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

#### Camille Vernier

#### Membres du Jury:

Elodie VERCKEN Mathieu LIHOREAU Philippe TIXIER Cyril PIOU Marie-Pierre CHAPUIS Jean-Pierre ROSSI (Rapportrice)
(Rapporteur)
(Examinateur)
(Directeur de thèse)
(Co-encadrante)
(Co-encadrant)









## Introduction - Les coûts et bénéfices de la vie en groupe



(Krause et al., 2002)

#### Introduction - Les coûts et bénéfices de la vie en groupe



#### Coûts

- transmission des pathogènes
- risque de détection plus élevé
- compétition accrue

(Krause et al., 2002)

## Introduction - Les coûts et bénéfices de la vie en groupe



#### Coûts

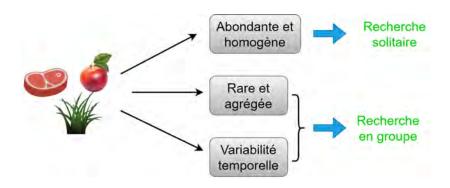
- transmission des pathogènes
- risque de détection plus élevé
- compétition accrue

#### **Bénéfices**

- thermorégulation du groupe
- défense contre les prédateurs
- recherche de nourriture

(Krause et al., 2002)

# Recherche collective de nourriture et distribution de la ressource



(Reuter et al., 2016; Lihoreau et al., 2017, Egert-Berg et al., 2018)

#### Les mouvements collectifs et leur modélisation



La plupart des espèces animales vivant en groupe présentent des patrons de déplacements coordonnés complexes

La modélisation a permis une meilleure compréhension des mécanismes permettant les mouvements collectifs

La plupart des patrons peuvent être reproduits sans nécessiter de leader

(Couzin et Krause, 2003)

# Les mouvements collectifs des locustes grégaires





Bande larvaire et essaim de Schistocerca gregaria

(Uvarov, 1977; Pener et Simpson, 2009)

## Le polyphénisme de phase des locustes

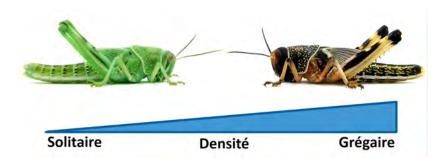
- Locustes = acridiens pouvant former des essaims et présentant du polyphénisme de phase
- Polyphénisme de phase = plasticité phénotypique extrême



Larves Schistocerca gregaria solitaire (à gauche) et grégaire (à droite)

(Uvarov, 1977; Pener et Simpson, 2009)

## Le polyphénisme de phase des locustes



Le changement de phase est densité dépendant Modifications comportementales atteintes en quelques heures Phénotypes extrêmes atteints après plusieurs générations

(Uvarov, 1977; Pener et Simpson, 2009)

# Des conséquences humaines, écologiques et économiques



Crise de 2020 en Afrique de l'Est : 70 000 ha détruits au Kenya et 200 000 ha en Ethiopie par un essaim d'une étendue de 2400 m² (FAO, Associated Press)

# Des conséquences humaines, écologiques et économiques



Crise de 2020 : 2 millions d'ha traités par 28 avions pour un coût de 191 millions \$

(FAO)

Importance d'une meilleure compréhension des facteurs favorisant l'apparition des groupes et leurs déplacements

Importance d'une meilleure compréhension des facteurs favorisant l'apparition des groupes et leurs déplacements

Plusieurs études ont permis de mieux comprendre les déplacements collectifs des locustes, et notamment des bandes larvaires :

Importance d'une meilleure compréhension des facteurs favorisant l'apparition des groupes et leurs déplacements

Plusieurs études ont permis de mieux comprendre les déplacements collectifs des locustes, et notamment des bandes larvaires :

• Les caractéristiques de déplacement des bandes (forme, vitesse...)

