 weeks.
4. We demonstrate that forecasting errors may be reduced by the combination of several types of indicators such as soil moisture and vegetation index in a common statistical model forecasting locust presence.
5. *Policy implications.* Soil moisture estimates at 1 km resolution should be used to plan desert locust surveys in preventive management. When soil moisture increases in a dry area of potential habitat for the desert locust, field surveys should be conducted two months later to evaluate the need of further preventive actions. Remote sensing estimates of soil moisture could also be used for other applications of integrated pest management.

KEYWORDS

agricultural pest, desert locust, disaggregation algorithm, pest management, preventive management, random forest, satellite imagery, soil moisture

Chapitre 2

Effect of vegetation on density thresholds of Desert Locust gregarization from survey data in Mauritania.



Résumé graphique de la relation $P(\text{Gregarisation}) \sim \text{vegetation} + \text{densité}$ établie dans cette étude

Effect of vegetation on density thresholds of adult desert locust gregarization from survey data in Mauritania

Sory Cisse^{1*}, Saïd Ghaout², Ahmed Mazih³, Mohamed Abdallahi Ould Babah Ebbe⁴, Ahmed Salem Benahi⁴ & Cyril Piou⁵

¹Centre National de Lutte contre le Criquet pèlerin, Quartier du fleuve, BP E-4281, Rue 313, Porte 261, Bamako, Mali,

²Centre National de Lutte Antiacridienne, Ait- Melloul, Inezgane, Agadir, BP 125, Morocco, ³Departement de Phytologie, Institut Agronomique et Veterinaire Hassan II, BP 18/S, Agadir 80000, Morocco, ⁴Centre National de Lutte Antiacridienne, Nouakchott, BP 665, Mauritania, and ⁵CIRAD, UPR Bioagresseurs: Analyse et Maîtrise du Risque, Montpellier F-34398, France

Accepted: 14 August 2013

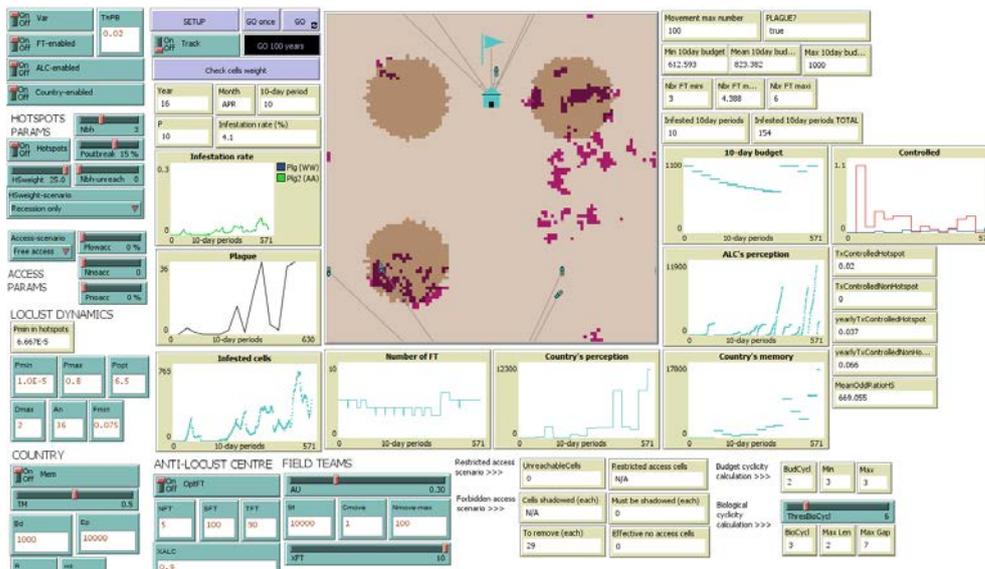
Key words: *Schistocerca gregaria*, logistic regression, vegetation structure, phase polyphenism, Orthoptera, Acrididae

Abstract

In the desert locust, *Schistocerca gregaria* (Forskål) (Orthoptera: Acrididae), the threshold density inducing the gregarization phenomenon has never been determined under natural conditions. The influence of environmental factors on this phenomenon has been studied mostly in controlled environments. Based on data collected during several years by the survey teams of the National Center for Locust Control in Mauritania, we analyzed the influence of locust density, vegetation cover, and vegetation status on the probability of observing gregarious locusts. We assumed that a probability to observe gregarious locusts of 0.5 corresponded to the density threshold of gregarization. The results showed in detail the change in the threshold of gregarization according to the cover and status of the vegetation. Low cover and dry vegetation led to a low density threshold of gregarization probably due to high probability of individuals to touch each other. Dense and green vegetation favored a high threshold of gregarization probably due to a dispersion of the individuals and a low probability of individual encounters. These findings should help the management of locusts and decision making during control operations.

