

2

La danse organisée des bancs de poissons

Guy Theraulaz, Valentin Lecheval, Centre de recherches sur la cognition animale, et **Clément Sire**, Laboratoire de physique théorique, Toulouse

Grâce au développement de nouvelles techniques de suivi de trajectoires et d'analyse de données comportementales, les scientifiques parviennent à reconstruire et à modéliser les interactions sociales entre des poissons au sein d'un banc. Interactions qui gouvernent leurs déplacements collectifs.

Comment des centaines de poissons ou d'oiseaux parviennent-ils à se déplacer ensemble de manière coordonnée et à se comporter comme un seul et même superorganisme? Jusqu'à il y a peu, c'était tout le mystère de l'un des phénomènes les plus captivants observables dans la nature. Ce phénomène se retrouve à toutes les échelles du vivant, que ce soit dans les colonies de bactéries, les essaims d'insectes, les bancs de poissons, les nuées d'oiseaux, ou encore les troupeaux d'ongulés. Tous ces systèmes sont constitués d'un grand nombre d'individus dont les interactions engendrent des dynamiques collectives complexes. Depuis une dizaine

d'années, un nombre croissant de chercheurs appartenant à des communautés très différentes, comme l'éthologie et la physique statistique, ont combiné leurs méthodes afin de décrypter les mécanismes qui gouvernent ces phénomènes. Ainsi, l'analyse et la modélisation des comportements aux deux échelles individuelle et collective ont permis aux éthologues d'identifier les interactions sociales qui entrent en jeu dans la coordination des déplacements des individus et dans la transmission des informations au sein d'un groupe. De leur côté, les physiciens s'intéressent de plus en plus à la « matière active ». Cette expression renvoie aux objets physiques ou aux organismes vivants, qui dépensent de l'énergie pour se déplacer et qui adoptent des formes variées de



ÉTHOLOGUES

Guy Theraulaz (1) et Valentin Lecheval (2) sont respectivement directeur de recherche et postdoctorant au CNRS. Ils travaillent au Centre de biologie intégrative, à Toulouse. Physicien, Clément Sire (3) est directeur de recherche au CNRS et travaille au laboratoire de physique théorique, à Toulouse.

déplacements collectifs. L'objectif des physiciens de la « matière active » est d'identifier les propriétés universelles de ces phénomènes et d'en dégager des lois générales.

Pendant longtemps, les études sur les mouvements collectifs de groupes d'animaux ont principalement reposé sur la construction et l'analyse de modèles mathématiques. Mais ces études étaient souvent sans lien direct avec des observations expérimentales. La raison? La difficulté à acquérir des données précises sur ces phénomènes et à les modéliser. Ainsi, dans le premier modèle qui a fait date, celui d'Aoki-Couzin dont la version initiale a été élaborée au début des années 1980 par le biologiste japonais Ichiro Aoki, de l'université de Tokyo, au Japon, des règles de comportement individuel d'évitement, d'alignement, et d'attraction reproduisent certaines caractéristiques des mouvements collectifs de bancs de poissons (1). Ce modèle postule l'existence de trois zones concentriques et de taille croissante

Contexte

Pour mieux comprendre les mouvements collectifs de groupes d'organismes (bancs de poissons, nuées d'oiseaux, colonies bactériennes...), les scientifiques ont utilisé une approche pluridisciplinaire, combinant éthologie et physique statistique.



▲ L'harmonie avec laquelle se déplacent les poissons en banc a longtemps questionné les chercheurs. Ici, des barracudas à chevrons, en Malaisie.