Importance d'une meilleure compréhension des facteurs favorisant l'apparition des groupes et leurs déplacements

Plusieurs études ont permis de mieux comprendre les déplacements collectifs des locustes, et notamment des bandes larvaires :

- Les caractéristiques de déplacement des bandes (forme, vitesse...)
- Les larves suivent des cycles comportementaux quotidien, avec des phases de marche et des phases de repos

Importance d'une meilleure compréhension des facteurs favorisant l'apparition des groupes et leurs déplacements

Plusieurs études ont permis de mieux comprendre les déplacements collectifs des locustes, et notamment des bandes larvaires :

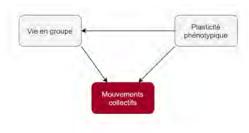
- Les caractéristiques de déplacement des bandes (forme, vitesse...)
- Les larves suivent des cycles comportementaux quotidien, avec des phases de marche et des phases de repos
- La direction peut être maintenue plusieurs jours de suite

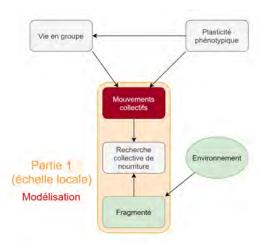
(Ellis et Ashall, 1957; Uvarov, 1977)

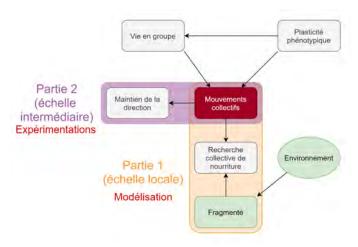
Importance d'une meilleure compréhension des facteurs favorisant l'apparition des groupes et leurs déplacements

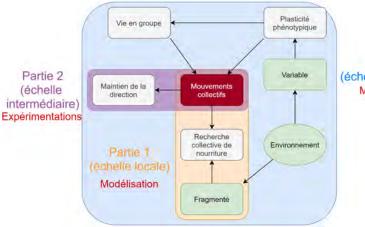
Plusieurs études ont permis de mieux comprendre les déplacements collectifs des locustes, et notamment des bandes larvaires :

- Les caractéristiques de déplacement des bandes (forme, vitesse...)
- Les larves suivent des cycles comportementaux quotidien, avec des phases de marche et des phases de repos
- La direction peut être maintenue plusieurs jours de suite
- Plusieurs bandes larvaires peuvent fusionner ou se reformer après séparation

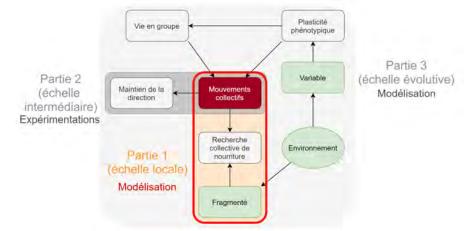








Partie 3 (échelle évolutive) Modélisation



Le lien entre structuration du paysage et les déplacements de groupes a peu été exploré

(Georgiou et al., 2021, 2022)

Le lien entre structuration du paysage et les déplacements de groupes a peu été exploré

Modèles analytiques de Georgiou et al. (2021, 2022) : comparent efficacité grégaires / solitaires en situation de compétition directe, dans des environnements à hétérogénéité variable :

(Georgiou et al., 2021, 2022)

Le lien entre structuration du paysage et les déplacements de groupes a peu été exploré

Modèles analytiques de Georgiou et al. (2021, 2022) : comparent efficacité grégaires / solitaires en situation de compétition directe, dans des environnements à hétérogénéité variable :

 Plus la proportion de grégaires est grande, plus il est avantageux d'être grégaire

(Georgiou et al., 2021, 2022)

Le lien entre structuration du paysage et les déplacements de groupes a peu été exploré

Modèles analytiques de Georgiou et al. (2021, 2022) : comparent efficacité grégaires / solitaires en situation de compétition directe, dans des environnements à hétérogénéité variable :

- Plus la proportion de grégaires est grande, plus il est avantageux d'être grégaire
- L'avantage diminue avec l'homogénéisation du paysage

(Georgiou et al., 2021, 2022)

Le lien entre structuration du paysage et les déplacements de groupes a peu été exploré

Modèles analytiques de Georgiou et al. (2021, 2022) : comparent efficacité grégaires / solitaires en situation de compétition directe, dans des environnements à hétérogénéité variable :

- Plus la proportion de grégaires est grande, plus il est avantageux d'être grégaire
- L'avantage diminue avec l'homogénéisation du paysage

Pas de modélisation des mouvements collectifs, donc pas de prise en compte des caractéristiques de déplacement propres aux locustes (modèle analytique)