Chapitre 3

Improving preventive locust management : insights from a multi-agent model.



Interface graphique du modèle ALMMAS (Anti-Locust Management Multi-Agent System) sous NetLogo présenté et utilisé dans cette étude pour illustrer la cyclicité des crises acridienne lié à l'oubli du problème acridien

Improving preventive locust management: insights from a multi-agent model

Pierre-Emmanuel Gay,^a Michel Lecoq^a  and Cyril Piou^{a,b,c*} 

Abstract

BACKGROUND: Preventive management of locust plagues works in some cases but still fails frequently. The role of funding institution awareness was suggested as a potential facilitating factor for cyclic locust plagues. We designed a multi-agent system to represent the events of locust plague development and a management system with three levels: funding institution, national control unit and field teams. A sensitivity analysis identified the limits and improvements of the management system.

RESULTS: The model generated cyclic locust plagues through a decrease in funding institution awareness. The funding institution could improve its impact by increasing its support by just a few percent. The control unit should avoid hiring too many field teams when plagues bring in money, in order to ensure that surveys can be maintained in times of recession. The more information the teams can acquire about the natural system, the more efficient they will be.

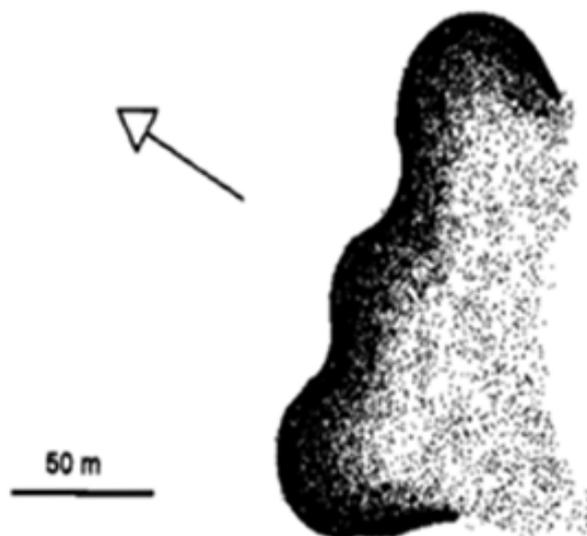
CONCLUSION: We argue that anti-locust management should be considered as a complex adaptive system. This not only would allow managers to prove to funders the random aspect of their needs, but would also enable funders and decision-makers to understand and integrate their own decisions into the locust dynamics that still regularly affect human populations.

© 2017 Society of Chemical Industry

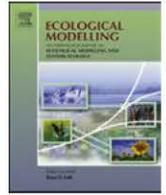
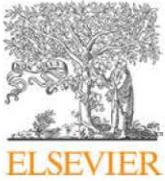
Keywords: pattern-oriented model; preventive control; phase polyphenism; early warning; complex adaptive system; pest management; desert locust

Chapitre 4

Self-organized spatial structures of locust groups emerging from local interaction.



Cette étude tente à l'aide d'un modèle individu-centré de comprendre les processus d'interactions nécessaires entre les individus pour reproduire les formes typiques de bandes larvaires de locustes (Figure de Lecoq et al. (1999))



Self-organized spatial structures of locust groups emerging from local interaction



Jamila Dkhili^{a,b,c,*}, Uta Berger^d, Lalla Mina Idrissi Hassani^a, Saïd Ghaout^c, Ronny Peters^d, Cyril Piou^{a,b,c}

^a *Faculté des sciences, Université Ibn Zohr, Agadir, Morocco*

^b *CIRAD, UMR CBGP, 34398 Montpellier Cedex 5, France*

^c *CNLAA, BP15, 86343 Inezgane, Morocco*

^d *TU Dresden, Faculty Of Environmental Sciences, Germany*

ARTICLE INFO

Article history:

Received 12 April 2017

Received in revised form 15 July 2017

Accepted 19 July 2017

Available online 5 August 2017

Keywords:

Band structure

Frontal density

Locust collective movement

Individual-based model

Self-organization

Pattern-oriented modelling

ABSTRACT

Collective movements are found in several taxa and many different scales. Locusts and grasshoppers are known for their formation of groups and collective movement. These groups exhibit self-organized characteristics of typical shapes and density gradients. Three different species-dependent characteristics of group structures can be distinguished in locusts and grasshoppers: spots (circular form), bands (large form), and ribbons (long form). In order to understand deeper the mechanisms leading to this diversity of structures, we aimed to reproduce the different spatial structures of locust and grasshopper groups by the mean of an agent-based model. The model describes the behaviour of individual insects by three simple processes of attraction, repulsion and cohesion – well known from classical flock models. The individuals' vision radius is updated according to their neighbours' density. Individuals update their direction and subsequent movement in response to local neighbours within the vision radius. The movement speed is irregular representing intermittent motion. Simulation experiments were applied to test the effects of the sequence of the processes of cohesion and alignment. As expected, the differences of group structures can be explained by differences in individual behaviours. More interestingly, the characteristic collective movements observed in locusts and grasshoppers need strong alignment behaviour of the individuals. We suggest that the different characteristic group structures found in grasshoppers and locusts depend on the strength of the aggregating behaviour exhibited by the different species. Our work shows that the high frontal densities observed in locust bands are the result of the turning back toward the group by the individuals in the front of the group. The specific behaviours needed to reproduce locust band structures suppose an adaptation to predation avoidance and eventually resource search.

© 2017 Elsevier B.V. All rights reserved.

Chapitre 5

A general model of the thermal constraints on the world's most destructive locust, *Schistocerca gregaria*.



Schistocerca cancellata montre des comportements de thermorégulation comme *Schistocerca gregaria*, notamment en se regroupant au soleil au matin pour se chauffer avant d'entamer des marches coordonnées. Ce papier présente des observations en Mauritanie sur le criquet pèlerin et un modèle en découlant permettant de prévoir les niveaux d'activités potentiels dans toute son aire de distribution et sur les 60 dernières années. (Photo : Cyril Piou)

A general model of the thermal constraints on the world's most destructive locust, *Schistocerca gregaria*

KOUTARO OULD MAENO ^{1,2,7}, CYRIL PIOUS ³, MICHAEL R. KEARNEY ⁴, SIDI OULD ELY,^{2,5} SID'AHMED OULD MOHAMED,² MOHAMED EL HACEN JAAVAR,² AND MOHAMED ABDALLAHI OULD BABAH EBBE^{2,6}

¹Livestock and Environment Division, Japan International Research Center for Agricultural Sciences (JIRCAS), Ohwashi 1-1, Tsukuba, Ibaraki 305-8686 Japan

²The Mauritanian National Desert Locust Centre: Centre National de Lutte Antiacridienne (CNLA), Nouakchott, BP: 665, Mauritania

³CIRAD, UMR CBGP, INRAE, Institut Agro, IRD, Université Montpellier, F-34398 Montpellier, France

⁴School of BioSciences, The University of Melbourne, Parkville, Victoria 3052 Australia

⁵Direction of Agriculture, Ministry of Rural Development, Nouakchott, Mauritania

⁶Institut du Sahel (INSAH)/CILSS, BP 1530 Bamako, Mali

Citation: Maeno, K. O., C. Pious, M. R. Kearney, S. Ould Ely, S. Ould Mohamed, M. E. H. Jaavar, and M. A. Ould Babah Ebbe. 2021. A general model of the thermal constraints on the world's most destructive locust, *Schistocerca gregaria*. *Ecological Applications* 31(4):e02310. 10.1002/ea.2310

Abstract. All terrestrial ectotherms are constrained to some degree by their thermal environment and the extent to which they can behaviorally buffer variable thermal conditions. New biophysical modeling methods (NicheMapR) allow the calculation of the body temperature of thermoregulating animals anywhere in the world from first principles, but require detailed observational data for parameterization and testing. Here we describe the thermoregulatory biology of marching bands of the desert locust, *Schistocerca gregaria*, in the Sahara Desert of Mauritania where extreme heat and strong diurnal fluctuations are a major constraint on activity and physiological processes. Using a thermal infrared camera in the field, we showed that gregarious nymphs altered the microhabitats they used, as well as postural thermoregulatory behaviors, to maintain relatively high body temperature (nearly 40°C). Field and laboratory experiments demonstrated that the preferred body temperature accelerated digestive rates. Migratory bands frequently left foraging sites with full guts before consuming all vegetation and moved to another habitat before emptying their foregut. Thus, the repertoire for behavioral thermoregulation in the desert locust strongly facilitates foraging and digestion rates, which may accelerate developmental rates and increase survival. We used our data to successfully parameterize a general biophysical model of thermoregulatory behavior that could capture hourly body temperature and activity at our remote site using globally available environmental forcing data. This modeling approach provides a stronger basis for forecasting thermal constraints on locust outbreaks under current and future climates.

Key words: body temperature; desert locust; general biophysical model; NicheMapR; thermal infrared camera; thermoregulatory behaviors.

Fin du mémoire.