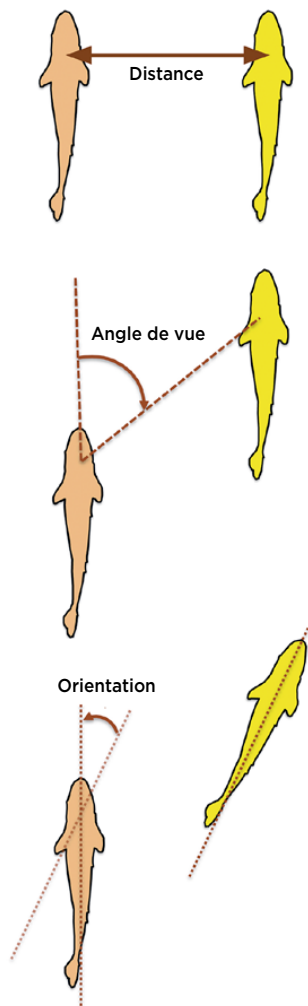
autour d'un individu. La présence d'autres poissons dans chacune de ces zones détermine les comportements de cet individu. La première, qui se situe dans l'environnement direct du poisson, est la zone de répulsion: lorsque des congénères y pénètrent, l'individu s'en éloigne en changeant de direction. La deuxième est la zone d'alignement. Elle tire son nom du fait que le poisson s'aligne avec la direction moyenne suivie par tous les poissons qui se trouvent dans cette zone. Enfin, la dernière, et la plus éloignée, est la zone d'attraction. L'individu se dirige en effet vers la position moyenne occupée par les poissons

situés dans cette zone. Dans ce modèle, la règle de comportement qui a la priorité la plus élevée est la règle de répulsion, car elle permet d'éviter les collisions entre poissons.

Valeur de rayon

L'analyse de ce modèle montre qu'en conservant constantes les valeurs des rayons des zones d'attraction et de répulsion, et en changeant simplement la valeur du rayon de la zone d'alignement, on obtient des changements qualitatifs très importants des types de mouvement collectif d'un banc de poissons. Ainsi, si cette valeur est nulle, la zone

d'alignement disparaît; les poissons s'attirent à longue distance et se repoussent lorsqu'ils sont trop proches les uns des autres, et on observe un déplacement collectif désordonné baptisé « grouillement » ou « swarming ». Lorsque le rayon de la zone d'alignement augmente, on voit apparaître des déplacements collectifs circulaires, les poissons nageant en cercle autour d'une zone centrale vide (phase « moulin »). Enfin, lorsque le rayon de la zone d'alignement dépasse un certain seuil, le banc est dit « polarisé »: tous les poissons s'alignent et se déplacent dans une direction commune. De très ●●●



◀ *Chez les nez rouges, les réactions d'un individu vis-à-vis de son voisin résultent d'une combinaison d'alignement et d'attraction (et de répulsion à courte distance). Ces interactions ont été mesurées et dépendent de la distance entre les deux poissons et de leur position relative (angle de vue et orientation).*

●●● nombreux autres modèles phénoménologiques développés lors des dernières décennies (en particulier dans les années 1980-1990) et reposant sur des règles spécifiques sont capables de reproduire qualitativement des mouvements collectifs de bancs qui ressemblent à ceux observés dans la nature (2). Mais le principal problème reste le manque de validation expérimentale des hypothèses sur lesquelles reposent ces modèles, et notamment celles concernant les règles de comportement et les interactions à l'échelle individuelle. En effet, des règles très différentes peuvent produire des dynamiques collectives similaires. Cependant, depuis quelques années, le développement de nouvelles méthodes fondées sur

des algorithmes d'apprentissage a permis le suivi expérimental automatisé des trajectoires et du comportement d'animaux se déplaçant en groupe. Ces techniques ont notamment été utilisées pour l'analyse des mouvements collectifs de nuées de moucherons, de groupes de poissons en aquarium, de nuées d'étourneaux, de troupeaux de moutons ou de foules humaines. Elles ont permis de améliorer la précision des données disponibles sur les interactions sociales et leurs effets sur les comportements des individus, en ouvrant la voie à l'élaboration de modèles de mouvements collectifs à la fois quantitatifs et prédictifs. La principale difficulté pour construire de tels modèles résulte de l'imbrication

forte des interactions entre l'animal et son environnement physique (c'est-à-dire les obstacles physiques), mais aussi social (ses congénères). On peut résoudre ce problème en adoptant une méthode qui consiste tout d'abord à modéliser, à partir des données expérimentales, le déplacement d'un individu isolé, qui ne rencontre aucun obstacle physique sur son chemin (3). Ce modèle est ensuite utilisé pour mesurer les effets, sur le déplacement de l'individu, de ses interactions avec des obstacles ou avec un autre individu présent dans son voisinage. Pour cela, on compare les trajectoires prédites par le modèle avec celles observées expérimentalement. Par cette méthode



▲ *Le nez rouge a un mode de nage en banc très prononcé, ce qui en fait une espèce intéressante pour l'étude des interactions entre poissons.*

dite incrémentale, on peut ainsi reconstruire, puis modéliser fidèlement la forme des interactions. La validation du modèle du déplacement individuel incluant ces interactions repose ensuite sur la comparaison – et en particulier l'accord quantitatif obtenu – entre les prédictions du modèle et les données recueillies dans différentes conditions expérimentales, y compris des expériences qui n'ont pas servi à construire le modèle.