Contexte de compétition entre grégaires et solitaires

(Georgiou et al., 2021, 2022)

#### Objectifs

Explorer l'impact de la distribution spatiale de la ressource et des interactions inter-individuelles sur le succès de la recherche de nourriture des locustes, sans compétition directe entre grégaires et solitaires

#### Objectifs

Explorer l'impact de la distribution spatiale de la ressource et des interactions inter-individuelles sur le succès de la recherche de nourriture des locustes, sans compétition directe entre grégaires et solitaires

Pour quels types de paysages et pour quelles caractéristiques de déplacement les larves grégaires vont-elles être avantagées par rapport aux larves solitaires sur une demi-journée de marche?

#### **Objectifs**

Explorer l'impact de la distribution spatiale de la ressource et des interactions inter-individuelles sur le succès de la recherche de nourriture des locustes, sans compétition directe entre grégaires et solitaires

Pour quels types de paysages et pour quelles caractéristiques de déplacement les larves grégaires vont-elles être avantagées par rapport aux larves solitaires sur une demi-journée de marche?

⇒ Développement d'un modèle à base d'agent (ABM)

# Les modèles à base d'agents (ABM)

**ABM** = modèle composé d'entités autonomes multiples ("agents") dotées d'attributs, de comportements, et de capacités de perception qui évoluent dans un environnement donné

## Les modèles à base d'agents (ABM)

**ABM** = modèle composé d'entités autonomes multiples ("agents") dotées d'attributs, de comportements, et de capacités de perception qui évoluent dans un environnement donné

Permet de simuler des individus uniques et de suivre leurs interactions au cours du temps

⇒ Très adapté pour représenter des déplacements collectifs avec prise en compte des interactions individuelles

## Les modèles à base d'agents (ABM)

**ABM** = modèle composé d'entités autonomes multiples ("agents") dotées d'attributs, de comportements, et de capacités de perception qui évoluent dans un environnement donné

Permet de simuler des individus uniques et de suivre leurs interactions au cours du temps

 $\Rightarrow$  Très adapté pour représenter des déplacements collectifs avec prise en compte des interactions individuelles



#### Présentation des parties abordés

- Présentation du modèle et des agents
- Calibration (sélection des jeux de paramètres pour l'exploration)
- Exploration (mise en place et résultats)
- Conclusion et perspectives

# Les agents du modèle

#### Cellules:

#### • Position (x, y)

Ressources K

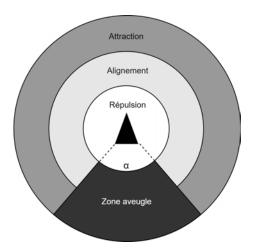
#### Locustes:

- Phase (fixe)
  - Position (x,y)
  - Orientation
  - Vitesse S
  - Énergie E
  - Statut digestif
    - Nombre de voisins
  - Vecteur direction (direction suivie au pas de temps suivant)



## Perception des locustes : le modèle à 3 zones

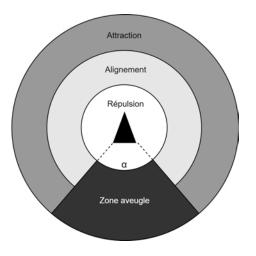
3 zones de perceptions, calcul de vecteurs forces associés



(Aoki, 1982; Couzin et al., 2002)

# Perception des locustes : le modèle à 3 zones

3 zones de perceptions, calcul de vecteurs forces associés

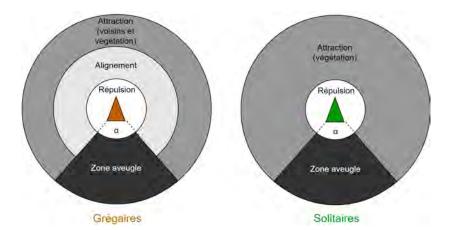


#### Avantages:

- Simple et facilement adaptable
- Modélise un grand nombre de type de déplacements
- Permet l'ajout de vecteurs forces additionnels

(Aoki, 1982; Couzin et al., 2002)

# Perception des locustes : le modèle à 3 zones

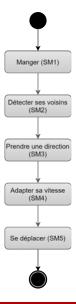


#### Echelles du modèle

- 1 pas de temps = 10 s
- 1 simulation = 1000 pas de temps ( $\simeq$  3h)
- 1 cellule du modèle = taille de 4 larves ( $\simeq 8 \times 8$  cm pour des L3)
- 800 x 800 cellules en tout, ( $\simeq$  64 x 64 m pour des L3)
- Initialisation selon la phase



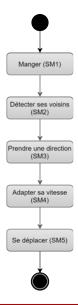
• (1) Manger : si la cellule actuelle contient de la végétation,  $E \leftarrow E + 1$ 



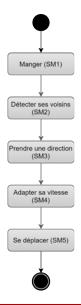
- (1) Manger : si la cellule actuelle contient de la végétation,  $E \leftarrow E + 1$
- (2) Détecter ses voisins : mise à jour des individus présent dans chaque zone de perception



- (1) Manger : si la cellule actuelle contient de la végétation,  $E \leftarrow E + 1$
- (2) Détecter ses voisins : mise à jour des individus présent dans chaque zone de perception
- (3) Prendre une direction : calcul de la nouvelle direction, en fonction des voisins



- (1) Manger : si la cellule actuelle contient de la végétation,  $E \leftarrow E + 1$
- (2) Détecter ses voisins : mise à jour des individus présent dans chaque zone de perception
- (3) Prendre une direction : calcul de la nouvelle direction, en fonction des voisins
- (4) Adapter sa vitesse : en fonction du statut digestif et de l'éloignement au groupe pour les grégaires



- (1) Manger : si la cellule actuelle contient de la végétation,  $E \leftarrow E + 1$
- (2) Détecter ses voisins : mise à jour des individus présent dans chaque zone de perception
- (3) Prendre une direction : calcul de la nouvelle direction, en fonction des voisins
- (4) Adapter sa vitesse : en fonction du statut digestif et de l'éloignement au groupe pour les grégaires
- (5) Se déplacer : avance dans la direction calculée, en fonction de la vitesse et de la végétation

### Calibration

- Présentation du modèle et des agents
- Calibration (sélection des jeux de paramètres pour l'exploration)
- Exploration (mise en place et résultats)
- Conclusion et perspectives

# Calibration - Principe

**But :** chercher les valeurs de paramètres permettant de rendre le modèle structurellement réaliste

# Calibration - Principe

**Pattern-Oriented Modelling :** chercher à reproduire plusieurs patrons observés dans la nature

lci : patrons de déplacements des bandes larvaires, sur sol homogène (nu ou végétalisé)

(Grimm et al., 1996, Railsback et Grimm, 2019)

# Calibration - Critères d'évaluation

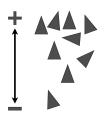
#### Sol nu:



(a) Polarisation (Forte)



(b) Cohésion (Forte)



(c) Gradient de densité (Front plus dense)

# Calibration - Critères d'évaluation

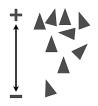
#### Sol végétalisé :



(a) Polarisation (Forte)



(b) Cohésion (Forte)



(c) Gradient de densité (Front plus dense)



(d) Shape-ratio (Banane)



(e) Indice de Gini (Faible)

 8 paramètres testés : rayon de chacune des zones de perception, poids de chacun des vecteurs force, angle de la zone aveugle et temps de digestion)

- 8 paramètres testés : rayon de chacune des zones de perception, poids de chacun des vecteurs force, angle de la zone aveugle et temps de digestion)
- 5832 jeux de paramètres testés

- 8 paramètres testés : rayon de chacune des zones de perception, poids de chacun des vecteurs force, angle de la zone aveugle et temps de digestion)
- 5832 jeux de paramètres testés
- 10 répétitions par jeu de paramètre testé, sur sol nu et sur sol végétalisé (116 640 simulations au total)

- 8 paramètres testés : rayon de chacune des zones de perception, poids de chacun des vecteurs force, angle de la zone aveugle et temps de digestion)
- 5832 jeux de paramètres testés
- 10 répétitions par jeu de paramètre testé, sur sol nu et sur sol végétalisé (116 640 simulations au total)
- Calcul du nombre de répétitions vérifiant chacun des critères (score sur 10)