Mode de nage intermittent

Nous avons appliqué cette méthode avec succès à l'analyse et à la modélisation du déplacement et des interactions sociales d'un petit poisson tropical d'environ 3 centimètres, le nez rouge (*Hemigrammus rhodostomus*), vivant dans des cours d'eau du bassin inférieur de l'Amazone (4). Cette espèce, dont on a observé le comportement de nage en banc très prononcé, alterne des phases de saccades, au cours desquelles le poisson accélère et change la direction de son déplacement, et des phases de glisse. Ce mode de nage intermittent permet d'analyser la trajectoire d'un poisson comme le résultat d'une série de décisions comportementales dans le temps et l'espace. En accumulant plusieurs dizaines d'heures de données sur des poissons nageant seuls ou par paires dans des aquariums, nous avons caractérisé le déplacement spontané d'un poisson, identifié les stimuli potentiels auxquels celui-ci réagit, et mesuré leurs effets sur sa réponse comportementale. Chez cette espèce, les interactions d'un individu avec un obstacle (le bord du bassin) et avec un autre poisson déclenchent quatre principaux comportements. Le premier est un comportement d'évitement des obstacles, dont l'effet se manifeste dès que la distance est inférieure à deux longueurs de corps

(soit environ 6 centimètres). On constate ensuite une répulsion entre les poissons à courte portée, c'est-à-dire lorsque la distance qui les sépare est inférieure à une longueur de corps. Et une attraction entre les poissons, à longue portée, dont l'effet est maximal lorsque la distance est de l'ordre de six à sept longueurs de corps. Enfin, se manifeste aussi un comportement d'alignement avec la direction de nage d'un autre poisson; celui-ci est maximal lorsque la distance entre les poissons est de l'ordre de trois longueurs de corps. Contrairement aux hypothèses arbitraires des modèles phénoménologiques mentionnés plus haut, ces différents comportements ne sont pas délimités par des zones strictes autour du poisson dont les distances sont fixées sans justification expérimentale. L'analyse des données expérimentales montre en effet que les réactions d'un poisson vis-à-vis de son voisin résultent d'une combinaison continue d'attraction et d'alignement, dont les

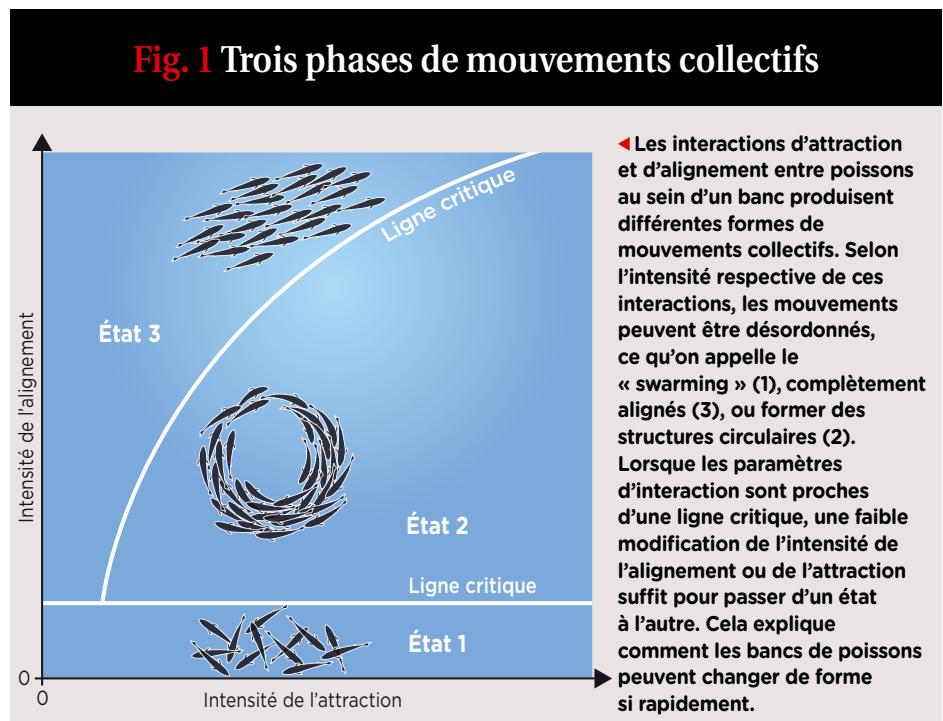
effets dépendent de la distance entre les poissons. Pour le dire plus simplement, l'alignement prend le pas sur l'attraction lorsque les poissons sont proches (environ 2,5 longueurs de corps) tandis que l'attraction domine l'alignement lorsque la distance qui sépare les poissons est supérieure à cette valeur.