- 8 paramètres testés : rayon de chacune des zones de perception, poids de chacun des vecteurs force, angle de la zone aveugle et temps de digestion)
- 5832 jeux de paramètres testés
- 10 répétitions par jeu de paramètre testé, sur sol nu et sur sol végétalisé (116 640 simulations au total)
- Calcul du nombre de répétitions vérifiant chacun des critères (score sur 10)
- Score global = moyenne des scores obtenus sur sol nu et sur sol végétalisé

#### Calibration - Résultats

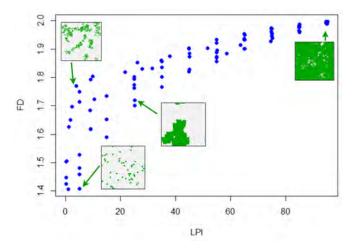
Sélection de 15 jeux de paramètres pour l'exploration avec Score global  $\geq 90\%$ 

14 février 2023 Camille Vernier \_\_\_\_\_\_\_ 31 / 56

# Exploration

- Présentation du modèle et des agents
- Calibration (sélection des jeux de paramètres pour l'exploration)
- Exploration (mise en place et résultats)
- Conclusion et perspectives

# Exploration - génération de paysages



FD = Dimension Fractale (niveau de complexité)

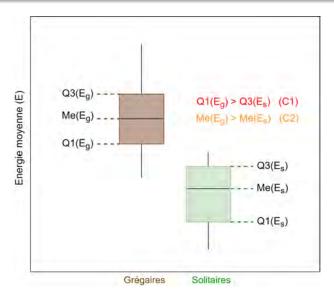
LPI = Largest Patch Index (proportion occupée par le plus grand cluster)

# Exploration - Déroulé

- 90 paysages, avec une couverture végétale allant de 5% à 95%, avec différentes valeurs de FD et LPI
- 15 jeux de paramètres, sélectionnés lors de la calibration
- 50 répétitions par simulation

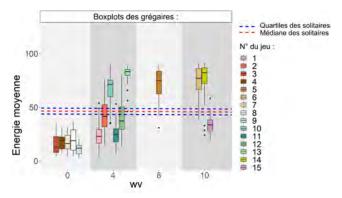
1 simulation = 1 seule phase (grégaire ou solitaire), pendant 1000 pas de temps, sur un des 90 paysages, pour un des 15 jeux de paramètres individuels sélectionnés (135 000 simulations en tout)

# Exploration - Critères de comparaison grégaires / solitaires



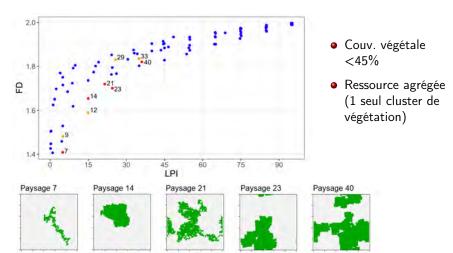
# Résultats - Valeurs de paramètres importants pour les grégaires

Sur les 15 jeux, seuls 5 permettent aux grégaires de surpasser les solitaires sur certains paysages selon C1



Jeux permettant un fort alignement et attraction à la végétation (wv) non nulle

- 5 paysages avantageant les grégaires selon le critère C1
- 4 paysages selon le critère C2



# Conclusion et perspectives

- Présentation du modèle et des agents
- Calibration (sélection des jeux de paramètres pour l'exploration)
- Exploration (mise en place et résultats)
- Conclusion et perspectives

#### Conclusion

 Les larves grégaires sont favorisées dans des environnements à forte variabilité spatiale où la ressource est agrégée et en quantité faible à modérée

(<sup>1</sup>Ellis et Ashall, 1957; Collett et al. 1998; Despland et Simpson, 2009)

Camille Vernier 14 février 2023 39 / 56

#### Conclusion

- Les larves grégaires sont favorisées dans des environnements à forte variabilité spatiale où la ressource est agrégée et en quantité faible à modérée
- Ce type de paysage favorise également la grégarisation par l'augmentation de la densité locale<sup>1</sup>

(<sup>1</sup>Ellis et Ashall, 1957; Collett et al. 1998; Despland et Simpson, 2009)

#### Conclusion

- Les larves grégaires sont favorisées dans des environnements à forte variabilité spatiale où la ressource est agrégée et en quantité faible à modérée
- Ce type de paysage favorise également la grégarisation par l'augmentation de la densité locale<sup>1</sup>
- Un fort alignement des individus grégaires favorise à la fois les individus (meilleure partage) et le groupe (meilleure détection de la ressource)

(<sup>1</sup>Ellis et Ashall, 1957; Collett et al. 1998; Despland et Simpson, 2009)

 Travaux futurs : prise en compte des aspects nutritifs de la végétation

(<sup>1</sup>Bazazi et al. 2011, <sup>2</sup>Lihoreau et al., 2017)

- Travaux futurs : prise en compte des aspects nutritifs de la végétation
- Des travaux de laboratoire de montrent que l'état nutritionnel des nymphes peut impacter leurs déplacements<sup>1</sup>

(<sup>1</sup>Bazazi et al. 2011, <sup>2</sup>Lihoreau et al., 2017)

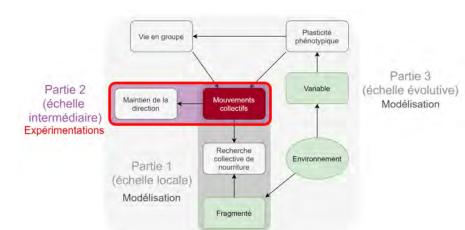
- Travaux futurs : prise en compte des aspects nutritifs de la végétation
- Des travaux de laboratoire de montrent que l'état nutritionnel des nymphes peut impacter leurs déplacements<sup>1</sup>
- La prise en compte des besoins nutritionnels d'un individu et la distribution de ces nutriments dans l'espace peut impacter la recherche de nourriture<sup>2</sup>

(<sup>1</sup>Bazazi et al. 2011, <sup>2</sup>Lihoreau et al., 2017)

- Travaux futurs : prise en compte des aspects nutritifs de la végétation
- Des travaux de laboratoire de montrent que l'état nutritionnel des nymphes peut impacter leurs déplacements<sup>1</sup>
- La prise en compte des besoins nutritionnels d'un individu et la distribution de ces nutriments dans l'espace peut impacter la recherche de nourriture<sup>2</sup>
- Considérer des cellules possédant des quantité de ressources différentes serait également intéressant à considérer

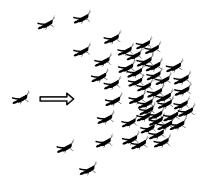
(<sup>1</sup>Bazazi et al. 2011, <sup>2</sup>Lihoreau et al., 2017)

#### Partie 2 - Maintien de la direction



# Hypothèse

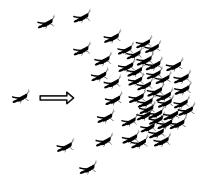
Capacité à retrouver le groupe après séparation, même hors de perception visuelle.



(Ellis et Ashall, 1957; Piou et al., 2022)

# Hypothèse

Capacité à retrouver le groupe après séparation, même hors de perception visuelle.



- $\Rightarrow$  Est-ce que les fèces jouent un rôle dans le maintien des bandes larvaires par un effet attractif?
- ⇒ Plus ou moins marqué selon l'âge des fèces?

(Ellis et Ashall, 1957; Piou et al., 2022)

• Les extraits de fèces de larves grégaires attirent les larves solitaires

(Fuzeau-Braesch et al. 1988, Obeng-Ofori et al. 1994, Heifetz et al. 1996)

- Les extraits de fèces de larves grégaires attirent les larves solitaires
- Les fèces ont un effet agrégatif sur des groupes de larves

(Fuzeau-Braesch et al. 1988, Obeng-Ofori et al. 1994, Heifetz et al. 1996)

- Les extraits de fèces de larves grégaires attirent les larves solitaires
- Les fèces ont un effet agrégatif sur des groupes de larves
- Le guaiacol et le phénol présents dans les fèces ont un effet agrégatif

(Fuzeau-Braesch et al. 1988, Obeng-Ofori et al. 1994, Heifetz et al. 1996)