De plus, les réponses comportementales sont fortement modulées par la perception qu'ont les poissons de l'objet perçu autour d'eux, un phénomène appelé anisotropie de perception. Ainsi, l'effet de

Le mode de nage résulte d'une série de décisions comportementales

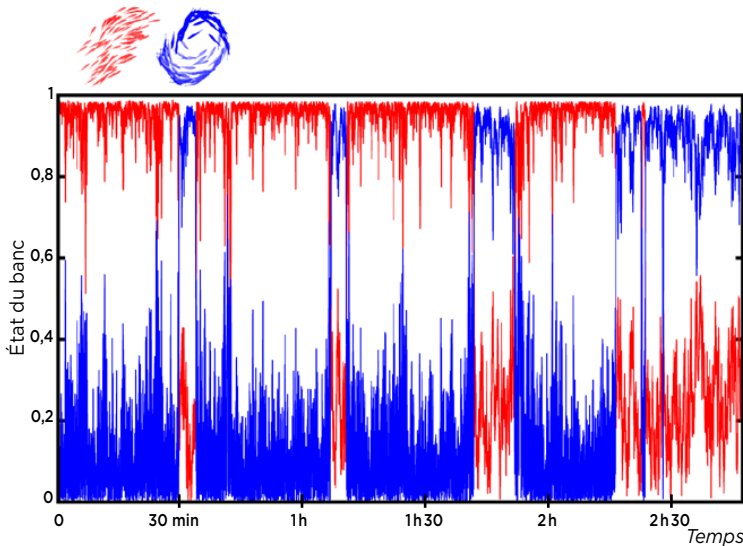
répulsion de la paroi est maximal lorsque l'orientation du poisson par rapport au bord du bassin est proche de 45 degrés et minimal lorsqu'il est parallèle au bord, ce qui contribue alors à induire une nage près ●●●

Fig. 1 Trois phases de mouvements collectifs



◀ Les interactions d'attraction et d'alignement entre poissons au sein d'un banc produisent différentes formes de mouvements collectifs. Selon l'intensité respective de ces interactions, les mouvements peuvent être désordonnés, ce qu'on appelle le « swarming » (1), complètement alignés (3), ou former des structures circulaires (2). Lorsque les paramètres d'interaction sont proches d'une ligne critique, une faible modification de l'intensité de l'alignement ou de l'attraction suffit pour passer d'un état à l'autre. Cela explique comment les bancs de poissons peuvent changer de forme si rapidement.

LA CRITICALITÉ DANS LES SYSTÈMES PHYSIQUES ET BIOLOGIQUES



▲ *Fluctuations spontanées de l'état du banc. Sur cette simulation qui prend en compte 200 poissons, on mesure l'évolution des paramètres d'ordre au cours du temps lorsqu'on est proche de l'état critique. Initialement, le banc est surtout polarisé (paramètre d'ordre du banc polarisé - en rouge - proche de 1 et paramètre d'ordre du banc circulaire - en bleu - proche de 0). Puis au bout d'environ 30 minutes, le banc devient circulaire. On assiste ainsi à une série de transitions entre les modes de déplacement du banc.*