- Les extraits de fèces de larves grégaires attirent les larves solitaires
- Les fèces ont un effet **agrégatif** sur des groupes de larves
- Le guaiacol et le phénol présents dans les fèces ont un effet agrégatif

Pas de tests individuels menés sur des larves grégaires Pas de prise en compte de l'âge des fèces dans les études

(Fuzeau-Braesch et al. 1988, Obeng-Ofori et al. 1994, Heifetz et al. 1996)

# Objectifs de l'étude

Test sur des larves L3 de Schistocerca gregaria

# Objectifs de l'étude

Test sur des larves L3 de Schistocerca gregaria



(1) tests olfactométriques individuels de locustes exposés à des odeurs de fèces d'1h, de 24h, et de 1h et 24h simultanément

# Objectifs de l'étude

#### Test sur des larves L3 de Schistocerca gregaria



(1) tests olfactométriques individuels de locustes exposés à des odeurs de fèces d'1h, de 24h, et de 1h et 24h simultanément

(2) détection et identification des composés organiques volatils (COVs) présents dans les fèces de différentes classes d'âges (1h, 4h et 24h)

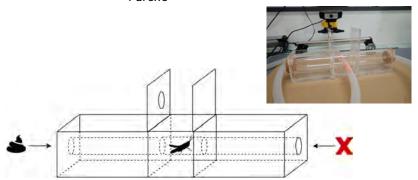


## Tests comportementaux - Matériel et méthodes

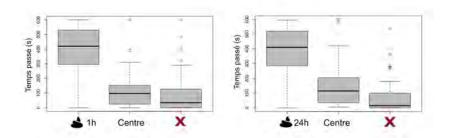


3 type de tests (fèces de 1h, 24h et 1h vs. 24h) 33 individus pour chaque type de test

10 min de test, puis observation du premier côté choisi et de la durée passée de chaque côté de l'arène



Temps passé par les individus de chaque côté de l'arène : fèces d'1h (à gauche) et de 24h (à droite)



Résultats statistiquement significatifs (Wilcoxon, P-value < 0.05)

√ Temps passé plus long du côté des fèces (1h et 24h)

- √ Temps passé plus long du côté des fèces (1h et 24h)
- ✓ Le côté des fèces est majoritairement choisi en premier (75% des individus testés)

- √ Temps passé plus long du côté des fèces (1h et 24h)
- ✓ Le côté des fèces est majoritairement choisi en premier (75% des individus testés)
- X Pas de préférence observée entre les fèces d'1h et de 24h

- √ Temps passé plus long du côté des fèces (1h et 24h)
- ✓ Le côté des fèces est majoritairement choisi en premier (75% des individus testés)
- X Pas de préférence observée entre les fèces d'1h et de 24h

Quels composés organiques volatils (COVs) peuvent être impliqués dans l'attraction?

# Analyses chimiques



Détection et identification des COVs présents dans les fèces de 1h et 24h par Chromatographie en phase gazeuse coupée à de la spectrométrie de masse (GC-MS)

6 réplicats par classe de fèces testés (1h, 4h et 24h)

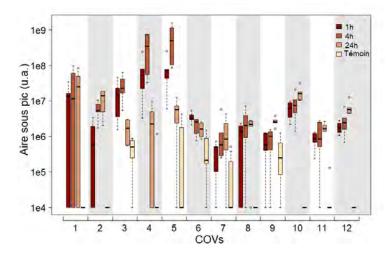
+ 7 échantillons témoins pour contrôler les odeurs provenant du laboratoire



Analyses effectuées à la plateforme PACE

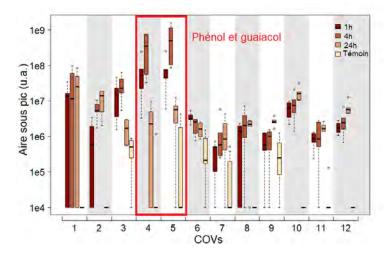
#### Analyses chimiques - Résultats

12 COVs détectés (11 identifiés) dans les fèces 1h et 24h, et peu ou pas présent dans les échantillons témoins



## Analyses chimiques - Résultats

12 COVs détectés (11 identifiés) dans les fèces 1h et 24h, et peu ou pas présent dans les échantillons témoins



# Conclusion et perspectives de recherches

Effet attractif des fèces, pas de préférence entre 1h et 24h, 12 COVs détectés

# Conclusion et perspectives de recherches

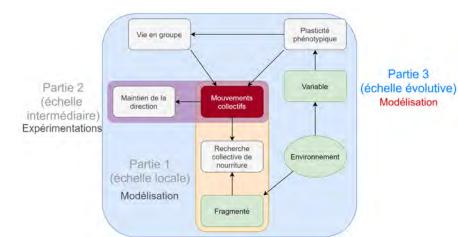
Effet attractif des fèces, pas de préférence entre 1h et 24h, 12 COVs détectés

 Tests en laboratoire : déterminer les COVs responsables de cette attraction

# Conclusion et perspectives de recherches

Effet attractif des fèces, pas de préférence entre 1h et 24h, 12 COVs détectés

- Tests en laboratoire : déterminer les COVs responsables de cette attraction
- Tests sur le terrain : attraction suffisante pour déterminer
   l'orientation d'individus retardataires? Jusqu'à quelle distance?



 La structuration du paysage et les caractéristiques individuelles pour le déplacement ont un impact sur la recherche de nourriture des larves de locustes (échelle spatiale locale)

- La structuration du paysage et les caractéristiques individuelles pour le déplacement ont un impact sur la recherche de nourriture des larves de locustes (échelle spatiale locale)
- Les locustes vivent dans des environnements où la distribution de la végétation est très variable dans le temps et dans l'espace

- La structuration du paysage et les caractéristiques individuelles pour le déplacement ont un impact sur la recherche de nourriture des larves de locustes (échelle spatiale locale)
- Les locustes vivent dans des environnements où la distribution de la végétation est très variable dans le temps et dans l'espace
- Y a-t-il un lien entre structuration du paysage et émergence du polyphénisme de phase? (échelle évolutive)

- La structuration du paysage et les caractéristiques individuelles pour le déplacement ont un impact sur la recherche de nourriture des larves de locustes (échelle spatiale locale)
- Les locustes vivent dans des environnements où la distribution de la végétation est très variable dans le temps et dans l'espace
- Y a-t-il un lien entre structuration du paysage et émergence du polyphénisme de phase? (échelle évolutive)
- Proposition: implémentation d'un ABM démogénétique pour explorer l'évolution d'un trait associé au seuil de grégarisation des locustes (trait individuel de perception des voisins)

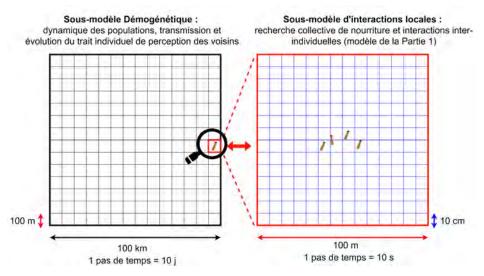
 Difficulté : représenter des processus se déroulant à des échelles locales et à des échelles évolutives

- Difficulté : représenter des processus se déroulant à des échelles locales et à des échelles évolutives
  - ⇒ Développer un ABM multi-niveaux : un sous-modèle d'interaction locales (modèle Partie 1) et un sous-modèle démographique évolutif

- Difficulté : représenter des processus se déroulant à des échelles locales et à des échelles évolutives
  - ⇒ Développer un ABM multi-niveaux : un sous-modèle d'interaction locales (modèle Partie 1) et un sous-modèle démographique évolutif
- Permettrait de vérifier si l'évolution du polyphénisme de phase résulte d'interactions à des échelles spatiales et temporelles variables

- Difficulté : représenter des processus se déroulant à des échelles locales et à des échelles évolutives
  - ⇒ Développer un ABM multi-niveaux : un sous-modèle d'interaction locales (modèle Partie 1) et un sous-modèle démographique évolutif
- Permettrait de vérifier si l'évolution du polyphénisme de phase résulte d'interactions à des échelles spatiales et temporelles variables
- Attraction aux fèces pourrait avoir des implications dans le modèle

# Proposition d'architecture pour le modèle multi-niveaux



#### Remerciements

Merci aux membres du jury : E. Vercken, M. Lihoreau, P. Tixier





Et merci à vous tous pour votre présence!