Au point critique (ou sur la ligne critique) séparant deux phases où un paramètre d'ordre (quantifiant par exemple la polarisation d'un aimant ou d'un banc de poissons) s'annule, le système - physique ou biologique - est dit « critique » et la dynamique de ses constituants est corrélée à l'échelle du système entier. Un système critique est alors caractérisé par de très fortes fluctuations de son paramètre d'ordre : la direction de l'aimantation pour un aimant ou la direction de nage du banc pour des poissons fluctuent rapidement dans le temps. Du fait de ces fortes corrélations à l'échelle du système, on peut montrer qu'un système critique présente une sensibilité et une réponse extrêmes à la moindre perturbation : un champ magnétique infinitésimal peut repolariser fortement le matériau magnétique ; le comportement d'un petit nombre de poissons (ayant par exemple détecté la présence d'un prédateur) peut faire très rapidement passer le banc d'une phase à l'autre (1). Dans le contexte biologique, le fait que les paramètres naturels d'interaction soient proches d'un point ou d'une ligne critique est d'un intérêt crucial pour un banc de poissons, ou plus généralement pour un groupe animal, car cela lui permet de changer efficacement de comportement en fonction de son environnement.

(1) D. S. Calovi et al., *J. Royal Soc. Interface*, 12, 20141362, 2015.

••• du bord de l'aquarium chez les poissons de cette espèce. En effet, si le poisson ne réagit pas lorsqu'il est parallèle au bord de l'aquarium, il a plus de chance de conserver cette direction. Chez l'être humain, par exemple, cette réaction de répulsion minimale se retrouve lorsque l'obstacle se trouve derrière l'individu. De même, l'alignement est maximal lorsque l'autre individu est situé à l'avant gauche ou droit du poisson que l'on suit, et s'annule progressivement lorsqu'il se déplace vers l'arrière de celui-ci. Les poissons interagissent donc fortement avec des poissons situés à l'avant et très faiblement avec ceux situés à l'arrière.

Les interactions sociales de répulsion (à courte distance), d'attraction (à plus longue distance), et d'alignement entre poissons, ou

de répulsion entre un poisson et un obstacle, peuvent sembler similaires à des forces en jeu dans le monde physique. Par exemple, les forces de van der Waals décrivant les interactions électrostatiques entre atomes ou molécules sont répulsives à courte distance et attractives à plus longue distance. De la même manière, les interactions entre certains atomes magnétiques tendent à aligner leur spin (*), à l'image de boussoles qui s'aligneraient entre elles. Ainsi, il semble naturel de se demander si la similarité entre un banc de poissons alignés et un aimant dans lequel les spins atomiques s'ordonnent collectivement selon une direction commune est simplement qualitative ou repose sur une analogie plus profonde.

En fait, il existe des différences fondamentales entre interactions

(*) **Le spin** est une propriété quantique et relativiste des particules élémentaires et des atomes, qui s'apparente à un moment cinétique intrinsèque associé à un moment magnétique.

sociales et forces physiques. Comme nous l'avons vu, l'influence d'un poisson sur un poisson focal dépend de la direction de déplacement de ce dernier, et en particulier de « l'angle de vue » avec lequel il perçoit l'autre poisson ou un obstacle. Par ailleurs, l'intensité des interactions sociales entre deux poissons dépend aussi de l'orientation de leur déplacement l'un par rapport à l'autre. Cette anisotropie de perception entraîne une asymétrie entre ce que l'on appelle la « force sociale » exercée par un poisson A sur un poisson B et celle exercée par le poisson B sur le poisson A. À l'inverse, les forces physiques entre deux particules, comme la gravité, les forces magnétiques ou les forces électrostatiques (dont résulte la force de van der Waals), ne dépendent pas des vitesses des

particules mais simplement de la distance qui les sépare. Une force physique exercée par la particule A sur la particule B est exactement opposée à celle exercée par B sur A, une propriété connue sous le nom de loi d'action-réaction de Newton. La notion d'énergie en physique et sa conservation dans un système isolé dérivent directement de cette loi d'action-réaction. Ainsi, l'asymétrie des interactions sociales due à l'anisotropie de perception qu'ont les poissons – et la plupart des animaux – de leur environnement brise la loi d'action-réaction de Newton et interdit la définition d'une « énergie sociale », ce qui complique aussi la mesure quantitative des interactions sociales.

Transitions de phase

Cette asymétrie a aussi un impact déterminant sur les formes de mouvements collectifs qui vont émerger à l'échelle d'un banc de poissons (par exemple, elle favorise la stabilité de la phase « moulin ») et, plus généralement, d'un groupe animal. Pourtant, il existe bien une analogie formelle entre l'existence d'états désordonnés et ordonnés dans les bancs de poissons et celle d'états ou de phases similaires dans le monde inerte de la physique : liquide désordonné, solide cristallin ordonné ; aimants correspondant à l'alignement des spins atomiques à l'échelle du matériau, et qui se désordonnent et perdent leurs propriétés magnétiques à haute température.

Ces différents systèmes présentent ainsi des transitions de phase, qui sont les transitions entre différents états ou phases. En particulier, les états ordonnés sont caractérisés par une notion d'ordre à l'échelle du système entier qui peut être quantifié par un paramètre d'ordre, mesurant par exemple la qualité de l'alignement/polarisation du banc

de poissons ou de l'aimantation/polarisation des spins atomiques d'un aimant. Pour un aimant, ce paramètre d'ordre est maximal à basse température et diminue quand celle-ci augmente, jusqu'à s'annuler à une certaine température critique dépendant du matériau (par exemple, respectivement 1 115 °C et 354 °C pour le cobalt et le

Les changements de l'état du banc lui permettraient de s'adapter aux prédateurs

nickel), au-delà de laquelle celui-ci perd son aimantation. Pour un banc de poissons, la polarisation du banc ordonné diminue avec l'intensité de l'interaction d'alignement et s'annule en deçà d'une valeur critique de cette intensité, le banc devenant alors désordonné, ce qu'on appelle la phase de « swarming ». En pratique, nous avons montré que l'intensité de l'interaction d'alignement augmente avec la vitesse des poissons, et un banc peut ainsi passer de la phase swarming à la phase polarisée (« aimantée ») en augmentant simplement sa vitesse, et, il faut le noter, sans la nécessité d'un « ordre » donné par un hypothétique poisson leader. Ainsi, à l'aide d'un modèle construit à partir



Cet article, traduit en anglais, est à lire sur researchinfrance.com



▲ Tout comme les poissons, ces nuées d'étourneaux obéissent à des dynamiques collectives complexes.

d'expériences sur l'espèce *Kuhlia mugil*, un petit poisson vivant sur les côtes de l'île de La Réunion, nous avons montré que les trois phases observées dans des bancs de poissons réels (à savoir le swarming, le banc aligné et la phase de déplacement circulaire) étaient bien présentes lorsque l'on fait varier les intensités des interactions d'alignement et d'attraction (5).

Ces trois phases sont présentées dans un « diagramme de phase » en fonction de ces deux intensités, en parfaite analogie avec le diagramme de phase d'un matériau montrant les phases gazeuse, liquide et solide, en fonction de la température et de la pression (Fig. 1). De plus, les paramètres d'intensité typiques de l'espèce *Kuhlia mugil* ont été mesurés proche du point de rencontre des trois phases, c'est-à-dire proche des lignes critiques (lire l'encadré). Ce phénomène, qui semble se reproduire chez de nombreuses espèces animales se déplaçant en groupes (étourneaux, mouchérons...) permettrait au groupe d'adapter plus efficacement ses comportements collectifs aux changements survenant dans son environnement – présence de nourriture, de proies... ou de prédateurs!

Ainsi, en combinant leurs méthodes et leurs outils pour comprendre les phénomènes collectifs complexes dans les sociétés animales, les éthologues et les physiciens ont non seulement enrichi leur domaine propre de recherche, mais ils ont aussi ouvert de nouvelles questions communes sur le monde vivant. ■

(1) I. Aoki, *Bull. Jpn. Soc. Sci. Fish.*, 48, 1081, 1982 ; I. D. Couzin et al., *J. Theor. Biol.*, 218, 1, 2002.

(2) U. Lopez et al., *Interface Focus*, 2, 693, 2012.

(3) J. Gautrais et al., *Plos Comput. Biol.*, 8, e1002678, 2012.

(4) D. S. Calovi et al., *Plos Comput. Biol.*, 14, e1005933, 2018.

(5) D. S. Calovi et al., *New J. Phys.*, 16, 015026, 2014.